

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М.В. ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет МГУ
Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ
Звенигородская Биологическая станция МГУ им. С.Н. Скадовского
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XVI Всероссийского мирмекологического симпозиума
Москва, 27–31 августа 2022 г.



Товарищества научных изданий КМК
Москва 2022

УДК 595.796
ББК Е691.892
М91

Муравьи и защита леса (Материалы XVI Всероссийского мирмекологического симпозиума, Москва, 27–31 августа 2022 года). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2022. 232 с.

Сборник содержит материалы, посвященные современным направлениям изучения муравьев и других общественных насекомых. Рассматриваются различные аспекты эволюции и палеонтологии, морфологии, физиологии, генетики и поведения, вопросы самоорганизации. Представлены новые сведения по мирмекофауне регионов, ландшафтному распределению видов и организации поселений, а также – роли муравьев в экосистемах. Получили развитие прикладные исследования, в частности в области робототехники и рекультивации техногенных территорий. Для энтомологов, экологов, специалистов по охране природы и природопользованию, студентов и преподавателей биологических специальностей.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Отв. редактор:	д.б.н. Е.Б Федосеева (НИ Зоологический музей МГУ)
Члены редколлегии:	д.б.н. Т.А. Новгородова (ИСЭЖ СО РАН)
	д.б.н. А.В. Гилев (ИЭРиЖ УрО РАН)
	к.б.н. В.А. Зрянин (ННГУ)
	к.б.н. Е.В. Бургов (ИПЭЭ РАН, НИЦ «Курчатовский институт»)
	к.б.н. К.С. Перфильева (Биологический ф-т МГУ)
	Д.Н. Горюнов (ИПЭЭ РАН)

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ

Председатель:	д.б.н. Е.Б Федосеева (НИ Зоологический музей МГУ)
Сопредседатели:	д.б.н. В.М. Гаврилов (ЗБС МГУ)
	чл.-корр. РАН А.В. Тиунов (ИПЭЭ РАН)
Секретарь симпозиума:	к.б.н. К.С. Перфильева (Биологический ф-т МГУ)
Члены оргкомитета:	к.б.н. В.Л. Трунов (Биологический ф-т МГУ)
	к.б.н. В.В. Гаврилов (ЗБС МГУ)
	А.И. Шилов (ЗБС МГУ)
	Д.Н. Горюнов (ИПЭЭ РАН)
	к.б.н. Е.В. Бургов (ИПЭЭ РАН, НИЦ «Курчатовский институт»)
	к.т.н. В.Э. Карпов (НИЦ «Курчатовский институт»)
	А.А. Малышев (НИЦ «Курчатовский институт»)
	Н.А. Гревцова (НИЦ «Курчатовский институт»)

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the 16th All-Russian Myrmecological Symposium

Moscow, 27–31 August 2022



KMK Scientific Press

Moscow 2022



АНАТОЛИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ЗАХАРОВ
(1940–2021)

ПРЕДИСЛОВИЕ

XVI Всероссийский мирмекологический симпозиум «Муравьи и защита леса» посвящается памяти выдающегося отечественного ученого **Анатолия Александровича Захарова**. Многие из нас увлеклись миром муравьев благодаря его публичным выступлениям и научно-популярным трудам, не утратившим актуальности. Лучшее тому свидетельство – новое издание книги «Муравей, семья, колония».

Главным предметом исследований Анатолия Александровича стала организация мира муравьев – от семьи до многовидовых сообществ. Впечатляет география мест, где ему довелось работать – регионы Европы и Азии, Северной и Южной Америки, Австралии и Океании. Блестящий экспериментатор и наблюдатель, он работал в поле и в лаборатории с самыми разными видами, изучая их специфику и выделяя общее. Этапными стали авторские монографии «Внутривидовые отношения у муравьев» и «Организация сообществ муравьев», к идеям и методологии которых будут обращаться и новые поколения мирмекологов. А.А. Захаров фактически открыл новую главу в мирмекологии. Он выявил сложную многоуровневую систему внутри- и надсемейных социальных структур и обосновал их классификацию, ввел представление о двух сферах функционирования социума, продемонстрировал роль численности и обменов населением в становлении надсемейных образований – колоний и федераций, выделил типы многовидовых сообществ.

Наряду с биологией круг интересов Анатолия Александровича включал историю, социологию, лесоведение, биополитику и множество иных отраслей знания. К участию и обсуждению его разноплановых работ привлекались специалисты различного профиля – биохимики и математики, физиологи и генетики, экологи, лесники и зоологи. В напряженных дискуссиях рождались задачи и оттачивались формулировки.

Познавая мир муравьев на протяжении всей жизни, Анатолий Александрович относился к ним бережно, скорее, как к полноправным участникам, а не только объектам исследования. Много сил и внимания уделялось охране и расселению рыжих лесных муравьев. По его инициативе в Солнечногорском районе Московской области рядом с деревней Пешки был создан мирмекологический заказник «Верхняя Клязьма», где на протяжении более 40 лет под его наблюдением находились сотни муравейников.

Роль А.А. Захарова в работе Всесоюзных и Всероссийских мирмекологических симпозиумов невозможно переоценить. Он был активным участником всех симпозиумов, начиная с первого, в 1963 г. После 1991 г. Анатолий Александрович стимулировал, а часто и возглавлял их подготовку и проведение. На его плечи ложилась значительная часть организационной

и редакторской работы. По его инициативе начала создаваться Всероссийская исследовательская программа «Мониторинг муравьев Формика», в которой им разработана надежная методическая основа для многолетнего изучения сообществ муравьев России.

Вовлекая новых исследователей в сферу мирмекологии, он всегда приветствовал самостоятельный выбор тематики. Единственным требованием к любому конкретному исследованию оставалось обязательное знакомство с различными аспектами биологии муравьев, без чего невозможно истинное понимание этой уникальной группы насекомых. Неслучайно программа симпозиумов, со временем меняясь, оставалась всегда разнообразной.

Настоящий Симпозиум не станет исключением. В сборнике материалов наряду с традиционными разделами появились новые, в частности – генетика муравьев и разработки в области биоподобных технических систем.

*Е.А. Гороховская
Д.Н. Горюнов
Е.В. Бургов
Е.Б. Федосеева*

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Содержание.....	7
1. Общие вопросы биосоциальности	10
<i>Гороховская Е.А.</i> Изучение эволюции муравьев с позиций эволюционной биологии развития	10
<i>Богатырева О.А.</i> Фундаментальный закон самоорганизации и кризисное управление в муравейнике	16
<i>Русина Л.Ю.</i> Некоторые аспекты целостности популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae).....	22
<i>Карцев В.М.</i> Когнитивные способности насекомых	27
2. Биоценотические связи и роль муравьев в экосистемах	33
<i>Новгородова Т.А., Нгуен Ван Тхинь.</i> Спектр углеводных ресурсов муравьев в муссонных тропических лесах Вьетнама в сухой сезон	33
<i>Рыбалов Л.Б.</i> Взаимоотношения рыжих лесных муравьев, почвенных беспозвоночных и медведей в тайге Северной Карелии (Костомукшский заповедник)	38
<i>Огурцов С.С., Федосеева Е.Б., Желтухин А.С.</i> Модель пространственного распределения купольных гнезд муравьев как пищевого ресурса буроого медведя в южной тайге	44
<i>Владимирова Н.В., Семичёва Д.И., Новгородова Т.А.</i> Роль муравьев в формировании сообществ почвенных микроартропод на золоотвалах ТЭЦ.....	50
<i>Беланов И.П., Тараненко Д.Е., Владимирова Н.В., Новгородова Т.А.</i> Влияние муравьев на свойства почв техногенных ландшафтов формирующихся на поверхности золоотвалов ТЭЦ в посттехногенный период	56
3. Организация сообществ муравьев	61
<i>Новгородова Т.А.</i> Способность <i>Formica lemani</i> формировать крупные поселения.....	61
<i>Блинова С.В., Каучакова Т.А.</i> Мирмекокомплексы золошлаковых отвалов Кемеровской ТЭЦ	66
<i>Попкова Т.В., Зрянин В.А.</i> Эффективность использования ресурсов муравьями почвенно-подстилочного комплекса в двух типах муссонного тропического леса ...	70
4. Гнезда муравьев	76
<i>Бургов Е.В., Локтеев Д.С.</i> 3d-моделирование муравейников	76
<i>Кокорева А.А., Голиченков М.В., Приболовец А.И., Бутылкина М.А., Болотов А.Г., Тюгай З., Максимова И.В.</i> Физические свойства слабозрелых постагрогенных песчаных почв под гнездами муравьев (Рязанская область)	82
<i>Воробьев А.Ю., Бургов Е.В., Кокорева А.А., Кадыров А.С.</i> Физико-химические свойства почвенных частей гнезд рыжих лесных муравьев Рязанской Мещеры: предварительные данные	88
<i>Захаров Р.А., Рыков А.М.</i> Фенология биоповреждений гнезд рыжих лесных муравьев в различных ландшафтах Пинежского заповедника	93

5. Поведение муравьев	96
Головачёв А.Ю., Пантелева С.Н., Резникова Ж.И. Поведенческие механизмы самоорганизации при спасении расплода у <i>Myrmica rubra</i>	96
Левочкин Д.А., Яковлева С.А. Реакция муравьев <i>Camponotus baldacii</i> на «зеркальный» тест	99
Круглов Е.А. Эксперимент по созданию и поддержанию семьи <i>Formica sanguinea</i> в рамках школьной исследовательской работы.....	105
Брунс Л.С., Горюнов Д.Н. Организация охоты у муравьев <i>Formica exsecta</i>	111
Путятин Т.С., Шиловский Г.А. К вопросу об изучении культуры у муравьев	114
Зенин И.В., Путятин Т.С. О передаче поведенческих навыков у муравьев <i>Monomorium floricola</i>	119
6. Фауна, население и ландшафтное распределение муравьев	123
Козлова А.А., Зрянин В.А. Анализ ландшафтного распределения рыжих лесных муравьев в Среднем Поволжье на основе геоинформационных систем	123
Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. Высотно-поясная изменчивость населения муравьев Центрального Алтая.....	128
Юсупов З.М. Новые находки и дополнения к фауне муравьев рода <i>Temnothorax</i> Mayr (Hymenoptera, Formicidae) европейской части России и Кавказа	134
Хвалецкий Д.В. Список и интересные находки видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) в Калужской области	137
Шевченко Д.М. К изучению муравьев лесных насаждений поймы Нижнего Дона	142
Красильников В.А. К фауне муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Чувашской Республики и редких ее элементах.....	147
Поспелова А.Д. Состав сообществ муравьев Кунгурской лесостепи: предварительные данные	152
Саад Р., Гилев А.В. Заметки о муравьях провинции Латакия (Сирия)	157
7. Систематика, морфология и палеонтология муравьев	160
Ваулин О.В., Новгородова Т.А. Применимость PCR-RFLP генов мтДНК для разделения видов муравьев.....	160
Гилев А.В. Изменчивость хетотаксии у рыжих лесных муравьев	164
Дубовиков Д.А., Жарков Д.М. Новые сининкклюзы муравьев эоценовых янтарей Европы в свете палеоэкологических данных	169
Перфильева К.С. Муравьи бирманского янтара, спустя четверть века исследований: загадка морфологических особенностей	175
8. Анатомия, физиология и генетика муравьев	182
Жигульская З.А. Популяционная изменчивость холодостойкости муравьев <i>Formica candida</i> в верховьях Колымы.....	182
Федосеева Е.Б. Состояние внутренних органов самок муравьев <i>Formica cinerea</i> и <i>Lasius fuliginosus</i> в период брачного лета.....	188
Гревцова Н.А. Сезонные изменения физиологического состояния рабочих разных функциональных групп у рыжих лесных муравьев	193

<i>Яковлев И.К., Тиунов А.В., Резникова Ж.И.</i> Связанная с сезонностью и функциональной специализацией изменчивость пищевого статуса рабочих особей у рыжих лесных муравьев	199
<i>Рябинин А.С., Быков Р.А., Илинский Ю.Ю.</i> Предварительный анализ изолятов <i>Wolbachia</i> муравьев умеренного и тропического поясов	201
<i>Скобеева В.А., Федосеева Е.Б.</i> Определение наличия экспрессии гена конвенционального вителлогенина у рабочих и крылатых особей <i>Formica rufa</i>	205
<i>Скобеева В.А., Джабраилов В.Д.</i> Сравнение экспрессии цитохромов семейства CYP 450 9e2 у рабочих особей <i>Lasius niger</i> и <i>Lasius fuliginosus</i>	208
9. Биоподобные технические системы	211
<i>Карпов В.Э.</i> К вопросу об ориентации анимата: запоминание пути без карты	211
<i>Карпова И.П.</i> Об одном биоинспирированном подходе к ориентации роботов.....	217
<i>Сорокоумов П.С., Гревцова Н.А., Нагорных К.Е.</i> Моделирование подобного муравьям шагающего робота.....	223
10. Муравьи в экологическом образовании и просвещении	229
<i>Малахов В.С., Курмин Я.А.</i> «Тропа муравейников» как способ вовлечения школьников в эколого-просветительскую деятельность Кенозерского национального парка	229
Авторский указатель	232

1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ БИОСОЦИАЛЬНОСТИ

ИЗУЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ МУРАВЬЕВ С ПОЗИЦИЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

Гороховская Е.А.

Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, г. Москва
elglasius@gmail.com

В области эволюционных исследований в середине 1990-х гг. возникло новое направление – эволюционная биология развития, или *evo-devo* (сокращение от английского термина “*evolutionary developmental biology*”). Появление *evo-devo* связано с выдающимися открытиями в области молекулярной генетики онтогенеза. Эти открытия, прежде всего, относятся к изучению главных регуляторных генов (*master control genes*). Согласно современным представлениям развитие организма в онтогенезе происходит благодаря функционированию организованных по иерархическому принципу сложных сетей взаимодействующих генов и их продуктов. Клетка и организм в целом используют гены как инструменты (подробнее см., Гороховская, 2019).

Центральное место в этих сетях занимает генетический набор инструментов (*genetic toolkit*) – комплекс консервативных регуляторных генов, определяющих план строения организма и основные его части. В этом инструментарии есть две разновидности генов. Во-первых, это гены, белковые продукты которых являются транскрипционными факторами, регулирующими работу множества других генов. Ко второй разновидности относятся гены, которые кодируют белки сигнальных путей, определяющих взаимодействия между клетками развивающегося зародыша.

К этим генам относятся сегрегационные гены, отвечающие за разделение тела на части; гомеозисные гены, обеспечивающие качественную специфику частей тела; гены, запускающие формирование органов и ряд других. Мутации отдельных генов, входящих в генетический набор инструментов, приводят к резким изменениям в строении организма. Большинство этих консервативных генов-инструментов поразительно сходны у самых разных животных, особенно у билатерально-симметричных. Такое сходство породило представление о гомологии генов, названной глубокой гомологией (Shubin et al., 2009). Специфичными являются генные регуляторные сети, в которые они входят. Взаимодействия в этих сетях определяют время, место и характер экспрессии генов в ходе онтогенеза.

В соответствие с evo-devo характер эволюции обусловлен закономерностями устройства и функционирования генетического аппарата, обеспечивающего онтогенез. В связи с новыми представлениями об устройстве генома в evo-devo происходит отказ от понимания макроэволюции исключительно как постепенного накопления мелких изменений. Крупные эволюционные трансформации возникают только при мутациях главных регуляторных генов, резко меняющих ход эмбриогенеза в результате перестройки регуляторных сетей, вследствие чего сразу изменяются важные признаки организма и даже его план строения. Таким образом способны возникать новые признаки крупного таксономического уровня – семейства, отряда, класса, типа. Видообразование также может происходить быстро за счет мутаций немногих генов. Согласно эволюционной биологии развития в организме заданы направления и ограничения эволюции на уровне регуляторных сетей генов.

Поскольку для создания полноценной эволюционной теории необходимо понимание того, как взаимодействуют внешняя среда и молекулярно-генетические механизмы онтогенеза, и какие эволюционные последствия имеет такая связь, в рамках evo-devo возникла экологическая эволюционная биология развития (eco-evo-devo).

Весьма заметно продвижение с позиций evo-devo в понимании эволюции социальных насекомых. Начальные этапы – от одиночного к зарождающейся социальности – представляют собой сдвиги во времени и месте экспрессии консервативных генов и эпигенетические изменения. На промежуточных этапах – от зарождающейся к примитивной социальности – возникают изменения регуляторных последовательностей и последовательностей, кодирующих белки. На поздних этапах ко всему этому добавляются большие изменения генома: появление новых генов, расширение или сокращения семейств генов, изменение структуры генома (Rehan, Toth, 2015; Toth, Rehan, 2017).

У муравьев было изучено функционирование гомеостатического гена *abdominal-A*, отвечающего за специфику передних, брюшных сегментов. У большинства насекомых данный ген обеспечивает развитие последовательности этих сегментов, однотипных по своему строению. Однако у муравьев присутствуют существенные различия между указанными сегментами, поскольку первый из них слит с грудными сегментами, а следующий либо обычный сегмент, как у *Dolichoderinae*, либо образует второй членик петиоля, как у *Mutomicinae*. У всех муравьев ген *abdominal-A* идентичен. Морфологическая дифференциация брюшных сегментов возникает за счет различий в экспрессии этого гена в ходе онтогенеза. Было показано, что у *Linepithema humile* и *Monomorium pharaonis* паттерн экспрессии *abdominal-A* разный на ранней стадии развития (Niculita, 2006).

В ходе эволюции у муравьев возникли генетические механизмы, обеспечивающие в онтогенезе полифенизм каст, обладающих разными морфологическими и поведенческими признаками. На изучении эволюции муравьев в рамках evo-devo и особенно evo-evo-devo специализируется канадская лаборатория под руководством Эхаба Абухейфа (Ehab Abouheif). Так, в этой лаборатории исследовали в семействах Formicidae и Myrmecidae эволюцию связанных с формированием крыльев генных регуляторных сетей, благодаря которым в онтогенезе возникают крылатые самки и бескрылые рабочие (Hanna, Abouheif, 2021). Формирование крыльев у насекомых регулируют целый ряд консервативных генов. Авторы исследования установили, что, хотя крыловой полифенизм при возникновении муравьев появился сразу, генетические механизмы в его основе были изменчивы. Выяснилось, что разные гены из этой консервативной группы меняли свою активность в онтогенезе рабочих как у разных изученных ими видов муравьев, так и при формировании бескрылых подкаст рабочих внутри одного вида. Например, экспрессия консервативного гена *engrailed* отсутствовала у *Formica nitidiventris*, *Crematogaster lineolata* и у мелких рабочих *Pheidole morrisi*, но присутствовала у касты солдат *P. morrisi*. Поскольку не все указанные консервативные гены были пока исследованы, авторы допускают существование среди них и таких генов, подавляющих развитие крыльев, которые у всех этих видов муравьев одни и те же.

В той же лаборатории выявили существование древнего генетического потенциала в роде *Pheidole* для формирования подкасты суперсолдат, которая в ходе параллельной эволюции возникла независимо у *P. rhea* и *P. obtusospinosa*. По мнению исследователей, эта эволюция была связана с видоизменением генетической регуляции ювенильного гормона и экспрессии консервативного гена *spalt (sal)*, определяющей формирование рудиментарных крыловых дисков (Rajakumar et al., 2012).

В настоящее время исследуется существование консервативных генетических механизмов, которые влияют на поведение и его пластичность у социальных насекомых вообще и у муравьев в частности. Исследование эволюции поведения в evo-devo началось позже изучения морфологии, и связано с большими трудностями. Морфологические изменения в результате генетических преобразований можно наблюдать непосредственно. А поведение – сложный результат деятельности нервной системы, взаимодействующей с другими частями тела и окружающей средой. К эволюции поведения приводят: эволюция сенсорных нейронных сетей и чувствительности к сенсорным стимулам; эволюция нервной основы моторного поведения; эволюция активности нейромодуляторов в многофункциональных нервных сетях; эволюционные изменения

активности гормонов и скелетно-мышечной системы (Katz, 2011). Evo-devo исследует генные наборы инструментов, определяющие поведение, и сети их взаимодействия. Сложные нервные системы филогенетически консервативны, но при этом все время возникают особые формы видоспецифичного поведения. Гены, ответственные за нервную систему, занимают большую часть генома и довольно консервативны. Они длинные с большой регуляторной системой, что увеличивает число сайтов ДНК для быстрой трансформации поведения. В этой части генома заложены возможности для быстрой эволюции поведения и его пластичности благодаря мутациям немногих генов. Имеющиеся данные о параллельной независимой эволюции поведения у животных, позволяют предположить существование генетической предрасположенности к возникновению определенного поведения (Katz, 2011).

Одна из целей исследования эволюции поведения у муравьев в рамках evo-devo – определить генные регуляторные сети для каждой касты социального насекомого и выяснить, как результаты функционирования генных регуляторных сетей одной касты могут оказывать воздействие на генные регуляторные сети другой касты. Активно изучается характер экспрессии консервативных генов, определяющих поведение разных каст у муравьев. Так, было показано, что ген *foraging*, связанный с фуражировочным поведением, является консервативным у разных социальных насекомых, но экспрессия этого гена различается. У фуражиров муравья *Pogonomyrmex barbatus* самый низкий уровень экспрессии этого гена по сравнению с рабочими, выполняющими другие задачи. У фуражиров медоносной пчелы ситуация с экспрессией этого гена обратная (Ingram et al., 2005).

Крупные рабочие муравья *Pheidole pallidula*, отвечающие за защиту гнезда, при необходимости могут переключаться на фуражировку, которой занимаются мелкие рабочие. Выяснилось, что ген фуражировки *ppsf* опосредует это переключение. У крупных рабочих экспрессия этого гена в мозгу выше, чем у мелких. Эксперименты показали, что в присутствии фуражировочного стимула его экспрессия понижается, а при необходимости защиты повышается (Lucas, Sokolowski, 2009).

Еще одним генетическим механизмом социального поведения у муравьев являются супергены. Оказалось, что существование у *Solenopsis invicta* моногинных или полигинных форм семей определяется супергеном *social b* (*Sb*). У моногинных семей этот суперген отсутствует, а у полигинных семей присутствует. Рабочие из полигинных семей принимают в гнездо только размножающихся самок, обладающих этим супергеном. Молодые крылатые самки без этого супергена при достижении зрелости уничтожаются в родном гнезде или при попытке проникнуть в чужое гнездо (Zeng et al., 2022). Суперген, занимающий половину 16-

ой хромосомы и по сути ведущий себя подобно отдельной хромосоме, получил также название «социальная хромосома». Оказалось, что этот суперген может распространяться не только между популяциями одного вида, но и между разными видами, преодолевая межвидовой барьер. Было обнаружено, что *social b*, порождающий у *S. invicta* полигинность, сначала в ходе эволюции возник у *S. invicta*, а затем путем интрогрессивной гибридизации проник в геном других видов этого рода, обладающих таким же социальным диморфизмом, среди которых *S. richteri*, *S. interrupta*, *S. megergates* (Stolle et al., 2022).

Еще одна социальная хромосома LG3 обнаружена у *Formica selysi*, которая также связана с существованием у этого муравья моногинных и полигинных форм (Toth, Rehan, 2017). Исследователи, обнаружившие этот факт у *F. selysi*, полагают, что такая конвергенция между *S. invicta* и *F. selysi* на фенотипическом уровне и на уровне генетической архитектуры, указывает на общие генетические механизмы, лежащие в основе изменений социальной организации (Purcell et al., 2014).

Литература

- Гороховская Е.А., 2019. Эволюционная биология развития и эволюция птиц // Зоол. журн. Т. 98. № 12. С. 1349-1360.
- Hanna L., Abouheif E., 2021. The origin of wing polyphenism in ants: An eco-evo-devo perspective // Current Topics in Developmental Biology. Vol. 141. Ed. by S. Gilbert. P. 279-336.
- Ingram K.K., Oefner P., Gordon D.M., 2005. Task-specific expression of the *foraging* gene in harvester ants // Mol. Ecol.. Vol. 14. P. 813-818.
- Katz P.S., 2011. Neural mechanisms underlying the evolvability of behavior // Phil. Trans. R. Soc. B. Vol. 366. P. 2086-2099.
- Lucasa Ch., Sokolowski M.B., 2009. Molecular basis for changes in behavioral state in ant social behaviors // PNAS. Vol. 106. No. 15. P. 351-356.
- Niculita H., 2006. Expression of *abdominal-A* homeotic gene in ants with different abdominal morphologies // Gene Expression Patterns. Vol. 6. P. 141-145.
- Purcell J. et al., 2014. Convergent genetic architecture underlies social organization in ants // Curr. Biol. Vol. 24. P. 2728-2732.
- Rajakumar R. et al., 2012. Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in ants // Science. Vol. 335. P. 79-82.
- Rehan S.M., Toth A.L., 2015. Climbing the social ladder: the molecular evolution of sociality // Trends Ecol. Evol. Vol. 30. P. 426-433.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S., 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty // Nature. Vol. 457. P. 818-823.
- Stolle E. et al., 2022. Recurring adaptive introgression of a supergene variant that determines social organization // Nat. Commun. Vol. 13: 1180. P. 1-7.
- Toth A.L., Rehan S.M., 2017. Molecular evolution of insect sociality: An eco-evo-devo Perspective // Annu. Rev. Entomol. Vol. 62. P. 419-442.
- Zeng H. et al., 2022. Characterization of queen supergene pheromone in the red imported fire ant using worker discrimination assays // J. Chem. Ecol. Vol. 48. P. 109-120.

AN EVOLUTIONARY DEVELOPMENTAL BIOLOGY APPROACH TO STUDY THE EVOLUTION OF ANTS

Gorokhovskaya E.A.

Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

Evolutionary developmental biology (evo-devo) is a new approach to understanding the evolutionary processes. The rise of evo-devo is closely related to the discoveries made in molecular developmental genetics, which demonstrate the development of an embryo to be controlled by gene regulatory networks organized and arranged hierarchically. Few mutations of important regulatory genes in these networks can lead to drastic evolutionary changes. Evo-devo studies of the evolution of ants have achieved important results concerning the appearance of key features of this group of eusocial insects, and the evolution of ant behavior.

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЙ ЗАКОН САМООРГАНИЗАЦИИ И КРИЗИСНОЕ УПРАВЛЕНИЕ В МУРАВЕЙНИКЕ

Богатырева О.А.

БиоТРИЗ Лтд, Великобритания, г. Бат
olga@biotriz.com

Есть книги с названиями «Жизнь среди слонов», «Жизни среди волков», а в моем случае существенный период моей биографии занимала жизнь среди муравьев. И в этом я не оригинальна в контексте данного симпозиума. Однако есть одна особенность – я изучала их индивидуальное поведение, и такая персонификация объекта наблюдения вносит серьезные коррективы в методы работы и интерпретацию результатов, связанные с необходимостью преодоления следующих ограничений:

1. Применение статистики абсолютно оправдано, когда мы ищем проявление неких *закономерностей*. Однако, они имеют слабое отношение к *законам*, что движут теми самыми закономерностями. Статистика необходима, но не достаточна, если мы ищем базовые законы. Как оказалось, законы скрыты в тех самых уникальных “выскакивающих вариантах”, единичных фактах, которые, указывают на то, что же движет теми или иными закономерностями поведения системы.

2. Наука в значительной степени описательна по своей сути. С этим ограничением я столкнулась, работая 20 лет в области разработки биоподобных технологий как в университете, так и в индустрии. Так же, как падающее яблоко на голову Ньютона говорит о гравитации не только яблок, но и остальных предметов, так и принципы поведения муравьев говорят о неких глобальных законах живых систем.

Итак, как нам удалось выявить способы управления кризисной ситуацией у муравьёв? В далеком 1973 году, участвуя в мирмекологических исследованиях, мне пришлось наблюдать политический кризис в колонии муравьёв, приведший к военным действиям между двумя семьями *Formica pratensis*. Основным триггером этого кризиса было проникновение рабочих, незнакомых муравьям-пограничникам лично, на верхний ярус травостоя, которое мы организовали с помощью сахарных кормушек. Разбалансировка плотности муравьёв на границе привела к военным действиям, которые утихли, как только мы ликвидировали кормушки. Этот случай запомнился мне надолго, так как показал, что плотность муравьев – это ключевой фактор формирования социальных отношений.

Однако это лишь выявленная закономерность. Остается вопрос: какие законы лежат в основе этой закономерности, и какие механизмы вовлечены в процесс проявления этих законов в разных контекстах.

Полное математическое обоснования и анализ экспериментов, проведенных в полевых условиях в Западной Сибири (Новосибирск, Казахстан, Тува) с 1975 по 2002 годы дано в моей книге на английском и французском языках (Bogatyreva, Shillerov, 2015), что является продолжением работы, опубликованной в книге «Синергетика Социальности» (Богатырева, Шиллеров, 1998). Последующие 20 лет я адаптирую формулировку выявленных законов к поведению сложных технических систем, к стратегическому менеджменту и организационному поведению, а также к управлению персоналом различных компаний. Во всех этих областях законы, о которых пойдет речь в этой статье, имеют различное феноменологическое проявление и для их практического использования необходима соответствующая интерпретация.

Итак, давайте посмотрим, что же такое плотность муравьев на участке, и с какими процессами она тесно связана. Оказалось, что ключевой аспект тут — взаимодействие муравьев друг с другом, передача информации. Иными словами, увеличение плотности муравьев на участке должно сопровождаться изменением характера их взаимодействия. Эти рассуждения натолкнули меня на то, что надо обратить внимание именно на структуру передачи информации в муравейнике и, если в эксперименте, плотность меняется, то надо проследить, что происходит с межличностными контактами.

Итак, материал по изучению коммуникации и индивидуального поведения меченых персональными и групповыми метками муравьев составил: 17 семей *Formica pratensis*, 13 семей *Formica uralensis*, 21 *Formica cunicularia*, 12 *Formica picea*, 3 *Camponotus saxatilis*, 9 *Camponotus japonicus atterimus*, 22 *Cataglyphis aenescens*.

Для того, чтобы заметить и описать процесс смены правил взаимодействия муравьев, мы создали им условия, при которых требовалась быстрая и кардинальная перестройка взаимодействий между особями. То есть по сути дела мы создали им 2 типа кризисов — внутренний (социальный, эксперимент проводился с *F. cunicularia glauca*) и внешний (экологический, эксперимент проводился с 2 семьями *F. cunicularia glauca* и *C. saxatilis*). Естественно, в обоих случаях были под наблюдением и многочисленные контрольные семьи этих видов муравьев той же численности.

В данной статье я ограничусь кратким описанием экспериментов, их анализ и результаты статистической обработки представлены в моей кандидатской, а затем — в докторской диссертации и книге “Синерге-

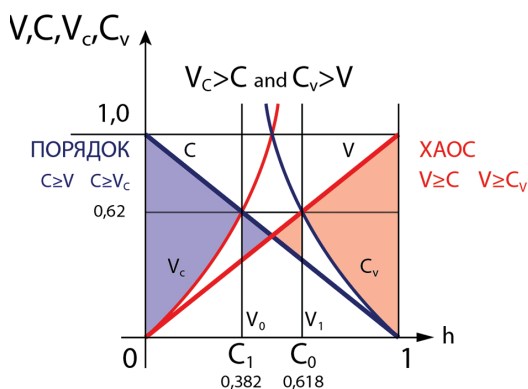


Рис. 1. Фундаментальный закон самоорганизации.

тика социальности” (1998), далее в английской и французской книгах (Bogatyreva, Shillerov, 1915).

Сначала я представлю фундаментальный закон самоорганизации, открытый нами. Затем расскажу, как он проявил себя в способах преодоления кризисов у муравьев. Фундаментальный закон самоорганизации действителен не только для социальных систем, но и всех биологических процессов (рис. 1).

Фундаментальный закон самоорганизации звучит так: «Зеркальная симметрия динамики информационного хаоса и порядка в системе создает две точки эмерджентного перехода (системного эффекта) в значениях золотого сечения». Иными словами возможно рассчитать и предсказать, когда система адаптируемая и устойчива (серединный коридор), когда устойчива, но жестко адаптирована (слева максимальный порядок и неминуемая смерть в изменяющихся условиях), а когда распадается (правая часть диаграммы — смерть от хаоса). У живых систем есть одно свойство, которое отличает их от неживого: это единственные системы на нашей планете, которые оперируют информацией (информационные технологии оперируют с данными, информация появляется только при участии человека). Поэтому фундаментальный закон самоорганизации (рис. 1) основан на математическом выражении: $h = \frac{H}{\log N}$, где h измеряет относительную степень неопределенности системы и изменяется в интервале от 0 до 1. H – максимально возможная неопределенность и N – количество взаимодействующих элементов в системе. В любом процессе развития происходят как структурирующие – C , так и нарушающие структуру события – V . Они составляют полное множество событий в системе, то есть $C+V=1$. На диаграмме (рис.1) показано отношение относительных и абсолютных мер этих показателей. Две точки перехода к полному “цар-

ствованию” либо порядка (слева на диаграмме), либо хаоса (справа на диаграмме) оказались золотым сечением, столь популярным в описании живых структур. Однако, по причине того, что никогда не упоминалась вторая точка системного перехода к разрушению, расположенная на диаграмме справа, идея золотого сечения не подтверждалась измерениями и статистикой и, соответственно, оставалась за рамками науки (Wheatley, 1999). Однако в этом уравнении есть еще и третье “неизвестное” – окружающая среда. Это очень разнообразная категория, и параметров у нее так много, что делает все уравнения практически нерешаемыми. Но у всех параметров есть одно общее свойство, и связано оно как раз тоже со взаимодействием социума со средой. Факторы среды также имеют информационный аспект и располагаются на третьей оси модели, которую мы в данной статье не рассматриваем.

Итак, вернемся к муравьям. Для того, чтобы увидеть, как что-то работает, надо сломать и посмотреть, как оно восстановится (или не восстановится).

Социальный кризис мы устроили у *F. cunicularia glauca*, увеличив их семью в течении пяти дней в 10 раз с помощью приемных куколок того же вида из других семей.

После вылупления молодые муравьи ринулись из гнезда на участок. Они беспорядочно бегали, создавая неразбериху и вызвали серьезные опасения у соседней семьи *L. niger*. Последние пришли ко входу в гнездо *F. cunicularia glauca* и стали методично убивать всех выходящих из гнезда. Налицо было нарушение “политического” равновесия. Такая миссия возымела эффект и появление рабочих *F. cunicularia glauca* на участок прекратилось совершенно. Муравьи взяли паузу, при этом они очень много контактировали друг с другом около гнезда. Через пару дней они возобновили свою фуражировочную активность, но... совершенно изменили стратегию: вместо индивидуальной, охота стала групповой. Старые муравьи возглавили группы молодых муравьев и разделили между собой участки вдоль возникшей дороги в травостое. Таким образом, появилось вторичное деление территории и групповая фуражировка, не выявленная нами у контрольных семей той же численности. После того, как новые правила установились, доля контактов между муравьями в их поведенческих репертуарах сократилась до обычного для муравьев этого вида значения.

Таким образом, впервые мы показали действие открытого нами фундаментального закона самоорганизации: семья муравьев прошла миллионы лет социальной эволюции за две недели.

Экологический кризис всегда связан с высокой неопределенностью во внешней среде и ее опасностью для индивидов и всего социума.

Поэтому цель второго эксперимента была посмотреть, как муравьи осваивают совершенно незнакомый им участок. Для этого мы переселили семью *F. cunicularia glauca* на совершенно незнакомый участок, выкопав ночью куб земли с гнездом, не нарушая его структуры и межличностных связей (что оказалось очень важным, потому, что если во время транспортировки камеры гнезда повреждались, групповые связи муравьев рушились, то такие семьи не выживали на новом месте). Итак, когда семья оказалась неожиданно на незнакомом участке, муравьи взяли паузу и вообще не выходили из гнезда. Но через сутки рабочие стали выбегать, кружить у входа и заходить обратно. Только 17 наиболее сообразительных муравьев из 300 вышли на разведку нового участка. Их задачей было в первую очередь не потеряться и определить визуальные ориентиры. Таким образом они построили структуру участка из системы ориентиров (камней, кустов, проплешин и т.д.) и стали приводить за собой следом и иногда приносить туда остальных муравьев. Эти 17 героев были из категории универсалов, как потом выяснилось, они успешно работали и как строители, и как охотники, и как трофобионты.

Итак, как же проявляется фундаментальный закон самоорганизации в сообществах муравьев? Основное свойство этого закона в балансе противоречивых параметров: тех, что структурируют и создают правила и тех, что структуру нарушают (связанные с волевым поведением типа “как хочу”). Итак, законы жизни муравейника таковы:

1. Закон противоречия и баланса интересов муравьев и их семьи. Универсалы или эксперты?

Баланс интересов особей и системы лежит в основе механизма социальной адаптации к изменчивой среде. Индивид: *“Хочу определенности и комфорта. Выбираю специализироваться и работать по стандартам под началом лидера, который отвечает за все и принимает решение”*. Ярким примером проявления этого закона является теория оптимальной фуражировки. Социум: *“Хочу взаимозаменяемости и универсальности моих частей, чтобы потеря одного из них не грозила бы потерей адаптивности и эволюционного успеха всего сообщества”*.

Соблюдение баланса между интересами особи и социума определяет структуру разделения функций и организацию семьи муравьев. В стабильной среде универсалы не эффективны, а в нестабильной среде специалисты не выживают, что мы и наблюдали в описанных выше стратегиях кризисного управления.

2. Закон сбалансированного управления: противоречие свободы и необходимости.

Модель управления регулируется балансом потока информации в иерархии группы.

Внешняя среда – существенный фактор определяющий структуру отношений и формы лидерства. В среде с высокой степенью непредсказуемости выживает система с жестким лидерством (то, что мы видели при экологическом кризисе у муравьёв).

Итак, поведение муравья очень разнообразно, и его жизнь – это постоянное принятие решений, зачастую творческих. Муравьи — не винтики в машине, каждый из них уникален, и целостность семьи держится на их отношениях друг с другом. Чтобы муравейник сохранился как целое, каждый должен знать общую обстановку и действовать соответственно. Муравьи могут изменить управление семьей на абсолютно не свойственный виду стиль организации семьи.

Литература

- Богатырева О.А., Шиллеров А.Е. 1998 Социальная синергетика. Новосибирск, изд-во СО РАН, 292стр.
- Bogatyreva O.A., Shillerov A.E. 2015 Biomimetic management: building a bridge between people and nature. CreateSpace, USA, 259 pp.
- Wheatley M.J. 1999 Leadership and the new science: discovering order in the chaotic world. San Francisco, Berrett-Koehler Publishers.

THE FUNDAMENTAL LAW OF SELF-ORGANISATION AND CRISIS MANAGEMENT IN ANT COLONIES

Bogatyreva O.A.

BioTRIZ Ltd, UK

The fundamental law of self-organisation: “The mirror symmetry of the dynamics of chaos and order in a system creates two points of emergent effects in the values of the golden ratio. In this paper we describe the manifestation of this law in field experiments modeling social and ecological crises. Ants demonstrated two different strategies of crisis management for each type of crisis, making a leap of millions of years of social evolution in two weeks.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЦЕЛОСТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТОВ (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Русина Л.Ю.

ГАУ Московский зоопарк, г. Москва
lirusina@yandex.ru

Социальные насекомые оказались удачным модельным объектом при изучении целостности и самоорганизации надорганизменных систем. Под углом самоорганизации были рассмотрены различные аспекты функционирования семей этих насекомых, в частности, строительная деятельность (Николис, Пригожин, 1990; Karsai, Penzes, 1993, 2000; Karsai, Wenzel, 2000), формирование иерархических отношений (Theraulaz et al., 1995), механизм принятия решений (Deneubourg, Goss, 1989), миграции муравьев-кочевников (Couzin, Franks, 2002) и др. Целостность надсемейных структур у рыжих лесных муравьев может быть не только оценена, но и непосредственно наблюдаться (Семенов, Захаров, 1987).

С синергетических позиций свойствами целостности обладают сложные системы, которые масштабно инвариантны, что означает «отсутствие у событий или объектов собственных характерных размеров, длительностей, энергий и т.п.» (Подлазов, 2005), чувствительны к слабым воздействиям и пребывают «на кромке хаоса», а именно в критической точке, где происходит изменение числа или типа состояний равновесия системы (Bak et al., 1987; Подлазов, 2009). О масштабной инвариантности свидетельствуют степенные распределения: $u(x) \sim x^{-(1+\alpha)}$, где x – некоторая характеристика рассматриваемой системы, а $\alpha \sim 1$ (Подлазов, 2005).

Масштабная инвариантность состояния широко распространена в природе и затрагивает разные признаки (Camazine et al., 2001; Gisiger, 2001). Вместе с тем, в биологических системах к масштабной инвариантности при определенных условиях приводят взаимодействия агентов (благодаря самоорганизации) (Kauffman, 1995; Ramasco et al., 2004). Поскольку для установления масштабной инвариантности требуются большие выборки, мы использовали несколько иной метод определения показателя распределения, выраженный в ранговом представлении (Подлазов, 2009).

Масштабно-инвариантные состояния в пространственной организации (расстояние до ближайшего соседа) обнаружены нами у загнездив-

шихся самок-основательниц *Polistes dominula* (Черноморский биосферный заповедник, Херсонская обл., 2004–2007 гг.) и *P. nimpha* в двух его поселениях (Луганский природный заповедник, Луганская обл., 2009) и урочище Вакаловщина, Сумская обл., 2010). Весной семьи распределены в пространстве неоднородно: отмечаются одиночные гнезда и их агрегации различных размеров. Самки, гнездящиеся поодиночке, и в скоплениях различаются морфологически (Русина, 2009). При этом появление скоплений самок-основательниц *P. dominula*, гнездящихся на степных растениях связано с социальными взаимодействиями особей, а не с факторами среды обитания, поскольку агрегации встречаются не только в неоднородных, но и в однородных биотопах, таких, как пырейники вдоль залива Черного моря, вокруг озер и в центре колков, тростниковые заросли и полынные. Число основательниц в скоплениях сходно с числом ближайших соседей при случайном распределении объектов (3.30 ± 0.41), полученной в компьютерной имитации (Грабовский, 1989). Это сходство дает основание полагать, что простейшие агрегации в популяциях являются производными структур, существующих в случайных распределениях объектов. Какими свойствами должны характеризоваться особи, чтобы сформировалась наблюдаемая картина их распределения? По предположению В.И. Грабовского (1990), к агрегации особей и к синхронизации их активности [рассмотрено на примере самцов певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae)] могут приводить эндогенные колебания потребности во взаимодействии. Формирование скоплений самок-основательниц и их гнезд может быть связано как с несинхронным началом гнездования у самок-основательниц разных морфотипов, так и с разной выраженностью у них уровня потребности в дополнительном питании и социальной стимуляции, что обусловлено трофическим режимом особей в их личиночном состоянии. Так, у ресоциальных видов ос на стадии яйца особи эквипотенциальны. Однако в зависимости от трофического режима на личиночной стадии (количество и качество корма, а также зараженность паразитами) у имаго формируются различия по фенотипическим показателям (размерам тела, характеру меланизации покровов, запасам жирового тела, поведению, плодовитости и др.) (Tibbetts, Curtis, 2007; Русина, 2009; Русина, Орлова, 2010, 2011). Среди перезимовавших самок-основательниц выделяется группа «генералистов», которые демонстрируют широкий спектр предпочтений в отношении сроков, мест и способов закладки гнезд. Их фенотип (размеры и меланиновый рисунок) позволяет предположить, что эти особи были выращены при относительно благоприятных условиях (Русина, 2009; Русина, Орлова, 2010). В их числе преобладают самки с темными

вариантами рисунка мезоскутума, которые раньше других приступают к гнездованию неподалеку от прошлогоднего материнского гнезда. Об этом свидетельствуют результаты экспериментального моделирования выхода самок-основательниц из оцепенения и анализа демографических параметров развития семей (Русина, 2009).

У самок, загнездившихся первыми, резко возрастает гормональная активность и повышается агрессивность, что позволяет им в случае подселения в гнездо других самок занять доминантную позицию в семейной иерархии (Röseler, 1991). Строительная активность этих основательниц и сами постройки, в свою очередь, привлекают других основательниц этой группы, со светлыми вариантами мезоскутума, склонных к более позднему гнездованию и закладывающих семьи на периферии скоплений. В догнездовой период такие самки на территории ЧБЗ питаются дополнительно, потребляя падь тли *Hyalopecterus pruni* (Homoptera, Aphididae).

Другую группу основательниц составляют самки-специалисты, которые также начинают гнездование после периода дополнительного питания, но при этом предпочитают основывать гнезда вблизи уже заложенных или подселяться в семьи основательниц первой группы, занимая там подчиненное положение. Более мелкие размеры и характер меланинового рисунка позволяют считать, что такие особи были выращены в условиях зараженности паразитами и/или пищевого дефицита, вызванного разными причинами. Тот факт, что рано гнездящиеся генералисты и специалисты встречаются чаще в скоплениях, тогда как поздно гнездящиеся генералисты – поодиночке или на периферии скоплений, можно объяснить, предположив, что потребность в дополнительном питании и во взаимодействии (социальной стимуляции) у самок выражена в разной степени. У части самок указанные потребности синхронизируются. Такие самки сходны между собой морфологически и, вероятно, физиологически. Присутствие инвариантных структур – небольших скоплений гнезд – может быть проявлением процессов самоорганизации (Пригожин, Стенгерс, 1986; Хакен, 1991). Такой механизм образования макроструктур (в том числе группировок) в неравновесной термодинамике получил название «принципа усиления флуктуации», а система в целом, характеризующаяся возникающими структурами, является самоорганизующейся системой.

Литература

- Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем // Поведение животных и человека. Сходства и различия. С. 187–204.
- Грабовский В.И. 1990. Пространственная организация брачного поселения певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae) // Зоол. журн. Т. 69. № 5. С. 26–39.
- Николис Г., Пригожин И. 1990. Познавание сложного. М.: Мир. 344 с.
- Подлазов А.В. 2005. Теория самоорганизованной критичности – наука о сложности // Будущее прикладной математики. Лекции для молодых исследователей / Ред. Г.Г. Малинецкий. – М.: Эдиториал УРСС, 2005. С.404–426.
- Подлазов А.В. 2009. Закон Ципфа и модели конкурентного роста // Новое в синергетике. Нелинейность в современном естествознании / Ред. Г.Г. Малинецкий / Синергетика: от прошлого к будущему. М.: ЛИБРОКОМ. С. 229–256.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. М.: Прогресс. 432 с.
- Русина Л.Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Тр. Русск. энтомол. общ-ва. Т. 79. 217 с.
- Русина Л.Ю., Орлова К.С. 2010. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц осы *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии // Тр. Рус. энтомол. общ-ва. Т. 81. № 2. С. 165–171.
- Русина Л.Ю., Орлова К.С. 2011. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes nimpha* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) // Энтомол. обзор. Т. 90. № 2. С. 241–248.
- Семенов С.М., Захаров А.А. 1987. Обмены особями как механизм поддержания целостности поселений муравьев // Зоол. журн. Т. 66. № 6. С. 868–876.
- Хакен Г. 1991. Информация и самоорганизация. Макроскопический подход к сложным системам. М.: Мир. 240 с.
- Camazine S., Deneubourg J.-L., Franks N. R., Sneyd J., Theraulaz G., Bonabeau E. 2001. Self-organization in biological systems. Princeton: Princeton Univ. Press. 538 p.
- Couzin I.D., Franks N.R. 2002. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 270. № 1511. P. 139–146.
- Deneubourg J.L., Goss S. 1989. Collective patterns and decision making // Ethol. Ecol. Evol. V. 1. P. 295–311.
- Gisiger T. 2001. Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism? // Biol. Rev. V. 76. P. 161–209.
- Kauffman S. 1995. At home in the universe: the search for the laws of self-organization and complexity. Oxford University Press. 321 pp.
- Karsai I., Penzes Z. 1993. Comb building in social wasps: self-organization and stigmergic script // J. Theor. Biol. V. 161. P. 505–525.
- Karsai I., Penzes Z. 2000. Optimality of cell arrangement and rules of thumb of cell initiation in *Polistes dominulus*: a modeling approach // Behav. Ecol. V. 11. P. 387–395.
- Karsai I., Wenzel J.W. 2000. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps // J. Insect Behav. V.13. P. 111–140.
- Ramasco J.J., Dorogovtsev S.N., Pastor-Satorras R. 2004. Self-organization of collaboration networks // Phys. Rev. E. V. 70. № 3.
- Röseler, P.-F. 1991. Reproductive competition during colony establishment // The social biology of wasps / Eds. K.G. Ross, R.W. Matthews. New York: Cornell University Press. P. 309–335.

- Theraulaz G., Bonabeau E., Deneubourg J.-L. 1995. Self-organization of hierarchies in animal societies: the case of the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ // J. Theor. Biol. V. 174. P. 313–323.
- Tibbetts E. A., Curtis T. 2007. Rearing conditions influence quality signals but not individual identity signals in *Polistes* wasps // Behav. Ecol. V. 18. P. 602–607.

SOME ASPECTS OF THE INTEGRITY OF POLISTES WASPS POPULATION

Rusina L.Yu.

SAI “Moscow Zoo”, Moscow

Scale invariance in spatial organization (distance to the nearest neighbor colony) was found in local populations of *Polistes dominula* and *P. nimpha* in spring. The formation of clusters of foundresses and their colonies can be associated both with the non-synchronous nest construction activity of females of different morphotypes, and with their different need for additional nutrition and social stimulation, which is due to the trophic regime of individuals in their larval state.

КОГНИТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ НАСЕКОМЫХ

Карцев В.М.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, г. Москва
v-kartsev@yandex.ru

В термин когнитивные способности животных (cognition) разные авторы вкладывают различный смысл, не говоря уже об использовании понятия «когнитивный» в психологии человека. Мы понимаем под когнитивным поведением способность к усвоению причинно-следственных связей более высокого порядка, нежели просто обучение типа «стимул-ответ». Начиная с самой первой работы на эту тему (Мазохин-Поршняков, 1968; Mazokhin, 1969), исследователи основной целью ставят поиск различных критериев и добывают все новые доказательства способности животных к когнитивной (интеллектуальной) деятельности. В результате таких поисков во второй половине XX века был сделан вывод о значительном конвергентном сходстве в поведении позвоночных животных и насекомых (Мазохин-Поршняков, 1981; Bitterman, 1987). Однако есть ли принципиальные различия в организации поведения тех и других, до сих пор не вполне ясно, а это один из основных вопросов. Хотелось бы также дополнить поиск пределов когнитивных способностей насекомых и других животных еще и рассмотрением всей системы событий в экспериментах – обратить внимание на особей, которые не решают задачу и вообще не учатся, проанализировать индивидуальную изменчивость, которая пока тщательно исследована только в отношении различных функциональных групп муравьев (Reznikova, 2020).

Обычно когнитивные способности насекомых изучают на видах, ведущих общественный образ жизни, рабочие которых многократно выходят из гнезда и возвращаются с добычей (central place foragers). Понятно, что чем на большем числе объектов исследована проблема, тем лучше. Однако надо «правильно спросить». Например, в классических опытах Л.В. Крушинского по экстраполяции едва ли стоило предлагать курице, подобно собаке, преследовать движущуюся кормушку. Мы не раз говорили о необходимости оценивать в каждом случае степень естественности задачи для изучаемого вида животных (Карцев, Мазохин-Поршняков, 1982, Kartsev, 1996), хотя стандартизировать эту про-

цедуру до сих пор невозможно. Если взять недавние известные работы, в которых шмели челюстями вытягивали скрытые за ширмой кормушки (Loukola et al., 2017), то надо отметить, что такие эксперименты едва ли удались бы на медоносной пчеле, которая не склонна манипулировать с цветками, хотя в природе прекрасно находит отверстия в венчиках цветков, проделанные шмелями-операторами (личные наблюдения). И уж конечно эксперименты не удались бы на сравнительно мелких одинокных пчелах. Однако и у них, если поискать, есть свои когнитивные таланты (Loukola et al., 2020). Несомненно, вытягивание кормушек интересно было бы изучить также на муравьях, причем на разных видах.

В наших теоретических построениях примером логически легкой, но неестественной задачи часто служил сбор сиропа («нектара») из двух кормушек – искусственных цветков, чередуемых с двумя такими же цветками, но с раствором поваренной соли. Считается, что соль служит отрицательным подкреплением, ускоряющим обучение, хотя опубликованные данные, доказывающие это, нам неизвестны. Сравнивали поведение медоносной пчелы и складчатокрылых ос (*Vespidae*). По запаху пчелы и осы соль и сахар не различают. Цветки располагали в ряд 1-2-3-4.

Начнем с более естественной ситуации. В первом эксперименте сироп наливали во все цветки, по $\frac{1}{4}$ индивидуальной пчелиной или осиней порции. Фуражир заполнял зоб и улетал в гнездо. За время его отсутствия сироп доливали – «нектар» как бы выделялся вновь. Основной вопрос состоял в том, будут ли пчелы и осы оптимизировать свое поведение – выбирать лишь заполненные цветки и избегать только что опустошенных? Сама по себе повторная проверка цветка не отнимает много сил, и если бы насекомое выбирало цветки случайно – пока не соберет полную порцию (без этого фуражир в гнездо не возвращается), то и такую стратегию можно считать приемлемой, хотя и не оптимальной (в других опытах нам встречались особи, которые не обучались различению объектов в паре). Однако в описываемом эксперименте такого ни разу не наблюдалось.

Всего было изучено пять особей. У каждой из них статистически достоверно преобладали случаи, когда пчела посещала все цветки однократно (в любом порядке). Похожие результаты получены и для ос. Порядок, в котором пчелы и осы выбирали цветки, тоже оказался не случайным. Большинство насекомых обучались летать, начиная с того или иного края и выбирая все цветки подряд.

Но вот – второй эксперимент – сироп поместили только в 1-ый и 3-ий цветки (по $\frac{1}{2}$ от полной порции), а во 2-ом и 4-ом была соль. Таким образом, расположенные в ряд цветки чередовались: сироп–соль–си-

роп–соль. Здесь задача состояла в том, чтобы собрать сироп, не посещая солевые цветки. Как и в прошлый раз, проба «неправильного» объекта тоже может расцениваться как достаточно адаптивная стратегия.

Изучали новых особей, не имевших опыта посещения искусственных цветков, поэтому им не надо было переучиваться. Большинство насекомых, как пчел, так и ос, после периода обучения при первой посадке предпочитали 1-й цветок, где наполовину заполняли зоб. Но затем все шло по-разному. Пчелы закономерно перелетали на соседний – 2-ой – цветок и раз за разом попадали в соль (таблица, верхняя часть). Заметим, что хотя пчелы и не обучились избегать солевой цветок, они обучились пробовать содержимое стаканчика бегло. Что касается ос, то они, хотя и с трудом, выучивались миновать соль. Они летали 1–3 (и почти никогда 3–1) достоверно чаще, чем это могло бы быть случайно.

Итак, у нас есть показательный статистически подтвержденный пример. Приведем простейшие расчеты нулевой гипотезы. Приближаясь к экспериментальной установке (покрытая стеклом арена размером 50х50 см), летающее насекомое сперва должно выбрать между двумя цветками с приманкой и двумя такими же цветками с раствором соли. Вероятность случайно сделать первый удачный выбор составляет $\frac{1}{2}$ (50%). Затем, чтобы насытиться, надо перелететь на один из трех оставшихся цветов, среди которых один с приманкой и два с солью. Вероятность второго удачного шага составляет $\frac{1}{3}$. При каждом возвращении за очередной порцией корма (прилете) вероятность случайно выбрать цветки с приманкой, минуя цветки с солью, составляет $\frac{1}{2} \times \frac{1}{3} = \frac{1}{6}$ (произведение вероятностей независимых событий), или около 16.7 %. Это и есть наша нулевая гипотеза.

Назовем прилеты, в которых пчела собрала сироп, не попробовав соль, «правильными» (в таблице знак «+»), а такие, где пробовала соль – «ошибочными» («-»). Проведя эксперимента в пяти повторностях (изучив пять особей), мы получили в среднем всего лишь 5% правильных прилетов, что при имеющихся абсолютных значениях достоверно ($P < 0.01$) меньше расчетного значения. У четырех из пяти особей ошибочных прилетов было достоверно больше, чем в соответствии с нулевой гипотезой. Размах составлял от 2% до 15%. Это важный показатель, по которому, хотя и косвенно, можно судить о степени естественности задачи. Здесь размах (индивидуальная изменчивость) довольно большой – задача неестественная. Чем больше индивидуальная изменчивость, тем больший нужен статистический материал, желательно было бы изучить не пять, а десятки особей...

Казалось бы, пример оценки степени естественности задачи достаточно убедителен. Работает и сравнительный подход (всеядные осы

Таблица. Поиск пчелами двух искусственных цветков с приманкой среди двух внешне таких же цветков без приманки

Порядковый № пчелы	Соотношение +:-*	Доля +, %	P
<i>Apis mellifera mellifera</i>			
1	4:95	4	P<0,01!
2	8:47	15	P>0,05
3	1:60	2	P<0,01!
4	3:77	4	P<0,01!
5	1:59	2	P<0,01!
Σ	17:338^A	5	P<0,01!
<i>Apis mellifera carpatica</i>			
1	3:34	8	P>0,05
2	6:64	9	P>0,05
3	17:52	25	P>0,05
4	9:62	23	P>0,05
5	11:43	20	P>0,05
Σ	47:255^B	15	P>0,05
<i>Apis mellifera caucasica</i>			
1	12:49	20	P>0,05
2	7:63	10	P>0,05
3	10:40	20	P>0,05
4	28:42	40	P<0,01
5	19:51	27	P<0,05
6	22:48	31	P<0,01
7	7:55	11	P>0,05
Σ	105:348^C	23	P<0,01

*«+» – пчела посетила цветки с приманкой, не обследуя цветки без приманки, «-» – при сборе корма пчела проверяла цветки без приманки. P – достоверность различий между эмпирическим и теоретическим распределением (произведение вероятностей выбора первого, затем второго цветка с приманкой – $1/2 \times 1/3 \approx 16,7\%$); знаком «!» отмечены события, когда пчела закономерно проверяла цветки без приманки. Разными надстрочными символами (A, B или C) в строках «Σ» помечены достоверно (P<0,01) различающиеся эмпирические распределения.

оказались «умнее» пчел-антофилов). Однако эксперименты с пчелами повторили в связи с решением новых проблем, и результаты оказались другими. Все приведенные выше данные касались среднерусской, или темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera*. У карпатской пчелы *A. mellifera carpatica* доля правильных прилетов составила в среднем 15% (середина таблицы), что достоверно выше, чем у среднерусской пчелы. А у серой горной кавказской *A. mellifera caucasica* эта доля оказалась еще достоверно выше – 23% (низ таблицы). У кавказской пчелы, в отличие от пчел других пород, доля правильных прилетов достоверно превышала теоретический уровень (16.7%). Таким образом, при изучении

поведения животных в сложных нестандартных ситуациях – а именно такими и являются когнитивные задачи – приходится учитывать столько факторов, что общие выводы надо делать с большой осторожностью.

Одно из сравнительно новых направлений – решение насекомыми (пчелами) задач типа «если..., то», или контекстное обучение, *contextual learning* (Collett, Kelber, 1988; Kartsev et al., 2015). В частности, мы выяснили, что пчелы и осы могут принимать решение о выборе того или иного объекта в паре в зависимости от места предъявления этих объектов. Место предъявления служит как бы переключателем. Это уже не просто обучение, а более сложная (когнитивная?) операция. Но узнают ли насекомые знакомые (зрительные) стимулы на новом месте? Против ожидания, ответ на этот вопрос оказался неоднозначным: могут узнавать (посещает же пчела множество цветков на значительной площади), но могут и не узнавать, по крайней мере не проявлять свой прежний опыт. Похоже, что в разных точках пространства и в зависимости от времени у пчел (и вероятно, у других насекомых) происходит нечто вроде раздвоения личности. Именно в «мозаичности» психики, подразделении поведения на отдельные обособленные этапы и стоило бы поискать специфику поведения насекомых. Для начала можно исследовать, как насекомые параллельно решают несколько связанных или несвязанных задач, оценить скорость обучения. Простая методика уже отработана для летающих насекомых и может быть адаптирована для муравьев.

Литература

- Карцев В.М., Мазохин-Поршняков Г.А. 1982. Схема выработки поведенческого решения в поисковых задачах у насекомых // Доклады Академии Наук СССР. Т. 264. С. 756-759.
- Мазохин-Поршняков Г.А. 1968. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных стимулов // Энтомол. обзор. Т. 27. № 2. С. 363-379.
- Мазохин-Поршняков Г.А. 1981. О конвергентном сходстве в поведении насекомых и позвоночных // Вопросы общей энтомологии. Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 63. С. 154-157.
- Bitterman M.E. 1988. Vertebrate – invertebrate comparison. // H. J. Jerison and I. Jerison eds., NATO ASI series. Berlin: Springer-Verlag. Vol. 17: Intelligence and Evolutionary Biology. P. 251-276.
- Collett, T. S., Kelber, A. 1988. The retrieval of visuo-spatial memories by honeybees // J. Comp. Physiol. Vol. A 163. P. 145-150.
- Kartsev V.M. 1996. Local Orientation and Learning in Insects // Russian Contributions to Invertebrate Behavior. Westport: Greenwood Publishing Group. P. 177-208.
- Kartsev V.M., Ryzhkova O.V., Ya.A. Terehov. 2015. Abilities of honey bees *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 and paper wasps *Vespula* spp. (Hymenoptera: Apidae, Vespidae) to situational learning // Caucasian Entomological Bull. V. 11, №1. P. 91-97.
- Loukola O.J, Perry C., Coscos L., Chittka, L. 2017. Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior // Science. Vol. 355. P. 833-836.

- Loukola O.J., Gatto E., Hjar-Isas A.C., Chittka L. 2020. Selective interspecific information use in the nest choice of solitary bees // *Animal Biology*. Vol. 70. №1. P. 1-11.
- Mazokhin G.A. 1969. Die Fahigkeit der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren // *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*. B. 65. S. 15-28.
- Reznikova Zh.I. 2020. Spatial cognition in the context of foraging styles and information transfer in ants // *Animal Cognition*. Vol. 23. P. 1143-1159.

COGNITION IN INSECTS

Kartsev V.M.

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty

A huge amount of factual material has been accumulated, indicating the presence of cognitive (intellectual) abilities in insects. However, it is not entirely clear how insects fundamentally differ from vertebrates. It is assumed that the specificity of insect behavior consists in dividing it into more or less separate stages, at each of which individual experience is acquired independently. The individual variability of behavior is also discussed.

2. БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И РОЛЬ МУРАВЬЕВ В ЭКОСИСТЕМАХ

СПЕКТР УГЛЕВОДНЫХ РЕСУРСОВ МУРАВЬЕВ В МУССОННЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСАХ ВЬЕТНАМА В СУХОЙ СЕЗОН

Новгородова Т.А.^{1,2}, Нгуен Ван Тхинь²

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск,

²Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
и технологический центр (Тропический центр),
tanovg@yandex.ru

На территории Вьетнама мирмекологические исследования начали проводиться относительно недавно и, главным образом, были направлены на изучение таксономического состава, биотопического распределения и структуры сообществ муравьев (Bui, 2002; Bui, Eguchi, 2003; Зрянин, 2010, 2011, 2013, 2015; Eguchi et al., 2011, 2014). Известно, что структура сообществ муравьев в значительной степени определяется ресурсной базой, включая углеводную составляющую в питании муравьев (Blüthgen et al., 2004). Однако сведения как о разнообразии, так и соотношении различных составляющих в углеводном питании муравьев муссонных тропических лесов Вьетнама до настоящего времени носили фрагментарный характер. Цель работы на начальном этапе планомерного исследования – выявить спектр ресурсов, используемых муравьями для получения углеводной пищи в муссонных тропических лесах Вьетнама, а также оценить роль различных компонентов (нектар и сок растений, падь различных трофобионтов) в жизни муравьев в период сухого сезона.

Материалы и методы. Исследование проводилось в апреле 2021 г. на юге Вьетнама на территории национального парка Каттхен (провинция Донг Най, Вьетнам). Для выявления спектра углеводных ресурсов, используемых муравьями, включая колонии тлей и других трофобионтов, проводился тщательный осмотр надземных частей растений до высоты около 2,5–3 м на маршрутах (шириной около 4 м, общей протяженностью около 100 км) и четырех рабочих площадках (10x10 м²), а также наблюдение за фуражирами на растениях. В ходе исследования отмечали любые источники углеводной пищи, используемые муравьями (в том

числе нектар цветов и экстрафлоральных нектарников – ЭФН, а также сок растений), что способствовало выявлению более полного спектра возможных вариантов углеводной пищи, потребляемой муравьями в период исследований. Трофобионтов и муравьев собирали в 70% спирт. Всего собрано 692 пробы, включая муравьев и насекомых-трофобионтов. Общий объем собранного и изученного материала составил около 9 тыс. экземпляров.

При анализе материала оценивалось разнообразие спектра углеводных ресурсов муравьев, частота использования отдельных ресурсов, включая нектар и сок растений, а также падь различных трофобионтов (доля от всех отмеченных случаев в %). Значимость отдельных ресурсов для муравьев оценивалась по частоте их использования муравьями, выявленной в ходе учетов на маршрутах и площадках вместе взятых.

Результаты и обсуждение. В результате предварительного анализа данных в муссонных тропических лесах национального парка Каттген основные источники углеводной пищи выявлены для 49 видов муравьев 18 родов 5 подсемейств: *Dolichoderus* – 1 вид, *Philidris* – 1, *Tapinoma* – 2, *Technomyrmex* – 5 (*Dolichoderinae*); *Gnamptogenys* – 1 (*Ectatominae*), *Polyrhachis* – 8 видов, *Camponotus* – 4, *Paratrechina* – 3, *Oecophylla* – 1, *Anoplolepis* – 1, *Plagiolepis* – 1 (*Formicinae*); *Crematogaster* – 12 видов, *Tetramorium* – 2, *Monomorium* – 1, *Crematogastrini* gen sp. – 1, *Cataulacus* – 1, *Pheidole* – 3 (*Myrmicinae*), *Diacamma* – 1 (*Ponerinae*).

Спектр углеводных ресурсов муравьев включает падь различных трофобионтов, нектар и сок растений (рисунок). Наиболее часто отмечался сбор муравьями сладких выделений растений на экстрафлоральных нектарниках – ЭФН). По сравнению с нектаром ЭФН (42,2% от всех отмеченных случаев сбора углеводной пищи муравьями) частота

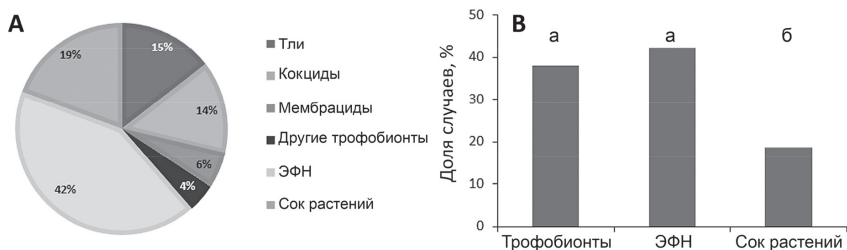


Рис. Роль разных ресурсов в обеспечении муравьев углеводной пищей (А) и частота использования муравьями основных компонентов – пади трофобионтов, нектара экстрафлоральных нектарников – ЭФН, а также сока растений (В) в равнинных тропических лесах парка Каттген. Разными буквами обозначены значимые различия между данными (χ^2 с поправкой Йейтса и поправкой Бонферрони, $p < 0,017$).

использования пади трофобионтов оказалась немного ниже и составила 38,6%. В сухой сезон наиболее часто муравьи были отмечены в колониях тлей (37,7% от общего числа случаев сбора пади трофобионтов) и кокцид (36,8%). Встречаемость муравьев в колониях мембрацид была в 2,6 раза ниже, 14,2%. На долю других трофобионтов (Cicadellidae, Aleyrodidae, Psyllidae) приходилось от 2,8% до 4,7%.

Несмотря на то, что сбор муравьями сока растений наблюдался значительно реже, доля этого ресурса оказалась достаточно высока и составила 19,3%. Феномен употребления муравьями в пищу сока растений ранее уже был известен, однако считалось, что для добывания сока муравьи используют уже имеющиеся повреждения листьев и трещины коры (Длусский, 1967; Yorozyua, Akimoto 2002; Blüthgen et al., 2004; Staab et al., 2017). В связи с этим данный ресурс относили к разряду эфемерных источников углеводов и не придавали ему особого значения. Однако наши наблюдения показали, что помимо использования имеющихся повреждений растений муравьи способны целенаправленно подгрызать молодые листья верхушечных побегов различных растений для получения сока. Такое поведение неоднократно отмечалось на растениях из семейств Lythraceae (например, *Lagerstroemia* sp.), Melastomataceae (*Memecylon* sp.), Fabaceae (*Cassia* sp.), Primulaceae (*Ardisia* sp.), Euphorbiaceae (*Cleistanthus* sp., Gen sp.). Кроме того, представители видов муравьев среднего и мелкого размера (*Anoplolepis gracilipes*, *Crematogaster* spp., *Paratrechina* spp. и др.) могут использовать для сбора сока повреждения листьев, нанесенные растениям более крупными муравьями рода *Polyrhachis* (*P. armata*, *P. Myrma*) *proxima*).

Своими действиями муравьи не наносят серьезного вреда растениям, скорее наоборот, обеспечивают им определенную степень защиты. Известно, что во время сбора сока растений, как и при сборе нектара ЭФН, муравьи могут отпугивать фитофагов (Lortzing et al., 2016). Результаты наших наблюдений согласуются с этими данными. Поведение муравьев при сборе нектара и сока растений было сходно с таковым при сборе пади трофобионтов. Представители ряда видов муравьев активно защищали свои ресурсы от конкурентов. Наиболее ярко агрессивное поведение выражено у представителей *Dolichoderus thoracicus*, *Philidris laevigata*, *Oecophylla smaragdina* и *Crematogaster* spp.

В целом, на исследованной территории важную роль в питании муравьев играют как насекомые трофобионты, так и сами растения, многие из которых имеют специальные экстрафлоральные нектарники (ЭФН), привлекающие муравьев сладкими выделениями. Суммарная доля случаев сбора нектара и сока растений составила 61,5% и превы-

сила сбор пади трофобионтов в 1,6 раза. Таким образом, в равнинных тропических лесах Вьетнама в период сухого сезона ведущую роль в обеспечении муравьев углеводами играют растения.

Авторы признательны Кузнецову А.Н. за помощь в определении растений. Исследование выполнено в рамках программы Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (по теме Эколан Э-1.2), а также Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2020–2025 гг. (проект № 122011800263-6).

Литература

- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Зрянин В.А. 2010. Сезонные особенности населения муравьев (Hymenoptera: Formicidae) тропического муссонного леса // Труды Русс. энтомот. общ. С.-Петербурга. Т. 81. № 2. С. 95–102.
- Зрянин В.А. 2011. Эколого-фаунистический обзор муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // А.В. Тиунов (ред.): Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 101–124.
- Зрянин В.А. 2013. Эколого-географические особенности фауны муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Далатского нагорья, Вьетнам // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург. Т. 84. № 2. С. 39–52.
- Зрянин В.А., 2015. Анализ мирмекокомплексов тропического муссонного леса на основе изотопной метрики // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург. Т. 86. № 2. С. 41–56.
- Blüthgen N., Stork N.E., Fiedler K. 2004. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic // *Oikos*. Vol. 106. P. 344–358.
- Bolton B. 2021. An Online Catalog of the Ants of the World. URL: <http://www.antcat.org>. Accessed on 3 September 2021.
- Bui T.V. 2002. Ant diversity in Huong Son Forest, Vietnam // *ANeT Newsletter*. Vol. 4. P. 13.
- Bui T.V., Eguchi K. 2003. Ant Survey in Hoang Lien Son Nature Reserve, Lao Cai, N. Vietnam // *ANeT Newsletter*. Vol. 5. P. 4–11.
- Eguchi K. 2008. A revision of Northern Vietnamese species of the ant genus *Pheidole* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) // *Zootaxa*. Vol. 1902. P. 1–118.
- Eguchi K., Bui T.V., Yamane S. 2011. Generic Synopsis of the Formicidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera), Part I – Myrmicinae and Pseudomyrmecinae // *Zootaxa*. Vol. 2878. P. 1–61.
- Eguchi K., Bui T.V., Yamane S. 2014. Generic Synopsis of the Formicidae of Vietnam (Insecta: Hymenoptera), Part II – Cerapachyinae, Aenictinae, Dorylinae, Leptanillinae, Amblyoponinae, Ponerinae, Ectatomminae and Proceratiinae // *Zootaxa*. Vol. 3860. № 1. P. 1–46.
- Lortzing T., Calf O.W., Böhlke M., Schwachtje J., Kopka J., Geuß D., Kosanke S. et al. 2016. Extrafloral nectar secretion from wounds of *Solanum dulcamara* // *Nature Plants*. Vol. 2. P. 16056.

- Staab M., Fornoff F., Klein A.M., Blüthgen N. 2017. Ants at plant wounds – A little-known trophic interaction with evolutionary implications for ant-plant interactions // *Am. Nat.* Vol. 190. P. 442–450.
- Yorozuya H., Akimoto S. 2002. Nectar secretion from damaged shoots in *Quercus monogolica* and exploitation of the response by ants; herbivory by ants // *Entomol. Sci.* Vol. 5. P. 275–280.
- Yoshitomi H., Yamane S., Truong X.L. 2014. Collecting Records of Aphids (Hemiptera, Aphididae) in Northern Vietnam and Laos // *Jpn. J Syst. Entomol.* Vol. 20. No. 1. P. 155–158.
- Yoshitomi H., Yamane S., Pham H.T. 2015. Additional Records of Aphids (Hemiptera, Aphididae) from Northern Vietnam // *Jpn. J Syst. Entomol.* Vol. 21. No. 2. P. 227–229.

THE RANGE OF CARBOHYDRATE RESOURCES OF ANTS IN MONSOON RAINFORESTS IN VIETNAM DURING THE DRY SEASON

Novgorodova T.A., Nguyen Van Thinh

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk

A study on the range of carbohydrate resources used by ants in monsoon rainforests in Vietnam was conducted in April 2021 in southern Vietnam in Cat Tien National Park (Dong Nai Province, Vietnam). On routes and plots, all plants were examined up to a height of 2.5–3 m. The main sources of carbohydrate food have been identified for 44 ant species from 18 genera of 5 subfamilies. The range of carbohydrate resources of ants included honeydew of various trophobionts, floral and extrafloral nectar and plant sap. Most of plants have special extrafloral nectaries (EFNs) that attract ants with sweet secretions. The proportions of cases of collecting nectar of EFN and trophobiont honeydew were quite close (about 42% and 39% of all cases). The collection of plant sap by ants was observed much less frequently, however, the share of this resource turned out to be quite high and amounted to 19.3%. Moreover, in addition to using existing plant wounds, ants were found to be able to deliberately damage young leaves to obtain plant sap. The trophobionts included six groups. In the dry season, the key suppliers of carbohydrate food to ants among the trophobionts were aphids (38%), coccids (37%) and membracids (14%). The role of Cicadellidae (5%), Psyllidae (4%) and Aleyrodidae (3%) was less significant. In general, in the studied area, both trophobionts and plants play an important role in the nutrition of ants. However, plants play the leading role in providing ants with carbohydrates during the dry season: the total share of cases of collecting nectar and plant sap exceeded the collection of trophobiont honeydew by 1.6 times.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ, ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И МЕДВЕДЕЙ В ТАЙГЕ СЕВЕРНОЙ КАРЕЛИИ (КОСТОМУКШСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

Рыбалов Л.Б.

Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, Москва,
lrybalov52@mail.ru

Цель исследования состояла в выяснении взаимосвязей между тремя группами животных северо-таежных экосистем Карелии: рыжими лесными муравьями (РЛМ), напочвенными и почвенными беспозвоночными, а также бурым медведем. Работа выполнялась на территории Костомукшского заповедника. В заповеднике, как, вероятно, и во всей таежной зоне, численность рыжих лесных муравьев может быть очень значительной, при этом они могут формировать высокоорганизованные поселения типа федераций (Захаров, 2015). В лесах заповедника поселения *Formica aquilonia* и *F. polyctena* оказывают заметное влияние на численность и структуру населения напочвенных и почвенных беспозвоночных (Рыбалов, 2013; 2015). В свою очередь, медведи часто используют муравейники в качестве источника пищи, выедавая муравьев и их расплод (Тирронен, Панченко, Кузнецова, 2016; Захаров, Захаров, 2019). В Костомукшском заповеднике численность медведей достаточно высока, и разорение ими муравейников – обычное явление. По данным сотрудника заповедника Ю.А. Красовского (устное сообщение) здесь обитает примерно 14 взрослых особей, а с детенышами около 25, то есть в сухопутной части заповедника это примерно 1 медведь на 1000 га. Вместе с тем, воздействие медведей на муравьев в разные годы может быть неодинаковым. В настоящей работе оценили влияние РЛМ на других беспозвоночных в комплексах муравейников с разной плотностью поселения, сравнили пресс бурового медведя на комплексы РЛМ в 2019 и в 2021 гг, а также проверили, как выявленные различия отражаются на остальных беспозвоночных.

Материал и методы исследования. Материал был собран летом 2019 и в 2021 гг. на 4-х пробных площадках: ельник (№1) зеленомошник черничник; ельник (№2) с сосной чернично-брусничный зеленомошник; ельник (№3) чернично-брусничный зеленомошник; ельник (№4) черничник зеленомошник с майником. Все пробные площадки имели

Таблица 1. Характеристики поселений РЛМ на 4-х пробных участках в 2019 и в 2021 гг.

Участок	Площадь, контролируемая РЛМ – F , га	n , гнезд	Площадь под куполами РЛМ, m^2	Плотность поселения, $m^2/га$
Ельник №1	2,14	12	8,1	3,79
Елово-сосновый лес №2	2,2	9	6,0	2,73
Ельник №3	1,8	11	4,2	2,33
Ельник №4	1,9	7	3,7	1,95

близкие экологические условия: сходный напочвенный растительный покров и почвенный профиль. В поселениях РЛМ измеряли диаметр основания куполов, подсчитывая число гнезд и отмечая поврежденные, а также определяли общую площадь, контролируемую РЛМ на данной площадке. Плотность поселения РЛМ определили по формуле:

$$\frac{1}{F} \sum_{i=1}^n S_{oi}$$

где n – число гнезд на участке, $\sum S_{oi}$ – общая площадь оснований их куполов, а F – площадь участка, контролируемая муравьями комплекса (Захаров с соавт., 2013). В изученных комплексах *Formica aquilonia* и *F. polyctena*, площадь контролируемая муравьями и плотность поселения уменьшались в ряду площадок №№ 1–4 (табл. 1).

Для выяснения состава населения почв на каждой пробной площадке было отобрано от 6 до 8 почвенных проб, каждая площадью 0,0625 м². Всего в 2019 и в 2021 гг. нами были обследованы 39 гнезд рыжих лесных муравьев. Почти все муравейники носили свежие или более ранние следы повреждений позвоночными животными, в основном медведями. Рядом с некоторыми, наиболее часто повреждаемыми гнездами муравьев, в апреле 2020 года были установлены фото ловушки сотрудником заповедника Ю.А. Красовским, на двух из которых в июне 2020 г. был зафиксирован сам процесс повреждения медведем.

Результаты и обсуждение. Наиболее многочисленными почвенными беспозвоночными в ельниках и елово-сосновых зеленомошных лесах были: пауки, жуки-стафилиниды, многоножки костянки (Lithobiidae), жужелицы (Carabidae), личинки жуков щелкунов (Elateridae), личинки жуков мягкотелок (Cantharidae), почвенные щитовки (Ortheziidae) и муравьи родов *Murgica* и *Formica*.

Наши материалы по населению почвенных беспозвоночных (табл. 2) демонстрируют отчетливую тенденцию к увеличению суммарной

Таблица 2. Численность почвенных беспозвоночных в изученных биотопах в августе 2019 года

Группы беспозвоночных	Ельник №1	Елово-сосновый лес №2	Ельник №3	Ельник №4
Lumbricidae	1	2	3	8
Lithobiidae	4	8	6	12
Aranei (Lycosidae+ Thomisidae)		2	5	12
Aranei (Linyphiidae и др.)	116	124	158	197
Carabidae im. и larvae	4	7	10	15
Staphylinidae (Xantholininae) im.	1	2	4	8
Staphylinidae (Aleocharinae) im.	20	14	15	22
Cantharidae larvae	6	4	8	5
Elatерidae larvae	12	21	28	35
Прочие группы	59	72	66	57
Общая численность	223±31	256±33	303±39	371±45

численности беспозвоночных, в особенности хищных групп, в ряду участков №№ 1–4, что согласуется с постепенным уменьшением плотности поселения РЛМ. В значительной мере эта закономерность связана с уменьшением обилия относительно крупных пауков (Lycosidae и Thomisidae), жукелиц рода *Pterostichus* и жуков-стафилинид подсемейства Xantholininae – основных хищных групп подстилочного комплекса. Вероятно, муравьи выедают также мелких пауков Linyphiidae, численность которых росла в ряду изученных биотопов (№№ 1–4).

Таким образом, высокая плотность поселения рыжих лесных муравьев снижает обилие и разнообразие почвенных беспозвоночных и особенно хищных групп в поверхностно-подстилочном слое. В наибольшей степени это сказывается на разнообразии и численности пауков – семейств Lycosidae и Thomisidae, жукелиц рода *Pterostichus*, жуков стафилинид подсемейства Xantholininae. Можно однозначно утверждать, рыжие лесные муравьи, имея высокую численность во всех ельниках северной тайги, контролируют ситуацию с населением беспозвоночных.

Медведи, муравьи и почвенные беспозвоночные. Летом 2019 г. в тайге Костомукшского заповедника было зарегистрировано массовое повреждение муравейников медведем, на всех пробных площадках, практически у 100 % гнезд был разрыт наружный купол, в разной степени восстановленный к августу. Характерно, что лето было сухое, даже возникали локальные пожары, и почти отсутствовал урожай основных

ягод заповедника – черники и брусники. Отдельные муравейники после сильного повреждения медведем были полностью покинуты.

Реакция семей РЛМ была двух типов, как это описано и в других работах (в частности, Захаров, Захаров, 2019). 1-ый тип – восстановление прежнего купола – преобладал, встречаясь у 80% гнезд; 2-ой тип – фрагментация – это формирование достаточно многочисленных и небольших по размеру гнезд. В этом случае муравьи либо полностью покидают прежнее гнездо, либо заметно сокращают его заселенность. На тех пробных площадях, где муравейники были сильно повреждены, численность беспозвоночных (в основном хищных групп) была выше средне многолетних примерно в 1,5 раза.

В 2021 г. на всех пробных площадках муравейники повреждались медведем довольно редко – из муравейников, учтенных в августе, их доля составила примерно 10–15%. Многие гнезда были повреждены либо ранее – в 2020 г., либо весной 2021, и к моменту учета уже были полностью восстановлены. Отмечалось также возвращение в 2021 году небольшой части семей в гнезда, брошенные в 2019 году.

Наиболее вероятная причина слабого повреждения муравейников состояла в том, что и в 2020, и в 2021 гг. был хороший урожай ягод – черники, водяники и брусники, и медведи в оба указанных года были сытыми. Кроме того, весна 2021 года была относительно ранняя и теплая, с ранней вегетацией, и в заповеднике регулярно замечали медведей, посе-

Таблица 3. Численность почвенных беспозвоночных в изученных биотопах в августе 2021 года

Группы беспозвоночных	Ельник № 1	Елово- сосновый лес № 2	Ельник № 3	Ельник № 4
Lumbricidae		2	4	3
Lithobiidae		3	4	6
Aranei (Lycosidae+ Thomisidae)		1	1	5
Aranei (Linyphiidae и др)	75	84	109	128
Carabidae im. и larvae	1	5	5	11
Staphylinidae (Xantholininae) im.		1	2	3
Staphylinidae (Aleocharinae) im.	7	10	11	18
Cantharidae larvae	5	7	5	8
Elateridae larvae	8	12	16	22
Прочие группы	71	62	65	74
Общая численность	167±22	187±26	222±27	278±36

дающих молодые зеленые побеги (наблюдение Ю.А. Красовского), что также позволило сытым животным меньше повреждать муравейники.

Уменьшение «пресса» медведей на поселения муравьев, привело к увеличению численности муравьев (по визуальной оценке активности) на всех описанных участках почти в 2 раза, что привело, в свою очередь, в этих типах леса к увеличению воздействия муравьев на другие группы беспозвоночных (табл. 3). По сравнению с 2019 годом численность беспозвоночных в 2021 году на участках, где были муравейники, уменьшилась примерно в 1,3–1,4 раза.

Литература

- Захаров А.А. 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Т-во научных изданий КМК, 404 с.
- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилёв А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. 2013. Мониторинг муравьев Формика. М.: Тов-во научн. изданий КМК. 99 с.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2019. Муравьи и позвоночные животные. М.: Т-во научных изданий КМК, 190 с.
- Рыбалов Л.Б., 2013. Эколого-фаунистическая характеристика почвенного населения трех бореальных районов России // А.С. Исаев (ред.). Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Том 2. М.: Т-во научных изданий КМК, С. 277-295.
- Рыбалов Л.Б. 2015. Население почвенных беспозвоночных в старовозрастных лесах заповедника «Костомукшский» // Труды государственного природного заповедника «Костомукшский». Вып. 1. 30-летие научных исследований в заповеднике «Костомукшский», С. 93-103.
- Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Кузнецова А.С. 2016. Новые данные о питании бурого медведя (*Ursus arctos*) Карелии и юга Кольского полуострова // Тр. Карельского НЦ РАН. № 12. С. 114–122.

RELARIONSHIPS OF RED WOOD ANTS, SOIL INVERTEBRATES, AND BEARS IN THE TAIGA OF NORTHERN KARELIA (KOSTOMUKSHA RESERVE).

Rybalov L.B.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

The red wood ants *Formica aquilonia* and *F. polyctena* control the population of the entire complex of soil invertebrates in the taiga. The high population density of these species reduces the abundance and diversity of soil invertebrates and especially predatory groups in the surface litter layer. To the greatest extent, this affects the diversity and abundance of spiders - the families Lycosidae and Thomisidae, and partially Linuphiidae, ground beetles of the genus *Pterostichus*, rove beetles of the subfamily Xantholininae.

All anthills of the Kostomuksha Reserve have traces of destruction, and mostly of bears, and at the same time, all settlements of red wood ants continue to function actively and fully recover in relatively “well-fed”, berry years for bears. Ants have a significant resistance to the effects of bears as permanent nest damage and eating nest population. With the restoration of their nests and an increase in the density of red wood ants, the “press” of red wood ants on other invertebrates sharply increases, reducing the number of both the entire population and the main predatory groups by 1.3–1.4 times.

МОДЕЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КУПОЛЬНЫХ ГНЕЗД МУРАВЬЕВ КАК ПИЩЕВОГО РЕСУРСА БУРОГО МЕДВЕДЯ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ

Огурцов С.С.¹, Федосеева Е.Б.², Желтухин А.С.¹

¹Центрально-Лесной государственный заповедник, пос. Заповедный,
etundra@mail.ru

²Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Москва,
elfedoseeva0255@yandex.ru

Картографирование распространения различных видов растений и животных, которые являются важными пищевыми компонентами для разных видов, в частности бурых медведей (*Ursus arctos*), все чаще используется в последнее время (Nielsen et al., 2016). Одним из способов такого картографирования можно считать построение моделей их пространственного распределения, что является сегодня одним из самых популярных направлений современной экологии (Araujo et al., 2019). Такие модели способны отражать в пространстве вероятность присутствия вида в зависимости от переменных окружающей среды (Guisan et al., 2017).

Насекомые, особенно муравьи, играют большую роль в питании бурого медведя по всему его ареалу в целом (Swenson et al., 1999; Tosoni et al., 2018) и на территории исследований в частности (Огурцов, 2018; Огурцов, Федосеева, 2018). В то же время многие кормовые модели для бурого медведя их не учитывают. Целью нашего исследования было построение карт пространственного распределения купольных гнезд муравьев, как пищевых животных ресурсов бурого медведя в условиях южной тайги.

Материал и методы. Материал собирали на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранный зоны (Тверская область). В предыдущем исследовании мы выявили основной видовой состав потребляемых медведем муравьев (Огурцов, Федосеева, 2018). Было установлено, что на территории исследований бурый медведь чаще всего потребляет в пищу расплод муравьев, устраивающих купольные гнезда из почвы (*Lasius niger*, *L. flavus*, *Formica fusca*, *Myrmica rubra* и *M. scabrinodis*) и растительных остатков (*F. pratensis*, *F. exsecta*, *F. pressilabris*). В данной работе мы рассматриваем указанные виды в рамках единой экологической группы муравьев с купольными гнездами.

Точки встреч видов. Сбор данных о распространении гнезд муравьев проводили во время пеших маршрутов в течение 2008–2021 гг. Во всех случаях отмечали присутствие целых (неповрежденных медведем), но хорошо заметных муравейников. Всего отмечено 274 точки купольных гнезд. Сбор данных об их распространении проводили с помощью специально разработанной формы в приложении ArcGIS Survey123 (Esri Inc.) с заданной минимальной точностью геопривязки 4.6 м.

Переменные среды. В качестве предикторных переменных окружающей среды использовали производные данных мультиспектральной спутниковой съемки (вегетационные индексы Enhanced Vegetation Index (EVI), Tasseled Cap Transformation Wetness), производные цифровой модели рельефа (абсолютная высота, крутизна склона, уклон, экспозиция северной и восточной стороны), а также доли типов ландшафтного покрова. EVI (усовершенствованный вегетационный индекс) характеризует обилие растительности (фитомассу), а Wetness (влажность) – содержание влаги в почве и растительном покрове. Источником мультиспектральной спутниковой съемки служили девять сцен спутника Landsat 8 OLI-TIRS с безоблачным покрытием территории исследований за период с апреля по октябрь 2014–2020 гг. Для всех индексов были рассчитаны среднееголетние значения по всем сценам Landsat. К типам ландшафтного покрова были отнесены следующие категории: бореальные ельники, неморальные ельники и мелколиственно-еловые леса, смешанные мелколиственные леса, молодняки и зарастающие вырубки, антропогенные территории и свежие вырубки, сфагновые сосняки и ельники, верховые болота, материковые луга, пойменные луга и долины рек. Данные о ландшафтном покрове получены на основе карты его типологии, построенной по результатам визуального дешифрирования сцен Landsat 8. Оценка общей точности классификации составила 88%, а Кappa = 0,85. Также мы использовали переменную проективного покрытия леса в разрешении 30 м на момент 2010 г. (продукт treecover2010), данные по которой были взяты с сервиса Global Land Analysis & Discovery (GLAD) (<https://glad.umd.edu/>). Все переменные среды были приведены к единому географическому экстенду и системе координат с разрешением 30 м. Они прошли проверку на мультиколлинеарность по ранговой корреляции Спирмена ($r < |0.7|$) и VIF-тесту ($VIF < 10$). Подготовку переменных проводили в ГИС ArcGIS и SAGA GIS.

Построение и оценка качества моделей. Для построения моделей пространственного распределения использовали алгоритм максимальной энтропии (MaxEnt), как наиболее оптимальный для данных только о присутствии (Phillips et al., 2017). Для исправления предвзятости при

сборе данных для каждого вида был создан корректирующий файл (bias file) на основе минимального выпуклого полигона, охватывающего все точки. В пределах этого файла с помощью процедуры рандомизации было создано 10 000 точек, которые в дальнейшем указывались MaxEnt как фоновые (background samples). Во всех случаях использовали максимум 1000 итераций и порог сходимости (convergence threshold) 10^{-5} . Выбор оптимальных настроек гиперпараметров модели производили с помощью генетического алгоритма в пакете R «SDMtune» (Vignali et al., 2020). Для оценки качества моделей применялась k-мерная кросс-валидация по методу пространственных блоков (spatial block) с размером блока 663 м и $k = 10$ (Valavi et al., 2019). В качестве основной оценки качества моделей использовали показатель TSS (True Skill Statistic), который рассчитывался как среднее для 10 моделей (далее TSS_{mean}) и его стандартное отклонение. Шкалу его оценки можно разделить на следующие классы: 0,00–0,40 – плохое качество, 0,40–0,55 – приемлемое, 0,55–0,70 – хорошее, 0,70–0,85 – очень хорошее, 0,85–0,99 – превосходное. Карты строили по усредненным предсказаниям 10 моделей на основе формата представления данных cloglog. В этом случае предсказания интерпретировали как относительные вероятности присутствия вида, где 0 – абсолютное отсутствие, 1 – абсолютное присутствие. Для оценки вклада переменных в предсказания использовали тест по методу складного ножа (jackknife test), рассчитывая тестовую TSS при условии включения каждой переменной в модель по отдельности (Vignali et al., 2020). Все этапы моделирования выполнены в среде R с помощью пакетов «spatialEco», «blockCV», «SDMtune» и «dismo».

Результаты и обсуждение. Согласно представленной шкале оценок TSS построенная нами модель обладала превосходным качеством ($TSS_{mean} = 0,88$). На вероятность присутствия купольных гнезд муравьев наибольшее влияние оказывали переменные доли материковых лугов ($TSS_{DryMead} = 0,83$), Wetness ($TSS_{Wetness} = 0,76$), EVI ($TSS_{EVI} = 0,75$), проективного покрытия леса ($TSS_{TreeCov} = 0,67$) и доли неморальных ельников и мелколиственно-еловых лесов ($TSS_{DecFor} = 0,41$). Кривые отклика свидетельствуют о распространении гнезд муравьев по материковым лугам с богатой травянистой растительностью (высокими значениями EVI), сухими почвами и невысокой (до 60%) затененностью (рис. 1). При этом согласно построенной модели купольные гнезда муравьев могут также присутствовать в разреженных, хорошо освещенных мелколиственно-еловых лесах и на их опушках. Все описанные местообитания представлены практически исключительно в трансформированных ландшафтах охранной зоны заповедника, где до 1990-х годов велась активная сельскохозяйственная деятельность (рис. 2).

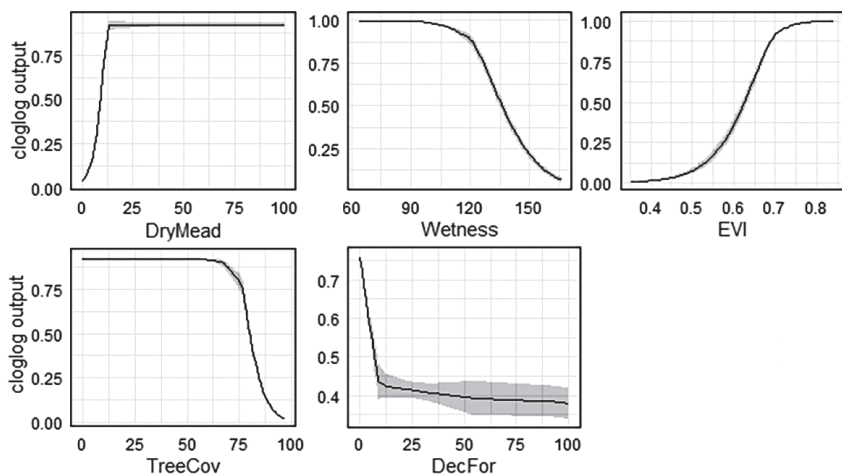


Рис. 1. Зависимости вероятностей присутствия купольных гнезд муравьев от 5 самых влиятельных переменных среды (кривые отклика) согласно построенной модели.



Рис. 2. Карта потенциального пространственного распределения купольных гнезд муравьев на территории Центрально-Лесного заповедника (черная линия) и его охранной зоны согласно построенной модели.

Согласно полевым наблюдениям на материковых лугах на месте бывших сельских поселений и сельскохозяйственных земель селятся *Lasius niger* и *Formica fusca*, а на зарастающих лесных полянах и по обочинам лесных дорог обитают *F. pratensis*, *F. exsecta* и *Myrmica rubra*. Гнезда *L. niger* и *M. rubra* в небольших количествах встречаются даже по окраинам сфагновых болот. Известно, что сухие почвы и высокая освещенность являются одними из важнейших факторов для многих видов из этой группы (Gutiérrez et al., 2005; Roellig et al., 2014). Это подтверждается другими исследованиями, например, в Трансильвании (Румыния) гнезда муравьев *L. flavus*, *L. niger* и *Tetramorium caespitum* были распространены на лугах, с частичным покрытием кустарников и деревьев (Roellig et al., 2014).

Таким образом, построена модель пространственного распределения купольных гнезд муравьев с точки зрения их пищевого потенциала для бурого медведя. Согласно модели распределение муравьев в основном связано с сухими почвами на материковых лугах с богатой травянистой растительностью и высокой освещенностью. Такие участки характерны для трансформированных ландшафтов охранной зоны заповедника.

Определение гнездовых проб муравьев выполнено благодаря финансовой поддержке по гостеме НИ Зоологического музея МГУ номер ЦИ-ТИС: 121032300105-0.

Литература

- Огурцов С.С. 2018. Пищевой рацион бурого медведя (*Ursus arctos*) Центрально-Лесного заповедника по данным анализа экскрементов // Зоол. журн. Т. 97. № 4. С. 486-502.
- Огурцов С.С., Федосеева Е.Б. 2018. Муравьи в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике // Муравьи и защита леса. Мат. XV Всероссийского мирмекологического симпозиума. Екатеринбург. С. 141-147.
- Araújo M., Anderson R., Barbosa A.M., Beale C., Dormann C., Early R., Garcia R., Guisan A., Maiorano L., Naimi B., O'Hara R., Zimmermann N., Rahbek C. 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments // Science Advances. Vol. 5: eaat4858 16.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. 2017. Habitat suitability and distribution models. Cambridge: Cambridge University Press. 462 p.
- Gutiérrez D., Fernández P., Seymour A.S., Jordano D. 2005. Habitat distribution models: are mutualist distributions good predictors of their associates? // Ecological Applications. Vol. 15. No. 1. P. 3-18.
- Nielsen S.E., Larsen T.A., Stenhouse G.B., Coogan S.C.P. 2016. Complementary food resources of carnivory and frugivory affect local abundance of an omnivorous carnivore // Oikos. Vol. 000. P. 001-012.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. 2017. Opening the black-box: an open-source release of Maxent // Ecography. Vol. 40. P. 887-893.

- Roellig M., Dorresteijn I., von Wehrden H., Hartel T., Fischer J. 2014. Brown bear activity in traditional wood- pastures in Southern Transylvania, Romania // *Ursus*. Vol. 25. P. 43-52.
- Swenson J.E., Jansson A., Riig R., Sandegren F. 1999. Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia // *Can. J. Zool.* Vol. 77. P. 551-561.
- Tosoni E., Mei M., Ciucci P., 2018. Ants as food for Apennine brown bears // *The European Zoological Journal*. Vol. 85, No.1. P. 342-348,
- Valavi R., Elith J., Lahoz-Monfort J.J., Guillera-Arroita G. 2019. blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 10. P. 225-232.
- Vignali S., Barras A.G., Arlettaz R., Braunisch V. 2020. SDMtune: An R package to tune and evaluate species distribution models // *Ecology and Evolution*. Vol. 00. P. 1-19.

SPATIAL DISTRIBUTION MODEL OF ANT NEST MOUNDS AS A FOOD RESOURCE OF THE BROWN BEAR IN THE SOUTHERN TAIGA

Ogurtsov S.S.¹, Fedoseeva E.B.², Zheltukhin A.S.¹

¹Central Forest State Nature Reserve

²Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow

The aim of our work was to model the spatial distribution of ant nest mounds, that provide the brown bear in the Central Forest Nature Reserve and its buffer zone with main animal food resources. Model was performed based on 15 environmental variables and 274 nest presence points using the MaxEnt algorithm. Nest mounds were associated primarily with dry meadows with rich herbaceous vegetation, dry soils and little tree cover. Such habitats were represented almost exclusively in the human-modified landscapes in the buffer zone of the reserve.

РОЛЬ МУРАВЬЕВ В ФОРМИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ МИКРОАРТРОПОД НА ЗОЛОТВАЛАХ ТЭЦ

Владимирова Н.В., Семичёва Д.И., Новгородова Т.А.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
nv-vlad@yandex.ru, tanovg@yandex.ru

Среди техногенных ландшафтов, остро нуждающихся в восстановлении, особое место занимают золоотвалы ТЭЦ, которые служат для складирования отходов сжигания угля, а после заполнения и вывода из эксплуатации представляют собой техногенную пустыню, склонную к пылению. Разработка эффективных методов для ускорения восстановления техногенных ландшафтов данного типа требует изучения специфики их восстановления, включая механизмы заселения территории золоотвалов разными живыми организмами, участвующими в образовании почвы. Почвенные микроартроподы играют существенную роль в процессах почвообразования, в частности, в трансформации и разложении органического вещества растительных остатков, гумификации, а также улучшают аэрацию почвы путем вертикальных миграций (Кривоуцкий и др., 1995; A manual of acarology, 2009), и тем самым способствуют восстановлению техногенных ландшафтов, в том числе золоотвалов ТЭЦ. На начальных этапах вторичных сукцессий микроартроподы являются одной из ключевых групп среди животных-первопоселенцев (Стебаева, Андриевский, 1997; Skubała, Gulvik, 2005; Вершинина, Козлов, 2019). Способы попадания микроартропод в техногенные ландшафты достаточно разнообразны, включают миграции с помощью анемо-, гидро- и биохории, а также с потоками дождевой воды (Мордкович, 2017). Однако вопрос о том, как почвенным микроартроподам удастся выживать в условиях техногенных пустынь и осваивать подобные ландшафты до сих пор остается открытым. Есть основания полагать, что важную роль в этом процессе играют муравьи.

Известно, что гнезда муравьев крайне привлекательны для разных групп почвенных беспозвоночных животных (Длусский, 1967). Это объясняется микроклиматом и химическим составом почвы, которые складываются в результате строительной активности и жизнедеятельности муравьев. Большая часть работ в этой области посвящена анализу населения микроартропод в гнездах муравьев *Formica* s. str. (Гришина, Патуринская, 1980; Стебаева, Гришина, 1983; Çakır, 2019) и подрода *Serviformica* (Constantinescu et al., 2011).

В сообществах муравьев золоотвалов на начальных этапах самовосстановления преимущественно доминирует *Lasius niger* (Новгородова, 2018). Известно, что гнездостроительная деятельность представителей рода *Lasius* также влияет на физико-химические свойства верхнего горизонта почвы, способствуя повышению биологической активности почвы в гнездах, ускорению процессов разложения и гумификации органических остатков (Зрянин, 2003). Мы предполагаем, что на золоотвалах муравейники представляют собой оптимальные местообитания для мелких почвенных беспозвоночных и могут служить местами их концентрации, размножения и последующего расселения на территории техногенного ландшафта. Цель работы – исследовать влияние гнездостроительной деятельности муравьев на обилие и структуру сообществ почвенных микроартропод (Acari, Collembola) на территории золоотвалов ТЭЦ, выведенных из эксплуатации и оставленных под самозаращение.

Материалы и методы. Исследование проводилось в июле и августе 2021 г. на территории нерекультивированной секции выведенного из эксплуатации золоотвала № 1 ТЭЦ-5 г. Новосибирска (55°00' N, 83°04' E). Для сбора материала была выбрана влажная зона с полевицево-вейниковым растительным сообществом и наиболее высокой плотностью гнезд муравьев с наружными постройками в виде земляных куполов (Новгородова, 2018).

Сбор материала производился из муравейников *Lasius niger* и *Myrmica gallienii* с диаметром купола от 15 до 40 см. Всего было исследовано 30 гнезд: 15 в июле (*L. niger* – 10 гнезд, *M. gallienii* – 5) и 15 в августе (*L. niger* – 11 гнезд, *M. gallienii* – 4). В качестве контроля в каждом случае служили участки без муравейников на расстоянии около двух метров от модельных гнезд. Сбор материала осуществлялся при помощи стандартного цилиндрического бура объемом 0,125 дм³ на глубине 5 см. В контроле для каждого муравейника брали по одной пробе. Из небольших муравейников с диаметром земляного купола до 30 см брали по одной пробе. Из крупных гнезд брали большее число проб: при диаметре купола 30–40 см – 2 пробы с разных сторон, более 40 см – по три пробы. Это позволяло учесть неравномерность распределения микроартропод в крупных гнездах. Выгонка микроартропод проводилась с помощью модифицированных эклекторов Берлезе без дополнительных источников света и тепла. Всего собрано 85 проб, извлечено более 6800 экз. почвенных беспозвоночных, включая клещей (5190 экз.) и ногохвосток (1690 экз.). Плотность населения микроартропод пересчитывалась на 1 дм³. Данные в тексте представлены в виде Me [25; 75], где Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили, соответственно.

Предварительно для каждого модельного гнезда проводили измерение диаметра и высоты земляного купола. Кроме того, для модельных гнезд и контрольных участков измеряли температуру почвы на глубине 5 см. Свойства почвы также были исследованы (подробнее см. публикацию И.П. Беланова с соавторами в настоящем сборнике).

Для оценки влияния размера муравейников на состав и структуру сообществ микроартропод все исследованные гнезда *L. niger* были условно разделены на две размерные группы: мелкие гнезда (диаметр ≤ 20 см) и крупные (диаметр ≥ 30 см).

Статистическая обработка материала проводилась с помощью пакетов STATISTICA v.8.0.725 и Microsoft Excel. Сравнительный анализ условий обитания в гнездах и контроле по температуре проводили с помощью t-критерия. Для оценки влияния гнездостроительной деятельности муравьев на плотность населения микроартропод использовали критерий Манна-Уитни.

Результаты. Условия обитания в муравейниках отличались от фоновой территории. Температура в гнездах муравьев (гн.; суммарные данные по двум видам) была значительно выше, чем в контроле (к) как в июле ($t_{\text{гн}} 23,47 \pm 1,67$ и $t_{\text{к}} 20,6 \pm 1,35$ °C, $t = 5,0$, $df=28$, $p<0,001$), так и в августе ($t_{\text{гн}} 22,97 \pm 1,56$ и $t_{\text{к}} 21,20 \pm 1,32$ °C, $t = 3,23$, $df=28$, $p=0,003$). Свойства почвы в исследованных гнездах муравьев отличались от контроля увеличением порозности, уменьшением плотности почвы, снижением значений pH, а также повышенным содержанием органического вещества (подробнее см. И.П. Беланова с соавт.).

В ходе исследования было выявлено пять групп почвенных микроартропод: четыре группы клещей (*Mesostigmata*, *Prostigmata*, *Oribatida*, *Astigmata*) и ногохвостки (*Collembola*), которые присутствовали в пробах, собранных как в июле, так и в августе.

В июле значимых отличий в обилии микроартропод (экз./дм³) в гнездах по сравнению с контролем как в целом (все группы), так и по отдельным группам выявлено не было. В августе общее обилие всех микроартропод оказалось значительно выше в гнездах муравьев (суммарные данные по двум видам), чем в контроле (344 [268; 622] и 168 [80; 344], $U = 62,5$, $p=0,04$). Аналогичная закономерность наблюдалась для трех групп – *Mesostigmata* (80 [71; 156] и 40 [24; 56], $U = 38,5$, $p=0,002$), *Prostigmata* (8 [0; 24] и 0 [0; 4], $U = 59,5$, $p=0,03$) и *Astigmata* (152 [124; 206] и 48 [40; 160], $U = 62,5$, $p=0,04$).

При анализе материала отдельно для каждого вида муравьев значительно более высокая плотность населения в гнездах *M. gallienii* была отмечена только для *Oribatida* (8 [7; 14] и 0 [0; 0], $U = 0,0$, $p=0,02$), а в гнездах *L. niger* – для *Mesostigmata* (80 [72; 152] и 48 [32; 64], $U = 19,5$,

$p=0,005$). Это объясняется ограниченным числом исследованных гнезд и недостаточным объемом выборки для серьезных выводов по отдельным видам. Тем не менее, предварительные данные свидетельствуют о том, что плотность населения Prostigmata, Astigmata и микроартропод в целом в гнездах *L. niger* была заметно выше, чем в контроле ($p = 0,06-0,09$).

Сравнительный анализ плотности населения микроартропод с учетом размерной категории гнезд показал, что мелкие гнезда более привлекательны и/или оптимальны по условиям для этих беспозвоночных. Именно в мелких гнездах *L. niger* диаметром не более 20 см плотность населения микроартропод в целом, а также представителей Mesostigmata была значительно выше, чем в контроле (микроартроподы: 388 [290; 588] и 192 [84; 276], $U = 5,5$, $p=0,04$; Mesostigmata: 86 [70; 156] и 40 [24; 56], $U = 2,5$, $p=0,009$).

Структура сообществ (соотношение разных групп) микроартропод в гнездах *L. niger* и *M. gallienii* и контроле оказалась сходной: в июле доминировали Astigmata (80 и 93%, соответственно), в августе – Collembola (39 и 58%) и Astigmata (32 и 31 %), что связано с их высокими адаптивными способностями. Долевое участие остальных групп в сообществах микроартропод как в гнездах муравьев, так и в контроле было невелико. Доля Oribatida в сообществе в течение сезона практически не менялась и составила 1–2%.

Несмотря на относительно низкую долю в сообществе микроартропод зооотвалов, панцирные клещи (Oribatida) оказались наиболее чувствительны к изменению параметров окружающей среды на зооотвалах ТЭЦ (Владимирова и др., 2021). Всего на исследованной территории обнаружено 11 видов орибатид из 11 родов и 9 семейств. В контроле выявлено только 5 видов из 5 родов 4 семейств. Наибольшее число видов было отмечено в муравейниках: 8 видов из 8 родов и 7 семейств. Три вида встречались как в гнездах, так и в контроле: *Scutovertex sculptus*, *Neoribates borealis*, *Scheloribates latipes*.

В гнездах муравьев *Lasius niger* число видов Oribatida было в два раза больше, чем у *M. gallienii* (6 и 3 вида, соответственно). В обоих случаях доминировал вид *S. latipes*. Кроме того, в число доминантов в гнездах *L. niger* также входил вид *Tectocephus velatus*, у *M. gallienii* – *Fuscozetes pseudosetosus*. В контроле доминировали другие виды: *N. borealis* и *Liebstadia similis*.

Таким образом, в условиях зоошлаковых пустынь (зооотвалов ТЭЦ) на начальных этапах их восстановления в гнездах муравьев *L. niger* и *M. gallienii* с наземными постройками в виде земляных куполов создаются особые условия, отличные от фоновых участков зооотвала (контроля). Условия обитания в гнездах муравьев отличались от контро-

ля более высокими показателями температуры. Это оказывало положительное влияние на численность микроартропод, а также видовое разнообразие панцирных клещей и в целом на формирование сообществ почвенных микроартропод. Полученные данные свидетельствуют о положительном влиянии муравьев и их гнездостроительной деятельности на обилие, таксономический состав и структуру сообществ микроартропод и, соответственно, о важной роли муравьев первопоселенцев в формировании полноценных сообществ почвенных микроартропод в ходе восстановления золоотвалов ТЭЦ, выведенных из эксплуатации.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФ (22-14-00086) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2020-2025 гг. (№ 122011800263-6).

Литература

- Вершинина И.В., Козлов А.В. 2019. Экологическая оценка регенерационных способностей микрофаунистического комплекса почвенных беспозвоночных в условиях рекультивации техногенно трансформированных светло-серых лесных почв // Самарский науч. вестн. Т. 8. № 2. С. 18-23.
- Гришина Л.Г., Патурина Л.К. 1980. Экологический анализ населения панцирных клещей (Sarcoptiformes, Oribatei) муравейников рода *Formica* L. Красноярской лесостепи // Паразитические насекомые и клещи Сибири. Вып. 42. С. 205-224.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 235 с.
- Зрянин В.А., 2003. Влияние муравьев рода *Lasius* на почвы луговых биогеоценозов // Успех. совр. биол. Т. 123. № 3. С. 278-288.
- Криволуцкий Д. А., Лебрен Ф., Кунст М. и др. 1995. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C.L. Koch, 1839. М.: Наука. 224 с.
- Мордкович В.Г. 2017. Сопреженность экологических сукцессий с катенной организацией пространства // Журн. общ. биол. Т. 78. № 2. С. 32-46.
- Новгородова Т.А. 2018. Мирмекофауна золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска на начальных этапах самозарастания // Евраз. энтомол. журн. Т. 17. Вып. 5. С. 340-344.
- Стебаева С.К., Гришина Л.Г. 1983. Динамика микроартропод (Collembola, Oribatei) в гнезде *Formica polyctena* в лесостепи Западной Сибири // Зоол. журн. Т. LXII. Вып. 6. С. 850-860.
- Стебаева С.К., Андриевский В.С. 1997. Ногохвостки (Collembola) и панцирные клещи (Oribatei) на буроугольных отвалах Сибири // Зоол. журн. Т. 76. № 9. С. 1004-1015.
- A manual of acarology. 2009. G.W. Krantz, D.E. Walter. (Eds.) 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech. University Press. 807 p.
- Constantinescu I.S., Ivan O., Călugăr A., Markó B. 2011. Mite fauna of ant nests – comparative study of mite fauna in the argeş river basin (South Romania) // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». Vol. LIV. No. 2. P. 327-342.
- Çakır M. 2019. The negative effect of wood ants (*Formica rufa*) on microarthropod density and soil biological quality in a semi-arid pine forest // Pedobiologia. Vol. 77. 150593.
- Skubała P., Gulvik M. 2005. Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (Glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats // Polish J. Ecol. Vol. 53. No. 3. P. 395-407.

THE ROLE OF ANTS IN THE FORMATION OF SOIL MICROARTROPOD COMMUNITIES AT ASH DUMPS OF COMBINED HEAT AND POWER PLANT

Vladimirova N.V., Semicheva D.I., Novgorodova T.A.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk

The features of the composition and structure of soil microarthropod communities in the ant nests of *Lasius niger* and *Myrmica gallienii* on the territory of the ash dump of CHPP-5 in Novosibirsk for the 12th year of restoration were studied. The living conditions in the ant nests differed from the control by higher temperatures. In August, in ant nests (total data for two species), both the total abundance of all microarthropods and the abundance of Mesostigmata, Prostigmata, and Astigmata were significantly higher than in the control. Despite the small sample size, significantly higher population densities of some groups of microarthropods were also noted for the studied ant species: Oribatida in *M. gallienii*, and Mesostigmata in *L. niger*. The structure of microarthropod communities in the ant nests and the control was found to be similar with Astigmata dominating in July (about 80 and 90%, correspondingly), and Collembola (about 40 and 60%) and Astigmata (about 30%) dominating in August. Ant nests were dominated by *Scheloribates latipes*, *Tectocephus velatus*, and *Fuscozetes pseudosetosus*, whereas the control area was dominated by other species – *Neoribates borealis* and *Liebstadia similis*. In general, ants and their nest-building activities have a significant positive effect on the abundance, taxonomic composition and structure of the microarthropod community in the territory of ash dumps at the initial stages of their recovery.

ВЛИЯНИЕ МУРАВЬЕВ НА СВОЙСТВА ПОЧВ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ, ФОРМИРУЮЩИХСЯ НА ПОВЕРХНОСТИ ЗОЛОТВАЛОВ ТЭЦ В ПОСТТЕХНОГЕННЫЙ ПЕРИОД

Беланов И.П.¹, Тараненко Д.Е.², Владимирова Н.В.², Новгородова Т.А.²

¹Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск,

²Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск,
recultivation@yandex.ru, tanovg@yandex.ru

Выведенные из эксплуатации золоотвалы, оставленные под самозаращение, являются уникальной моделью, позволяющей исследовать закономерности формирования молодых почв в условиях техногенных пустынь, а также выявлять факторы, играющие важную роль в этом процессе. Одним из таких факторов могут оказаться муравьи, заселяющие золоотвалы на начальных этапах восстановления. Результаты исследований, проведенных в ненарушенных биоценозах, свидетельствуют о том, что гнездостроительная деятельность муравьев приводит к существенным изменениям гранулометрического состава почв, содержания органического вещества в них, а также кислотности субстрата в куполе муравейника (Зрянин, 2003; Моргун и др., 2017). В результате в гнездах муравьев формируются специфические условия, которые способствуют более быстрому разложению и гумификации попадающих в гнездо органических остатков, повышению биологической активности почв, в том числе и в результате активного развития в муравейниках разнообразной микрофлоры – бактерий, грибов, актиномицетов (Турабаева и др., 2016). Цель работы – исследовать влияние муравьев на гранулометрический состав почвы, кислотность и содержание органического вещества, на территории золоотвалов ТЭЦ, выведенных из эксплуатации и оставленных под самозаращение.

Материалы и методы. Исследование проводилось в июле 2021 г. на территории нерекультивированной секции выведенного из эксплуатации золоотвала №1 ТЭЦ-5 г. Новосибирска (55°00' N, 83°04' E). Сбор материала проводился в ядерной зоне, которая характеризуется наиболее высокой влажностью грунта, полевицево-вейниковым растительным сообществом (Sheremet et al., 2018), а также наиболее высоким числом гнезд муравьев с наружными постройками (Новгородова, 2018).

Сбор материала производился из гнезд *Lasius niger* и *Myrmica gallienii* с земляными куполами (диаметр от 15 до 40 см). Контрольные пробы собраны на фоновых участках (без муравейников) на расстоянии около двух метров от модельных гнезд. Для исследования влияния муравьев на основные физико-химические свойства эмбриозема органико-аккумулятивного и, прежде всего, его верхнего аккумулятивного горизонта, мы брали пробы из корнеобитаемого слоя 0–5 см. Всего собрано 30 проб: 15 – из гнезд (*L. niger* – 10, *M. gallienii* – 5), 15 – в контроле.

Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния, после просеивались через сито 1 мм (ГОСТ 17.4.4.02-2017). Был исследован гранулометрический состав методом Н.А. Качинского с подготовкой почвы к анализу пиррофосфатным методом (Вадюнина, Корчагина, 1986). Количество органического вещества определяли методом Тюрина в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26213-91), рН водной вытяжки согласно ГОСТ 26423-85.

Результаты и обсуждение. Установлено, что на золоотвале характеристики почвы в купольных гнездах муравьев в той или иной степени отличались от контроля.

Гранулометрический состав техногенного субстрата, формирующего тело золоотвала ТЭЦ в целом можно характеризовать общей однородностью в каждой из зон седиментации частиц гидроотвала по всему профилю. При изучении влияния муравьев на свойства почвы в естественных биоценозах отмечалось, что гранулометрический состав муравьиных гнезд отличается от интактной почвы большей вариабельностью, что может быть связано с использованием материала разных горизонтов почвы с различным соотношением фракций (Моргун и др., 2017).

Гранулометрический состав исследованных проб характеризуется как легкосуглинистый. Анализ материала, собранного на фоновой территории (контроль, без муравейников), а также почвы земляных куполов гнезд *L. niger* и *M. gallienii* показал, что, в целом, гнездостроительная деятельность муравьев на золоотвале практически не оказывает влияния на содержание и перераспределение по фракциям физического песка и глины в верхнем горизонте почв. Наблюдается лишь незначительное перераспределение между фракциями физического песка. Так, для гнёзд *Lasius niger* отмечается снижение в содержании фракции крупной пыли (0,05–0,01) относительно фонового участка на 4–8%, и, соответственно, пропорционального их увеличения в содержании фракции крупного и среднего песка (1–0,25); для гнезд *M. gallienii* – равное распределение 4% между фракциями крупного и среднего песка (1–0,25) и мелкого песка (0,25–0,05) (табл. 1). В целом, в гнездах муравьев наблюдается увеличение на 1% в содержании фракции физического песка по сравнению с фоновыми участками.

Таблица 1. Гранулометрический состав почвы в гнездах муравьев и контроле

Пробы	Фракции физического песка, %						Фракции, %	
	1– 0,25	0,25– 0,05	0,05– 0,01	0,01– 0,005	0,005– 0,001	ме- нее 0,001	Физ. песок	Физ. глина
Контроль	17,30	17,53	44,07	7,38	8,72	5,00	78,91	21,09
Гнезда <i>L. niger</i>	25,20	17,46	36,45	6,84	7,70	6,36	79,11	20,89
Гнезда <i>M. gallienii</i>	19,72	19,48	40,45	7,84	6,33	6,17	79,66	20,34

Незначительные на первый взгляд, особенности, выявленные для гнезд *L. niger* и *M. gallienii*, могут быть обусловлены избирательностью при транспортировке частиц почвы. Подобное явление установлено при исследовании роющей деятельности разных видов муравьев: *F. cinerea montana* на территории Северной Америки (Baxter, Hole, 1967), *Pogonomyrmex occidentalis* в условиях прерий (Rogers Lee, Lavigne, 1974), роль муравьев в перемешивании почвы в условиях песчаной пустыни (Whilford et al., 1986), *Camponotus intrepidus*, *Iridomyrmex purpureus* и *Aphaenogaster longiceps* в Австралии (Cowan et al., 1985), *Paltothyreus tarsatus* и *C. acvapimensis* в африканской саванне (Берег Слоновой Кости) (Levieux, 1976). Отсутствие значимых отличий в гранулометрическом составе почв из муравейников и фоновой территории на начальной стадии развития почв на техногенном элювии, по всей видимости, объясняется тем, что 12 лет – слишком короткий срок для развития почвы в условиях техногенной пустыни.

В ряде работ отмечалось влияние муравьев не только на гранулометрический состав естественных почв, но и на содержание органического вещества в них, а также указывалось, что кислотность субстрата муравьиных гнезд может существенно отличаться от контрольных образцов в зависимости от кислотности исходной почвы, в которой устроен муравейник (Зрянин, 2003; Моргун и др., 2017). Сходные результаты были получены и в ходе нашей работы при исследовании молодых почв на золоотвале. Установлено, что содержание органического вещества в гнездах обоих видов муравьев существенно выше, чем в контроле: в случае *L. niger* – в 2,7 раза, для *M. gallienii* – в 1,8 раза (табл. 2). Такое различие обусловлено жизнедеятельностью муравьев и связано с внесением муравьями органических веществ в виде экскрементов, запасов пищи и отбросов. Известно, что для выведения расплода муравьи ак-

Таблица 2. Содержание органического вещества (С, %) и реакция среды почвенного раствора (рН_{вод}, ед.) в гнездах муравьев и контроле

№ п/п	Участок наблюдения	С _{орг} , %	рН _{вод} , ед
1	Контроль	0,9	7,88
2	Гнезда <i>L. niger</i>	2,4	7,63
3	Гнезда <i>M. gallienii</i>	1,6	7,62

тивно добывают и доставляют в муравейники разнообразную белковую пищу – личинок, куколок и имаго насекомых и других мелких беспозвоночных, весной и осенью – семена растений. Запасы пищи и отходов обычно помещаются в отдельные камеры, где впоследствии перегнивают (Гримальский, 1960; Длусский, 1967; Малоземова, 1973).

Влияние муравьев на кислотность почв проявляется следующим образом: кислые и нейтральные почвы подщелачиваются, а для сильнощелочных, напротив, величина рН снижается (Крупенников, 1951). Подобная закономерность отмечается и при исследовании влияния муравьев на фоновый участок, который характеризуется слабощелочной реакцией почвенного раствора. Так, в результате жизнедеятельности *L. niger* и *M. gallienii* в их гнездах произошло подкисление почвенного раствора, в следствии чего отмечено снижение величины рН_{вод} на 0,25–0,26 ед.

В целом, в гнездах муравьев *L. niger* и *M. gallienii* на территории золоотвала на 12 год самозаращения отмечено увеличение порозности, снижение плотности почвы, что способствует лучшей аэрации и минерализации органических веществ. Происходит ускорение процессов разложения и гумификации органических остатков, что в целом способствует эволюционному развитию молодых почв техногенных ландшафтов.

Исследование выполнено в рамках госзадания ИПА СО РАН, при финансовой поддержке РФФ (22-14-00086) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2020–2025 гг. (№ 122011800263-6).

Литература

- Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. 1986. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат. 416 с.
- ГОСТ 17.4.4.02-2017 Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа.
- ГОСТ 26213-91 Методы определения органического вещества.
- ГОСТ 26423-85 Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки.
- Зрянин В.А. 2003. Влияние муравьев рода *Lasius* на почвы луговых биогеоценозов // Успех. совр. биол. Т. 123. № 3. С. 278–288.

- Моргун А.Е., Юдина А.В., Голиченков М.В. 2017. Влияние муравьиных гнезд на кислотность и гранулометрический состав почв // Материалы по изучению русских почв. Вып. 9 (36). С. 224–228 с.
- Новгородова Т.А. 2018. Мирмекофауна золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска на начальных этапах самозаростания // Евраз. энтомол. журн. Т. 17. Вып. 5. С. 340–344.
- Турабаева Г.К., Оспанова Г.С., Бозшатаева Г.Т. 2016. Результаты изучения муравьев в качестве биоиндикаторов почвы // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. № 2 (1). С. 44–47.
- Baxter F.P., Hole F.D. 1967. Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil // Soil. Sci. Soc. America Proc. Vol. 31. No. 3. P. 425–428.
- Cowan J.A., Humphreys G.S., Mitchell P.B., Murphy C.L. 1985. An assessment of pedoturbation by two species of mound-building ants *Camponotus intrepidus* (Kirby) and *Iridomyrmex purpureus* (F. Smith) // Austral. J. Soil. Res. Vol. 23. No. 1. P. 95–107.
- Levieux J. 1976. Deux aspects de l'action des fourmis (Hymenoptera, Formicidae) sur le sol d'une savane preforestiere de Cote-d'Ivoire // Bull. ecol. Vol. 7. No. 3. P. 283–295.
- Rogers Lee E., Lavigne R.J. 1974. Environmental effects of western harvester ants on the shortgrass plains ecosystem // Environ. Entomol. Vol. 3. No. 6. P. 994–997.
- Sheremet N., Belanov I., Doronkin V., Lamanova T., Naumova N. 2018. Biogeocenosis development during initial revegetation of a coal combustion ash dump // Bio web of conferences IV All-Russia scientific-practical conference "Prospects of development and challenges of modern botany", Novosibirsk. P. 00038.
- Whilford W. G., Schaefer D., Wisdom W. 1986. Soil movement by desert ants // South-west. Natur. Vol. 31. No. 2. P. 273–274.

INFLUENCE OF ANTS ON THE TECHNOSOL FORMING ON THE SURFACE OF THE ASH-DISPOSALS OF THE CHPP IN THE POST-TECHNOGENIC PERIOD

Belanov I.P.¹, Taranenko D.E.², Vladimirova N.V.², Novgorodova T.A.²

Institute of Soil Science and Agrochemistry of SB RAS, Novosibirsk
Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS, Novosibirsk

The main properties of soils (grain size distribution, organic carbon content (SOC, %), reaction of soil solution (pH_{H₂O}) were studied in soil samples of techosol in the root layer of 0–5 cm taken from the control plots, as well as in the nests of *Lasius niger* and *Myrmica gallienii*. It has been established that in anthills there is a decrease in the content of the coarse dust fraction (0.05–0.01) relative to the background (control) area by 4–8%, and, accordingly, their proportional increase in the content of the fraction of coarse and medium sand (1–0.25) for the species *Lasius niger*, and an equal distribution of 4% between the fractions of coarse and medium sand (1–0.25) and fine sand (0.25–0.05) for the nests of *M. gallienii*. Ant activity impacts the main properties of young soils in the ash dump territory. In the nests of *L. niger* and *M. gallienii*, acidification of the soil solution occurred (the pH value of water decreased by 0.25–0.26 units), the carbon content (SOC, %) appeared to be significantly higher than in the control: more than 1.7 times higher relative to the background in *M. gallienii*, and more than 2.5 times higher in *L. niger*.

3. ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ МУРАВЬЕВ

СПОСОБНОСТЬ *FORMICA LEMANI* ФОРМИРОВАТЬ КРУПНЫЕ ПОСЕЛЕНИЯ

Новгородова Т.А.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск,
tanovg@yandex.ru

Северный черный муравей, *Formica lemani* – транспалеарктический борео-монтанный вид из подрода *Serviformica* (Захаров, Длусский, 2013; Радченко, 2016). В лесостепной и степной зоне поселения *F. lemani* приурочены к лесным элементам (осиново-березовые колки, лесопосадки и проч.). Данный вид преимущественно строит гнезда секционного типа в почве, также нередко селится в отмершей древесине. Однако в определенных условиях (например, при дефиците подходящих для поселения мест) может образовывать гнезда-капсулы. Размер моногинных семей *F. lemani* не превышает 1000 особей (500–700), а у полигинных семей может достигать 4–6 тысяч особей. Однако численность представителей подрода *Serviformica* обычно довольно жестко контролируется облигатными доминантами *Formica* s. str. (Резникова, 1999, 2003). Кормовая территория у *F. lemani* не охраняется (Захаров, Длусский, 2013), так же, как и источники углеводной пищи, включая колонии тлей. Для фуражиров характерна одиночная фуражировка (Захаров, Длусский, 2013). Для связи между секциями в гнезде и для фуражировки этот вид обычно использует тоннели. В многовидовых сообществах муравьев *F. lemani* выступает в роли субдоминанта.

Формирование больших поселений у данного вида ранее не отмечалось. Однако в 2020 г. в одном из осиново-березовых колков на юге Западной Сибири (Новосибирская область, Россия) был обнаружен крупный комплекс *F. lemani*. В ходе ограниченного по времени предварительного исследования проведена оценка размеров и основных элементов инфраструктуры его территории, изучены трофобиотические связи *F. lemani* с тлями, а также проведен сравнительный анализ поведения фуражиров данного поселения с муравьями из небольших семей вида, типичных для региона.

Материалы и методы. Необычное поселение *F. lemani* было обнаружено в августе 2020 г. на юге Новосибирской области (Карасукский район, окр. с. Шейнфельд) в ходе изучения трофобиотических связей

муравьев и тлей в данном регионе. При первом осмотре сразу привлекло внимание наличие заметных издали потоков муравьев *F. lemani* на деревьях, нетипичных для данного вида.

Из-за ограничения по времени в этот период (04.08.2020) удалось провести только предварительное обследование данного поселения. Приблизительно оценили занимаемую комплексом территорию. Определили интенсивность движения фуражиров (особей/мин.) на стволах, подсчитывая число муравьев, пересекавших в обоих направлениях условную линию на высоте около 1,3 м за 5 минут (по три учета в каждом случае) с последующим пересчетом на 1 минуту.

Сравнили агрессивность фуражиров из семей, входящих в состав данного комплекса, и муравьев *F. lemani* из небольших семей, обитающих в соседнем осиново-березовом колке. Оценка агрессивности проводилась на стволах берез, а также в колониях тлей *Chaitophorus populeti* на осине по ранее разработанной методике (Новгородова, 2009). Всего на территории комплекса *F. lemani* протестировано 80 фуражиров на стволах и 65 сборщиков пади в 15 колониях тлей, за пределами комплекса – 30 фуражиров на стволах и 15 сборщиков пади в 15 в колониях тлей.

Для выявления трофобиотических связей с тлями *F. lemani*, входящих в состав данного поселения, на занимаемой комплексом территории был проведен осмотр надземных частей растений до высоты около 3 м. Корневую часть осматривали только при наличии земляных выбросов у основания растения. Насекомых фиксировали в 70 % спирте. Всего было собрано 249 проб.

В конце сентября (22.09.2020) закартировали основную часть комплекса *F. lemani*. Удалось зарегистрировать, главным образом, наиболее крупные гнезда, расположение которых в этот период легко определялось по наличию достаточно мощных для конца сезона потоков фуражиров на деревьях.

Результаты и обсуждение. Несмотря на то, что картирование комплекса проводилось в конце сентября, на деревьях сохранялись хорошо заметные потоки муравьев, что и позволило нанести на карту наиболее крупные гнезда поселения. По предварительным данным, исследованный комплекс *F. lemani* включал более 150 крупных гнезд, и занимал территорию около 3200 м². Большинство гнезд располагалось в основании берез, а также в крупных обломках старых поваленных деревьев. На территории поселения поведение муравьев *F. lemani* существенно отличалось от характерного для представителей данного вида из небольших семей: наблюдалось усложнение территориальной организации и повышение агрессивности фуражиров.

Помимо тоннелей, обычных для данного вида, на территории действовала ярко выраженная сеть поверхностных дорог, которая включала

обменные дороги между гнездами, расположенными в комлевой зоне деревьев на расстоянии от 4 до 6 м друг от друга, а также – фуражировочные дороги, ведущие к кормовым деревьям – березам и осинам. Заметные даже издали потоки фуражиров на деревьях состояли не только из сборщиков пади, но и охотников, которые спускались вниз по стволу с добычей. Интенсивность движения фуражиров на березах в начале августа составила в среднем $55,07 \pm 24,53$ особей/мин., при этом она зависела от диаметра ствола: $41,81 \pm 20,82$ особей/мин. (на деревьях с диаметром ствола 10–15 см), $52,86 \pm 7,61$ особей/мин. (диаметр ствола – 16–20 см), $70,53 \pm 30,16$ особей/мин (диаметр ствола – 21–25 см). Агрессивность фуражиров *F. lemani* из семей, входящих в состав комплекса, оказалась значительно выше, чем у рабочих особей из небольших семей за пределами данного поселения, как на стволах берез (критерий Манна-Уитни, $U=351,5$, $p < 0,001$), так и в колониях тлей ($U=168,0$, $p < 0,001$).

Анализ структуры тритрофических связей *F. lemani*, входящих в состав данного поселения, показал, что муравьи посещали колонии тлей всего 6 видов (*Symydobius oblongus*, *Glyphina betulae*, *Callipterinella tuberculata* на березе, *Chaitophorus populeti* на осине, *Aphis fabae* на осоте, *Semiaphis horvathi* на морковнике). На травянистых растениях были отмечены лишь единичные колонии тлей *A. fabae* и *S. horvathi*. В качестве основного ресурса углеводной пищи выступали тли на древесных растениях, главным образом, березах. Мощные потоки фуражиров *F. lemani* отмечены на большинстве берез (90%), расположенных на территории, занимаемой комплексом. Обычно в лесостепных ландшафтах на юге Западной Сибири детальное обследование сходной по размеру территории позволяет выявить как минимум в 1,5–2 раза больше видов тлей (не менее 10–12 видов), посещаемых представителями подрода *Serviformica*, такими как *F. cunicularia*, *F. fusca* и *F. lemani*. Среди тлей-симбионтов, как правило, преобладают хортобионты, колонии которых располагаются на различных травянистых растениях в окрестностях гнезд муравьев. На деревьях обычно встречаются одиночные фуражиры, собирающие падь в колониях тлей нескольких массовых видов. При наличии в сообществе облигатных доминантов *Formica* s. str., колонии тлей на древесных растениях, как правило, посещаются именно доминантами, а субдоминанты собирают падь тлей-дендробионтов только в отсутствие фуражиров *Formica* s. str. Это подтвердили и результаты данного исследования: в близлежащем колке, на сходной по размеру территории было выявлено 11 видов тлей, связанных с *F. lemani* из небольших семей. Колонии 7 из 11 видов тлей-симбионтов были отмечены на травянистых растениях.

Кроме того, на территории комплекса *F. lemani* наблюдалось усложнение организации сбора пади. Вместо одиночной фуражировки

неспециализированных фуражиров, свойственной небольшим семьям представителей подрода *Serviformica* (Novgorodova, 2015), на территории поселения отмечено использование более сложных моделей поведения с частичным разделением функций сбора пади и охраны симбионтов. Наблюдался низкий и средний уровень специализации сборщиков пади *F. lemani* (Novgorodova, 2015). В колониях тлей постоянно присутствовали группы из 3–6 сборщиков пади, среди которых 1–3 муравья демонстрировали значительно более агрессивное поведение, чем другие особи (критерий Манна-Уитни, $U=0,00$, $p < 0,001$). Эти «агрессивные» муравьи почти не занимались сбором пади, быстро реагировали на появление посторонних объектов и были способны обеспечить определенный уровень защиты своих симбионтов от конкурентов, включая афидофагов и других муравьев.

На исследованной территории сформировалось нетипичное для лесостепных ландшафтов юга Западной Сибири сообщество муравьев с абсолютным доминированием *F. lemani*. Гнезда облигатных доминантов *Formica* s. str. на территории обследованного комплекса *F. lemani* отсутствовали. На периферии поселения *F. lemani* отмечено четыре давно погибших гнезда *Formica* s. str. Жилые гнезда *Formica pratensis* располагались только вдоль границы колка, при этом буферная зона между кормовой территорией семей *F. pratensis* и территорией поселения *F. lemani* составила около 20 м. В самом колке отмечено всего два гнезда *F. lugubris* на расстоянии около 30–40 м от границы поселения *F. lemani*.

В целом, формирование крупного комплекса *F. lemani* с высокой плотностью гнезд и численностью, по-видимому, обусловлено отсутствием пресса облигатных доминантов *Formica* s. str., что позволило использовать падь облигатно мирмекофильных тлей *Symydobius oblongus*, *Glyphina betulae*, *Callipterinella betularia* на березах и *Chaitophorus populeti* на осинах в качестве основного ресурса в углеводном питании. Тесное взаимодействие с дендрофильными тлями дает муравьям ряд существенных преимуществ: способствует ускоренному восстановлению трофобиотических связей в весенний период, обеспечивает относительную стабильность кормовой базы и возможность регулярного получения достаточно больших объемов углеводной пищи в течение всего сезона. В совокупности с отсутствием контроля численности со стороны облигатных доминантов, это позволяет *F. lemani* не только наращивать, но и поддерживать высокую плотность населения, а также реализовывать более сложные модели поведения, что в целом повышает их конкурентоспособность.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (18-04-00849) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2020-2025 гг. (№ 122011800263-6).

Литература

- Захаров А.А., Длусский Г.М. 2013. Краткие видовые очерки муравьев *Formica* // А.А. Захаров (отв. ред.): Мониторинг муравьев Формика. М.: КМК. С. 61-79.
- Новгородова Т.А. 2009. Тестирование агрессивности муравьев // Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». С. 274-275.
- Радченко А.Г. 2016. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев. 480 с.
- Резникова Ж.И. 1999. Этологические механизмы регуляции численности в коадаптивных комплексах муравьев // Экология. № 3. С. 210-215.
- Резникова Ж.И. 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журн. Т. 82. № 7. С. 816-824.
- Novgorodova T.A. 2015. Organization of honeydew collection by foragers in different ant species (Hymenoptera, Formicidae): effect of colony size and species specificity // European Journal of Entomology. V. 112(4). P. 688-697.

THE ABILITY OF *FORMICA LEMANI* TO FORM LARGE SETTLEMENTS

Novgorodova T.A.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk

Until recently, the formation of large settlements in *Formica* (*Serviformica*) *lemanii* was not noted and considered atypical for this species. However, in 2020, a large settlement of *F. lemanii* (over 150 nests on about 3200 m²) was found in one of the aspen-birch groves in the south of Western Siberia (Novosibirsk Region, Russia). The main characteristics of this ant nest complex, as well as the trophobiotic relationships of *F. lemanii* with aphids, and the behavior of foragers were studied. Within the complex, *F. lemanii* colonies were characterized by a more complex territorial organization, an increased degree of aggressiveness of foragers, and the appearance of protected aphid colonies with clear division of functions (honeydew collection and protection of trophobionts) within forager groups attending aphid colonies. Ants visited aphid colonies of six species. The basis of the diet was honeydew of dendrobiont aphid species mainly inhabiting birches (*Symydobius oblongus*, *Glyphina betulae*, *Callipterinella tuberculata*). Large streams of *F. lemanii* foragers to the birches (55.07±24.53 individuals/minute) included both honeydew collectors and hunters. The formation of a large complex of *F. lemanii* was due to the absence of obligate dominants of *Formica* s. str., as well as close interaction with dendrobiont aphids, which ensures the stability of the existence of ant colonies, allows faster restoration of trophobiotic relationships in the spring, and thereby increases the competitiveness of *F. lemanii* colonies.

МИРМЕКОКОМПЛЕКСЫ ЗОЛОШЛАКОВЫХ ОТВАЛОВ КЕМЕРОВСКОЙ ТЭЦ

Блинова С.В., Каучакова Т.А.

Кемеровский государственный университет, г. Кемерово
sv_blinova@mail.ru

Муравьи являются важным компонентом наземных экосистем Сибири. Характеристики сообществ муравьев – число видов, плотность поселений и др. – выступают важными показателями состояния биоценозов. Особенно актуальным становится изучение мирмекокомплексов нарушенных или рекультивируемых территорий, формирование сообществ на разных этапах сукцессий. В настоящее время имеется ряд, в том числе наших, публикаций, затрагивающих данные вопросы (например, Новгородова, 2018; Blinova, Luzyanin, Dobrydina, 2021). Однако остаются ещё неизученные аспекты. Целью данного исследования было изучить мирмекокомплексы золошлаковых отвалов Кемеровской ТЭЦ.

Кемеровская ТЭЦ входит в единую энергосистему России, работает на каменном угле. В качестве отходов производства образуются золы и шлаки, максимальное количество которых оценивается в 78,706 тыс. тонн в год (Постоянный технический регламент, 2017). Для хранения отходов используют золошлакоотвалы.

Земельный участок, используемый под размещение золошлакоотвала, расположен в Кемеровской области, г. Кемерово, Кировский район, в пойме р. Малая Чесноковка (Евсеева Чесноковка) на левом берегу, на расстоянии 1,5 км от основной промплощадки Кемеровской ТЭЦ. Площадь участка $124002 \pm 123,25$ м², включающего два золошлаковых отвала, расположенных в непосредственной близости друг от друга. В связи с наполнением золошлакоотвала складирование золошлаковых отходов на № 1 прекращено с 1976 года и начата эксплуатация золошлакового отвала № 2. Территории отработанных участков обоих золоотвалов рекультивированы методом сплошной рядовой посадки березы *Betula pubescens* и сосны *Pinus sylvestris* в первые годы после прекращения использования. В настоящее время территорию золоотвала №1 занимают, в основном, сосново-березовый лесной массив местами встречается вторичный березово-осиновый лес. При этом соотношение хвойных и лиственных деревьев примерно равное. Травянистые растения представлены преимущественно злаками.

При сборе материала летом 2021 года использовали стандартные мирмекологические методы (Гилев, Зрянин, Федосеева, 2009; Захаров, Горюнов, 2009). На каждом участке закладывали учетные площадки 10 х 10 м, на которых выявляли видовой состав и плотность поселения муравьев. При этом, в связи с особенностями биологии рыжих лесных муравьев, плотность их поселения учитывали отдельно. Для исследования выделены три участка на территории золоотвалов и один контрольный:

– Участок 1 с координатами 55°25'6,16528" N, 85°58'43,10085" E. Расположен на золоотвале № 1, на террасе коренного берега р. Томи. Сомкнутость крон составляла около 60 %, средняя высота травостоя – 50 см; проективное покрытие – 85 %,

– Участок 2 с координатами 55°25'8,01974" N, 85°58'43,44605" E. Находится на золоотвале № 1, низменность. Сомкнутость крон составляла около 25%, средняя высота травостоя – 30 см; проективное покрытие – 15%, Хорошо выражен слой опада, достигающий в толщину около 1 см. Далее располагается слой золошлака. Отмечена повышенная влажность наземного слоя.

– Участок 3 имеет координаты 55°25'8,19923" N 85°58'59,29992" E. Размещен на золоотвале № 2, ровная местность без резких скачков высот; Сомкнутость крон составляла около 5%, высота травостоя – 15 см; проективное покрытие – 70%.

– Контрольный участок имеет координаты 55°25'6,17" N 85°58'39,18" E, вдоль террасы коренного берега р. Томи вблизи р. Евсеева Чесноковка. Сомкнутость крон составляла около 70%, средняя высота травостоя – 50 см; проективное покрытие – 75%.

В результате исследований на территории золошлаковых отвалов Кемеровской ТЭЦ найдено 13 видов семейства Formicidae принадлежащих 5 родам. Необходимо отметить, что у *Lasius fuliginosus* на золоотвале №1 обнаружена только крылатая самка.

Наибольшее число видов (11) выявлено на участке 1: три вида рода *Myrmica* (*M. rubra*, *M. scabrinodis*, *M. schencki*); *Tetramorium caespitum*, *Temnothorax servicus*, два вида рода *Formica* (*F. fusca*, *F. pratensis*), четыре вида рода *Lasius* (*L. alienus*, *L. flavus*, *L. niger*, *L. platythorax*). Большинство гнезд имели купола высотой до 40 см. Исключение составляет муравейник *F. pratensis*, достигающий 70 см в высоту. В целом плотность поселений составила 5,2 гнезда / 100 м². Фоновым видом участка является *L. platythorax* (3,7 гнезда / 100 м²).

На участке 2 отмечено 7 видов: *Myrmica rubra*, *M. schencki*, *T. servicus*, *L. flavus*, *L. niger*, *L. platythorax* и *Camponotus saxatilis* с плотностью поселения 4,2 гнезда / 100 м². Фоновыми видами участка выступали *Lasius*, достигая в совокупности плотности 3,6 гнезда / 100 м². Все

гнезда расположены либо в слое опада, либо в золошлаковых отходах. Гнездо *C. saxatilis* не обнаружено – найдены только отдельные рабочие особи.

На самом молодом участке 3 зарегистрировано 6 видов муравьев: *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis*, *T. caespitum*, *F. glauca*, *F. pratensis*, *L. platythorax* с плотностью поселения 6,2 гнезда / 100 м². Фоновый вид *L. platythorax* строит гнезда-капсулы и имеет плотность поселения 4,2 гнезда / 100 м², на отдельных участках достигает до 7 гнезда / 100 м².

В контроле обнаружено 12 видов, однако заметно отличается видовой состав: 4 вида рода *Myrmica* (*M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis*, *M. schencki*); *Formicoxenus nitidulus*, три вида рода *Formica* (*F. aquilonia*, *F. polystena* *F. rufa*), два вида рода *Lasius* (*L. fuliginosus*, *L. platythorax*), *Camponotus herculeanus*, *C. sachalinensis* и *C. saxatilis* с плотностью поселения 4,2 гнезда / 100 м² (без учета рыжих лесных муравьев и *L. fuliginosus*).

Исследования показали, что состав мирмекокомплексов зависит от возраста рекультивируемых участков: на ранее созданных участках сообщества включают большее число видов, чем на последнем, недавно рекультивируемом. Кроме этого, важным фактором является близость к естественным ценозам. Именно участок 1 расположен на границе с естественными лесными участками. Особенно четко, на наш взгляд, это проявляется на примере видов рода *Formica*: на контрольном участке встречены типично лесные виды (*F. aquilonia*, *F. polystena* *F. rufa*), на первом, самом старом из изученных, участке виды тяготеющие к открытым участкам (*F. fusca*, *F. pratensis*), на третьем, недавно рекультивированном – *F. glauca* – типичный вид открытых биотопов. Также переходный характер мирмекокомплексов можно проиллюстрировать тем фактом, что на 1 и 3 участках обитают семьи *T. caespitum*. С увеличением времени существования участка возрастает доля лесных видов, уменьшается доля видов открытых пространств. При этом максимальная плотность гнезд отмечена на самом молодом участке.

Очевидно, что за 45 лет с момента остановки эксплуатации и последующей рекультивации участка 1 полное восстановление мирмекофауны региональных естественных ценозов не произошло.

Литература

- Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б. 2009 Методы сбора, хранения и морфометрии муравьев // Муравьи и защита леса: Матер. XIII Всеросс. Мирмекологич. симп. Н.Новгород: Изд-во Нижегород. гос.ун-та. С. 263-272.
- Захаров А.А., Горюнов Д.Н. 2009 Общие методы полевых экологических исследований // Муравьи и защита леса: Матер. XIII Всеросс. Мирмекологич. Симп. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос.ун-та. С. 247-256.

- Новгородова Т.А. 2018 Мирмекофауна золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска на начальных этапах самозарастания // Евразийский энтомологический журнал. Т. 17. № 5. С. 340-345.
- Постоянный технический регламент ТР 43821441-2017. Золошлаковые смеси – материал, полученный в результате деятельности Кемеровской ТЭЦ АО «Кемеровская генерация». Кемерово, 2017. 63 с.
- Blinova S.V., Luzyanin S.L., Dobrydina T. I. 2021 Finding and testing ant assemblages as indicators of recovery successions in coal-affected areas // E3S WEB OF CONFERENCES. The Second Interregional Conference. Kemerovo, 2021. С. 02002.

ANT ASSEMBLAGE ON ASH AND SLAG DUMPS OF KEMEROVSKAYA CHPP

Blinova S.V., Kauchakova T.A.

Kemerovo State University, Kemerovo

We studied the ant assemblage on recultivated plots of ash and slag dumps of Kemerovskaya CHPP. The material was collected in summer, 2021; model sites (10x10 m) were laid down. We found 13 ant species: *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis*, *M. schencki*, *Tetramorium caespitum*, *Temnothorax serviculus*, *Formica fusca*, *F. pratensis*, *Lasius alienus*, *L. flavus*, *L. niger*, *L. platythorax*, *Lasius fuliginosus* (only winged queen), *Camponotus saxatilis* (only worker, nest was not found). As the lifetime of a site increases, the proportion of forest species increases, and the proportion of open area species decreases. The maximum of nest density is indicated on the youngest plot.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РЕСУРСОВ МУРАВЬЯМИ ПОЧВЕННО-ПОДСТИЛОЧНОГО КОМПЛЕКСА В ДВУХ ТИПАХ МУССОННОГО ТРОПИЧЕСКОГО ЛЕСА

Попкова Т.В., Зрянин В.А.

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород,
tatyana.popkovatv@ya.ru

Муссонные тропические леса имеют сложную вертикальную структуру (Kuznetsov, Kuznetsova, 2013), которая обеспечивает значительное разнообразие мест для гнездования муравьев, фуражировки и избегания конкурентов (Mottl et al., 2020). Максимальное видовое разнообразие муравьев в тропических лесах наблюдается в почве и подстилке (Silva, Brândao, 2014; Wong, Guenard, 2017). Несмотря на многочисленные исследования, посвященные отдельным аспектам экологических ниш (трофическая и размерная дифференциация, различия в пространственном распределении и поведении муравьев), до сих пор отсутствует информация о взаимосвязи объема ресурсов, который предоставляет среда для поддержания определенного количества видов, и полноты использования этих ресурсов муравьями. Морфологические особенности муравьев, связанных с почвой и подстилкой, определяют доступ видов к микроместообитаниям (Farji-Brener et al., 2004; Sarty et al., 2006) и могут выступать в качестве индикаторов стратегии поиска пищи (Weiser, Kaspari, 2006; Gibb et al., 2015). В связи с этим, морфологические признаки могут использоваться для оценки емкости среды и заполненности нишевого пространства на основе анализа функционального разнообразия (Schleuter et al., 2010). Цель работы – оценить объем потенциально доступных ресурсов и определить полноту их использования муравьями почвенно-подстилочного комплекса в двух типах муссонного тропического леса с использованием индексов функционального разнообразия.

Материал собран в национальном парке Кат Тьен, провинция Донг Най, Южный Вьетнам в двух типах леса: лагерстремиевый лес на низких базальтовых грядках и диптерокарповый лес на песчаной почве прируслового вала р. Донг Най. Проведен морфометрический анализ 57 видов муравьев из 26 родов, 6 подсемейств. Для каждого вида проводились измерения 6 рабочих особей (в ряде случаев 1–3 в зависимости

от количества особей в пробе) по 5 морфологическим признакам: длина и ширина головы, длина груди, длина задней голени и максимальный диаметр глаза. Морфометрический анализ выполнен в модуле программы Gryphax по микрофотографиям, полученным на стереомикроскопе Carl Zeiss Stemi 2000C с камеры Jenoptik ProgRes Naos при увеличении 16–50х. Перед проведением анализа морфологические признаки были стандартизированы (за исключением длины груди), поскольку они не соответствовали нормальному распределению. Для этого были введены индексы: относительная длина и ширина головы (отношение длины/ширины головы к длине груди), относительная длина голени (отношение длины голени к длине груди) и относительный размер глаза (отношение максимального диаметра глаза к ширине головы). Для анализа функционального разнообразия учитывали число встреч видов в каждом из двух типов леса при сходном исследовательском усилии.

Для анализа функционального разнообразия на основе морфологических признаков рассчитывались следующие индексы: функциональная дисперсия (FDis), функциональная выровненность (FEve), функциональное богатство (FRic), функциональная дивергенция (FDiv) и функциональная оригинальность (FOri). При проведении данного анализа построены нулевые модели с использованием рандомизации (999 повторов) для установления различий между теоретическими значениями индексов функционального разнообразия и наблюдаемыми. Статистическая обработка данных выполнена в среде программирования R.

Анализ заполненности нишевого пространства показал, что в сообществе муравьев лагерстремиевого леса наблюдаются повышенные значения функциональной дивергенции и оригинальности по сравнению с нулевыми моделями ($FDiv_{Obs} = 0,846$, $FDiv_{Null} = 0,799$; $FOri_{Obs} = 0,292$, $FOri_{Null} = 0,169$; примечание: Obs – эмпирическое значение, Null – теоретическое). Это показывает, что нишевое пространство заполнено незначительно большим числом видов ($FDiv_{Obs} - FDiv_{Null} = 0,047$, менее 0,1) по сравнению с потенциально доступным, и количество видов с уникальными морфологическими признаками выше, чем это предполагается нулевой моделью. Например, к видам с таким набором признаков можно отнести *Pseudolasius silvestrii* и *Probolomyrmex vieti* – единственные представители соответственно Formicinae и Proceratiinae в лагерстремиевом лесу среди видов почвенно-подстилочного комплекса.

В сообществе муравьев диптерокарпового леса установлены повышенные значения функционального богатства и оригинальности, а также пониженные значения функциональной выровненности по сравнению с нулевыми моделями ($FRic_{Obs} = 0,902$, $FRic_{Null} = 0,737$; $FOri_{Obs} = 0,212$, $FOri_{Null} = 0,159$; $FEve_{Obs} = 0,462$, $FEve_{Null} = 0,576$). Повышенное

значение функционального богатства говорит об избыточной заполненности доступного нишевого пространства, а значения функциональной оригинальности – о большом количестве уникальных признаков (так же как и в сообществе лагерстремиевого леса). Здесь к таким видам можно отнести *Buniapone amblyops*, *Discothyrea* sp. 1. Низкий показатель функциональной выровненности отражает неравномерное распределение видов в пространстве и низкую эффективность использования доступных ресурсов.

Функциональная дисперсия в сообществе муравьев диптерокарпового леса ниже ($FDis = 0,302$), чем в сообществе муравьев лагерстремиевого леса ($FDis = 0,420$). Это свидетельствует о том, что виды в сообществе муравьев диптерокарпового леса более “плотно упакованы”. Для сравнения, на участке диптерокарпового леса 10×10 м отмечается 80 гнезд почвенно-подстилочных видов муравьев, в то время как на участке лагерстремиевого леса – 56; видовое разнообразие муравьев в сообществе диптерокарпового леса составляет 44 вида, в сообществе лагерстремиевого леса – 37.

Функциональная выровненность в сообществе муравьев лагерстремиевого леса выше ($FEve = 0,600$), что говорит о представленности разных наборов морфологических признаков, которые определяют значительные различия между видами муравьев. Кроме того, функциональная выровненность свидетельствует об эффективном использовании ресурсов. В сообществе муравьев диптерокарпового леса равномерность распределения функциональных признаков ($FEve = 0,462$) и эффективность использования доступных ресурсов ниже. Низкая равномерность распределения функциональных признаков отражает присутствие кластеров морфологически сходных видов, между которыми выражена конкуренция вследствие недостатка ресурсов ($Feve_{Null} - FEve_{Obs} = 0,114$, более 0,1). Это выявляется, например, у *Carebara* cf. *bouvardi* и *Carebara lignata*, *Ectomomyrmex astutus* и *Ectomomyrmex leeuwenhoekii*, *Hypoponera* sp. 1 и *Hypoponera* sp. 3, *Leptogenys punctiventris* и *Leptogenys* sp. A. Конкуренция между указанными видами может возникать вследствие сходных требований к использованию как пищевых, так и пространственных ресурсов (сооружение гнезд в подходящих по условиям местах). Например, известно, что многие виды *Leptogenys* специализируются на питании представителями Isopoda (Dejean et al., 1997), а *Ectomomyrmex leeuwenhoekii* активно заселял искусственные гнезда (Зрянин, 2019), что указывает на наличие дефицита гнездовых субстратов. Присутствие морфологически сходных видов в сообществе муравьев диптерокарпового леса также подтверждается значениями индекса функциональной оригинальности ($FOri = 0,212$), который указывает на значительное

функциональное сходство видов и низкое морфологическое разнообразие. В сообществе муравьев лагерстремиевого леса значения индекса выше ($FOri = 0,292$), что предполагает относительную стабильность числа ниш, вследствие значительных морфологических различий между видами.

На основе индекса функционального богатства и нулевой модели установлено, что в лагерстремиевом лесу часть нишевого пространства, занимаемого видами муравьев, остается свободной, и объем доступных для муравьев ресурсов не используется в полной мере ($FRic_{Obs} = 0,739$, $FRic_{Null} = 0,827$). В диптерокарповом лесу потенциальное нишевое пространство заполнено избыточно ($FRic_{Obs} = 0,902$, $FRic_{Null} = 0,737$), таким образом, что экологические ниши некоторых видов муравьев почвенно-подстилочного комплекса перекрываются, и в то же время наблюдается нехватка ресурсов.

Таким образом, в сообществе лагерстремиевого леса объем доступных ресурсов превышает необходимый объем для поддержания наблюдаемого числа видов муравьев. Вероятно, это объясняется относительно низким таксономическим разнообразием, особенностями состава почвы (суглинков) и подстилки, их увлажненности. Значительный объем потенциально доступных для муравьев ресурсов позволяет им осваивать различные экологические ниши и эффективно использовать ресурсы, обладая определенными морфологическими различиями. В диптерокарповом лесу отмечается более высокий уровень таксономического разнообразия, и, в целом, в сообществе диптерокарпового леса наблюдается нехватка доступных ресурсов. Это указывает на то, что емкость среды фактически сдерживает численность семей муравьев и/или стабилизирует число видов муравьев на конкретном уровне. В результате недостатка ресурсов между видами муравьев возникают конкурентные взаимодействия, которые в течение длительного времени могут приводить к дивергенции морфологических признаков у некоторых видов.

Литература

- Зрянин В.А. 2019. Заселение искусственных гнезд муравьями (Hymenoptera: Formicidae) тропического муссонного леса во время влажного сезона // IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым: тезисы докладов. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 91–92.
- Dejean A., Bolton B., Durand J.L. 1997. Cubitermes subarquatus termitaries as shelters for soil fauna in African rainforests // J. Nat. Hist. Vol. 31. No. 8. P. 1289-1302.
- Farji-Brener A.G., Barrantes G., Ruggiero A. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants // Oikos. Vol. 104. No. 1. P. 165–171.

- Gibb H., Stoklosa J., Warton D.I., Brown A.M., Andrew N.R., Cunningham, S.A. 2015. Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? // *Oecologia*. Vol. 177. No. 2. P. 519–531.
- Heller N.E., Gordon D.M. 2006. Seasonal spatial dynamics and causes of nest movement in colonies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) // *Ecol. Entomol.* Vol. 31. No. 5. P. 499–510.
- Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. 2013. Tropical monsoon forests of Vietnam (results of 20 years of phytoecological research) // *Biology Bulletin*. Vol. 40. No. 2. P. 187–196.
- Larabee F.J., Suarez A.V. 2014. The evolution and functional morphology of trap-jaw ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecological News*. Vol. 20. P. 25–36.
- Mottl O., Yombai J., Fayle T.M., Novotný V., Klimeš P. 2020. Experiments with artificial nests provide evidence for ant community stratification and nest site limitation in a tropical forest // *Biotropica*. Vol. 52. No. 2. P. 277–287.
- Potts L.R., Francke O.F., Cokendolpher J.C. 1984. Humidity preferences of four species of fire ants (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis) // *Insectes Sociaux*. Vol. 31. No. 3. P. 335–340.
- Sarty M., Abbott K.L., Lester P.J. 2006. Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community // *Oecologia*. Vol. 149. No. 3. P. 465–473.
- Schleuter D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. 2010. A user's guide to functional diversity indices // *Ecol. monogr.* Vol. 80. No. 3. P. 469–484.
- Silva R.R., Brandão C.R.F. 2014. Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient // *PloS one*. Vol. 9. No. 3. P. e93049.
- Weiser M.D., Kaspari M. 2006. Ecological morphospace of New World ants // *Ecol. Entomol.* Vol. 31. No. 2. P. 131–142.
- Wong M.K.L., Guenard B. 2017. Subterranean ants: summary and perspectives on field sampling methods, with notes on diversity and ecology (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecological News*. Vol. 25. P. 1–16.

RESOURCE-USE EFFICIENCY OF SOIL AND LEAF LITTER ANTS IN TWO TYPES OF A TROPICAL MONSOON FOREST

Popkova T.V., Zryanin V.A.

Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod

We assessed the amount of potentially available resources and their use by soil and leaf litter ants in two types of a tropical monsoon forest using a functional diversity analysis. Our study drew on morphological data for 57 ant species (from 26 genera, 6 subfamilies) from the *Lagerstroemia* forest on loamy soil and the dipterocarp forest on sandy soil. We measured five morphological traits: head length, head width, Weber's length, eye length, and hind tibia length. Trait values were standardized before the functional diversity analysis. Functional diversity analysis was measured using the calculations of functional diversity indices, including functional dispersion, functional evenness, functional richness, functional divergence, and functional originality. To investigate the changes in functional diversity indices, we generated null models for each forest type. Subsequently, we compared the observed functional diversity indices to the indices generated with the null models. As a result, we established a high amount of potentially available resources in the *Lagerstroemia* forest to maintain the observed number of ant species. This fact can be explained by relatively low taxonomic diversity, soil and leaf litter composition, and moisture level. A high amount of available resources gives the opportunity to morphologically different ant species of the *Lagerstroemia* forest to occupy different ecological niches and use resources effectively. In the dipterocarp forest, we found a lack of potentially available resources in addition to a high level of taxonomic diversity. Therefore, the environmental capacity contains the growth of the ant colony size and/or stabilizes the number of ant species at a certain level. As a result of a lack of resources, competitive interactions can lead to the divergence of morphological traits in some ants.

4. ГНЕЗДА МУРАВЬЕВ

3D-МОДЕЛИРОВАНИЕ МУРАВЕЙНИКОВ

Бургов Е.В.^{1,2}, Локтеев Д.С.³

¹Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», г. Москва,

²Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, г. Москва

³Московский государственный университет геодезии и картографии, г. Москва
burgov.ev@yandex.ru

При решении целого ряда мирмекологических задач необходимо точное моделирование поверхностей муравейников. Например: исследование процесса строительства гнезд, описание восстановления муравейников после повреждений, задачи, связанные с геоморфологией и почвоведением. В лабораторных условиях возможно динамическое моделирование небольших муравейников при помощи томографии (Minter et al., 2012). При наблюдении за строительством гнезда или раскопке муравейника по стандартной методике (Длусский, 2009) полезно иметь вспомогательный метод, позволяющий быстро получать данные, на основании которых можно строить сначала модели разрезов гнезда, а затем – целостную модель подземной или наземной частей муравейника.

В качестве универсального метода 3d-моделирования муравейников предлагается использовать фотосканирование. Данный метод широко применяется (обычно – с использованием аэрофотосъемки) в геодезии и геоморфологии при построении моделей архитектурных комплексов и ландшафтов. Применение в указанных областях фотосканирования значительно сокращает трудозатраты (и полевые, и лабораторные). Отметим, что возрастает и стоимость необходимого оборудования. Фотосканирование – метод построения трехмерных моделей на основании фотосъемки объекта с разных ракурсов. Для корректного построения моделей фотографии должны отражать всю моделируемую поверхность и пересекаться друг с другом.

Задачу моделирования муравейника при помощи фотосканирования можно разбить на следующие подзадачи: 1. Подготовка оборудования; 2. Подготовка площадки к съемке; 3. Съемка; 4. Построение модели на компьютере. Для построения моделей мы использовали программу Agisoft Metashape.

Подготовка оборудования. Для съемки требуется цифровой фотоаппарат или иное выполняющее его функции устройство. Важно, чтобы

во время всей съемки (или в серии съемок) не менялось фокусное расстояние: нельзя масштабировать картинку. Удобно использовать камеру с объективом, имеющим фиксированное фокусное расстояние. Желательно проверить наличие характеристик камеры и объектива в базе данных программы (большинство цифровых камер там есть).

Как сам муравейник, так и окружающее его пространство (при текущих технологиях) – весьма неудобные объекты для фотосканирования. Обилие однотипных текстур, меняющихся при разных углах съемки, мешает программе корректно сопоставлять объекты на снимках, формировать целостную модель. Архитектура, интерьеры, иные рукотворные объекты на однородном фоне для фотосканирования подходят гораздо лучше. Данные аэросъемки естественного ландшафта также лучше обрабатываются программой, так как угол съемки одинаков, камера лишь сдвигается вбок при получении новых снимков. Поэтому для съемки муравейника необходимы маркеры – специальные знаки, распознаваемые программой на изображениях, которые обеспечивают корректное построение трехмерной модели (рис 1.). Маркеры могут быть сгенерированы самой программой, но для упрощения подготовки они доступны по ссылке: <https://disk.yandex.ru/i/Ynv3oAtzwFiFQQ>. Их можно распечатать на пластике или плотной бумаге. Каждый маркер имеет номер, который автоматически распознается программой.

Подготовка площадки к съемке. Перед началом съемки необходимо очистить сцену от колышущихся на ветру объектов – травы, тонких веток и т.д. Далее, при необходимости, нужно разместить на сцене реперные объекты – объекты, координаты которых известны или могут быть рассчитаны. Можно использовать географические координаты или локальные (координаты в системе с тремя осями относительно любой нулевой точки). В основном, при моделировании объектов размером с муравейник, используют локальную систему координат. В качестве реперных объектов могут быть использованы засечки на деревьях, разметка на вбитой в землю арматуре или другие статичные объекты, положение и/или размеры которых известны. Эти объекты должны располагаться вокруг

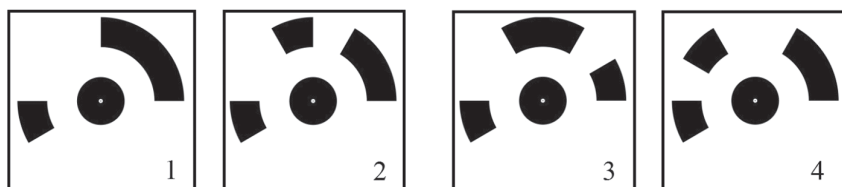


Рис. 1. Примеры маркеров, необходимых для фотосканирования. Ссылка на файл с ними – в тексте.

сканируемого муравейника, как можно ближе к нему. Если планируется динамическое сканирование: отслеживание изменений во время строительства гнезда, в процессе раскопки муравейника, то нужно специально следить за тем, чтобы не менялось положение реперных объектов. Например, нужно избегать прикосновений к вбитой в землю арматуре.

Есть несколько вариантов описания положения реперных объектов:

1. При помощи профессионального геодезического прибора, тахеометра, можно получить координаты любых реперных объектов в сцене, например, засечек на деревьях. Возможно использование менее современных приборов – теодолита или нивелира. Но, с точки зрения экономии времени в поле и при расчете координат, использование тахеометра – лучший вариант. Однако это требует наличия дорогостоящего геодезического оборудования и навыков работы с ним.

2. При помощи лазерного уровня можно нанести метки, расположенные в одной плоскости, на деревья или арматуру, вбитую в землю. Также необходимо измерить расстояния между метками. Сложность заключается в том, что перед построением модели придется вручную рассчитывать локальные координаты реперных объектов.

3. Упрощенный вариант сканирования – при помощи шаблона. Шаблоном может быть любой объект, размеры которого в трех измерениях известны и легко распознаются на фото. Пример такого объекта для работы на плоскости – криминалистическая линейка. Можно изготовить нечто подобное, пригодное для сканирования и сопоставления размеров в трех измерениях.

4. Если по каким-то причинам (например, если требуется иллюстративная трехмерная модель без определения размеров) необходимо только моделирование поверхности муравейника, без измерений, можно ограничиться использованием маркеров. Однако работа с моделью в этом случае будет затруднена, а измерения (при возникновении такой необходимости) – приблизительны, возможны серьезные ошибки.

На поверхность муравейника необходимо выложить маркеры (Рис. 1). Количество маркеров зависит от размеров сканируемого муравейника. Для муравейника диаметром около 1,5 м и высотой около 1 м достаточно 30 маркеров размером 10·10 см. В рамках одной съемки положение маркеров не должно меняться: их не должно сдувать ветром, они не должны падать, переворачиваться и т.д. Однако в серии съемок одного муравейника положение маркеров может меняться как угодно, но важно, чтобы на месте оставались реперные объекты, как говорилось выше.

Съемка. Необходимо сделать множество фотографий муравейника с разных ракурсов, обходя муравейник по кругу. Фотографии должны охватывать всю сканируемую поверхность и немного – вокруг неё. Коли-

чество снимков зависит от размеров муравейника. Для муравейника диаметром около 1,5 м и высотой 1 м достаточно 100 снимков. Они должны пересекаться друг с другом. Желательное значение перекрытия соседних фотоснимков – 70%. Снимки должны быть четкими, не должно быть пересвеченных или слишком сильно затемненных областей. Исходя из этого требования, в условиях плохой освещенности нужно делать больше фотографий и, по возможности, контролировать их качество. Освещение во время одной съемки не должно меняться. Хорошая погода для фотосканирования – 100%-ная облачность без дождевых облаков (без лишнего затенения). При переменной облачности необходимо производить каждую съемку при одном освещении: на солнце или в тени. Сочетание снимков с разным освещением будет мешать корректному построению модели.

Материалы каждой съемки следует хранить в отдельных папках. При необходимости нужно провести обработку и отбраковку фотографий.

Построение модели. Массив фотографий каждого сканирования загружается отдельно в новый проект в программе Agisoft Metashape. Далее необходимо запустить автоматическое распознавание маркеров. После этого – процесс сопоставления фотографий. Следующим шагом (при необходимости) нужно внести в проект координаты реперных точек и запустить перерасчет положения камер. Так будет выполнена корректировка модели реперным объектам. После всех этих действий можно запускать расчет плотного облака точек и, далее, построение всех необходимых моделей, проекций и т.д.

Апробация. Данная методика протестирована на четырех муравейниках рыжих лесных муравьев. Первые две попытки оказались неудачными, поскольку тогда не использовались маркеры. Поверхность третьего муравейника была успешно построена благодаря использованию маркеров. Следующим шагом тестирования была апробация метода при раскопке муравейника. В качестве модельного объекта было взято покинутое муравьями гнездо рыжих лесных муравьев (рис. 2).

Муравейник разбирали и брали пробы гнездового материала из разных частей (от покровного слоя до вала), затем выполнили два разреза вала. После каждой процедуры выполняли фотосканирование поверхности (фотоаппарат Canon 7d с объективом Canon 35 mm 2.0). Раскопанный муравейник отсканировали 10 раз (последовательно). В процессе раскопки делали контрольные измерения. В качестве реперных объектов использованы зарубки на деревьях, локальные координаты которых затем были получены при помощи тахеометра. На основании съемки было успешно построено 10 трехмерных моделей. Они одинаково позиционируются, ненарушенные части поверхности совпадают. Контрольные измерения муравейника во время раскопки совпадают с аналогичными промерами на модели.

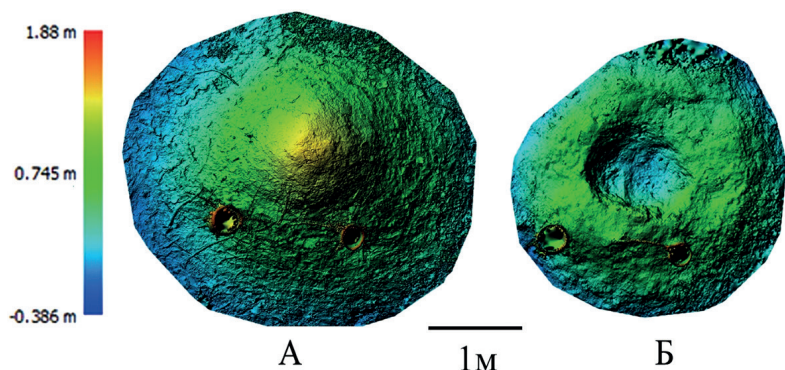


Рис. 2. Результаты фотосканирования муравейника рыжих лесных муравьев в процессе раскопки. Обозначения высот доступны в цветном (цифровом) варианте статьи. А – поверхность муравейника до раскопки. Б – вал муравейника с кратером внутреннего конуса.

Временные затраты на фотосканирование в поле (с размещением маркеров на муравейнике) составляли не более 10–15 минут на каждую модель. Время работы человека на компьютере при построении каждой модели – около 1,5–2 ч. Время, требующееся компьютеру для проведения всех необходимых расчетов по одной модели – от 1 ч до 2 суток, в зависимости от мощности машины.

Данная методика имеет широкие иллюстративные возможности. Построение 3d-моделей муравейников без использования реперных объектов требует значительно меньше усилий, чем зарисовка. Получение локальных координат реперных объектов и построение истинной модели – значительно более трудо- и ресурсозатратная задача, однако при её решении появляется возможность точных расчетов объемов гнезд и их частей. В целом, развитие мультимедийных технологий будет упрощать построение моделей муравейников. Использование актуальных технических решений позволит и дальше оптимизировать задачу точного описания (иллюстрации, измерения) муравейников в природе.

Литература

- Длусский Г.М. 2009. Раскопка гнезда и полная выборка его населения // Муравьи и защита леса: Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума. Н. Новгород. С 257-259.
- Minter N.J., Franks N.R., Robson Brown K.A. 2012. Morphogenesis of an extended phenotype: four-dimensional ant nest architecture // J. R. Soc. Interface. Vol. 9. P. 586–595.

3D-MODELING OF ANT NESTS

Burgov E.V.^{1,2}, Lokteev D.S.³

¹ National Research Center «Kurchatov Institute», Moscow

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow

³ Moscow State University of Geodesy and Cartography, Moscow

As a universal method of 3d-modeling ant nests, it is proposed to use photo scanning. The technique of scanning anthills and further construction of three-dimensional models has been developed and tested. Variants of the methodology for solving the problems of creating illustrations and accurately measuring nests are offered. The technique has been tested on several nests of red wood ants (*Formica rufa* group). Its effectiveness is shown.

ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СЛАБОРАЗВИТЫХ ПОСТАГРОГЕННЫХ ПЕСЧАНЫХ ПОЧВ ПОД МУРАВЬИНЫМИ ГНЕЗДАМИ (РЯЗАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Кокорева А.А.¹, Голиченков М.В.¹, Приболовец А.И.¹, Бутылкина М.А.¹,
Болотов А.Г.², Тюгай З.¹, Максимова И.В.¹

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва

²Почвенный институт имени В.В. Докучаева, г. Москва
kokoreva.a@gmail.com

Известно, что в Средней полосе России муравьи – одни из наиболее широко распространенных и многочисленных насекомых. Жизнь большинства из них связана с почвой; муравьи образуют зачастую огромные поселения в почве, хотя редко рассматриваются как типичные педобионты. Несмотря на это обстоятельство, в гнездостроительную деятельность муравьев могут быть вовлечены существенные объемы почвы: *L. niger* и *L. flavus*, обустривая свои гнезда, способны перемещать до 50 м³ почвы, а суммарный объем их гнезд составляет до 270 м³ на гектар. Муравьиные кочки или крупные гнезда формируют специфический и хорошо узнаваемый микрорельеф в луговых и лесных биогеоценозах (Зрянин, 2003). Необходимо подчеркнуть, что воздействие муравьев на свойства почвы в процессе гнездостроения может быть разнообразным, например, педотурбация, особое распределение органики в пределах почвенного профиля в течение вегетационного периода, активация тех или иных группировок микроорганизмов за счет изменения локальных условий их существования, изменение температурного режима, режима увлажнения почвы в пределах гнезда и т.д. Таким образом, мы полагаем, что всестороннее исследование влияния муравьев на эдафические условия может рассматриваться как актуальное направление почвенно-биологических исследований, тесно сопряженных с физикой и химией почв.

Объектом данного исследования были выбраны залежные почвы Рязанской области, Савостьяновского сельского поселения в пределах водораздельной территории. В конце прошлого века территория использовалась под посадки картофеля, затем была заброшена и начала зарастать. Сложившийся биогеоценоз на данный момент представляет собой двадцатилетний подрост сосны, разнотравье на постагропсаммозёме гумусовом оподзоленном на флювиогляциальных породах. На исследуемой территории преобладали *Formica cunicularia*, *Lasius flavus*, *Lasius niger*.

Данные виды не используют опад в качестве гнездостроительного материала, следовательно муравейники являются почвенными объектами, к которым применимы методы физики и химии почв. На участке размером 10х10 м в 25 муравейниках проведена оценка выноса муравьями почвы на поверхность, а также проведено описание флористического состава на поверхности гнезд. Общий объем выноса муравьями почвы в надземную часть муравейников составил 0,017 м³/м², что приводит к изменению микрорельефа территории. Описание флористического состава показало, что на кочках *L. flavus* в основном произрастают мхи, а на гнездах других муравьев мох почти не обнаруживается, что подчеркивает разницу в гидрологических условиях почв гнезд. Для исследования химических и физических свойств почвы были выбраны по одному муравейнику каждого вида, через центральную часть которых были заложены разрезы, описана их морфология и послойно отобраны образцы почвы; *in situ* определяли плотность почвы и скорость впитывания воды (по 5 повторностей для каждого свойства, не менее 6 глубин для каждого муравейника). Также был заложен разрез на территории без гнезд. Морфологическое описание изученных гнезд показало, что надземная часть наиболее выражена в гнезде *L. niger* (высота – 30 см), наименее – в гнезде *F. cunicularia* (высота – 7 см), поэтому для последних в надземной части муравейника была исследована только одна площадка. Плотность почвы определялась буровым методом, скорость впитывания – методом трубок с постоянным напором. После удаления растительных остатков в образцах почвы было определено общее содержание углерода методом кулонометрического титрования на анализаторе АН-7529М. Гранулометрический анализ элементарных почвенных частиц <1 мм проведен на лазерном анализаторе размера частиц “Mastersizer3000e” (UK). При анализе использована классификация элементарных почвенных частиц по размеру Н.А. Качинского (1957). Лабораторное определение всех свойств проводилось в трех повторностях. В представленных ниже диаграммах используются средние значения.

Залежные песчаные почвы крайне бедны органическим веществом, содержание углерода в бывшем пахотном горизонте составляет около 1%, затем вниз по профилю резко падает до 0,5% глубже 10 см. Сравнение содержания углерода в муравейниках и в контрольной почве выявило его общее снижение в муравейниках и перемещение органического вещества из центральной части муравейников в надземную часть. Необходимо отметить некоторое повышение содержания углерода на глубине 60 см для *F. cunicularia* и *L. flavus*, что связано с зафиксированной при морфологическом описании почвы аккумуляцией органических остатков от жизнедеятельности муравьев на этой глубине (рис. 1). Муравьи

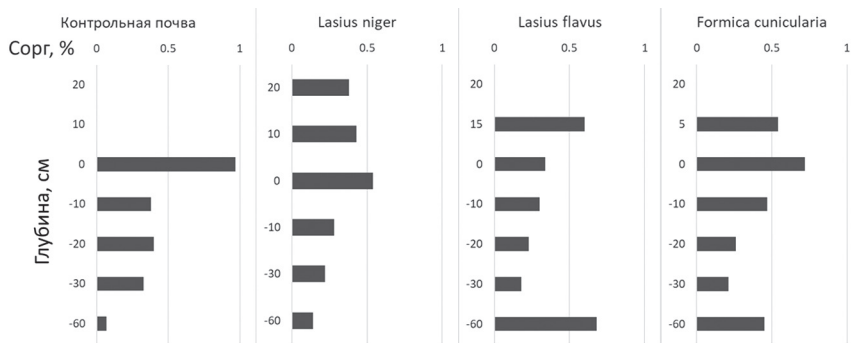


Рис. 1. Профильное распределение содержания органического вещества в профиле естественной почвы и под муравьиными гнездами (0 см – уровень почвы).

L. niger, которые строят наиболее выраженные кочки, не проявляют тенденцию к накоплению органического вещества в нижних слоях гнезда.

Плотность контрольной почвы имеет характерные для песчаных почв значения. Рыхлый верхний слой с большим количеством корней имеет низкие значения 1,20–1,22 г/см³. Но уже с 10 см почва становится плотнее и до глубины 60 см имеет значения плотности 1,33–1,49 г/см³. Необходимо отметить, что в почве морфологически (плотный слой на глубине 30 см) и по значениям плотности (максимальное в рассмотренной толще значение – 1,53 г/см³) выявляются следы присутствия «плужной подошвы» – слоя на нижней границе пахоты, который образовался за счет постоянного внутрипочвенного уплотнения. Профили плотности для муравьиных гнезд, вероятно, определяются экологией и особенностями гнезодостроения каждого вида муравьев. Визуально более рыхлый муравейник *L. niger* близок по профилю плотности к естественной почве, и только сам холмик имеет плотность 1,13–1,20 г/см³ (рис. 2). Холмик примечателен тем, что имеет ярко выраженную твердую и сухую корку – верхний слой мощностью до 0,5 см, часто отделяющуюся от основного гнезда прослойкой воздуха. Под коркой в надземной части выделяются два слоя. Выше расположен более плотный слой с меньшим количеством ходов муравьев, и ниже до уровня поверхности естественной почвы очень рыхлый, пронизанный ходами муравьев, мягкий и хрупкий слой. Муравейник *L. flavus* имеет наиболее равномерную плотность из всех трех видов, значения близки к естественной почве, не разрыхленной корнями растений (1,31–1,37 г/см³). Значения плотности в муравейнике *F. cunicularia* на уровне естественной почвы практически совпадают со значениями плотности контрольной почвы (1,15 и 1,16 г/см³, соответственно). Плотность надземной

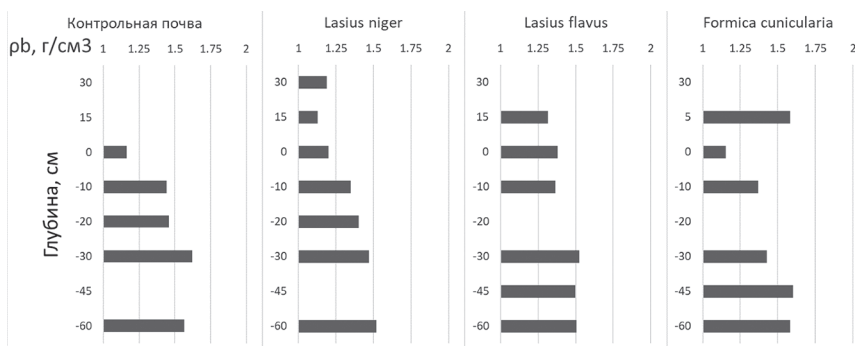


Рис. 2. Профильное распределение плотности в профиле контрольной почвы и под муравьиными гнездами (0 см – уровень почвы).

части муравейника составила $1,58 \text{ г/см}^3$. В муравейниках *L. niger* и *F. cunicularia* наблюдается разуплотнение слоя «плужной подошвы» ($1,47$ и $1,42 \text{ г/см}^3$), что согласуется с данными других наших исследователей [Golichenkov, 2018]. В муравейнике *L. flavus* плотность почвы на глубине 30 см ($1,52 \text{ г/см}^3$) сопоставима с плотностью контрольной почвы ($1,53 \text{ г/см}^3$). Судя по значениям плотности, *L. flavus* в меньшей степени изменяет естественную почву, чем другие два изученных вида.

В гранулометрическом составе всех образцов преобладают фракции частиц $0,05\text{--}0,5 \text{ мм}$. Содержание мелких фракций $<0,01 \text{ мм}$, называемых фракцией «физической глины», имеет максимум (около 17–20%) в средней части и снижается в нижней части почти всех профилей до 6–7%, максимальное значение выявлено для образца из слоя «плужной подошвы» контрольной почвы (21,5%). При этом в контроле содержание крупного песка и гравия ($0,5\text{--}3,0 \text{ мм}$) имеет тенденцию к снижению с глубиной (с 8 до 2%).

Муравьи в процессе гнездостроения перераспределяют прямо (перенос) и опосредованно (вымывание тонких фракций с преимуществен-

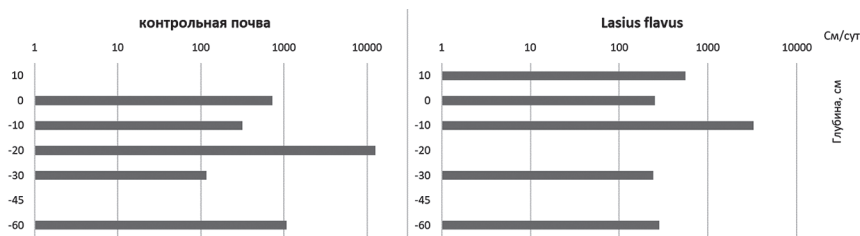


Рис. 3. Профильное распределение коэффициента впитывания в профиле естественной почвы и под муравьиным гнездом *Lasius flavus* (0 см – уровень почвы).

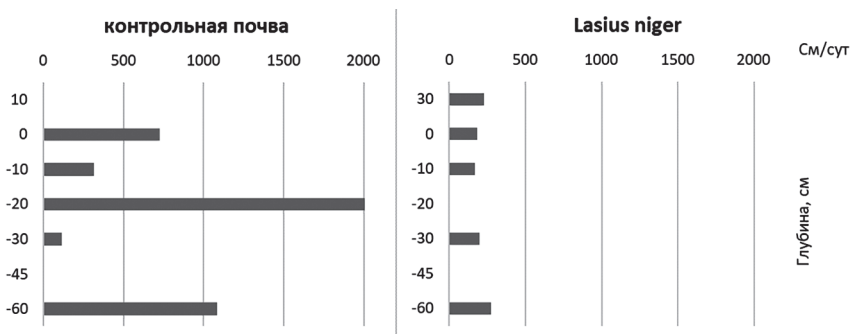


Рис. 4. Профильное распределение коэффициента впитывания в профиле естественной почвы и под муравьиным гнездом *Lasius niger* (0 см – уровень почвы).

ными потоками воды по ходам) частицы почвы, изменяя послойный гранулометрический состав. В гнездах *L. niger* и *F. cunicularia* наблюдается наименьшая дифференциация содержания крупного песка и гравия по глубине, также отмечается некоторое накопление крупного песка в нижней части гнезда. В гнезде *L. flavus* педобионтов, живущих на глубине, отмечается более равномерное распределение содержания физической глины в слоях глубже 20 см (15–17%), накопление фракций >0,5 мм на глубине 60 см и в холмике, а также их повышенное содержание по профилю по сравнению с контролем. Наиболее интересные трансформации наблюдаются во влагопроводящих свойствах почв под гнездами разных видов муравьев. В контрольной почве коэффициент впитывания имеет дифференциацию по профилю, резкое увеличение на глубине 20 см и снижение в плужной подошве. Как и в случае с плотностью почвы, коэффициент впитывания в гнезде *L. flavus* наиболее близок к естественной почве. Слой 20 см так же быстро впитывает влагу, а на глубине 30 см плужная подошва, слабо разрушенная муравьями этого вида, снижает впитывание (рис. 3). В случае с *L. niger*, принимая во внимание низкую плотность кочки и в целом профиля, наличие большого количества ходов муравьев, в общем рыхлое и хрупкое строение холмика, ожидалась провальная фильтрация. Тем не менее, коэффициент впитывания по всему профилю не имеет дифференциации и не превышает значения 250 см/сут (рис. 4). Это выходит за пределы нижней границы характерных значений для песчаных почв.

Это в общем согласуется с полевыми наблюдениями за муравейниками *L. niger*, показавшими признаки гидрофобности поверхности муравьиных ходов (слабое впитывание капель воды, высокий наблюдаемый визуально угол смачивания, долгое промачивание муравейника во

время дождей). Изученная трансформация свойств почв под гнездами трех видов муравьев, несомненно, будет влиять на их тепловой и водный режимы.

Литература

- Зрянин В.А. 2003. Влияние муравьев рода *Lasius* на почвы луговых биогеоценозов // Зоологический журнал. Т. 123. №3. С. 278–288.
- Golichenkov M.V., Maksimova I.A., Zakalyukina Y.V. et al. 2019. Ants' nesting activity as a factor of changes in soil physical properties // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 368. P. 012013.

PHYSICAL PROPERTIES OF POST-AGROGENIC SANDY SOILS UNDER ANTHILLS (RYAZAN REGION)

**Kokoreva A.A.¹, Golichenkov M.V.¹, Pribolovets A.I.¹, Butylkina M.A.¹,
Bolotov A.G.², Tyugai Z.¹, Maksimova I.V.¹**

¹Lomonosov Moscow State University, Soil Science Faculty

²V.V. Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow

The sand soils of the Ryazan region, the Savostyanovsky rural settlement within the watershed area were chosen as the object of this study. The study area was dominated by ant colonies represented by species: *Formica cunicularia*, *Lasius flavus*, *Lasius niger*. These species mainly do not use litter as a nest-building material, which means that anthills are soil objects to which the methods of soil physics and chemistry are applicable. The soil density and infiltration were studied layer by layer; for the same depths, the granulometric composition and organic carbon content were determined by laboratory methods. The studied transformation of soil properties under the nests of three ant species will undoubtedly affect their thermal and water regimes.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВЕННЫХ ЧАСТЕЙ ГНЕЗД РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ РЯЗАНСКОЙ МЕЩЕРЫ: ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Воробьев А.Ю.¹, Бургов Е.В.^{2,3}, Кокорева А.А.⁴, Кадыров А.С.¹

¹РГУ имени С.А. Есенина, Рязань

²Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», Москва

³Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, Москва

⁴МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва,

a.vorobyov90@mail.ru

Обращая внимание на современные тенденции развития наук о Земле, несложно отметить, что в последние десятилетия происходит их сближение, проявляющееся в совместном изучении одних и тех же природных объектов специалистами разных отраслевых дисциплин. Таким комплексным направлением исследований является биогеоморфология, методология и понятийный аппарат которой хорошо разработаны (Деркач, 2005). Муравейники с позиции геоморфологии – типичная разновидность биогенного нанорельефа гумидного климата Восточно-Европейской равнины, встречающаяся в различных биотопах.

Всякий рельеф имеет морфологию поверхности различной кривизны и геологическое наполнение, которое может быть описано методами литологии и петрографии. Не являются исключением и муравейники, которые, как и многие из биогенных форм, отличает одновременное участие органического и минерального компонента в составе их геологического наполнения. Другая особенность таких форм – сложный гранулометрический состав, обусловлена известным механизмом реализации зоогенного морфолитогенеза. Обе специфические черты в настоящее время остаются слабо изучены в отношении морфоскульптуры муравейников юго-восточной Мещеры.

Для видов *Lasius* и *Formica*, строящих гнезда из почвы, показано, что в их муравейниках повышено содержание мелкой пыли и илистых частиц (Зрянин, 2003, Baxter, Hole, 1967). Характерным свойством рыжих лесных муравьев является строительство гнезд с большой долей растительных материалов: хвои, веточек и т. д. Эта особенность способствует формированию под муравейниками специфического пласта гумусированной почвы – линзы (Захаров и др., 1981). Активное использование рыжими лесными муравьями растительных материалов затрудняет исследование почвенных частей их гнезд (в пробах оказывается

слишком много растительных включений). Данных по физико-химическим свойствам почвы вала и, тем более, почвенных составляющих купола очень мало.

На территории Национального парка «Мещера» в районе д. Ивкино Клепиковского района Рязанской области на плоском водоразделе, сложенном песчаными и супесчаными отложениями со слаборазвитыми элювиальными почвами, в слово-сосновом лесу располагался комплекс муравейников рыжих лесных муравьев. Комплекс был частично закартирован в 2012 г., и уже тогда значительная часть описанных гнезд была брошена муравьями. В конце сезона 2021 года осмотр комплекса показал, что на его территории есть множество недавно покинутых гнезд, в том числе тех, которые в 2012 г. были жилыми. Брошенные гнезда являются удобным модельным объектом, поэтому вокруг одного из них (И-18) была заложена учетная площадка.

В нескольких метрах от муравейника был заложен шурф в фоновой почве, которую можно определить как боровые пески. В шурфе выделяются горизонт подстилки (О) на глубине 0–0,05 м, под ним (0,05–0,2 м) залегает буровато-палевый горизонт, вероятно, пахотный Р(?). Ввиду молодости почвы, элювиальный горизонт в разрезе прослеживается слабо и представлен нечеткой извилистой полосой в горизонтах Р? и В на уровне 0,15–0,25 м от дневной поверхности. Переходный горизонт ВС представлен желтовато-белесой уплотненной толщей с мелкими гумусовыми кутанами в верхней части. В нем встречаются также зоны оглеения, а ниже, на метровой глубине около 1 метра, он сменяется сильно уплотненной отбеленной мореной (горизонт D), также песчаной. Зона контакта упомянутых прослоев языковатая с заметным накоплением соединений железа, которые, по-видимому, унаследованы от материнской породы – водно-ледниковых песков. Псевдофибры и ортзанд отсутствуют, но при переходе к слою морены встречаются железистые пятна и потеки в виде язычков. В пачке собственно гляциальных осадков, верхний слой которых в рязанской Мещере обычно перемыт (Асеев, 1959), на уровне 1,0–1,4 м от поверхности много валунного и галечного материала, представленного, преимущественно, гранитами, известняком и шокшинскими кварцитами. На метровой глубине материнская порода почвы – водно-ледниковые пески, переходит в.

В 2012 году в муравейнике И-18 жили муравьи *F. aquilonia*. Гнездо на момент раскопки (2021 г.) имело вал диаметром более 1,5 м и общую высоту более 1 м. Точные размеры будут установлены в процессе 3d-моделирования. Купол был последовательно разобран, взяты пробы покровного слоя, внутреннего конуса, вала и подземной части. Большая часть линзы (пласта гумифицированной почвы) находилась непосредственно в валу. Изучение особенностей строения проб купола, вероятно,

возможно только с применением современных средств моделирования макро- и микроструктуры физических тел (МРТ, заливка заполнителем, фотограмметрия).

Для исследования состава геологического наполнения муравейника было выполнено сравнение материала вала (образцы № 18, 19) и подземной части (№ 20, 26) с фоновой почвой в пределах учётной площадки (образцы № 3, 5–7) (табл. 1). В Лаборатории охраны и мелиорации почв МГУ имени М.В. Ломоносова осуществлен гранулометрический анализ всего собранного материала с помощью лазерного анализатора. Образцы для гранулометрического анализа были отобраны в горизонтах Р(?), ВС и D. Содержание $S_{\text{общ}}$ и отношение корней и крупных остатков опада (К) к минеральной части навески с мелкими неотделяемыми остатками (М) определялось для горизонтов фоновой почвы и для внутреннего наполнения муравейника (вала и подстилающего ее субстрата).

Содержание гумуса в горизонте подстилки фоновой почвы (около 9%) весьма типично для почвенных разрезов Мещерской низменности и их слаборазвитых аналогов – борových песков. Дальнейшее формирование органического профиля таких почв может пойти по элювиально-иллювиально-гумусовому типу (дерново-подзолистые почвы) или по аккумулятивно-детрито-гумусовому (подзолы иллювиально-железистые), но в нашем случае пока заметны лишь признаки перераспределения в профиле органического вещества. В горизонте ВС, осложненном кутанами, значение $S_{\text{общ}}$ достигает 0,25%, что свидетельствует о наличии слабой внутрипрофильной миграции гумуса. Вал муравейника, напротив, относительно обогащен органическим веществом (табл. 1). В подземной части муравейника значение $S_{\text{общ}}$ больше, чем в горизонте О, но значительно меньше, чем в гумусовой линзе. Соотношение К/М в линзе достигает 1,8–3,8, что сопоставимо с органогенным горизонтом фоновой почвы.

Гранулометрический состав изъятых образцов модулируется локальными особенностями обстановки осадконакопления. Заметно обеднение всех трех почвенных навесок илом, что объясняется хорошей отмывкой флювиогляциальных осадков при высоких скоростях потока, несущего наносы и отсутствием иллювиально-элювиального процесса. В почвенной плазме (тонкодисперсной части минерального компонента) резко преобладают частицы размерностью 1–2 мкм, но и их содержание невелико. Горизонт ВС по механическому составу практически не отличается от вышележащего Р? (инсигного пика содержания мелкозема не выявлено). Профиль почвы далек от зрелого (период саморазвития намного меньше характерного времени), потому гранулометрический состав, в целом, отражает признаки почвообразующей породы.

Таблица 1. Некоторые характеристики почвенных частей гнезда рыжих лесных муравьев И-18 и фоновой почвы

Номер образца и тип материала		№ 3, горизонт О почвы	№ 5, горизонт Р? почвы	№ 6, горизонт D	№ 7, горизонт ВС	№ 18, вал, линза	№ 19,вал, линза	№ 20, субстрат под линзой	№ 26, субстрат под валом
Нижняя граница, м		0-0,05	0,05-0,2	>1,0	0,2-1,0	-	-	-	-
К/М		3,54	0	0	0	3,76	1,85	0,4	0,38
С _{общ.} , %		9,00	0,25	0,06	0,05	18,00	19,37	8,33	7,83
Размер частиц, мкм, %	<1	-	0,34	1,8	0,27	-	-	-	-
	1-2	-	1,23	3,8	1,29	-	-	-	-
	2-5	-	1,89	6,59	2,39	-	-	-	-
	5-10	-	1,17	5,08	1,8	-	-	-	-
	10-50	-	2,18	16,72	3,4	-	-	-	-
	50-250	-	55,51	46,46	53,69	-	-	-	-
	250-500	-	34,71	15,09	36,21	-	-	-	-
	500-1000	-	2,97	4,35	0,96	-	-	-	-

Предварительные данные, полученные в ходе наших исследований, указывают на существенное обогащение подземной части муравейника органическим веществом. Содержание С_{общ.} в валу в два раза превышает значение аналогичного показателя в органогенном горизонте фоновой почвы, а в субстрате под валом – примерно соответствует ему. В отличие от переходных почвенных горизонтов, гумусовая линза пронизана корнями растений и, возможно, гифами грибов (отношение К/М приближается к уровню, обычному в горизонте О). Установлено также, что гранулометрический состав фоновой почвы на модельном участке достаточно типичен для автоморфных позиций на песчаных водно-ледниковых участках юго-востока Мещерской низменности. Подобная рутинность исходной литологии предполагает благоприятные возможности для дальнейшего выявления собственно биологической компоненты рельефообразования, в первую очередь, за счет интеграции в полевые исследования соседних муравьиных гнезд – типовых форм местной биогенной морфоскульптуры.

Литература

- Асеев А.А. 1959. Палеогеография долины средней и нижней Оки в четвертичный период. М.: Изд-во Акад. наук СССР. 199 с.
- Деркач А.А. 2005. Динамика и длительность существования биогенных форм рельефа в средней полосе России // Вестник Московского университета. Серия 5: География, № 6, С. 83-84.
- Захаров А.А., Иваницкая Е.Ф., Максимова А.Е. 1981. Накопление элементов в гнездах рыжих лесных муравьев // Pedobiologia, V. 21, P. 36-45.
- Зрянин, В.А. 2003. Влияние муравьев рода *Lasius* на почвы луговых биогеоценозов // Успехи соврем. Биол, Т. 123, №3, С. 278-88.
- Шеин Е.В., Милановский Е.Ю., Хайдапова Д.Д., Поздняков А.И., Тюгай З., Початкова Т.Н. 2017. Рабочая тетрадь. Практикум по физике твердой фазы почв: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ. 119 с.
- Baxter F., Hole F. 1967. Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil // Soil sci. Soc. Amer. proc. Vol. 31, No.3, P. 425-428.

PHYSICOCHEMICAL PROPERTIES OF SOIL PARTS OF THE RED WOOD ANT NESTS OF THE RYAZAN MESHCHERA: PRELIMINARY DATA

Vorobyov A.Y.¹, Burgov E.V.^{2,3}, Kokoreva A.A.⁴, Kadyrov A.S.¹

¹Ryazan State University named for S. Yesenin, Ryazan

²National Research Center «Kurchatov Institute», Moscow

³A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow

⁴Lomonosov Moscow State University, Moscow

Preliminary data obtained in the course of our research indicate a significant enrichment of the underground part of the red wood ant nest with organic matter. Unlike transitional soil horizons, the nest lens is permeated with plant roots and possibly fungal hyphae. It is also established that the granulometric composition of the background soil in the model area is quite typical for automorphic positions on sandy water-glacial areas of the south-east of the Meshchera lowland.

ФЕНОЛОГИЯ БИОПОВРЕЖДЕНИЙ ГНЕЗД РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТАХ ПИНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Захаров Р.А.¹, Рыков А.М.²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва,
rzakharov@inbox.ru

²Государственный природный заповедник «Пинежский», Архангельская обл.,
pinzapno@mail.ru

Фенологическая оценка явления – неотъемлемая часть объективного подхода к анализу влияния биоповреждений на гнезда рыжих лесных муравьев (группа видов *Formica rufa*). От стадии годового цикла жизни муравейника, на которой возникло повреждение, зависят сроки восстановления гнезда, вероятность социотомии или даже гибели семьи (Захаров А.А., Захаров Р.А., 2019; 2022).

Основной разоритель гнезд РЛМ в северной тайге – бурый медведь *Ursus arctos*. По разным данным и в зависимости от периода и условий сезона доля муравьев в его питании колеблется от 6 до 21%, что превосходит или сопоставимо с долей остальных кормов животного происхождения (Рыков, 1987; Тирронен, Панченко, Кузнецова, 2016).

Источниками для определения сроков поломок могут быть наблюдения за поведением медведей в течение сезона, как и мониторинг самих муравейников. Информативен и анализ собранных в разные сроки сезона экскрементов животных. В настоящее время в Пинежском заповеднике применяется видеоконтроль повреждений муравейников с помощью фотоловушек, что позволяет установить и других участников разорения гнезд.

Цель исследования – определить фенологические сроки повреждений гнезд рыжих лесных муравьев на территории заповедника. Поскольку ранее отмечали, что поселения муравьев по доле поврежденных гнезд и темпам их восстановления могут заметно отличаться, следовало сопоставить сроки поломок муравейников в различных биотопах.

Материал и методы. В работе использованы данные по питанию бурого медведя собранные в «Пинежском» заповеднике за 1978–2020 гг., а также данные более чем 20-летнего мониторинга муравейников в модельных комплексах заповедника.

Для сравнения по фенологии были выбраны: комплекс гнезд (N=26) рыжих лесных муравьев у оз. Першковское (видеоконтроль осуществ-

вляется с помощью 4–10 фотоловушек круглогодично с 2014 г.: обработано более 20000 сюжетов) и муравейники, расположенные на границах болот и берегов озер с южной экспозицией, где 4 фотоловушки были установлены в 2021 г.

Результаты. При анализе базы данных по кормовому поведению и составу экскрементов бурого медведя, собранных на всей территории Пинежского заповедника нами установлено, что из 199 достоверных разорений гнезд медведем 28,6% (57 случаев) приходится на май, 20% (40 случаев) на июнь и 24% на июль. На апрель и август приходится по 10%. Единичные разорения отмечены в отдельные годы в марте и октябре. Сходная картина наблюдалась по срокам встречаемости муравьев в экскрементах, разбор 501 образца которых выявил муравьев в 111 случаях. Из них 29% случаев приходились на май, 30% – на июнь, 22,5% – на июль и 13,5% – на август (массовая доля не оценивалась).

По результатам непрерывного контроля фотоловушками в модельном комплексе 90% повреждений муравейников взрослыми медведями появляются в период с 10.07 по 25.07, а сеголетки и пестуны ломают здесь гнезда с 01.06 по 25.08, но их вклад не превышает 10% от общего числа разорений. В свою очередь, гнезда, расположенные по берегам болот, озер южной экспозиции, а также – небольших островов и на хорошо освещенных участках карстовых логов – активно разоряются уже ранней весной. В 2021 и 2022 гг из осмотренных во второй декаде апреля муравейников 90% имели свежие следы повреждения дятлами (преимущественно желна *Dryocopus martius*, реже большой пестрый дятел *Dendrocopus major*), 45% – признаки кормежки и повреждения, нанесенные тетеревиными птицами, и около 10% – бурым медведем.

Очевидные расхождения в сроках поломок гнезд между данными, полученными исходя из сведений по питанию медведя на территории заповедника в целом, и данными видеоконтроля гнезд в отдельных биотопах, обусловлены ландшафтными различиями в показателях ключевых фенологических явлений. В первую очередь, это относится к скорости таяния снега. Так, в апреле на открытых участках гнезда были свободны от снега, а муравьи достаточно активны: появились теплоносцы, началась строительная деятельность. Напротив, в это же время на гнездах плакорного участка у оз. Першковское и гнездах вблизи карстовых воронок высота снега над вершинами куполов достигала 30 см, и фаза активизации семей началась на 15 дней позднее. Неудивительно, что в апреле – мае доля поврежденных муравейников (преимущественно желной) здесь не превышала 5%.

Можно ожидать, что по мере расширения разнообразия биотопов (местообитаний, ландшафтов), где проводятся наблюдения, удастся

выяснить реакции отдельных гнезд и комплексов, а также семейных и надсемейных структур РЛМ на нарушения системы прежних связей, вызванные зоогенными повреждениями в различные фенологические сроки и фазы годового цикла жизни муравейников.

Литература

- Захаров А.А., Захаров Р.А., 2022. Годичный цикл жизни муравейника *Formica s.str.* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн., Т.101. №6. с. 623-640.
- Захаров А.А., Захаров Р.А., 2019. Муравьи и позвоночные животные. М.: Товарищество научных изданий КМК. 186 с.
- Рыков А.М., 1987. Экология бурого медведя в Среднем Пинежье // Экология медведей. Новосибирск. с. 76-84.
- Тирронен К.Ф., Панченко Д.В., Кузнецова А.С., 2016. // Труды Карельского научного центра РАН. №12. с. 114-122.

THE PHENOLOGY OF BIOLOGICAL DAMAGE TO THE NESTS OF RED WOOD ANTS IN VARIOUS LANDSCAPES OF THE PINEZHISKY RESERVE

Zakharov R.A.¹, Rikov A.M.²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow

²Pinega State Nature Reserve, Arkhangelsk region

Analysis of monitoring data using camera traps of red wood ants (*Formica rufa*) and long-term studies of the feeding behavior of brown bears (*Ursus arctos*) on the territory of the Pinezhsky Reserve allowed us to identify phenological differences in the zoogenic damage of anthills in various biotopes of the reserve. On average, the peak activity of damages by brown bear and black woodpecker (*Dryocopus martius*) falls on May – June (about 60%), and in the case of large model complexes (N=26), 90% of all zoogenic damages occur in July. It is necessary to expand the variety of biotopes used in monitoring to assess the consequences of zoogenic damage to the nest/nest complex in various phenological periods and phases of the annual life cycle of red wood ants socium.

5. ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ САМООРГАНИЗАЦИИ ПРИ СПАСЕНИИ РАСПЛОДА У *MYRMICA RUBRA*

Головачёв А.Ю., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск,
alexcozemir@gmail.com

Семьи муравьев представляют собой самоорганизованные сообщества, в которых изменения на макроуровне (уровне семьи) возникают в результате взаимодействия на микроуровне при коллективных действиях рабочих (Detrain, Deneubourg, 2006). Проблемы, с которыми сталкиваются муравьи, могут иметь значительный масштаб, например, при разрушении гнезда. Перед членами муравьиной семьи возникает задача: найти всех личинок и куколок и перенести их в безопасное место (спаси). При этом каждый муравей получает информацию только о части проблемной ситуации, но не имеет представления обо всей ее сложности. Мы полагаем, что в процессе эволюции у муравьев возникли оптимальные механизмы спасения расплода, состоящие из простых поведенческих паттернов отдельных особей. Для исследования этих паттернов мы в лабораторных условиях имитируем ситуацию, возникающую при нарушении гнезда.

Методы. Исследование проведено в лабораторных условиях на семьях муравьев ($n=8$), взятых из естественных условий. На тест-арене ($d=15$ см), содержащей укрытие в центре ($d=3$ см, $h=0,3$ см), равномерно распределяли 18 личинок и куколок. Индивидуально помеченных муравьев по 5 особей помещали на арену, где они должны были найти расплод и перенести его под укрытие – “спаси”. Видеонаблюдение за поведением муравьев прекращалось после “спасения” всех личинок либо через два часа. Всего проведено 85 тестов, в 47 (55,3%) муравьи «спасли» расплод менее чем за 2 часа. Такие тесты мы считали успешными и анализировали. Отснятый видеоматериал обрабатывался в программе The Observer (Noldus Ink.), которая помогает фиксировать все элементы поведения муравьев. Демонстрируемое поведение преобразовали в последовательность символов, кодирующих каждый элемент поведения. Всего исследовано поведение 235 муравьев.

Результаты. Были выделены следующие элементы поведения: муравей перемещается по арене с расплодом в жвалах или без него, кон-

тактирует с расплодом, заносит расплод под укрытие, кладет к другой куколке/личинке или отдельно, контактирует с другим муравьем.

Муравьи тратили на спасение всего расплода от 4,6 до 82,4 мин ($M_e=22,6$). Муравьи демонстрировали две поведенческие стратегии: неактивную (26%) и активную (74%). Неактивные муравьи после помещения их на арену сразу заходили под укрытие с личинкой или без и проводили там 91,6% времени. Так как эти муравьи находились под укрытием рядом с принесенным туда другими муравьями расплодом, мы относим это поведение к неактивному спасению. Активные муравьи (74%) перемещались по арене, контактировали с личинками и друг с другом, а в укрытии проводили 45,7% времени. Для активных муравьев мы описали 5 поведенческих тактик. 1) Муравьи находят личинок, контактируют с ними, но не поднимают их (12,8%). Среди этих муравьев, по нашему мнению, к активному спасению причастны те особи, которые демонстрировали длительные контакты с расплодом, во время которых муравей антеннами ощупывает куколку или личинку (8,9%); возможно, это увеличивает вероятность выживания расплода. 2) Муравьи находят личинок и заносят под укрытие с самого начала эксперимента (“истинные спасатели” – 22,1%). 3) Муравьи сначала действуют как неактивные, либо демонстрируют другие тактики, а после посещения укрытия становятся “истинными спасателями” (21,2%). 4) Муравьи переключаются с одной тактики на другую несколько раз в течение теста (6,8%). 5) Муравьи находят личинок и складывают их группами из двух или более (максимум 6) – кластеризуют (11,1%).

В 62% ($n=29$) успешных тестов муравьи кластеризовали расплод. Мы не обнаружили связи между кластеризацией расплода и успешностью тестов у муравьев ($p>0.05$, Хи-квадрат). При этом длительность успешных тестов с кластерами больше (M_e ; min-max 31,4 с; 10,1–108,3), чем без кластеров (22,2 с; 7,0–156,5), ($p<0,05$).

Заключение. При спасении расплода муравьи используют как активные (поиск и взаимодействие с расплодом), так и пассивные тактики, которые заключаются только в присутствии рядом с расплодом в укрытии. Активное спасение, помимо нахождения и перенесения расплода под укрытие, включает длительное взаимодействие с расплодом, что, возможно, позволяет уменьшить воздействие на него неблагоприятных факторов окружающей среды. Кластеризация может повышать вероятность выживания незащищенных куколок и личинок в группе, а также влиять на успешность их отыскания, так как, обнаружив кластер, «истинные спасатели» могут не затрачивать время на поиск расплода и сразу приступать к спасению. Мы не обнаружили этого эффекта при проведении тестов в наших условиях, наоборот, длительность тестов с кластерами была больше, однако, мы предполагаем, что в более мас-

штабной ситуации кластеризация увеличит эффективность спасения. Это предположение требует дальнейших исследований с помощью методов математического моделирования.

Литература

Detrain C., Deneubourg J. L. 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? // *Physics of life Reviews*. Vol. 3. No. 3. P. 162–187.

BEHAVIORAL MECHANISMS OF SELF-ORGANIZATION WHILE BROOD RESCUE IN *MYRMICA RUBRA*

Golovachev A.Yu., Panteleeva S.N., Reznikova Zh.I.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

One of the vital tasks faced by ants is to save the brood after damaging the nest. We investigated how ants optimize their group and individual actions. Laboratory experiments were carried out on 8 colonies of *Myrmica rubra*. In the test arena ($d = 15$ cm) containing a shelter in the center ($d = 3$ cm, $h = 0,3$ cm), we evenly distributed 18 larvae and/or pupae. We placed groups of 5 individually marked workers on the arena where they had to find and transport the brood into the shelter, that is, to “rescue” it. With the use of The Observer XT (Noldus Ink.), we selected 11 behavioral elements and obtained sequences of them for each ant. In sum, 85 tests were conducted, 47 of them were successful (ants saved larvae less than in 2 hours). We divided all ants ($n=235$) into inactive (26%), spending 91,6% of time in the shelter, and active ones (74%) that moved in the arena, contacted with the larvae and with each other, and spent in the shelter 45,7% of time. For active ants, we have described 5 behavioral tactics: 1) ants find larvae, but do not raise them; 2) find larvae and bring them under the cover from the very beginning of the experiment (“true rescuers”); 3) first act as inactive, or demonstrate other tactics, and after visiting the shelter become “true rescuers”; 4) switch from one tactic to another several times; 5) find and stack clusters consisted of two or more larvae. Clustering can increase the probability of survival of unprotected pupae and larvae in a group and affect the success of their search, since, having discovered a cluster, “true rescuers” can immediately start a rescue. This assumption requires further research using mathematical modeling methods.

РЕАКЦИЯ МУРАВЬЕВ *CAMPONOTUS BALDACCII* НА «ЗЕРКАЛЬНЫЙ» ТЕСТ

Левочки Д. А., Яковлева С. А.

Ботанический сад БФУ имени И. Канта, г. Калининград,
levochkodaniil@gmail.com

Муравьи являются сложноорганизованными эусоциальными насекомыми (Crespi, Yanega, 1995; Wilson, 2005), что позволяет им достигать высоких результатов в эффективности их деятельности. Исходя из этого, можно утверждать, что умственная деятельность муравьев, действующих сообща, превосходит способности большинства представителей класса *Insecta*. Это вызывает заинтересованность в изучении когнитивных способностей представителей семейства *Formicidae*. Впервые зеркальный тест на муравьях был проведен бельгийскими коллегами Мари-Клэр и Рогером Кеммар в 2015 году. К сожалению, ни одного исследования на русском языке, посвященного этой теме, найти не удалось. Практически полное отсутствие работ на данную тему (Cammaerts, Cammaerts, 2015) и возможная значимость полученных результатов, обусловили проведение данного исследования. Факт прохождения муравьями зеркального теста может свидетельствовать о наличии и/или потенциальном развитии самосознания. Кроме того, мы рассмотрим роль социального взаимодействия в этом феномене.

В результате целью данной работы стало проведение зеркального теста на муравьях вида *Camponotus baldaccii*. Для достижения этой цели мы поставили следующие задачи: провести тестирование реакции рабочих особей на зеркало (без раздражителей); провести зеркальный тест над взрослыми рабочими особями; провести зеркальный тест над новорожденными рабочими особями; вырастить группу изолированных особей; провести зеркальный тест над особями, выросшими в изоляции.

Перед началом экспериментальной работы мы выдвинули гипотезу о том, что муравьи, изолированные от своего социума, не смогут пройти зеркальный тест, равно как и новорожденные рабочие. Это будет свидетельствовать о ключевой роли социального взаимодействия в прохождении зеркального теста.

Методы. Семья была выращена из самки-основательницы, на момент эксперимента (ноябрь–декабрь 2021 г.), численность особей дости-

гала более 50 рабочих особей. Семью содержали в следующих условиях: температура содержания колебалась на уровне 20–23 °С, влажность от 40% до 60%. Питание семьи осуществляли следующим способом: сахарный сироп (1:3 сахар к воде) раз в 2–3 дня, личинки мучного червя/зофобаса дважды в неделю, фрукты/мед раз в 10–14 дней. Световой день для семьи составлял 10 часов.

Эксперимент проводили в несколько этапов: для начала рабочих особей изымали из гнезда, помещали в контейнер с зеркалом, и мы фиксировали их реакцию на отражение (Gallup, 1970). Затем муравьев метили акриловой быстросохнущей краской контрастного цвета в лоб (Cammaerts, Cammaerts, 2020). Помещение таких муравьев в зеркальный бокс создавало условия, при которых метка могла быть обнаружена визуально. Для того, чтобы минимизировать восприятие пятна по запаху, краска также была нанесена на бортики контейнера, отгороженные масляным антипобегом (*винилином*) во избежание попадания в краску муравья. Наличие такого же запаха на фоне должно предотвратить ольфакторное обнаружение метки. Чтобы исключить тактильные способы обнаружения, был подобран вид с отсутствующими на лбу волосками. Кроме того, чтобы подтвердить именно визуальный контакт с раздражителем, пятно было нанесено на торакс муравья. Если особь счищает краску с груди, то это свидетельствует о не визуальном способе обнаружения. В нашем эксперименте метки на груди были проигнорированы муравьями, а значит – не обнаружены.

Для формирования экспериментальной группы новорожденных рабочих, выявленных по цвету хитина, отсаживали в индивидуальные инкубаторы на 4 дня. Затем они содержались в инкубаторах, сделанных из пробирок ($d=16$ мм). Для исключения визуального контакта все пробирки помещались в светонепроницаемые кожухи из вспененного синтетического каучука. Условия содержания были идентичны с контрольной группой (описаны выше).

В предварительных экспериментах использовали новорожденных рабочих в количестве 6 особей. Эта часть исследования была проведена в феврале-марте 2021 года.

Материалы. *Проверка реакции муравьев на зеркало.* Муравьев помещали в пластмассовый контейнер, одна из стенок которого была замещена зеркалом. На данном этапе исследовалась реакция муравья на зеркало без присутствия каких-либо раздражителей. Этот бокс был объемом около 1,5 дм³, дабы рассмотреть, привлекает ли внимание муравья зеркало, или он будет исследовать предоставленное пространство. Этот и последующие этапы проводили с 7 часов вечера, что является оптимальным временем активности вида *C. baldacii*.

Муравей №1 после помещения в бокс в течение первых трех-четырех минут исследовал пространство, в том числе перемещаясь по зеркалу и не обращая внимания на свое отражение. Затем особь все же заметила свою проекцию и пристально начала изучать ее усиками. Примерно через минуту изучения начались процедуры умыwania. Следующие десять минут наблюдения за подопытным выявили тот факт, что он остается вблизи зеркала, то и дело, подбегая к нему и рассматривая свое отражение.

Муравей №2 почти сразу заметил свое отражение и большую часть времени провёл рядом с зеркалом.

Муравьи №3 и №4 также начали исследовать отражение не сразу. Муравей №5 проигнорировал зеркало и обследовал контейнер.

Муравьи №6–10 уделили большую часть своего времени отражению. Также мы отметили очень странные и ранее незамеченные покачивания и подрагивания.

Проведение зеркального теста на контрольной группе. Первые пару минут муравей №1 умывался, равномерно очищая все тело. Затем пошел уже привычный этап разведки территории, но во время обнаружения своего отражения, особь начала предпринимать активные попытки очистить свою голову. Это не было частью умывания в целом, но, определенно, муравей методично счищал со лба краску, что говорит об обнаружении метки.

Муравьи №2 и №3 также счистили с себя краску, но немного разными способами. Если второй муравей счищал краску, находясь в зрительном контакте с отражением, то третий совершал короткие пробежки к зеркалу, видимо проверяя состояние своего внешнего вида, и опять покидал зеркальную поверхность, предпочитая заниматься исследованием контейнера. Муравьи №4 и №5 не смогли избавиться от краски, но прилагали к этому усилия, также прибегая к помощи зеркала, пользуясь методом периодического осмотра себя самих. Особь №6 проигнорировала метку.

Проведение зеркального теста на новорожденных рабочих. Мы тестировали особей, недавно появившихся из коконов. Было взято шесть таких рабочих. В отличие от своих сородичей, испытуемые этого этапа не торопились принимать гигиенические процедуры и удалять метку со лба. Мы ожидали их реакции в течение получаса, но за это время таковая проявилась лишь у одной особи. Затем эти муравьи были помещены в гнездо, двоих из них убили, вероятнее всего, не восприняв их как сородичей, что вновь подтверждает предположение о наличии, помимо запаховой, визуальной системы распознавания свой-чужой. Остальные рабочие и по сей день живут в семье, несмотря на искусственное отличие в окраске.

Проведение зеркального теста на экспериментальной группе. Поочередно члены экспериментальной группы помещались в зеркальный бокс на временные промежутки в 15 минут. В течение этого времени 6 из 10 особей проявили интерес к зеркалу, но, что примечательно, 2 из них пытались напасть на свое отражение. В эксперименте использовали только тех муравьёв, что проявили интерес к зеркалу.

Затем муравьи проходили процедуру нанесения метки и помещались в бокс. Если из 6 помеченных в лоб муравьев из контрольной группы почти все, а именно 5 предприняли попытки счистить метку, то из экспериментальной группы подобные действия производил лишь один рабочий. Попыток удаления раздражителя, нанесенного на торакс, не наблюдалось.

Результаты и обсуждение. Среди контрольной группы (рис. 1) положительный результат зеркального теста показали 83% особей, 17% тест не прошли. Среди новорожденных рабочих 17% справились с тестом. Среди членов экспериментальной группы (рис. 2) прошли тест те же 17% особей, 83% не справились. Это напрямую свидетельствует о наличии зависимости между социализацией и прохождением зеркального теста.

Анализируя приведенные выше данные, можно утверждать, что муравьи обладают самосознанием и потенциалом к его развитию. Наши результаты показывают, что полноценное формирование самосознания



Рис. 1. Прохождение зеркального теста муравьями контрольной группы.



Рис. 2. Прохождение зеркального теста муравьями экспериментальной группы.

у муравьев возможно лишь при социализации в семье. Вероятно, эта способность развилась в процессе обучения идентификации особей или взаимодействия с сородичами и выстраивании представления о своем облике на основании облика других муравьев семьи.

Первый этап эксперимента позволил нам понять, что муравьи выражают свою заинтересованность отражением, отличную от агрессии. Тот факт, что отражение не воспринимается как источник угрозы, может свидетельствовать о понимании муравья, что перед ним находится не чужак (член семьи/он сам) (Резникова, 2007).

Проведение полноценного зеркального теста с нанесением раздражителя (метки) лишь подтвердило и дополнило наши первичные суждения. Попытки очистить свое тело, обнаружив загрязнение при помощи отражения, свидетельствуют о наличии представления об этом теле. Таким образом, мы имеем наглядное доказательство первичного признака наличия самосознания.

Третий этап дал нам представление о том, что новорожденные особи не способны пройти зеркальный тест. Это характеризует способность к прохождению теста как приобретенный в процессе социального взаимодействия навык.

Выращивание группы изолированных особей дало нам представление об изменении поведения таких муравьев. Активность их фуражировки была на низком уровне, что согласовывается с данными об обучении этому навыку (Захаров, 1978).

Последний этап показал нам, что особи, лишённые контакта с семьей, не способны пройти зеркальный тест, как и недавно отродившиеся муравьи. Это доказывает ключевую роль социального взаимодействия в прохождении зеркального теста муравьями подсемейства *Formicinae*.

Литература

- Длусский Г.М., Союнов О.С., Забелин С.И. 1988. Муравьи Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 273 с.
- Захаров А.А. 1978. Муравей, семья, колония. М.: «Наука». 144 с.
- Резникова Ж.И. 2007. Анализ современных методологических подходов к изучению языка животных // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Психология. Т. 1. № 2. С. 3-22.
- Уилсон Э.О. 2019. Эусоциальность. Люди, муравьи, голые землекопы и другие общественные животные. М.: Альпина Нон-Фикшн. 158 с.
- Aktaş, N. 1977. Studies on the myrmecofauna of Turkey I. Ants of Siirt, Bodrum and Trabzon // Istanbul Universitesi Fen Fakultesi Mecmuasi. Seri B. 41 P. 115-135.
- Cammaerts M.-C., Cammaerts R. 2015. Are ants (Hymenoptera, Formicidae) capable of self recognition? // Journal of Science. 2015. Vol. 5. No. 7. P. 521-53.
- Cammaerts M.-C., Cammaerts R. 2020. Influence of Shape, Color, Size and Relative Position of Elements on Their Counting by an Ant // International Journal of Biology. Vol. 12. No. 2. P. 26.

- Crespi B.J., Yanega D. 1995. The definition of eusociality // Behavioral Ecology. Vol. 6. No. 1. P. 109-115.
- Gallup G.Jr., 1970. Chimpanzees: Self recognition // Science. Vol. 167. No. 3914. P. 86-87.

REACTION OF *CAMPONOTUS BALDACCII* ANTS TO THE MIRROR TEST

Levochko D.A., Iakovleva S.A.

Botanical garden of Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad

This article is about passing the mirror test by ants of the subfamily Formicinae. The method was a classic mirror test. In addition to testing normal workers, we tested callows and workers who were raised in isolation. This makes possible to check whether the successful completion of the test depends on social interaction. We used the *Camponotus baldaccii* family grown in the laboratory.

The results show that ants are able to pass the mirror test. This proves the existence or possible formation of self-recognition in these eusocial insects. This is only possible because of their social interactions.

ЭКСПЕРИМЕНТ ПО СОЗДАНИЮ И ПОДДЕРЖАНИЮ СЕМЬИ *FORMICA SANGUINEA* В РАМКАХ ШКОЛЬНОЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЫ

Круглов Е.А.

ГУО «Гимназия №32 г. Минска», Беларусь
kruglovaoksana@mail.ru

Самостоятельная исследовательская деятельность играет важную роль в современном образовательном процессе, способствуя развитию интеллектуальных и творческих способностей, аналитического мышления, интереса к научному познанию и популяризации науки среди учащихся (Соболева, 2017). Для выполнения учащимися исследовательской работы в области биологии следует выбирать массовые и доступные для сбора и наблюдения объекты. Таковыми среди насекомых являются представители отряда Перепончатокрылые – муравьи.

Муравьи имеют огромное значение в естественных биоценозах. Они являются важными звеньями пищевых цепей и активными почвообразователями, способствуют ускорению процесса разложения мертвой древесины. Муравьи, питающиеся семенами растений, обеспечивают их расселение, особенно в степных и пустынных районах. Виды, строящие крупные муравейники, выступают эдификаторами, определяющими микроклимат в биоценозах. Есть и виды, неоднозначно влияющие на окружение – фараоновы муравьи, огненные муравьи и др. (Захаров, 1991, 2021). Помимо этого, муравьи являются идеальной группой для понимания таких процессов, как становление и эволюция социальных отношений у животных, многих проблем эволюционной экологии, а также могут использоваться для решения очень важных методических и прикладных вопросов биологии (Захаров, 1991).

Изучение таких процессов, как формирование и развитие муравьиной семьи, особенностей ее структуры и функционирования порой вызывает затруднение, так как большая часть ее жизни скрыта и протекает в муравейнике. Поскольку у нас уже имелся успешный опыт по созданию семей муравьев *Lasius niger* и *L. flavus*, возник интерес к более сложным по организации и поведению видам. Один из них – *Formica* (*Raptiformica*) *sanguinea* – является факультативным «рабовладельцем», использующим в качестве «рабов», а точнее – помощников для работы в гнезде, виды подрода *Serviformica* (Гребенников, 1972; Захаров и др.,

2013). В связи с этим целью данной работы стало проведение эксперимента и получение предварительных данных по созданию и поддержанию в домашних условиях семьи кровавого муравья-рабовладельца.

Материалом для проведения начальных этапов эксперимента послужила оплодотворенная самка *F. sanguinea*, пойманная в окрестностях водохранилища Вилейско-Минской водной системы (Молодечненский район, Минская область), а также рабочие особи подрода *Serviformica* sp. Около 30 коконов муравьев этого подрода были аккуратно изъяты из муравейника, расположенного в зеленой зоне в окрестностях ул. Матусевича, д. 78, г. Минска. Идентификация муравьев проводилась по определительным ключам (Захаров и др., 2013) и фотографиям (<https://formicidae-g2n.jimdofree.com/formicinae>). В качестве инкубатора использовалась пробирка, на дно которой для поддержания необходимого уровня влажности было налито небольшое количество воды, отделённое ватным тампоном от основного пространства инкубатора. Отверстие пробирки было заткнуто ватой. Позднее инкубатор был подключен к арене вертикального формикария AntHouse UP. В качестве корма использовались личинки жука-знахаря (*Ulomoides dermestoides*) и туркменского таракана (*Shelfordella tartara*), а также сахарный сироп (сахар разводился в воде в пропорции 1:4).

Искусственная зимовка муравьев осуществлялась при температуре 4–6 °С в холодильнике. Подготовка к ней происходила следующим образом:

1. Усиленное кормление муравьев сахарным сиропом (каждый день), чтобы семья не погибла во время зимовки от голода.

2. Плавное снижение температуры. С этой целью пробирка с муравьями была помещена на подоконник на 14 дней (отопление в помещении еще не было включено) для постепенной адаптации к более низким температурам. В течение этого времени кормление сахарным сиропом проводили раз в 3 дня.

Фотографии и фрагменты видеосъемок отдельных этапов эксперимента представлены на нашем личном YouTube-канале «Удивительный инсектариум» (<https://www.youtube.com/watch?v=D8Ow9mK2W0o>). Ход эксперимента отражен в таблице.

Известно, что, как только в гнезде молодых самок раптиформики в естественных условиях появляется достаточное количество крупных рабочих, начинаются набеги на гнезда *Serviformica*, из которых муравьи-рабовладельцы похищают куколок (Захаров с соавт, 2013). В начале эксперимента мы, не дожидаясь появления рабочих раптиформики, поместили в инкубатор к самке-основательнице куколок сервиформики. Через два дня она уже распаковала двух рабочих из коконов. Когда их

Таблица. Основные даты и этапы проведения эксперимента

Дата	День эк-та	Событие
13.07.2021	1	Поимка оплодотворенной самки <i>F. sanguinea</i>
14.07.2021	2	Изъятие из муравейника куколок <i>Serviformica sp.</i> и помещение их в инкубатор к самке-основательнице
16.07.2021	4	Самка распаковала первых рабочих особей <i>Serviformica sp.</i>
18.07.2021	6	Число рабочих <i>Serviformica sp.</i> достигло 6
19.07.2021	7	Подключение пробирки-инкубатора к арене формикурия
20.07.2021	8	Число рабочих <i>Serviformica sp.</i> увеличилось до 15 особей
26.07.2021	14	Распакованы из коконов последние рабочие <i>Serviformica</i> . Отмечен пакет яиц, отложенных самкой
05.08.2021	24	Появление первых куколок <i>F. sanguinea</i>
18.08.2021	37	Все личинки <i>F. sanguinea</i> , за исключением одной, окуклились
21.08.2021	40	Появление первых рабочих особей <i>F. sanguinea</i>
01.09.2021	51	Из коконов распакованы последние рабочие <i>F. sanguinea</i>
23.10.2021	103	Подготовка к зимовке
06.11.2021	117	Начало зимовки
04.02.2022	207	Окончание зимовки
21.02.2022	224	Самка <i>F. sanguinea</i> отложила первое после выхода с зимовки яйцо

число увеличилось до шести, возникли сложности с кормлением: при освещении пробирки самка раптиформики делала агрессивные выпады в сторону ее отверстия, а рабочие, отличающиеся подвижностью и проворностью, старались выбежать из инкубатора. Поэтому на следующий день пробирка была подключена к арене формикурия (рисунок). Вход в гнездо формикурия был закрыт, чтобы, пока рабочих слишком мало, при заселении его камер они не загрязняли их мусором, это могло бы привести к появлению плесневых грибков и последующей гибели семьи. Формикурий был установлен в затененном спокойном месте, чтобы избежать беспокойства муравьев. В кормушку был налит сахарный сироп, на арену помещен фрагмент замороженного таракана, остатки которого были отнесены на следующий день рабочими особями в сторону от входа в инкубатор.

На 14-ый день эксперимента все куколки *Serviformica* были распакованы, а в инкубаторе были замечены пакет яиц, отложенных самкой *F. sanguinea*, и несколько мелких личинок, отродившихся ранее. Через 10 дней появились первые куколки раптиформики, а к 37-му дню почти все личинки окуклились. Первые рабочие *F. sanguinea*, появившиеся

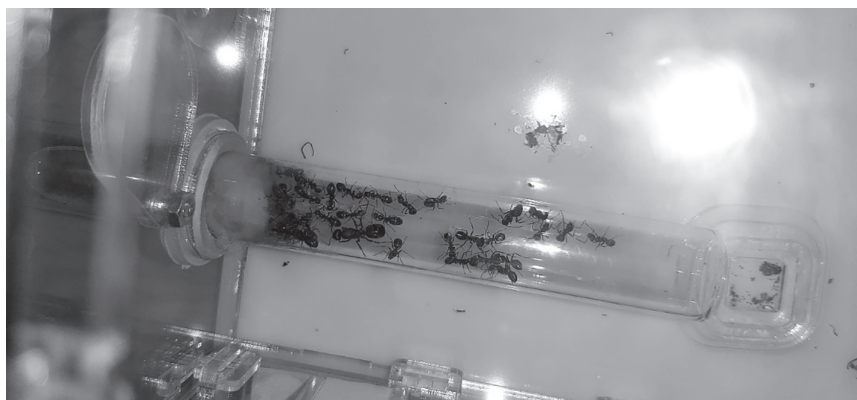


Рис. Пробирка-инкубатор с самкой *Formica (Raptiformica) sanguinea* и рабочими *Serviformica* sp., подключенная к арене вертикального формикария (отверстие пробирки направлено в кормушку).

ся на 40-ой день эксперимента, по размерам уступали *Serviformica*. И рабочие вида-рабовладельца, и муравьи-помощники принимали равноценное участие в гнездовой деятельности. К началу сентября состав семьи был такой: самка-основательница, 12–15 рабочих *F. sanguinea* и около 30 рабочих *Serviformica*. В это время расплод у самки раптиформики полностью отсутствовал, несмотря на достаточное количество белковой пищи в рационе семьи. На арене все время дежурило несколько рабочих особей. Было отмечено агрессивное поведение со стороны рабочих муравья-рабовладельца в ответ на любые раздражители: они делали выпады вперед, после чего следовала всеобщая паника, обычная для большинства видов муравьев. Бывали случаи, когда самка-основательница сама выбегала на арену. Со временем вата, ограничивающая воду на дне инкубатора, приобрела желтый цвет в связи с попаданием на ее поверхность кислоты, выделяемой муравьями в стрессовой ситуации. В октябре активность семьи начала снижаться. Стало понятно, что в скором времени муравьев нужно готовить к искусственной зимовке. Первая зимовка – это очень важный и в то же время опасный этап в жизни муравьиной семьи. Муравьи зачастую переносят ее хуже, чем последующие. Однако зимовка необходима, иначе семья перестанет развиваться и в конечном итоге погибнет. Но сначала муравьев нужно было переселить: пробирка была сильно загрязнена, и в ней насекомые не пережили бы зимовку благополучно. В связи с тем, что муравьи не спешили переселяться в чистую пробирку, пришлось отсоединить старый инкубатор и аккуратно вытряхнуть насекомых на арену. В панике они разбежались по разным углам. Однако

утром семья в полном составе перебралась в чистую пробирку. Такой способ переселения можно использовать только как крайнюю меру, так как муравьи могут погибнуть от стресса, но в данном случае выбор был между минимальной вероятностью смерти отдельных особей и гибелью всей семьи.

Наконец после подготовки к зимовке мы поместили пробирку с муравьями в уплотнитель и в нем – на нижнюю полку холодильника. Находясь в холодильнике, муравьи стали очень пассивными: они сидели вблизи влажной ваты, сбившись в кучу, не реагировали на свет, реакция на другие раздражители (например, вибрации) была менее выраженной. При повороте пробирки муравьи падали и не сразу поднимались на ноги. Это свидетельствовало о том, что в состоянии выраженной диапаузы процессы в их организмах замедлились. В связи с наполнением зобика пищей почти у всех муравьев были раздутые брюшки. Кормление сиропом теперь осуществляли всего раз в 2 недели.

Спустя 90 дней после начала, зимовка была завершена, и пробирка была извлечена из холодильника. Через пару дней муравьи снова стали активны. Смертность во время зимовки была невысокой: погибло около 5–7 рабочих *Serviformica*, причем трое из них утонули в сиропе. Почти через три недели после окончания зимовки самка раптиформики отложила уже целый пакет яиц. Можно с точностью сказать, что этот этап прошел успешно.

Таким образом, в результате проведенного эксперимента:

Нам удалось проследить начальные этапы создания семьи самкой *F. sanguinea* с привлечением рабочих особей *Serviformica* sp.

Были отмечены некоторые особенности поведения изучаемых видов муравьев. Так, *F. sanguinea* склонны к агрессии в ответ на действие раздражителей, что выражается в выпадах в их сторону и выделении кислоты. Не было выявлено проявления доминирования со стороны рабочих первого поколения вида-рабовладельца по отношению к особям сервиформики. В целом этих муравьев нельзя назвать чисто плотными, хотя остатки пищи они всегда удаляют в особое место арены, использующееся как «мусорка».

Муравьям *F. sanguinea* и *Serviformica* sp. необходима зимовка, которая в домашних условиях после определенной подготовки может осуществляться в холодильнике. Сигналом служит снижение активности насекомых осенью. Во время зимовки муравьи находятся в состоянии диапаузы. После зимовки было отмечено повышение плодовитости самки-основательницы *F. sanguinea*.

Полученные нами результаты могут быть полезны для учащихся, занимающихся исследовательской деятельностью и интересующихся

особенностями поведения и организации семей муравьев. Мы же планируем продолжать эксперимент.

Литература

- Соболева Н.Д. 2017. Исследовательская деятельность как средство организации самостоятельной работы учащихся в учебном процессе // Ученые записки Орловского государственного университета. №3 (76). С. 316–320.
- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Захаров А.А. 2021. Муравей. Семья. Колония. М.: Фитон. 192 с.
- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева В.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. 2013. Мониторинг муравьев *Formica*. М.: КМК. 99 с.
- Гребенников В.С. 1972. Кроваво-красный муравей // Защита растений. №1. С. 26–27.
- Муравьи Беларуси: [Электронный ресурс]. URL: <https://formicidae-g2n.jimdofree.com/formicinae>. Дата доступа 13.07.2021, 14.07.2021.

EXPERIMENT TO CREATE AND MAINTAIN *FORMICA SANGUINEA* FAMILY IN SCHOOL RESEARCH WORK

Kruglov E.A.

Gymnasium N 32, Minsk, Belarus

The experiment to create and maintain a *Formica sanguinea* family at home was started in July 2021 as part of school research work. The young queen of a blood-red ant and, together with the pupae of *Serviformica* sp. were caught in nature. Workers of *Serviformica* sp. used as nest assistants. Captured insects were placed in an incubator tube connected to the formicaria arena. The brood was obtained, working individuals of *F. sanguinea* were hatched later. The established colony of a queen, about 15 workers of *F. sanguinea* and about 30 workers of *Serviformica* sp. successfully overwintered in the refrigerator from the beginning of October 2021 to the beginning of February 2022. A new brood of *F. sanguinea* was obtained after wintering.

ОРГАНИЗАЦИЯ ОХОТЫ У МУРАВЬЁВ *FORMICA EXSECTA*

Брунс Л.С.¹ Горюнов Д.Н.²

¹Московский государственный педагогический университет, Москва,
leobrun1999@yandex.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН, Москва,
azoku5@ya.ru

На наш взгляд, разделение функций между особями является, если не определяющим, то одним из ключевых признаков биосоциальности. В ряду постепенного разделения на: репродуктивную сферу и сферу обеспечения (Захаров, 1991), на внутригнездовых и внегнездовых рабочих, на активных и пассивных фуражиров (Захаров, 1972), просматривается эволюционный тренд. Чем дальше продвигается вид в развитии социальности, тем более дробным становится разделение функций. Эксперименты с искусственным повышением динамической плотности фуражиров (Захаров, 1991) выявили требования к численности семьи для перехода к групповой охоте, а значит и к более дробному делению функций у фуражиров. Это подтверждается результатами исследования организации сбора пади у рыжих лесных муравьев (РЛМ) – обладателей крупных семей, облигатных доминантов в многовидовых сообществах муравьёв (МСМ), являющихся образчиком высокого уровня социальности, для которых была выявлена узкая специализация в группах фуражиров, посещающих колонии тлей (Новгородова, 2008). Наши усилия сосредоточены на другом облигатном доминанте в МСМ – *Formica (Coptoformica) exsecta*. Для этого вида, в отличие от РЛМ, характерны первичные федерации и отсутствие дорог (Горюнов, 2007). Ранее мы описали у *F. exsecta* функциональную группу фуражиров резидентов (Горюнов, 2005), которые, впрочем, обнаружили и у РЛМ. Цель данной работы – исследовать организацию охоты у *F. exsecta*, включая выявление специализации в группах охотящихся фуражиров при столкновении с крупной добычей (дождевые черви).

Исследование провели в 2020–2021 гг. на территории комплекса муравейников *F. exsecta* (МЕ-1), расположенного в окрестностях БГЦС «Малинки» ИПЭЭ РАН, на северной опушке Дыбинского поля в Ти-НАО города Москва. Комплекс МЕ-1 является первичной федерацией, поэтому эксперименты проводили на восточной и западной окраинах комплекса, чтобы снизить количество транзитных муравьёв.

В рамках экспериментов, на специально подготовленную площадку (очищенную от мешающих наблюдению растений и отпада) выкладывали по одному червю видов *Lumbricus terrestris* или *Dendrobena octaedra*. Червей брали из природы, их длина колебалась от 8 до 12 см. Площадки (размером 20X20 см) располагали в 2 метрах от краевого гнезда комплекса. Червей выкладывали раз в два часа или, если за 2 часа червя не уносили, через 30 минут после того, как червя утаскивали с площадки. Муравьёв, которые атаковали червей, метили акриловой модельной краской, производства компании «Citadel». Метки были групповыми – для каждого предъявления червя, свой цвет. Если муравей попадался повторно, ставили вторую метку. Атакой мы считали укус с подгибанием брюшка или режущие укусы по касательной, т.е. воздействия, направленные на очевидное причинение травм. После получения муравьём метки, его дальнейшее поведение отслеживали, если он оставался в рамках площадки.

Основной материал собран с 18 июня по 28 июля 2021 г. В июле 2020 г. муравьи не убивали червей, хотя поток других жертв – присутствовал. В первой декаде июня 2021 года, червей убивали, но не уносили, несмотря на сбор другой белковой добычи. С чем это связано, непонятно, так как черви, по нашим наблюдениям, являются обычной жертвой муравьёв *F.exsecta*. Всего было проведено 17 успешных экспериментов. Одной меткой пометили 112 муравьёв, двумя – 8.

Охотники – фуражиры, реализующие полный цикл охоты. Иными словами, охотники обнаруживают и убивают добычу, а после участвуют в транспортировке её в гнездо. Наши эксперименты показали, что охотников у *F. exsecta* очень мало. Только в 10 экспериментах из 17 мы зафиксировали присутствие охотников. В одном случае было отмечено 5 охотников, обычно их было не более 2 или не было совсем. За весь период наблюдений мы зафиксировали 24 муравья, которых можно считать охотниками.

Помимо охотников мы обнаружили фуражиров, которые принимали участие только в убийстве жертвы. Убийцы, обнаружив добычу наносили ей повреждения жвалами и кислотой. Большинство убийц после первой атаки покидали сцену охоты и не участвовали ни в удержании добычи, ни в её транспортировке. Число убийц, на одного червя, в наших экспериментах колебалось от 1 до 17. Некоторые убийцы предпринимали несколько атак. В 14 эксперименте с червём справился один муравей, проведя 4 атаки.

Третья функциональная группа, принимающая участие в охоте — таскатели. Эти фуражиры участвовали в удержании и транспортировке добычи. Таскатели хватали жвалами жертву и пытались двинуться

в сторону гнезда, в независимости от того была она жива или нет. Как только на добыче накапливалось достаточное количество таскателей её утаскивали. Захваты таскателей весьма аккуратны и не наносят жертве существенных повреждений. На каждого червя ориентировочно приходилось 30–40 таскателей.

В целом, процесс охоты на червя у *F.exsecta* выглядел следующим образом. Охотники и убийцы, обнаружив жертву, наносили ей повреждения. Охотники и первые таскатели, схватив жертву, удерживали её на месте. На зафиксированной жертве постепенно накапливались таскатели и утаскивали её в гнездо. Если жертва застревала, к делу подключался резидент данной территории и расчленил её.

Литература

- Горюнов Д.Н. 2005. Использование кормового участка муравьями *Formica exsecta* // Материалы IV Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Тюмень. С. 88-90
- Горюнов Д.Н. 2007. Формы организации поселений у муравьёв *Formica exsecta* // Успехи современной биологии. Т. 127. №2. С. 289-298.
- Захаров А.А. 1972. Внутривидовые отношения у муравьёв, М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьёв, М.: Наука. 278 с.
- Новгородова Т.А. 2008. Специализация в рабочих группах муравьёв при трофобиозе с тлями // Журнал общей биологии. Т. 69. №4. С. 25-82

ORGANISATION OF HUNTING IN *FORMICA EXSECTA* ANTS

Bruns L.S.¹ Goryunov D.N.²

¹Moscow pedagogical state University,

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow,

The process of hunting in *Formica exsecta* ants was investigated. There are three functional groups of foragers, which are participate in hunt. First one – killers, they search and attack a prey. Second one – hunters, they perform full hunting behavior: searching, attacking, holding and transporting. Third group are haulers, they hold and transport a prey.

К ВОПРОСУ ОБ ИЗУЧЕНИИ КУЛЬТУРЫ У МУРАВЬЕВ

Путятина Т.С., Шиловский Г.А.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, г. Москва
tsergput@gmail.com

Известный генетик М.Е. Лобашев предложил в 1961 г. концепцию сигнальной наследственности. В ее основе лежит идея о том, что между поколениями животных существует не только материальная преемственность, воплощенная в форме генетического материала, но и «нематериальная» передача элементов поведения посредством обучения (Лобашев, 1961). Основным этологическим механизмом распространения новых форм поведения служит социальное обучение (СО), которое у животных, в том числе у насекомых, имеет длительную историю изучения (Резникова, Пантелеева, 2011). Существует много форм СО, от простейших (stimulus enhancement) до очень сложных (teaching). Единая классификация лишь начинает разрабатываться (Whiten, 2021). В то же время результат обучения схож: «наблюдатель» начинает с той или иной точностью копировать действия «модели». В настоящее время, когда накопилось множество данных о подражательном поведении животных, распространение и укоренение какой-либо новой модели поведения в популяции специалисты все чаще называют «поведенческой традицией» или «культурной традицией». Иными словами, «культурная традиция» это *неврожденный способ поведения, передающийся путем социального обучения от одних особей другим*. Совокупность культурных традиций, сохраняющаяся в ряду поколений, называют *культурой*.

Целью данной работы является обсуждение перспектив изучения культуры у муравьев.

Вплоть до середины XX века было принято считать, что культура и культурная эволюция есть только у человека. Ситуация начала меняться в основном благодаря трем открытиям. Первое касалось английских синиц, научившихся открывать молочные бутылки и распространивших навык из немногих центров по обширной территории (Fisher, Hinde, 1949). Второе описывало поведение японских макаков (Kawamura, 1959). Третье открытие касалось вокальных диалектов у певчих птиц (Marler, Tamura, 1964). Затем последовала волна исследований на других объектах (Schuppli, Schaik, 2019 и др.). В последние десятилетия наиболее

перспективными исследованиями культуры животных являются кропотливые многолетние наблюдения в природе и лаборатории (Allen et al., 2013; Jesmer et al. 2018). Также показательны эксперименты со специально обученными животными-демонстраторами, которых потом выпускают на волю (Aplin et al., 2015).

Интерес к изучению культуры у общественных насекомых возник позже, но, несомненно, имеет большие перспективы. Муравьи – одно из наиболее прогрессивных семейств насекомых с точки зрения этологии и экологии (Hölldobler, Wilson, 1990). Все виды живут многолетними сообществами с эусоциальным уровнем социальной организации. Рабочие способны к сложным формам обучения и решению аналогов элементарных логических задач (Schultz, 2000). По своей биологии они существенно отличаются, например, от ос и шмелей, у которых срок существования семьи ограничен жизнью репродуктивных особей одного поколения (Захаров, 2015).

Социальность дает дополнительные преимущества в эволюции. У муравьев социум может развиваться непрерывно, без этапов распада. Новый поведенческий признак может сначала передаваться из поколения в поколение посредством обучения и подражания, а затем постепенно закрепиться и в генах («эффект Болдуина») (Dennett, 2003). Муравьи обеспечивают передачу из поколения в поколение сведений о функционировании гнезда (многолетняя сеть дорог, пищевых колоний и т.д.). Семьи муравьев часто объединяются, образуя надсемейные поселения с несколькими сотнями гнезд (Захаров, 2015). Такие объединения создают возможность передачи культурных традиций внутри популяции. Семьи муравьев представляют собой сложные персонализированные сообщества с разделением труда и развитыми системами коммуникации и самоорганизации, позволяющими особям координировать свои действия при выполнении задач, которые не по силам одному индивиду (Захаров, 2015). Основным направлением прогрессивной эволюции общественных насекомых, и, в частности, муравьев, является развитие общинного образа жизни, неразрывно связанное с увеличением размеров семьи (Длусский, 1981). Известно, что муравьи обладают развитым «языком» и способны передавать друг другу информацию (Резникова, Рябко. 1995). Пищевой поток, объединяющий всех членов муравьиной общины, является стержнем, сохраняющим ее как целое. Потребность каждого в партнерах по трофаллаксису стала основой не только для анатомических и физиологических особенностей муравьев, но и для развития сложных форм поведения, обеспечивающих бесперебойность пищевого потока, а в дальнейшем – разнообразие форм взаимодействия муравьев в различных ситуациях (Захаров, 1978).

Опыты по выяснению способностей муравьев к обучению были начаты еще в 19 веке. Было доказано, что муравьи быстрее всех других насекомых, а также земноводных, пресмыкающихся (лягушек, черепах) и многих птиц обучаются в лабиринте. Они хорошо отличают фигуры по их форме, например треугольник от четырехугольника, и в состоянии различать число углов при выборе пути, ведущего к кормушке. При этом им по силам инвариантные задачи. В основе способности муравьев к обучению лежит хорошая память, используемая рабочими во время фуражировки (Захаров, 1978).

Примеров, подтверждающих передачу сигнальной информации от поколения муравьев к поколению, т.е. наличия культурных традиций, немало. Очень важно, что муравьям доступно не только индивидуальное, но и групповое обучение. Отлаженная система передачи информации в семье делает индивидуальные достижения рабочих муравьев достоянием муравейника, что увеличивает его шансы в борьбе за существование. В то же время известно, что муравьи воспринимают поведенческие сигналы не только членов своей семьи и особей своего вида, но и других видов муравьев.

Зачастую с возрастом рабочие берут на себя все более сложные и тяжелые задачи и не только выполняют их сами, но и качественнее учат других. Так, Franklin и соавт. (Franklin et al., 2012) изучали, как муравьи *Temnothorax albipennis* (Myrmicinae) изменяют свои навыки мобилизации с опытом. Опытные особи с большей вероятностью участвовали в тандемных рейсах как в качестве лидеров, так и в качестве мобилизуемых, чем молодые неопытные особи, а более старые опытные муравьи чаще создавали танделы, чем более старые неопытные муравьи.

Таким образом, у муравьев, несомненно, существуют культурные (поведенческие) традиции, основанные на сигнальной наследственности. В то же время работы, посвященные изучению распространения поведенческих навыков у муравьев, механизмам передачи, практически отсутствуют. Примером такой работы со шмелями может служить статья 2016 г, где исследователи обучали насекомых, а обученные, в свою очередь, сами становились моделями (Alem et al., 2016). Одной из последних известных работ по исследованию СО у насекомых стало исследование на дрозофилах (Danchin et al., 2018). Однако позднее эти опыты не удалось успешно повторить (Belkina et al., 2021).

Можно считать доказанным, что поведенческие традиции, распространяются и сохраняются в некоторых популяциях насекомых. В то же время пока практически ничего не известно о том, насколько благоприобретенные инновации способствуют процветанию и росту численности популяций. Во многом остаются неясными и механизмы

распространения новых форм поведения. Так Резникова и Пантелеева (Резникова, Пантелеева, 2011) считают, что новые последовательности действий имеют мало шансов распространиться в семьях муравьев. Ведь они «внедряются» в среде носителей стереотипов, присущих муравьям, и лишь немногие особи способны поменять поведение на достаточно долгое время, чтобы новая последовательность действий передавалась затем из поколения в поколение уже путем сигнальной наследственности. Они также отмечают, что адаптивные возможности популяций могут расширяться достаточно «экономичным» путем: животным вовсе необязательно изначально владеть сложными поведенческими стереотипами на все случаи жизни, достаточно обладать отдельными «заготовками» и способностью к самым простым формам социального обучения.

Таким образом, изучение культурных традиций у муравьев особенно перспективно, так как разнообразие их социальных взаимодействий позволяет моделировать самые сложные формы поведения, лежащие в основе эволюции культуры социальных животных.

Литература

- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Захаров А.А. 1978. Муравей, семья, колония. М.: Наука. 144 с.
- Захаров А.А. 2015. Муравьи лесных сообществ, и их жизнь и роль в лесу. М.: Товарищество научных изданий КМК. 404 с.
- Лобашев М.Е. 1961. Сигнальная наследственность. В кн.: Исследования по генетике. Л., (под ред. М.Е. Лобашева). С. 3-11.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С. 2011. Культура у животных: факторы наследственности // Наука в России. Т.6. С. 26-34.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. 1995. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высш. нервн. деят. Т. 45. С. 500–509.
- Alem S., Perry C.J., Zhu X., Loukola O.J., Ingraham T., Søvik E., Chittka L. 2016. Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect // PLoS Biol. Vol. 14. e1002564.2016.
- Allen J., Weinrich M., Hoppitt W., Rendell L. 2013. Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobsided feeding in humpback whales // Science. Vol. 340. P. 485-488.
- Aplin L.M., Farine D.R., Morand-Ferron J., Cockburn A., Thornton A., Sheldon B.C. 2015. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds // Nature. Vol. 518. P. 538-541.
- Belkina E.G., Shiglik A., Sopilko N.G., Lysenkov S. N., Markov A.V. 2021. Mate choice copying in *Drosophila* is probably less robust than previously suggested // Animal Behaviour. Vol. 176. P. 175-183.
- Chuppli C., Van Schaik C. 2019. Animal cultures: How we've only seen the tip of the iceberg // Evolutionary Human Sciences. Vol. 1. E2.
- Danchin E., Nöbel S., Pocheville A., Dagaëff A.C., Demay L., Alphan M., Ranty-Roby S., van Renssen L., Monier M., Gazagne E., Allain M., Isabel G. 2018. Cultural flies:

- Conformist social learning in fruitflies predicts long-lasting mate-choice traditions // Science. Vol. 362. P. 1025-1030.
- Dennett D. 2003. The Baldwin effect, a crane, not a sky hook, in Evolution and learning: The Baldwin Effect Reconsidered (Weber, B. H., and Depew, D. J., eds) MIT Press, Cambridge, MA. P. 69-79.
- Fisher, J., Hinde R.A. 1949. The opening of milk bottles by birds // British Birds, Vol. 42. P. 347-357.
- Franklin E.L., Robinson E.J., Marshall J.A., Sendova Franks A.B., Franks, N.R. 2012. Do ants need to be old and experienced to teach? // J. Exp. Biol. Vol. 215. P. 1287-1292.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The Ants, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. 732 p.
- Jesmer B.R., Merkle J.A., Goheen J.R., Aikens E.O., Beck J.L., Courtemanch A.B., Hurley M.A., McWhirter D.E., Miyasaki H.M., Monteith K.L., Kauffman M.J. 2018. Is ungulate migration culturally transmitted? Evidence of social learning from translocated animals // Science, Vol. 361. P. 1023-1025.
- Kawamura, S. 1959. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. Primates, Vol. 2. P. 43-60.
- Marler P., Tamura M. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows // Science, Vol. 146. P. 1483-1486.
- Schultz T.R. 2000. In search of ant ancestors // Proc. Natl.Acad. Sci., Vol. 97. P. 14028-14029.
- Whiten A. 2021. The burgeoning reach of animal culture // Science, Vol. 372. eabe6514.

ON THE ISSUE OF STUDY OF CULTURE IN ANTS

Putyatina T.S., Shilovsky G. A.

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The article considers the development of ideas about traditions in animals, the current state of the problem. Special attention is paid to the study of traditions in ants, as the eusocial insects.

О ПЕРЕДАЧЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ НАВЫКОВ У МУРАВЬЕВ *MONOMORIUM FLORICOLA*

Зенин И.В.¹, Путяткина Т.С.²

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, г. Москва

¹zenin.ivan@mail.ru, ²tsergput@gmail.com

Способность к обучению является фундаментальной адаптацией, повышающей шансы особей на выживание за счет способности реагировать на изменяющиеся условия. Распространение и укоренение какой-либо новой модели поведения в популяции специалисты все чаще называют «поведенческой традицией» или «культурной традицией» (Chuppli and Schaik, 2019). Существование у муравьев неврожденного поведения, передающегося путем социального обучения от одних особей другим, было показано давно (Захаров, 1978). В то же время распространение «культурных традиций» в популяциях муравьев исследовано недостаточно.

В лабораторных исследованиях препятствием для изучения передачи поведенческих навыков является агрессивность рабочих разных семей муравьев по отношению друг к другу. Лишь у немногих видов семью можно разделить на отводки и беспрепятственно соединить после проведения обучения. К таким видам относится *Monomorium floricola*, обитающий в тропиках и субтропиках. Он формирует полигинные и поликалические семьи.

Целью нашей работы было экспериментальное изучение возможности передачи навыка от одной части семьи *Monomorium floricola* к другой.

В качестве навыка была выбрана способность муравьев в течение часа мобилизоваться на углеводный корм, помещенный в труднодоступную кормушку. Она представляла собой небольшую емкость (45 мл), поднятую на высокую подставку (15 см), что затрудняло муравьям ее обнаружение. Во всех семьях кормушка ставилась минимум за месяц до начала опытов. Отрицательный контроль показал, что в отсутствие корма она остается практически пустой (таблицы 1, 2). Навык считался приобретенным (переданным) если в течение 1 часа после появления пищи на кормушке на ней накапливалось в среднем более 10 муравьев.

В ходе экспериментов по обучению углеводный корм выставляли каждый день на один час и утилизировали после эксперимента. Белко-

вый корм в виде насекомых давали по мере необходимости. В связи с кормлением белковым кормом было важно подобрать углеводный корм, который был бы привлекателен для этого вида в течение длительного времени. Это было сделано на подготовительном этапе (52 дня). Кристаллизованным медом муравьи быстро насыщались. В то же время на медовый сироп муравьи могли активно и мобилизоваться с незатухающей активностью более недели. Он и стал универсальным углеводным кормом в наших экспериментах. Для его приготовления три чайные ложки меда растворяли в 100 мл воды.

Базовая семья муравьев *M. floricola* была получена из природы 4.02.2019 в количестве шести самок, шестидесяти рабочих и расплода на всех стадиях развития. Семья активно развивалась и уже к концу 2019 г. насчитывала около 250 самок, 30 самцов и более 30000 рабочих. Эксперименты по социальному обучению проводились в 2021 г. Для этого весной из семьи были выделены 6 шесть отводков, а осенью – еще девять. Они содержались в одинаковых условиях. Непосредственно перед началом экспериментов количество муравьев в отводках уравнивали до 300 ± 20 . В каждый контейнер при выделении отводков ставилась экспериментальная кормушка без корма, чтобы муравьи к ней привыкли.

Рабочие *M. floricola* имеют маленькие размеры (1,5–2,0 мм), поэтому учет численности на кормушке велся с помощью фотографирования и последующей обработки фотографий. Фотографирование производилось до и после кормления, чтобы узнать количество ожидающих пищу разведчиков и динамику накопления муравьев на кормушках. Делали четыре фотографии в течение часа до и семь раз во время кормления. По прошествии 1 часа рабочих прогоняли с кормушки ватными палочками и убирали кормушку.

Результаты. В весенней серии экспериментов были обучены 1-й и 2-й отводки. Результаты показали, что уже через несколько дней разведчики стали ожидать пищу до момента ее постановки. Кроме того, они быстро проводили мобилизацию. На основе этого делали вывод об успешном обучении *M. floricola*. Затем группа из 10 рабочих, пришедших на кормушку первыми, была пересажена в отводки 3 и 4. Как видно из таблицы 1, мобилизация в отводках 3 и 4 была успешной (в среднем более 10 особей на кормушке). Все это время 1-му и 2-му отводкам, ставшими 1а и 2а, продолжали давать сироп раз в день. Затем из отводков 1а, 2а была взята следующая группа из 10 рабочих. Они были пересажены в отводки 5 и 6. Поведенческий навык не передался (табл. 1).

В осенней серии экспериментов с 9 отводками обучали три отводка (1, 3, 4). Затем пересаживали муравьев по методике весенней серии экспериментов сначала в 5–7 отводки, а затем в 2, 8, 9. При первой пе-

Таблица 1. Среднее число муравьев на кормушке в ходе экспериментов с отводками 1-6

Номер отводка	До обучения/пересадки, особей	После обучения/пересадки, особей
1*	0	33,8±11,9
2*	0	47,6±6,7
3	0	31,8±3,7
4	0	29±4,4
1а*	-	33,6±1,2
2а*	-	35,6±2,1
5	0	4,4±3,3
6	0	5,8±4,2

* – обучаемые отводки. В отводки 3–6 производилась пересадка муравьев.

Таблица 2. Среднее число муравьев на кормушке в ходе экспериментов с отводками 1-9

Номер отводка	До обучения	После обучения
1*	0	30±2,9
2	0	21,75±3,2
3*	0	26,6±2,8
4*	0,2±0,2	26,75±0,75
1а*	-	18,2±4,6
3а*	-	27±2,7
4а*	-	21±2,6
5	0	25,25±2
6	0	17±5,9
7	0	25,25±2,8
8	0	5,75±5,75
9	0	0,5±0,5

* – обучаемые отводки. В отводки 2, 5–9 производилась пересадка муравьев.

пересадке навык успешно передавался. В двух из трех отводков второй пересадки навык мобилизации на медовый сироп не передавался (табл. 2).

Таким образом, мы показали, что по предварительным данным у *Monomorium floricola* возможна передача поведенческого навыка от одного отводка другому. При этом успешно передает навык первая группа активных рабочих. Вторая пересаженная группа, как правило, не ускоряет освоение кормушки подопытными отводками. Причины этого явления требуют дальнейшего обсуждения. В заключение можно сказать, что *Monomorium floricola* является перспективным модельным объектом для изучения социального обучения у муравьев, ввиду возможности раздельного обучения частей семьи с последующим воссоединением.

Литература

Захаров А.А. 1978. Муравей, семья, колония. М.: Наука. 144 с.

Chuppli C., and Van Schaik C. 2019. Animal cultures: How we've only seen the tip of the iceberg // *Evo. Hum. Sci.* Vol. 1. E2.

ON THE ISSUE OF SKILL TRANSFER IN *MONOMORIUM FLORICOLA* ANTS

Zenin¹ I.V., Putyatina² T.S.

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The work describes the promise of *Monomorium floricola* as an object of research into traditions in ants.

6. ФАУНА, НАСЕЛЕНИЕ И ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ

АНАЛИЗ ЛАНДШАФТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ НА ОСНОВЕ ГЕОИНФОРМАЦИОННЫХ СИСТЕМ

Козлова А.А., Зрянин В.А.

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
г. Нижний Новгород
akatoe-nn@yandex.ru

Мониторинг популяций рыжих лесных муравьев (*Formica* s. str.) имеет важное лесохозяйственное значение ввиду важной роли данной группы насекомых в биологической защите леса. Структурной единицей мониторинга является комплекс муравейников – группа близкорасположенных муравейников одного вида, соприкасающихся кормовыми участками. Программа «Мониторинг муравьев Формика», инициированная в 2010 г., предусматривает учет комплексов муравейников на территории России (Захаров и др., 2013). Мы попытались использовать геоинформационные системы для получения наглядной эколого-географической картины пространственного распределения комплексов муравейников в Поволжье. На данный момент геоинформационная база охватывает поселения рыжих лесных муравьев на территории Нижегородской, Самарской областей, республик Марий Эл, Татарстан и Чувашия.

Настоящее исследование охватывает 6 видов (*Formica aquilonia*, *F. lugubris*, *F. polyctena*, *F. pratensis*, *F. rufa*, *F. truncorum*), обнаруженных в виде разрозненных поселений или в составе крупных комплексов в регионах Среднего Поволжья (Зрянин, Зрянина, 2007). Целью исследования была проверка взаимосвязи между распределением комплексов и типом ландшафта. Ранее было высказано предположение о том, что полосы сгущения крупных комплексов муравейников в Среднем Поволжье приурочены к полесскому типу ландшафта (Зрянин, Корочкина, 2014). Для проверки этого предположения на базе платформы ArcGIS была составлена карта распределения рыжих лесных муравьев по Среднему Поволжью. Инструменты ArcGIS позволили нам выявить районы скопления крупных комплексов с помощью инструмента «Карта интенсивности» (Allen, 2019). Данная карта была сопоставлена с границами ландшафтных райо-

нов, охватывающих изучаемую территорию (Ступишин, 1964), и типами ландшафта (Мильков, 1953). На цифровой карте отображён слой точек, каждая из которых содержит информацию о комплексе муравейников (вид муравья, размер поселения, лесорастительный и ландшафтный район, в котором поселение обнаружено). При применении к точечному слою инструмента «Подсчет горячих точек» была получена географическая картина распределения муравейников по исследуемой территории (за единицу измерения было принято число точек с выборками на км²). Подобное представление данных о распределении муравьев выносилось на обсуждение и ранее (Длусский, 1987), а с развитием геоинформационных технологий было реализовано на цифровой карте.

Дальнейшим шагом была статистическая обработка материалов в программе StatTech для определения зависимости типа поселения муравьев от ландшафтных условий как оценка отношения доли крупных комплексов к остальным формам поселений в данном ландшафтном районе, где статистически значимые различия определялись при $p \leq 0,05$ (Берлянт, 2002; Белюченко и др., 2015). За основные параметры оценки брались тип ландшафта и ландшафтный район, в качестве оцениваемой переменной были выбраны особенности расселения *Formica* s. str. (формирование малых поселений или крупных комплексов).

Согласно полученным результатам, большая часть выборок представлена малыми или разрозненными поселениями, доля крупных комплексов относительно невелика (17%). При анализе картографических данных было выявлено, что комплексы в исследованных регионах представлены скоплениями «горячих точек» в отдельных районах, преимущественно на северо-востоке Нижегородской области (Воскресенский, Тонкинский районы), также в Арзамасском районе Нижегородской области, отдельные комплексы выявлены в Алатырском районе республики Чувашия и Самарской области (рис. 1).

Следует отметить, что комплексы образованы преимущественно *Formica aquilonia* и *F. polyctena*, иногда смешанными семьями – на границе южной тайги и смешанного леса, в крупных лесных массивах в составе ООПТ (Пустынский заказник, с. Двоеглазово). *F. pratensis* и *F. rufa* представлены на территории Среднего Поволжья достаточно обширно, но преимущественно в составе разрозненных поселений, тяготея к более открытым фитоценозам с преобладанием мягколиственных пород.

При статистической обработке картографических данных явной взаимосвязи между распределением комплексов муравейников и ландшафтными районами выявить не удалось ($p = 0,092$). Однако установлена достоверная связь ($p = 0,042$) распределения крупных комплексов муравейников от типа ландшафта (опольного или полесского) (рис. 2).

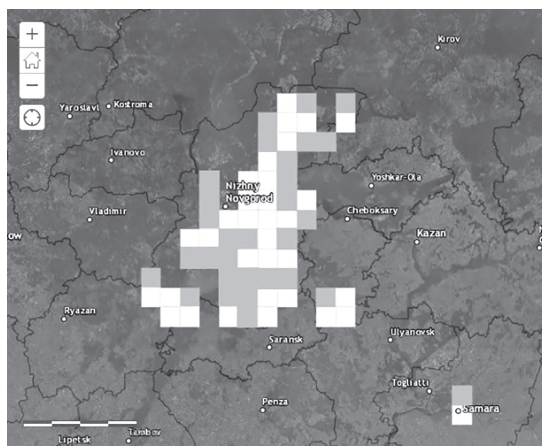


Рис. 1. Распределение комплексов муравейников *Formica s. str.* по исследованным регионам Среднего Поволжья. Условные обозначения: светлосерые квадратики – область исследования; темносерые квадратики – локализация комплексов.

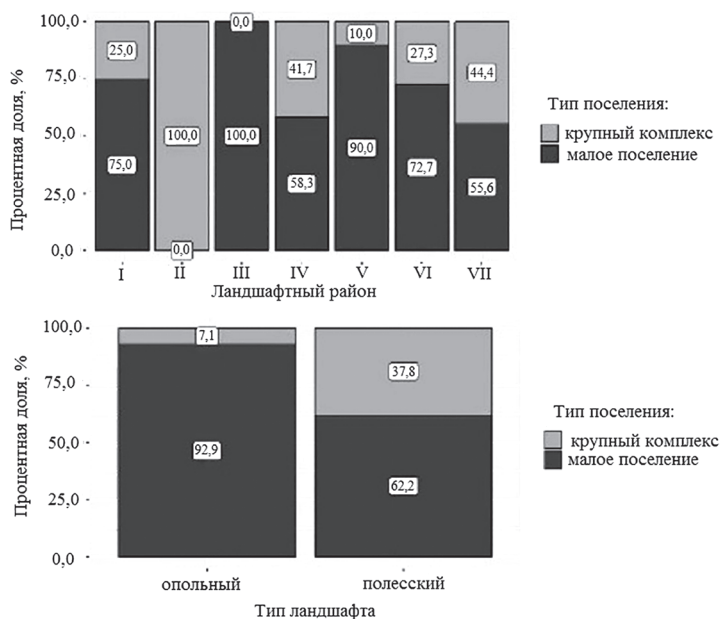


Рис. 2. Зависимость способности *Formica s. str.* к образованию крупных комплексов от ландшафтного района и типа ландшафта в Среднем Поволжье. Ландшафтные районы: I – Балахнинский низинный, II – Заволжский долинно-зандровый, III – лесостепное Предволжье, IV – Приокский низинный полесский, V – Пьянско-Сурский, VI – смешанные леса Низменного Заволжья, VII – южная тайга Низменного Заволжья.

Полученные результаты объясняются преобладанием полесского типа ландшафта в большинстве ландшафтных районов, а также избирательностью рыжих лесных муравьев к целой совокупности экологических факторов – невозможно рассматривать ландшафтное районирование в отрыве от почвенного, климатического и лесорастительного.

В целом, неравномерность расселения рыжих лесных муравьев определяется наличием в ряде регионов и районов нескольких типов ландшафта. Так, Нижегородская область достаточно вытянута в широтном направлении и включает южнотаежные и хвойно-мелколиственные сообщества полесских ландшафтов на севере и северо-востоке, в которых обнаруживается значительное количество комплексов муравейников *F. aquilonia* и *F. polystena*. К югу леса редееют, преобладают широколиственные породы, занимающие опольные ландшафты, которые к тому же сильно преобразованы человеком. В таких фитоценозах чаще встречаются более разрозненные поселения с преобладанием *F. polystena*, *F. rufa* и *F. pratensis*. На границе Среднего и Нижнего Поволжья леса сменяются лесостепями, где встречаемость рыжих лесных муравьев невысока ввиду несоответствия среды обитания экологическому оптимуму данных видов. В этих районах преобладают муравейники *F. pratensis*.

Таким образом, применение геоинформационных систем в анализе закономерностей расселения и в мониторинге популяций муравьев в целом позволяет исследовать обширный ряд факторов, влияющих на их распространение. С помощью карт возможно выявлять наиболее и наименее заселенные муравьями районы и делать вывод о состоянии леса (средний возраст лесообразующих пород, полнота и класс бонитета леса) в данных районах. Кроме того, инструменты ArcGIS позволяют регулярно обновлять текущую информацию и наблюдать картину в динамике.

Литература

- Белюченко И.С., Смагин А.В., Попок Л.Б., Попок Л.Е. 2015. Анализ данных и математическое моделирование в экологии и природопользовании, Краснодар: КубГАУ, 313 с.
- Берлянт А.М. 2002. Математическая основа карт. Глава III. Картография. Учебник для вузов, М: Аспект Пресс. 70 с.
- Длусский Г.М. 1987. Региональное фаунистическое картирование муравьев // Муравьи и защита леса: Мат. VIII Всесоюзного мирмекологического симпозиума, Новосибирск, С. 78-81.
- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилёв А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. 2013. Мониторинг муравьев Формика. М.: Товарищество научных изданий КМК. 99 с.
- Зрянин В.А., Зрянина Т.А. 2007. Новые данные о фауне муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) Среднего Поволжья, Успехи современной биологии, Т. 127, № 2, С. 226–240.

- Зрянин В.А., Корочкина Н.И. 2014. Хорологическая структура рыжих лесных муравьев в Среднем Поволжье // Проблемы почвенной зоологии: Материалы XVI Всероссийского совещания. М.: Сыктывкар. С. 101–103.
- Коноплева Е.Е. 2010. Структура и динамика комплексов муравейников северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) в разных лесорастительных условиях, Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Н. Новгород, № 2, С. 407–412.
- Лебедева Н.В., Кривошечный Д.А. 2002. География и мониторинг биоразнообразия. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра. 432 с.
- Мильков Ф.Н. 1953. Среднее Поволжье: физико-географическое описание. М.: Издательство Академии Наук СССР. 263 с.
- Ступишин А.В. 1964. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. Казань: Издательство Казанского университета. 197 с.
- Allen D.V. 2019. Focus on Geodatabases in ArcGIS Pro. Redlands, California: ESRI Press. 260 p.

GEOINFORMATION SYSTEMS IN RED WOOD ANTS` LANDSCAPE DISTRIBUTION ANALYSIS IN THE MIDDLE VOLGA

Kozlova A.A., Zryanin V.A.

Nizhny Novgorod Lobachevsky State University, Institute of Biology and Biomedicine

The research is devoted to cartographical and geostatistical methods of red wood ants` (*Formica* s. str.) population monitoring. It is carried out that landscape type and location in exact landscape zone directly determine ants` distribution patterns, such as their ability to form anthill complexes. While mapping and statistically analyzing the data about anthills in several Middle Volga regions we came to conclusion that complex structure is more referred to landscape type, than to geographic boundaries of landscape subzones, which obviously have broader limits. Considering the research results, geoinformation systems can be used in ants` monitoring as a complex analytic method for various ecological factors (soil type, climate conditions, forest-growing conditions etc.).

ВЫСОТНО-ПОЯСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ МУРАВЬЕВ ЦЕНТРАЛЬНОГО АЛТАЯ

Чеснокова С.В., Омельченко Л.В.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск,
tchsvet@mail.ru

Для выявления и анализа общих закономерностей и провинциальных особенностей пространственной дифференциации населения муравьев использованы материалы учета их гнезд в 1988–1989, 2003 и 2006–2008 гг. на Центральном Алтае. Полученные представления сопоставлены с результатами аналогичного исследования, проведенного ранее на Северо-Восточном Алтае.

При сборе материалов обследовано 94 местообитания в ранге, соответствующем представлению о растительной формации и/или ландшафтного урочища. В каждом местообитании проведен учет гнезд на 10 площадках размером 25 м² и на трансекте протяженностью 2 км, с шириной учетной полосы 10 м. Расположение ключевых участков и краткое описание мест сбора опубликовано ранее (Чеснокова, Омельченко, 2011). Для обобщенного анализа на высотно-поясном уровне рассмотрения данные по обилию, полученные при учете гнезд муравьев, усреднены сначала по выделам электронного варианта ландшафтной карты в масштабе 1:1 000 000 (Геоинформационная система..., 2001), а затем по высотным поясам растительности, с учетом соотношения площадей всех ландшафтов, представленных в Центральноалтайской провинции.

Всего выделено шесть поясов: степной, лесостепной, лесной, субальпийский редколесно-луговой, альпийско-тундровый и нивальный. Суммарная площадь ландшафтов, относящихся к тому или иному поясу, значительно различается, так же как и внутривысотное разнообразие растительного покрова. Так, лесной пояс занимает 37% территории Центрального Алтая, что в 1,5 раза больше площади субальпийских редколесных и альпийско-субальпийских луговых ландшафтов, рассматриваемых нами в качестве единого субальпийского редколесно-лугового пояса (24%). Альпийско-тундровый, лесостепной и нивальный пояса по охватываемой ими площади в 3–4 раза уступают лесному (соответственно 14, 12 и 10%), а на степной пояс приходится не более 3% территории провинции. Характерная для данной провинции контрастность и мозаичность пространственного размещения ландшафтов, при

ограниченном диапазоне высот с преобладанием среднегорий и высокогорий, нередко проявляется во взаимном проникновении и чередовании участков тундр, альпийских и субальпийских лугов, лесов и степей в зависимости от их расположения на склонах различной экспозиции и общей гипсометрической приподнятости территории. Это существенно затрудняет разграничение высотных поясов по общему облику растительности провинции и усиливает условность их выделения.

Наименьшее количество местообитаний обследовано в пределах нивального и альпийско-тундрового поясов (2 и 3, соответственно), где характер растительного покрова не отличается разнообразием, а гнезда муравьев отсутствуют. Больше всего местообитаний (26) изучено в лесостепном поясе, которому свойственно высокое разнообразие вариантов растительных сообществ, в значительной степени обусловленное условиями макро- и мезорельефа, а также отличием в степени увлажнения территории. В пределах прочих поясов число обследованных местообитаний различалось незначительно и составило 23 местообитания в субальпийском, и по 20 местообитаний в лесном и степном поясе.

В данной работе проанализированы сведения об обилии гнезд 47 видов муравьев трех подсемейств: *Dolichoderinae*, *Myrmicinae* и *Formicinae*. Выявлен ряд закономерностей высотно-поясной изменчивости населения муравьев.

Плотность населения, оцениваемая по числу гнезд, наиболее велика в степном поясе и лишь незначительно снижается в лесостепном (рисунок). При переходе от лесостепного к лесному поясу суммарное обилие гнезд уменьшается втрое, что обусловлено недостатком тепла вследствие затенения кронами деревьев и высокотравьем. При смене лесного пояса субальпийским редколесно-луговым плотность населения муравьев вновь увеличивается. Этому способствует разнообразие микростациальных условий и наличие освещенных, сравнительно хорошо прогреваемых участков в пределах субальпийских редколесий. Особенно заметно такое увеличение в местообитаниях, приуроченных к южному макросклону Катунского хребта. Последующее увеличение абсолютных высот местности и смена субальпийского редколесно-лугового пояса альпийско-тундровым приводит к формированию условий, непригодных для обитания муравьев, поэтому их распространение в пределах Центрального Алтая ограничено верхней границей редколесий (около 2200 м над уровнем моря).

Наибольший вклад в суммарное обилие гнезд в степном поясе вносят *Formica candida*, *Lasius niger* и *L. alienus* (40, 20 и 12%). В лесостепном поясе по числу гнезд преобладают *F. candida* и *Myrmica angulinodis* (по 19%), сравнительно велика доля гнезд *L. niger* (14%), а также *Formica*

lemanii и *Myrmica forcipata* (по 10%). Для лесного пояса характерно преобладание *Myrmica ruginodis* (32%), для субальпийского редколесно-лугового – *Formica gagatoides* и *M. ruginodis* (39 и 34%).

Видовое богатство изменяется иначе, чем плотность населения муравьев и достигает наибольшей величины в лесостепном поясе, где отмечено 39 видов. При переходе к степному или лесному поясам величина видового богатства изменяется незначительно: на 7 видов меньше отмечено в лесном поясе, на 8 – в степном. Отчетливее всего видны различия по видовому богатству сообществ муравьев при переходе от лесного пояса к субальпийскому редколесно-луговому, где оно почти вдвое меньше (18 видов). Таким образом, увеличение плотности населения в субальпийском редколесно-луговом поясе не сопровождается ростом числа видов. Напротив, при увеличении абсолютных высот местности видовое богатство закономерно снижается, а плотность населения возрастает в основном за счет увеличения числа гнезд *F. gagatoides* и *M. ruginodis*. Выявленная тенденция высотно-поясной изменчивости видового богатства сохраняется и при пересчете показателей в среднем на одно урочище.

В отличие от ранее изученного Северо-Восточного Алтая со сравнительно простой структурой высотной поясности и абсолютным преобладанием лесов, Центральная алтайская провинция характеризуется более сложной поясной структурой растительного покрова. По площади здесь преобладают высокогорья и сравнительно холодные среднегорья, тогда как доля более теплых низкогорных ландшафтов ничтожно мала (менее 1%). Поэтому общие условия для обитания муравьев на Центральном Алтае менее благоприятны, чем на Северо-Восточном, что не может не сказываться на плотности их населения (суммарное обилие гнезд). Особенно резко отличия в плотности населения муравьев проявляются в пределах лесного пояса. В лесах Северо-Восточной провинции суммарное обилие составило от 7 гнезд на 25 м² в низкогорьях до четырех гнезд в среднегорьях (Чеснокова, Омельченко, 2004). В лесном поясе Центрального Алтая оно оказалось в 6–10 раз ниже (0,7 гнезда на 25 м²). Менее заметны провинциальные различия по плотности населения субальпийского пояса, где условия для обитания муравьев более сходны. В то же время в альпийско-тундровом поясе Северо-Восточного Алтая гнезда муравьев, хотя и в небольшом количестве, но встречаются, тогда как на территории Центрального Алтая они найдены лишь на отдельных фрагментах каменистых тундр, приуроченных к южным склонам Теректинского хребта, в пределах субальпийского редколесно-лугового пояса. В обеих провинциях верхняя граница распространения муравьев проходит приблизительно на высоте 2000–2200 м над уровнем моря, но на отдельных хребтах Центрального Алтая эта высота соответствует

верхней границе древесной растительности, а на Северо-Восточном – нижней границе размещения каменистых тундр.

При значительном сходстве по видовому богатству и составу населения муравьев (32 общих вида) в каждой провинции прослежены закономерные отличия как в видовом составе населения типологически сходных ландшафтов, так и в высотно-поясном распределении отдельных видов. Например, в лесах Центральноалтайской провинции отсутствуют гнезда *Myrmica rubra*, тогда как в северо-восточной части Алтая этот вид населяет все местообитания лесных низкогорий и в нижней части лесных среднегорий. Вместе с тем в лесных урочищах Центрального Алтая наряду с обычным и для лесов Северо-Восточной провинции *M. ruginodis*, появляется *M. angulinodis*, который на северо-востоке Алтая отсутствует. Среди видов, встреченных на территории обеих провинций, можно выделить две условные группы. К первой относятся муравьи-эврибионты, широко распространенные на территории обеих провинций, среди них *Leptothorax acervorum*, *Camponotus herculeanus*, *Formica fusca* и *F. candida*. Во вторую группу отнесены 10 видов, хотя и обитающих на Северо-Восточном Алтае, но встречающихся лишь изредка, в пределах одного-двух поясов, тогда как на территории Центральной провинции они могут преобладать по числу гнезд в пределах нескольких поясов. Это *Leptothorax muscorum*, *Myrmica lobicornis*, *M. sulcinodis*, *Camponotus saxatilis*, *Formica aquilonia*, *F. lugubris*, *F. exsecta*, *F. pisarskii*, *F. lemani* и *F. uralensis*. Отдельного упоминания заслуживают три вида, чей характер высотно-поясного распределения существенно не меняется в обеих провинциях – это широко распространенный *M. ruginodis*, не встреченный только в степном поясе; *L. niger*, отмеченный во всех высотных поясах, кроме субальпийского и альпийско-тундрового; и *F. gagatoides*, населяющий исключительно верхнюю часть лесного пояса, а также субальпийский редколесно-луговой и, частично, альпийско-тундровый (в пределах Северо-Восточного Алтая). Остальные виды распространены спорадично, либо встречены только в одной из обследованных провинций. При этом доля видов, найденных только на Центральном Алтае чуть выше таковой для Северо-Восточной провинции (32 и 26%), что вполне объяснимо, принимая во внимание значимые различия в ландшафтной структуре названных провинций. Более половины из числа видов, обнаруженных только в Центральноалтайской провинции, населяют степные местообитания, отсутствующие на Северо-Восточном Алтае. В то же время среди муравьев, обнаруженных исключительно в северо-восточной части, выше доля видов, населяющих равнинные предгорные или низкогорные местообитания, не представленные на Центральном Алтае.

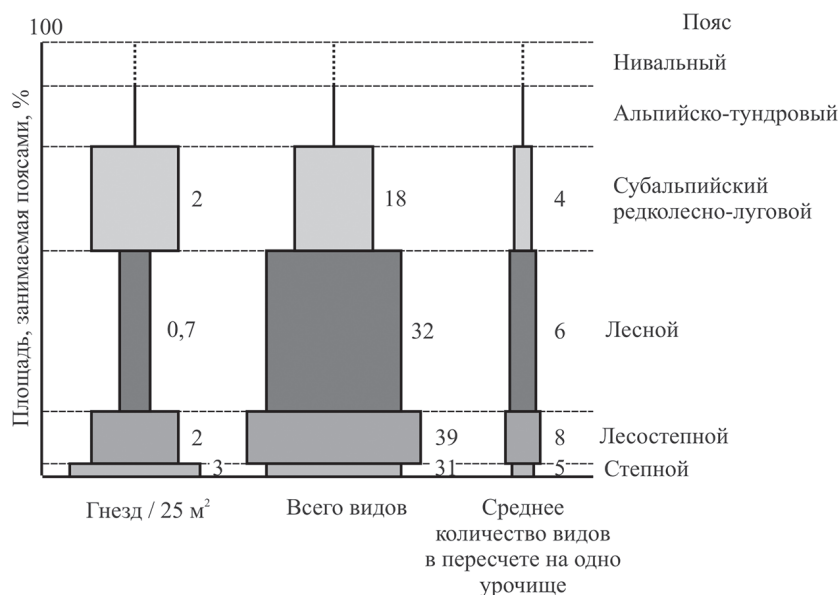


Рис. Высотно-поясные изменения плотности и видового богатства населения муравьев Центрального Алтая (по числу гнезд).

Таким образом, при существенных провинциальных различиях в структуре высотной поясности Центрального и Северо-Восточного Алтая пространственная изменчивость населения муравьев в пределах названных провинций во многом сходна. Отличия наиболее заметны при сравнении изменений плотности населения, тогда как общие тенденции изменения видового богатства значимо не различаются.

Литература

- Геоинформационная система Алтае-Саянского экорегиона. 2001. М.: ИГЕМ РАН – WWF Russia [Компакт-диск].
- Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. 2004. Пространственно-типологическая организация населения муравьев Северо-Восточного Алтая // Сибирский экологический журнал. №4. С. 481-492.
- Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. 2011. Муравьи Центрального Алтая: пространственно-типологическая структура и классификация населения // Зоол. журн. Т. 90. № 2. С. 162-173.

ALTITUDE-BELT VARIABILITY OF ANT COMMUNITIES IN THE CENTRAL ALTAI

Chesnokova S.V., Omelchenko L.V.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

The data on the abundance of nests and the number of ant species encountered in the altitudinal vegetation belts of Central Altai were analyzed. Ant nests were counted on sites 25 m² in size and two-kilometer 10 m wide transects. The collected materials include data on the abundance of nests of 47 ant species in 94 habitats. The ant nest abundance data in each of the surveyed habitats were averaged first over sections of a landscape map at a scale of 1:1000 000 and then over altitudinal vegetation zones taking into account the ratio of the areas of all landscapes represented in the Central Altai Province.

In the steppe, forest-steppe and subalpine sparse forest-meadow belts, the densities of ant communities in Central Altai are roughly equal, and in the forest belt it is much lower. Ants are found up to the tree line. Ants are absent in the alpine tundra and nival belts. As the absolute height of the area increases, species richness is steadily declining regardless of vegetation type. With significant provincial differences in the structure of the altitudinal zonality of Central and Northeastern Altai, the spatial variability of ant communities is largely similar.

НОВЫЕ НАХОДКИ И ДОПОЛНЕНИЯ К ФАУНЕ МУРАВЬЕВ РОДА *TEMNOTHORAX* MAYR (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И КАВКАЗА

Юсупов З.М.

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, г. Нальчик,
yzalim@mail.ru

Temnothorax – самый богатый и разнообразный род муравьев в Палеарктике, относящийся к трибе Crematogastrini Forel, 1893, подсемейства Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835. В настоящее время в мире известно 452 рецентных вида, распространенных на всех континентах, кроме Австралии (Prebus, 2021; Bolton, 2022). Из них около 300 видов встречаются в Палеарктике, преимущественно в южных регионах (Agosti, Collingwood, 1987; Радченко, 1994а,б, 1995а,б, 1996; Cagniant, Espadaler, 1997; Terayama, Onoyama, 1999; Radchenko, 2005; Csősz et al., 2015; Seifert, Csősz, 2015; Salata et al., 2018; Salata, Borowiec, 2019; Gonzalez, 2021). Вместе с тем фауна муравьев рода *Temnothorax* многих районов Палеарктики, остается еще слабо изученной и реальное число видов оценивается примерно в 600 (Seifert 2006; Schulz et al., 2007). В России в настоящее время известно 34 вида этого рода, из которых 18 – встречаются на Северном Кавказе (Dubovikoff, Yusupov, 2017; Юсупов, неопубл. данные). На Кавказе до настоящего времени было известно 20 видов этого рода (Radchenko et al., 2015).

Основой для написания настоящей работы послужил материал, собранный автором в период с 2006 по 2021 гг. на территории России, Грузии и Армении. Кроме этого, использовались материалы в коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и Института зоологии НАНУ (ИЗ НАНУ, Киев). Большая часть собранного материала хранится в 96% этаноле и находится в коллекционном фонде Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (Нальчик, Россия), Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия), Института зоологии НАНУ (Киев, Украина).

В ходе проведенных исследований, выявлено 7 новых для изучаемых регионов видов муравьев *Temnothorax*: *T. albipennis*, *T. corticalis*, *T. interruptus*, *T. georgicus*, *T. nigriceps*, *T. satunini*, *T. tauricus*. Из них новые для России и юга европейской части (*albipennis*, *georgicus*, *satunini*),

Грузии (*interruptus* и *tauricus*) и Армении (*corticalis* и *nigriceps*). Большинство видов, было собрано в гемиксерофитных сообществах, таких как сухие широколиственные леса и кустарниковые заросли. С учетом полученных данных фауна муравьев рода *Temnothorax* Европейской части России насчитывает 27 видов, Грузии – 15 видов, Армении – 13 видов. Слабо изученной остается территория Азербайджана, где на данный момент известно только 9 видов (Guénard et al., 2017) (реальное количество не менее 15). Из указанных регионов выявлено около 12 видов *Temnothorax* предположительно новых для науки. Таким образом, изучение фауны муравьев рода *Temnothorax* юга России и Кавказа, являются очень перспективными и в дальнейшем, несомненно, дадут новые и интересные данные.

Литература

- Радченко А.Г. 1994а. Обзор муравьев рода *Leptothorax* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики. Сообщение 1. Разделение на группы. Группы *acervorum* и *bulgaricus* // Вестн. зоол. № 6. С. 22–28.
- Радченко А.Г. 1994б. Определительная таблица муравьев рода *Leptothorax* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики // Зоол. журн. Т. 73. № 7–8. С. 146–158.
- Радченко А.Г. 1995а. Обзор муравьев рода *Leptothorax* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики. Сообщение 2. Группы *tuborum*, *corticalis*, *affinis*, *clypeatus*, *alinae* и *singularis* // Вестн. зоол. № 2. С. 14–21.
- Радченко А.Г. 1995б. Обзор муравьев рода *Leptothorax* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики. Сообщение 3. Группы *nylanderi*, *korbi*, *nassonovi* и *susamyri* // Вестн. зоол. № 4. С. 3–11.
- Радченко А.Г. 1996. Обзор муравьев рода *Leptothorax* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики. Сообщение 4. Группа *congruus*. Неясные моменты. Зоогеографическая характеристика. Список литературы // Вестн. зоол. № 1–2. С. 16–22.
- Agosti D., Collingwood C.A. 1987. A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) with a key to the worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian // Bull. de la societe entomol. suisse. Vol. 60. – P. 261–293.
- Bolton B. An online catalog of the ants of the world. Available from <http://antcat.org>. (accessed 12.01.2022).
- Cagniant H., Espadaler X. 1997. Les *Leptothorax*, *Epimyrma* et *Chalepoxenus* du Maroc (Hymenoptera: Formicidae). Clé et catalogue des espèces // Annales de la Société Entomol. de France (n.s.) No 33. P. 259–284.
- Csösz S., Heinze J., Mikó I. 2015. Taxonomic Synopsis of the Ponto-Mediterranean ants of *Temnothorax nylanderi* species-group // PLoS ONE. Vol. 10. No 11. P. 1–62.
- Dubovikoff D.A., Yusupov Z.M. 2017. Formicidae // Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia // Symphyta and Apocrita: Aculeata / Edit. Belokobyl'skij S.A., Lelej A.S. Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Saint Petersburg. Vol. I. – Supplement No 6. P. 197–210.
- González J.A. 2021. Description of *Temnothorax estel* sp. nov. (Hymenoptera: Formicidae), with a review of the Iberian species of the *sordidulus* species-complex // Zootaxa, 5005. No 2. P. 145–160.

- Guénard, B., Weiser, M., Gomez, K., Narula, N., Economo, E.P. 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*. No 24. P. 83–89.
- Prebus M.M., 2021. Taxonomic revision of the *Temnothorax salvini* clade (Hymenoptera: Formicidae), with a key to the clades of New World *Temnothorax*. *PeerJ* 9:e11514. P. 1–462.
- Radchenko A.G. 2005b. Monographic revision of the ants (Hymenoptera, Formicidae) of North Korea // *Annales Zool.* Vol.55. No 2. P. 127–221.
- Radchenko A.G., Yusupov Z.M., Fedoseeva E.B. 2015. Taxonomic notes for some Caucasian *Temnothorax* Mayr species (Hymenoptera, Formicidae), with a description of three new species // *Caucasian Entomol. Bull.* Vol.11. No 1. P. 161–167.
- Salata S., Borowiec L., Trichas A. 2018. Taxonomic revision of the Cretan fauna of the genus *Temnothorax* Mayr, 1861 (Hymenoptera: Formicidae), with notes on the endemism of ant fauna of Crete // *Annales Zool.* Vol.68. No 4. P. 769–809.
- Salata S., Borowiec L. 2019. Preliminary division of not socially parasitic Greek *Temnothorax* Mayr, 1861 (Hymenoptera, Formicidae) with a description of three new species // *ZooKeys*, 877. P. 81–131.
- Seifert B. 2006. *Temnothorax saxonicus* (Seifert, 1995) stat. n., comb. n. – a parapatric, closely-related species of *T. sordidulus* (Müller, 1923) comb. n. and description of two new closely related species, *T. schoedli* sp. n. and *T. artvinense* sp. n., from Turkey (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecol. Nach.* No 8. P. 1–12.
- Seifert B., Csösz S. 2015. *Temnothorax crasecundus* sp. n. – a cryptic Eurocaucasian ant species (Hymenoptera: Formicidae) discovered by Near Centroid Clustering // *ZooKeys*, 479. P. 37–64.
- Schulz A., Heinze J., Pusch K. 2007. Description of two new *Temnothorax* species (Hymenoptera: Formicidae) from Italy // *Zootaxa*, 1471. P. 1–14.
- Terayama M., Onoyama K., 1999. The ant genus *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in Japan // *Memoirs of the Myrmecol. Society of Japan*. No 1. P. 71–97.

NEW RECORDS AND ADDITIONS TO THE ANT FAUNA OF THE GENUS *TEMNOTHORAX* MAYR (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) FROM THE EUROPEAN PART OF RUSSIA AND THE CAUCASUS

Yusupov Z.M.

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of Russian Academy of Sciences

Based on original materials from the territory of Russia, Georgia and Armenia (2006–2021), as well as the collections of the Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia) and the Institute of Zoology NASU (Kiev, Ukraine), the ant fauna of *Temnothorax* Mayr of named territories is revised. In total, 27 species of *Temnothorax* are indicated from the European part of Russia, 15 spp. from Georgia and 13 spp. from Armenia. Seven species are given for the studied regions for the first time: *T. albipennis*, *T. georgicus*, *T. satunini* (from Russia), *T. interruptus*, *T. tauricus* (from Georgia), *T. corticalis* and *T. nigriceps* (from Armenia). Presumably 12 identified species of *Temnothorax* are new to science.

СПИСОК И ИНТЕРЕСНЫЕ НАХОДКИ ВИДОВ МУРАВЬЁВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) В КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Хвалецкий Д.В.

ГБУ КО «Дирекция Парков», г. Калуга,
wartburg.ifa@gmail.com

На данный момент список видов муравьёв Калужской области остаётся далеко не полным. В 2021г. нами был представлен список из 24 видов (Хвалецкий Д.В., 2021). Сопоставив его со списком Т.С. Путятиной (Путятина Т.С., 2001), получили 34 вида муравьёв. Мы продолжаем изучать фауну муравьёв в Калужской области и нами были обнаружены виды, ранее не отмечавшиеся для Калужской области.

В данной работе использовали материалы сборов ГБУ КО «Дирекция парков», отдела мониторинга биоразнообразия за 2020–2021 годы, а также экологического клуба «Stenus» за 2010, 2007, 2020 годы. Задачами исследования были: провести инвентаризацию фауны муравьёв Калужской области; выявить наиболее массовые и редкие виды, а также попытаться обнаружить виды муравьёв, занесённые в Красные книги соседних областей.

В исследовании мы использовали наиболее актуальные методы и подходы для изучения природных территорий (Министерство природных ресурсов и экологии Калужской области, 2021). Муравьи были обработаны в сборах из 40 локалитетов Дзержинского, Козельского, Людиновского, Малоярославецкого, Перемышльского, Сухиничского, Тарусского, Спас-Деменского, Ульяновского, Ферзиковского районов и городского округа «Город Калуга». Почвенные ловушки (20 локалитетов), оконные ловушки (6 локалитетов), кошение энтомологическим сачком (39 локалитетов), привлечение на свет (10 локалитетов), а также пробы подстилки и сборы разрушителей древесины и грибов ручным способом. Основная масса материала была собрана с использованием почвенных ловушек (в 2020 г. 31500 ловушко-суток, в 2021 г. 55860 ловушко-суток) и барьерных ловушек (оконных, в 2020 г. 15750 ловушко-суток, в 2021 г. 10500 ловушко-суток). После установки ловушек, их проверка происходила каждые 15 дней. При проверке ловушек мы проводили обследование остальными методами. Некоторые территории обследовали без применения ловушек.

Таблица. Предварительный список муравьёв Калужской области

№	Название видов	Наш список	по работе Т.С. Путятиной (2001)
1	<i>Camponotus fallax</i>	+	+
2	<i>C. herculeanus</i>	+	+
3	<i>C. vagus</i>	+	-
4	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	+	-
5	<i>Formica aquilonia</i>	+	-
6	<i>F. cinerea</i>	+	-
7	<i>F. cunicularia</i>	+	+
8	<i>F. exsecta</i>	+	+
9	<i>F. fusca</i>	+	+
10	<i>F. polyctena</i>	+	+
11	<i>F. pratensis</i>	+	+
12	<i>F. pressilabris</i>	+	-
13	<i>F. rufa</i>	+	+
14	<i>F. rufibarbis</i>	+	+
15	<i>F. sanguinea</i>	+	+
16	<i>F. truncorum</i>	-	+
17	<i>F. uralensis</i>	+	-
18	<i>Formicoxenus nitidulus</i>	+	-
19	<i>Lasius (Chthonolasius) sp.</i>	-	+
20	<i>L. distinguendus</i>	+	-
21	<i>L. flavus</i>	+	+
22	<i>L. fuliginosus</i>	+	+
23	<i>L. mixtus</i>	+	
24	<i>L. niger</i>	+	+
25	<i>L. umbratus</i>	+	-
26	<i>Leptothorax acervorum</i>	-	+
27	<i>Myrmica lobicornis</i>	+	+
28	<i>M. rubra</i>	+	+
29	<i>M. ruginodis</i>	+	+
30	<i>M. rugulosa</i>	+	+
31	<i>M. sabuleti</i>	-	+
32	<i>M. scabrinodis</i>	+	+
33	<i>M. schencki</i>	-	+
34	<i>Solenopsis fugax</i>	+	-
35	<i>Stenamma debile</i>	+	-
36	<i>Tetramorium caespitum</i>	+	+

Муравьёв собирали в широколиственных и сосновых лесах, а также на мезофитных, ксерофитных, гигрофитных лугах, верховых болотах, брали пробы из гнёзд муравьёв. Для идентификации видов использовали определитель насекомых европейской части СССР (Медведев, 1978), определительные таблицы из книги муравьи Польши (Czechowski et al., 2002), определительная таблица А.Г. Радченко (Радченко, 1994) и определительная схема в книге о муравьях Подмоскovie (Дунаев, 1999).

Сейчас нами обнаружен 31 вид муравьёв. Виды *Formica truncorum*, *Lasius (Chthonolasius) sp.*, *Leptothorax acervorum*, *Myrmica sabuleti*, *Myrmica schencki*, отмеченных в работе 2001 года (Путятина, 2001) нами не обнаружены. Общий список муравьев Калужской области насчитывает 36 видов, приведен в таблице.

В данной работе хотелось бы выделить неожиданные находки видов на некоторых территориях. Использование почвенных и барьерных ловушек (оконных) помогло впервые обнаружить *D. quadripunctatus* и *S. fugax*.

D. quadripunctatus был пойман в 2020г. на юго-востоке Жиздринского участка национального парка «Угра» в широколиственном лесу (Хвалецкий Д.В., 2021), а также в 2021г. на территориях памятников природы регионального значения «Овраг «Можайка» возле г.Калуги и «Лесной массив «Бор» Ферзиковского р-на Калужской области. Всего для области учтено 7 экземпляров этого вида. Четырехточечный муравей включен в Красные книги Рязанской (Мерциев, 2011), Белгородской (Присный, 2005) и Нижегородской областей (Зрянин, 2014), а также - на Украине в Красную книгу Днепропетровской области (Червона книга, 2011).

S. fugax также пойман в Жиздринском участке национального парка «Угра» в сосновом бору на дюнах. Благодаря тандему из оконных и почвенных ловушек удалось обнаружить рабочих почвенными ловушками, а оконными ловушками самок вида.

При посещении болот в 2021г. Спас-Деменского р-на нами были отмечены два гнезда *F. uralensis* на территории «Малого Игнатовского болота». Оба гнезда находятся на южной части ООПТ (Хвалецкий, 2021). Черноголовый муравей внесен в Красные книги Московской (Путятина, 2008), Нижегородской области (Зрянин, 2014), Рязанской области (Мерциев, 2011) и включен в Красный список МСОП (near threatened) (Social Insects Specialist Group. 1996).

По примеру других областей будем рекомендовать занесение *D. quadripunctatus* и *F. uralensis* в Красную Книгу Калужской области.

После обработки материала нами сделан вывод, что необходимо использовать как можно больше различных методов и подходов изучения

природных территорий для выявления видов муравьёв. Дальнейшее изучение фауны муравьёв Калужской области продолжается. На данном этапе необходима верификация данных.

Выражаю огромную благодарность С.К. Алексееву, В.В. Алексанову, В.В. Перову, М.И. Гаркунову за помощь в подготовке статьи, помощь в сборе и предоставление материала.

Литература

- Дунаев Е.А. 1999. Муравьи Подмосквья: методы экологических исследований. М.: 96 с.
- Зрянин В.А. 2014. Пятнистый (четырёхточечный) муравей – *Dolichoderus quadripunctatus* L. // Красная книга Нижегородской области. Т. I. Животные. 2-е изд. пер. и доп. Н. Новгород: Деком. С. 255–256.
- Зрянин В.А. 2014. Черноголовый муравей – *Formica uralensis* Ruzs // Красная книга Нижегородской области. Т. I. Животные. 2-е изд. пер. и доп. Н. Новгород: Деком. С. 254–255.
- Министерство природных ресурсов и экологии Калужской области. 2021. Методы инвентаризации и мониторинга биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях регионального значения // Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области. В. 8. С. 55-91.
- Медведев Г.С. 1978. Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые. Т. 3, Ч. 1. Л.: Наука. 583с.
- Мерщев А.В. 2011. Четырёхточечный муравей *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1761) // Красная книга Рязанской области: официальное научное издание / Отв. ред. В.П. Иванчев, М.В. Казакова. Изд. 2-е, перераб. и дополн. Рязань: НП «Голос губернии», С. 281.
- Мерщев А.В. 2011. Черноголовый муравей – *Formica uralensis* Ruzs // Красная книга Рязанской области. 2-е изд. пер. и доп. Рязань: НП Голос губернии. С. 284.
- Путятина Т.С. 2001. Фауна муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) Калужской области // Известия Калужского общества изучения природы местного края. Кн. 4. С. 50-59.
- Путятина Т.С. 2008. Муравей черноголовый *Formica uralensis* Ruzsky, 1895 // Красная книга Московской области. 2-е изд. пер. и доп. Москва: КМК Scientific press Ltd. С. 259.
- Присный А.В. 2005. Четырёхточечный муравей *Dolichoderus quadripunctatus* Linnaeus // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Белгород. С. 382.
- Радченко А.Г. 1994. Определительная таблица муравьёв рода *myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) центральной и восточной палеарктики // Зоол. журн. Т. 73. № 7,8. С. 130-145.
- Хвалецкий Д.В. 2021. К фауне муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) Калужской области // Природа и история Поюгорья. В. 10. С. 120-125.
- Хвалецкий Д.В. 2021. *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771) – новый вид муравьёв (Hymenoptera: Formicidae) для фауны Калужской области // Исследования редких и охраняемых видов живых организмов в Калужской области: сборник научных статей / Серия «Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области». Вып.9. С. 81–85.
- Хвалецкий Д.В. 2021. О находке *Formica uralensis* (Ruzsky, 1895) (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae) в Калужской области // Исследования редких и охраня-

емых видов живых организмов в Калужской области: сборник научных статей / Серия «Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области». Вып.9. С. 86–88.

Червона книга Дніпропетровської області. Дніпропетровськ. 2011. 488 с.

Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. 2002. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. W.: 200 с.

The IUCN Red List of Threatened Species. Social Insects Specialist Group. 1996. *Formica uralensis*. e.T8647A12925189. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T8647A12925189.en>.

LIST AND INTERESTING FINDINGS OF ANT SPECIES (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) IN THE KALUGA REGION

Khvaletsky D.V.

SBI KR “Directorate of Parks”, Kaluga

This paper presents the results of studies on the ant fauna of the Kaluga region. In the course of the work, generally accepted methods of studying natural areas were used. The main method was soil and window traps. We found 31 ant species. Some of them are listed in the red books of other areas. A table with a list of species for the Kaluga region is in the text of the article.

К ИЗУЧЕНИЮ МУРАВЬЁВ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ ПОЙМЫ НИЖНЕГО ДОНА

Шевченко Д.М.

Южный Федеральный Университет, биологический факультет, г. Ростов-на-Дону
cheff7627d@gmail.com

В долине Нижнего Дона, на месте сведённых пойменных лесов созданы искусственные массивы древесных насаждений (с преобладанием чёрного тополя и некоторых других мягколиственных пород), которые находятся в условиях высокой рекреационной нагрузки и испытывают регулярное затопление (частичное или полное) во время весенних паводков. В результате обследования таких массивов в г. Ростове-на-Дону – остров Зелёный (47.21393528481552 с.ш., 39.778093248729554 в.д.) и урочища левого берега Дона (47.18730589029687 с.ш., 39.66252027098706 в.д.) а также пойменного «леса» в окрестности станицы Багаевская (47.35672402146552 с.ш., 40.38315425847821 в.д.), проведённого в весенне-летние периоды 2019–2021 гг. было обнаружено 17 видов муравьёв, относящихся к четырём подсемействам (таблица).

В ходе исследования производили ручной сбор муравьёв. Тщательно обследовали поверхность почвы, лиственный опад и стволы деревьев. Качественная оценка встречаемости видов основывалась на регистрации гнёзд в полосе 2х25 м. К категории «регулярно встречающиеся» относились виды муравьёв, число гнёзд которых варьировало от 1 до 5. К «часто встречающимся» были отнесены виды с 5–7 гнёздами в пределах обозначенной полосы, к «доминирующим» и «преобладающим» были отнесены виды муравьёв, которые имели более 7 гнёзд.

В названных участках преобладали *Camponotus vagus*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger* и *Lasius neglectus*. Их муравейники регулярно встречались в поваленных перегнивающих стволах деревьев (*C. vagus*, *T. caespitum*) и в почве под листовым опадом и мусором (*L. niger*, *L. neglectus*). Семьи этих муравьёв, как правило, всегда были многочисленны и насчитывали от десятков тысяч до сотен тысяч особей. Нередко их муравейники располагались на расстоянии нескольких метров друг от друга. Например, у *C. vagus*, доминирующего на о. Зелёный (г. Ростов-на-Дону), в период брачного лёта (с середины мая по начало июня) во влажной поваленной древесине в одном бревне можно было обнаружить до трёх-четырёх десятков свежееотлетевших самок, рядом с

которыми нередко находились и рабочие особи, что очевидно благоприятствовало быстрому образованию новых семей. В относительно молодых искусственных посадках упомянутый вид встречался реже. Основные его скопления были сосредоточены в буреломных и захламлённых местообитаниях.

Рядом с муравейниками *C. vagus* во всех обследованных участках удавалось обнаружить семьи *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger* и *L. neglectus*. Данные виды не относятся к муравьям, постоянно живущим в древесине. Они, как правило, устраивают свои муравейники в почве. Однако на Зелёном острове и в пределах облесённого участка поймы в окрестностях станицы Багаевская поселения названных видов обычно были связаны с лежащими на земле стволами деревьев, в которых муравьи тщательно заполняли все пустоты частичками грунта.

Древесные муравьи *Temnothorax unifasciatus*, *Dolichoderus quadripunctatus*, *Camponotus fallax* регулярно встречались во всех обследованных участках. Они устраивали свои муравейники в стволах и крупных ветвях гниющих и отмирающих деревьев. Гнёзда *T. unifasciatus* и *D. quadripunctatus* нередко располагались в непосредственной близости от гнезд *C. vagus* (иногда в одном дереве). Вероятно, мелкие размеры и скрытый образ жизни названных видов не провоцируют агрессии крупных муравьёв.

Вид *Serviformica rufibarbis* преобладал в облесённых участках поймы на песчаных пустырях и крутых песчаных берегах. Иногда их муравейники обнаруживались в сухой древесине. *Myrmica rubra* в низовьях Дона обитает как во влажной древесине, так и в почве. На о. Зелёный их муравейники чаще располагались во влажной отмирающей древесине.

Видовое разнообразие муравьёв в обследованных облесённых участках поймы Нижнего Дона несколько ниже, чем в некоторых других лесных массивах Донского бассейна. Д.А. Дубовиков и Э.А. Хачиков (2004) сообщали о присутствии в пойменных лесах Среднего Дона (Шолоховский и Верхнедонской районы Ростовской области) *Formica truncorum*, *Formica fusca*, *Formica cunicularia*, *Myrmica bergi*, не найденными в окр. г. Ростова-на-Дону и ст. Багаевская. По всей видимости, эти виды не проникают в бассейн нижнего Дона. В сопредельном районе Среднего Дона, в пойменном лесном массиве реки Хопёр (окрестности ст. Слащевская), во второй декаде июня 2019 г. нами были собраны доминирующие и часто встречающиеся здесь *Camponotus vagus*, *Lasius niger*, *Tetramorium caespitum*, *Temnothorax unifasciatus*, *Serviformica rufibarbis*, *Camponotus fallax*. Кроме того, в пойме Хопра были собраны и отсутствующие на Нижнем Дону *Formica truncorum*, *Tapinoma erraticum*, *Camponotus herculeanus* и *Cataglyphis aenescens*, который встречался

Таблица. Места находок муравьёв в пойменных лесных массивах Нижнего Дона

Семейство	Вид	Место обнаружения	Расположение гнезда
<i>Dolichoderinae</i>	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в живой древесине
	<i>Camponotus vagus</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в повале и живой древесине, иногда частично в почве под деревом, где располагается основная часть гнезда
	<i>Camponotus fallax</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в повале и живой древесине
	<i>Camponotus piceus</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в почве
	<i>Camponotus aethiops</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в почве
<i>Formicinae</i>	<i>Serviformica rufibarbis</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в почве, часто на песках и на песчаных склонах
	<i>Rapiformica sanguinea</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в почве
	<i>Polyergus rufescens</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в почве
	<i>Lasius niger</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в почве, иногда в старой сухой древесине
	<i>Lasius neglectus</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в почве, иногда в старой сухой древесине
	<i>Lasius flavus</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются, как правило, во влажной почве
	<i>Lasius umbratus</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в почве

<i>Myrmicinae</i>	<i>Tetramorium caespitum</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в почве, иногда в старой сухой древесине
	<i>Temnothorax unifasciatus</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в повале и живой древесине, часто в желудях (в местах, где присутствует дуб)
	<i>Myrmica rubra</i>	Остров Зелёный, пойменный лес в окрестности ст. Багаевская	Гнёзда располагаются в почве и влажной мёртвой древесине
	<i>Solenopsis fugax</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются в почве, как правило, в непосредственной близости от гнёзд других муравьёв
<i>Ponerinae</i>	<i>Ponera coarctata</i>	Пойменный лес в окрестности ст. Багаевская, левый берега Дона	Гнёзда располагаются во влажной почве, часто под влажной мёртвой древесиной

на песках, в непосредственной близости от воды.

Таким образом, в обследованных участках пойменных лесов Нижнего Дона преобладают виды, обустроивающие свои муравейники в мёртвой древесине (на постоянной или временной основе), что позволяет защищать их от затопления во время сезонных паводков, которые в большинстве пойменных массивов Нижнего Дона приводят к подтоплению территории. В таких условиях муравьи сохраняются лишь в стволах деревьев.

Литература

Дубовиков Д.А., Хачиков Э.А. 2004. Муравьи // Флора, фауна и микробиота государственного музея-заповедника М.А. Шолохова. ст. Вёшенская Государственный музей-заповедник М.А. Шолохова. с. 169–172.

TO THE STUDY OF ANTS OF THE LOWER DON

Shevchenko D.M.

Southern Federal University, Rostov-on-Don

In the Lower Don Valley, artificial arrays of tree plantations (with a predominance of black poplar and some other soft-leaved species) have been created on the site of the reduced named forests, which are in conditions of high recreational load. As a result of the survey of such massifs in Rostov-on-Don (Zeleny Island and the tracts of the left bank of the Don) and the floodplain “forest” in the vicinity of Bagaevskaya village, conducted in the spring and summer periods of 2019–2021, 17 species of ants belonging to four subfamilies – Dolichoderinae (*Dolichoderus quadripunctatus*), Formicinae (*Camponotus vagus*, *Camponotus fallax*, *Camponotus piceus*, *Camponotus aethiops*, *Serviformica rufibarbis*, *Raptiformica sanguinea*, *Polyergus rufescens*, *Lasius niger*, *Lasius neglectus*, *Lasius flavus*, *Lasius umbratus*), Myrmicinae (*Tetramorium caespitum*, *Temnothorax unifasciatus*, *Myrmica rubra*, *Solenopsis fugax*), Ponerinae (*Ponera coarctata*). In all studied areas of the floodplain forest of both the lower and middle Don, the same species prevail: *Camponotus vagus*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*, as well as less numerous, but no less frequent *Temnothorax unifasciatus* and *Dolichoderus quadripunctatus*. All these species in the surveyed areas can equip their anthills (on a temporary or permanent basis) above the ground, in dead wood, thus protecting them from flooding during spring and rain floods. Some northern species of forest ants represented in the Middle Don basin do not invade into the lower reaches of the Don.

К ФАУНЕ МУРАВЬЁВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ЧУВАШСКОЙ РЕСПУБЛИКИ И РЕДКИХ ЕЁ ЭЛЕМЕНТАХ

Красильников В.А.

Чувашское отделение «Русского энтомологического общества», г. Мариинский Посад
lasius@yandex.ru

Первоначальный список муравьёв Чувашской АССР включал 34 вида (Красильников, 1987). В дальнейшем, благодаря созданию первого в мире русскоязычного сайта про муравьёв (<http://www.Lasius.narod.ru>) и широкому освещению нами «муравьиной» тематики в прессе и на телевидении, удалось привлечь внимание любителей и коллег-профессионалов к совместной работе по изучению мирмекофауны Чувашии. Последующие исследования, проведенные в 1990–2020-х гг., позволили расширить сведения о мирмекофауне республики.

Важным этапом работы стало изучение фауны муравьёв заповедника «Присурский», которая стала изучаться с начала 2000-х гг. Опубликованы данные по Алатырскому участку и его охранный зоне (Красильников, 2001б; Зрянин, Чанова, 2002; Чанова, Зрянин, 2003; Зрянин, Зрянина, 2007), Батыревскому и Яльчикскому (Зрянин, Красильников, 2009; Красильников, Зрянин, Ганеева, 2009) участкам заповедника. На исследованной территории найдены дополнительные для фауны Чувашии виды – *Myrmica curvithorax* (= *M. slovaca*) (Зрянин, Красильников, 2009; Красильников, Зрянин, Ганеева, 2009; Красильников, Зрянин, Дмитриев, 2010), *Strongylognathus testaceus*, *Formica picea*, *Lasius platythorax* (Зрянин, Чанова, 2002; Чанова, Зрянин, 2003). С учетом этих находок объем подтвержденной мирмекофауны Чувашской Республики, включая адвентивные таксоны, достиг 44 видов, 12 родов, 4 подсемейств (Красильников, 1985, 1987, 1997, 1999; Красильников, Дмитриев, 1999; Красильников, 2000, 2001а, б; Зрянин, Чанова, 2002; Красильников, 2003; Чанова, Зрянин, 2003; Зрянин, Зрянина, 2007; Красильников, 2009, 2010, Красильников, Зрянин, Дмитриев, 2010; Красильников, 2011; Красильников, Синичкин, 2012; Красильников, 2013). Из них один вид включен в Красную книгу Чувашии (пахучий муравей-древоточец *Lasius fuliginosus*), и два обнаружены в Чувашии в естественных условиях только на территории заповедника «Присурский». Это чёрный болотный муравей *Formica picea* и четырёхточечный муравей *Dolichoderus quadripunctatus*.

Чёрный болотный муравей *F. picea* на территории Чувашии известен только из одного места обнаружения на торфяных болотах заповедника в Алатырском районе (Зрянин, Чанова, 2002). Он нигде более не отмечен и его предлагается включить в Красную книгу Чувашской Республики в статусе «редкие виды» (III категория). В этих местах в 2021 г. произошел сильный лесной пожар. *F. picea* также известен как чёрный блестящий муравей (встречается в Европе и Западной Сибири) и ранее ошибочно смешивался с *Formica candida* (восточная Палеарктика от Алтая до Киргизии и Японии; Seifert, 2004) и неверно назывался *Formica transcaucasica*.

Четырёхточечный муравей *Dolichoderus quadripunctatus* в 2020 г. был впервые обнаружен в естественных условиях в заповеднике «Присурский» (Красильников, Егоров, 2020). Предлагается включить этот вид в Приложение к Красной книге Чувашской Республики. Впервые в Чувашии он был обнаружен в 1994 г. в плодах граната на рынке и считался завозным (Красильников, 2000, 2001). Однако его обнаружение в естественных природных условиях в отдалённых от городов биотопах говорит о сходстве с местообитаниями вида с популяциями в соседней Нижегородской области, где он включен в региональную Красную книгу (категория В-2 – редкий вид, находящийся на границе ареала; Зрянин, 2014). В республике проходит северная граница ареала этого южного (от Закавказья и Крыма) и западнопалеарктического вида. Это единственный представитель в основном тропического подсемейства Dolichoderinae в Среднем Поволжье. В регионе также отмечен в Самарской (Астафьев, 1971), Нижегородской (Мокроусов, Зрянин, 2010) и Ульяновской областях (Буганин, 1994). В Чувашии он был впервые обнаружен как заносный элемент на рынке в Чебоксарах в 1994 году (Красильников, 2000). Нахождение вида в Чувашии расширило его подтвержденный ареал в северном и северо-восточном направлениях.

С учетом нахождения новых элементов мирмекофауны на территории заповедника «Присурский» к настоящему времени обнаружено 30 видов муравьёв, 8 родов (Красильников, 2017, 2018). Общий объем мирмекофауны Чувашии достиг 44 видов. Фауна муравьёв Чувашской Республики в целом характерна для лесной зоны средней полосы европейской части России, включая Ульяновскую (Буганин, 1994) и Нижегородскую области (Зрянин, 1994). Однако наличие южно-европейского и степного элементов вносит в нее своеобразие переходной зоны (от степи к широколиственно-хвойным лесам). Сокращение мест естественного обитания муравьёв требует особого внимания к видам, обитающих только в таких биотопах.

Благодарности. Автор искренне признателен Л.В. Егорову и Н.В. Борисовой (ФГБУ «Государственный заповедник «Присурский», Чувашская Республика, Алатырский район, с. Атрать) за помощь в работе.

Литература

- Буганин С.И. 1994. К фауне муравьев Ульяновской области // Насекомые Ульяновской области. Ульяновск: Филиал МГУ. С. 125–129.
- Зрянин В.А. 1994. Фауна муравьев Нижегородской области // Животные в природных экосистемах. Нижний Новгород. С. 59–67.
- Зрянин В.А. 2014. Пятнистый (четырёхточечный) муравей – *Dolichoderus quadripunctatus* L. // Красная книга Нижегородской области. Т. I. Животные. 2-е изд. пер. и доп. Н. Новгород: ДЕКОМ. С. 255–256.
- Зрянин В.А., Зрянина Т.А. 2007. Новые данные о фауне муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Среднего Поволжья // Успехи современной биологии. Т. 127. № 2. С. 226–240.
- Зрянин В.А., Красильников В.А. 2009. О находке *Myrmica slovacae* Sadil, 1952 в Чувашии // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 22. С. 7–8.
- Зрянин В.А., Чанова С.Г. 2002. К фауне и экологии муравьев некоторых болот Алатырского участка заповедника «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 10. С. 74–76.
- Красильников В.А. 1985. Мирмекофауна урбоценоза (на примере г. Чебоксары) // Матер. 23 Всесоюз. науч. студ. конф. Биология. Новосибирск. С. 69–73.
- Красильников В.А. 1987. Материалы к мирмекофауне Чувашской АССР // Муравьи и защита леса: тез. докл. 8-го Всесоюз. мирмекологического симпозиума (Новосибирск, 4–6 августа 1987 г.). Новосибирск. С. 83–86.
- Красильников В.А. 1997. К фауне муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Национального парка «Чаваш вармане» и сопредельных территорий // Фауна и экология животных национального парка «Чаваш вармане» (Чувашская Республика). Чебоксары. Вып. I. С. 68–70.
- Красильников В.А. 1999. О состоянии изученности фауны муравьев Присурья // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 1. С. 65–67.
- Красильников В.А. 2000. Необычная находка нового вида муравьев (Formicidae) для Чувашской Республики // Экологический вестник Чувашской Республики. Чебоксары. Вып. 21. С. 16–17.
- Красильников В.А. 2001а. Обнаружение живых муравьев в плодах граната в Чувашской Республике: новый для местной фауны вид // Муравьи и защита леса: матер. XI Всерос. мирмекологического симпозиума. (Пермь, 20–26 августа 2001 г.). Пермь. С. 147–148.
- Красильников В.А. 2001б. К изучению фауны муравьев Алатырского участка Государственного природного заповедника Присурский // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 7. С. 73–75.
- Красильников В.А. 2002. Об обнаружении пахучего муравья-древоточца *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* (Latreille, 1798) в государственном природном заповеднике «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 10. С. 76–77.

- Красильников В.А. 2003. О муравьях (Hymenoptera, Formicidae) остепненных склонов Козловского района Чувашской Республики // Экологический вестник Козловского района Чувашской Республики. Козловка. Вып. 1. С. 55–58.
- Красильников В.А. 2009. Муравьи // Чувашская энциклопедия: В 4 т. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во. Т. 3: М–Се. С. 160.
- Красильников В.А. 2010. Муравей-древоточец пахучий *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798) // Красная книга Чувашской Республики. Т. 1. Ч. 2. Редкие и исчезающие виды животных. Чебоксары: ГУП «ИПК «Чувашия». С. 147–148.
- Красильников В.А. 2011. Обнаружение нового для Чувашии пантропического экзотического вида муравьев (*Hyponoponera punctatissima*: Ponerinae, Formicidae) // Современные зоологические исследования в России и сопредельных странах: матер. I Междунар. науч.-пр. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения М.А. Козлова. Чебоксары: «Новое время». С. 46–47.
- Красильников В.А. 2013. Интродуцированные элементы фауны муравьев Чувашии (Hymenoptera: Formicidae) // Муравьи и защита леса: матер. XIV Всерос. мирмекологического симпозиума (19–23 августа 2013 г.). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 233–236.
- Красильников В.А. 2017. Материалы к фауне муравьев (Formicidae, Hymenoptera) заповедника «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары. Т. 32. С. 159–164.
- Красильников В.А. 2018. Фауна муравьев (Formicidae, Hymenoptera) заповедника «Присурский» (Чувашская Республика) // Муравьи и защита леса: матер. XV Всерос. мирмекологического симпозиума (г. Екатеринбург, 20–24 августа 2018 г.). Екатеринбург: УГЛТУ. С. 79–83.
- Красильников В.А., Егоров Л.В. 2020. *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771) – новый вид муравьев (Hymenoptera: Formicidae, Dolichoderinae) для фауны заповедника «Присурский» государственного природного заповедника «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 35. С. 198–201.
- Красильников В.А., Дмитриев А.В. 1999. О муравьях сурковых колоний Чувашской Республики // Сурки Палеарктики: биология и управление популяциями. Москва: Диалог-МГУ, 1999. С. 50–51.
- Красильников В.А., Зрянин В.А., Ганеева Г.Ф. 2009. О муравьях (Hymenoptera, Formicidae) Батыревского и Яльчикского участков государственного природного заповедника «Присурский» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары–Атрат. Т. 22. С. 8–9.
- Красильников В.А., Зрянин В.А., Дмитриев А.В. 2010. *Myrmica slovaca* Sadil (Hymenoptera, Formicidae) в Среднем Поволжье // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. 8-й Коллоквиум Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI). (Россия, Санкт-Петербург, 13–19 сентября 2010 г.). Программа и тез. докл. / Отв. ред. С.А. Белокобыльский. СПб.: Зоологический институт РАН. С. 82.
- Красильников В.А., Синичкин Е.А. 2012. Новые данные по распространению муравья-древоточца пахучего (*Lasius fuliginosus*) из Красной книги Чувашской Республики // Экологический вестник Чувашской Республики. Чебоксары. Вып. 75. С. 59–60.
- Чанова С.Г., Зрянин В.А. 2003. Фауна муравьев (Hymenoptera, Formicidae) некоторых типов болот государственного природного заповедника «Присурский» (Чувашия) // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: матер. II Междунар. науч. конф. Днепропетровск: ДНУ. С. 176–178.

Seifert B. 2004. The “Black Bog Ant” *Formica picea* Nylander, 1846 – a species different from *Formica candida* Smith, 1878 (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecol. Nachr 6: 29–38.

TO THE FAUNA OF ANTS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) OF THE CHUVASH REPUBLIC AND ITS RARE ELEMENTS

Krasilnikov V.A..

Chuvash brunch of «Russian Entomological Society», Mariinsky Posad

Data on the ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) of the Chuvash Republic are summarized, in which 44 species from 12 genera and 4 subfamilies, including rare taxa and those in need of protection, are noted. It is proposed to include the black swamp ant *Formica picea*, found only in the swamps of the Prisursky Reserve, into the Red Data Book of the Czech Republic. It is also proposed to include in the Appendix to the Red Book the four-spotted ant *Dolichoderus quadripunctatus* found in natural conditions of the same reserve. One of the species of the local fauna, the odorous wood borer ant *Lasius fuliginosus*, was previously included in the Red Data Book of the Chuvash Republic.

СОСТАВ СООБЩЕСТВ МУРАВЬЁВ КУНГУРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ: ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Поспелова А.Д.

Пермский государственный национальный исследовательский университет,
биологический факультет, г. Пермь,
Alena.pospelova18@mail.ru

Кунгурская лесостепь – самый северный участок ковыльных лесостепей в Евразии. Он расположен в полосе хвойно-широколиственных лесов, располагаясь в междуречье Сылвы и Ирени. Леса главным образом берёзовые, сосновые и осиновые, чередуются с лугово-степными и степными участками. Остепнённые участки появились на данной территории ещё в плейстоцене. Они не подвергались оледенениям, благодаря чему сохранили свою уникальную флору и фауну, богатую реликтами (Камелин, Овёснoв, 1999; Овёснoв, 2009).

Первые сведения о муравьях Пермского края, и в том числе Кунгурской лесостепи, приведены в работе М.Д. Рузского (1905). В последующем мирмекофауна этого района была детально изучена пермскими мирмекологами (Сейма, 1969, 2008; Гридина, 2003, 2006). Всего в работах Ф.А. Сеймы (1969, 2008) было приведено 27 видов муравьёв, а в работах Т.И. Гридиной (2003, 2006) – 28 видов. Однако малоизученными остаются состав и структура сообществ муравьёв Кунгурской лесостепи. Известно, что разные виды муравьёв формируют сложные, иерархически устроенные многовидовые ассоциации муравейников, которые являются структурными единицами сообществ (Демченко, 1975, 1979, Захаров 1977, Сейма, 2008). Организация сообществ муравьёв детально изучалась Ф.А. Сеймой (2008) в таёжной зоне. В лесостепной зоне больше видов муравьёв и, следовательно, возможно больше вариантов сообществ.

Исследования проводились на ООПТ «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» (участок 1), в окрестностях д. Песчанка на краю остепнённого безразника (участок 2), в селе Моховое (участок 3), на учебно-научной базе ПГНИУ «Предуралье» (участок 4), в окрестностях посёлка Камаи (участок 5), и на ООПТ «Спасская гора» (участок 6).

Участки для обследования выбирались таким образом, чтобы охватить максимальное количество фитоценозов. На каждом участке было заложено несколько учетных маршрутов (от 6 до 18) протяжённостью от 250 до 375 м., во всех биотопах, представленных на данном участке. В дальнейшем биотопы были сгруппированы по типам растительности.

Таблица 1. Объем полученного материала

Виды	Участки						Всего
	1	2	3	4	5	6	
Число маршрутов	6	4	4	11	6	18	49
Биотопы (указаны номера, пояснения в тексте)	1, 4, 5	1, 2, 3	1, 2, 3	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	1, 6, 7	1, 2, 3	-
Число видов	14	13	12	17	13	23	29
Количество особей в пробах	364	195	175	269	202	577	1782

Всего было выделено 7 биотопов: 1) Разнотравный луг, 2) Берёзовый лес (включая сосново-берёзовый), 3) Опушка березняка, 4) Сосновый лес, 5) Опушка сосняка, 6) Темнохвойный лес (пихтово-еловый и елово-сосновый), 7) Опушка темнохвойного леса.

Сбор муравьёв проводился по методу Огаты (Ogata, 1996). На каждом участке в течение 30 минут в этикетированные пробирки собирали всех встреченных муравьёв. При обнаружении гнезда с него брали пробу около 15 особей и, в дальнейшем, особей этого вида не собирали. Если на участке обнаруживали муравейник *Formica s.str.*, то сначала брали пробу с купола, а затем исследовали кормовой участок семьи, искали подчиненные семьи или рабочих из них. На 6 участках Кунгурской лесостепи было обнаружено 29 видов муравьёв из 2 подсемейств и 8 родов. Объем полученного материала отображен в Таблице 1.

Обнаружены новые виды муравьёв, ранее не отмеченные в Пермском крае, – *Lasius longiceps*, *Lasius umbratus*, *Formica glauca* и *Polyergus rufescens* (Табл. 2). *Lasius umbratus* – вид-геобионт. Вероятно, из-за этого он не был обнаружен ранее другими исследователями. *Formica glauca* был найден нами на единственном маршруте на Спасской горе. Он морфологически и экологически сходен с близким видом *F. cunicularia*, ранее рассматривался в качестве подвида (Длусский, 1967). *Polyergus rufescens* – редкий вид, мозаично распространен. Т.И. Гридина (2006) отмечала его в хвойно-широколиственных лесах. Нами была обнаружена семья *Polyergus rufescens* на Спасской горе.

Как видно из табл. 1 больше всего видов муравьёв обнаружено на Спасской горе (6 участок): 23 вида. Это отчасти обусловлено наибольшим количеством маршрутов, заложенных на данном участке.

Состав многовидовых сообществ муравьёв. На изученной территории в разных биотопах были распространены как полные, так и не-

Таблица 2. Фауна муравьёв Кунгурской лесостепи

Вид	Собственные данные	Сейма, 1969	Гридина, 2003, 2006
п/сем. Myrmicinae			
<i>Myrmica rubra</i> L.	+	+	+
<i>M. ruginodis</i> Nyl.	+	+	+
<i>M. sulcinodis</i> Nyl.	+		+
<i>M. lobicornis</i> Nyl.	+	+	+
<i>M. schencki</i> Emery	+	+	+
<i>M. rugulosa</i> Nyl.	+		+
<i>M. scabrinodis</i> Nyl.	+	+	+
<i>Leptothorax acervorum</i> F.	+	+	+
<i>Leptothorax muscorum</i> Nyl.		+	
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	+	+	+
<i>Formicoxenus nitidulus</i> Nyl.	+	+	+
п/сем. Formicinae			
<i>Camponotus herculeanus</i> L.	+	+	+
<i>C. saxatilis</i> Ruzs.	+	+	+
<i>C. vagus</i> Scop.		+	+
<i>F. rufa</i> L.	+	+	+
<i>F. polystena</i> Forst.	+	+	+
<i>F. pratensis</i> Retz.	+	+	+
<i>F. fusca</i> L.	+	+	+
<i>F. cinerea</i> Mayr.		+	+
<i>F. cunicularia</i> Latr.	+	+	+
<i>F. glauca</i> Ruzs.	+		
<i>F. rufibarbis</i> Fabr.	+	+	+
<i>F. exsecta</i> Nyl.	+	+	+
<i>F. pressilabris</i> Nyl.	+	+	+
<i>F. sanguinea</i> Latr.	+	+	+
<i>F. uralensis</i> Ruzs.*			+
<i>F. lemani</i> Bondroit		+	
<i>Lasius fuliginosus</i> Latr.	+	+	+
<i>L. niger</i> L.	+	+	+
<i>L. alienus</i> Forst.	+	+	+
<i>L. flavus</i> Fabr.	+	+	+
<i>L. longiceps</i>	+		
<i>L. umbratus</i> Nyl.	+		
<i>Polyergus rufescens</i> Latr.	+		
Всего	29	27	28

* вид указан Т.И. Гридиной, как ранее найденный М.Д. Рузским, но не обнаруженный в её исследовании.

полные ассоциации. Состав сообществ муравьёв в различных биотопах представлен в Таблице 3. На лугах встречались ассоциации, доминантами в которых выступали *F. pratensis* и *F. exsecta*. Семьи *F. pratensis* чаще

Таблица 3. Состав сообществ муравьёв в различных биотопах

Биотоп	Доминант в ассоциациях	Семьи других видов, входящие в сообщество
Темнохвойный лес	<i>F. polystena</i>	<i>F. fusca</i> , <i>M. ruginodis</i> , <i>M. rubra</i>
Сосновый лес	<i>C. saxatilis</i>	<i>M. sulcinodis</i> , <i>T. caespitum</i>
Берёзовый лес	<i>F. rufa</i>	<i>F. fusca</i> , <i>L. acervorum</i> , <i>M. ruginodis</i>
	<i>L. fuliginosus</i>	<i>F. fusca</i> , <i>L. flavus</i>
Опушка берёзового леса	<i>F. exsecta</i>	<i>F. rufibarbis</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. longiceps</i> , <i>M. schencki</i> , <i>M. ruginodis</i>
	<i>F. pressilabris</i>	<i>F. rufibarbis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. flavus</i> , <i>T. caespitum</i> , <i>M. schencki</i>
Опушка берёзового и хвойного лесов	<i>F. sanguinea</i>	<i>F. rufibarbis</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. flavus</i> , <i>M. ruginodis</i> , <i>M. scabrinodis</i>
Разнотравный луг, опушка берёзового леса	<i>F. pratensis</i>	<i>F. rufibarbis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>T. caespitum</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. flavus</i> , <i>M. ruginodis</i>
Разнотравный луг и опушка хвойного леса	<i>L. niger</i>	<i>L. flavus</i> , <i>T. caespitum</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i>

встречались на опушках берёзовых лесов, а *F. pressilabris* – на лугах вдали от участков леса. На Спасской горе обнаружены большие поселения *F. pratensis* со вспомогательными гнёздами. В неполных ассоциациях в качестве доминанта выступал *L. niger*.

В березняках доминантом чаще всего был *F. rufa*. Отмечены также *F. sanguinea* и *L. fuliginosus*. При этом Т.И. Гридина отмечала, что *L. fuliginosus* достаточно редкий вид, тогда как в нашем исследовании на Спасской горе он оказался многочисленным (Гридина, 2006). В хвойных лесах доминантом был *F. polystena*, а в его отсутствие в качестве доминантов, видимо, выступали *C. saxatilis* и *L. niger*.

Таким образом, на исследованной территории расположены сообщества муравьёв, включающие разнообразные ассоциации муравейников. Структура многовидовых ассоциаций, а также устройство комплексов муравейников таких видов, как *F. pratensis*, *F. pressilabris* и др. требуют дальнейшего тщательного изучения.

Литература

- Гридина Т.И., 2003. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи современной биологии. Т. 123. № 3. С. 289-298.
- Гридина Т.И., 2006. Географический анализ фауны муравьёв Пермской области // Географический вестник. № 1. С. 145-148.
- Демченко А.В., 1975. Многовидовые ассоциации муравейников в ельниках Подмосковья // Муравьи и защита леса. М. С. 77-82.
- Демченко А.В., 1979. Последствия внедрения нового доминанта в многовидовую ассоциацию муравейников // Зоологический журнал. Т. 58. № 3. С. 370-377.
- Захаров А.А., 1977. Адаптации семьи муравьёв к условиям обитания // Адаптации почвенных животных к условиям среды. М.: Наука. С. 61-81.
- Камелин Р.В., Овёснoв С.А., 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Пермского ун-та. 83 с.
- Овёснoв С.А., 1997. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Пермского ун-та. 252 с.
- Рузский М.Д., 1905. Муравьи России. Т. 1. // Труды Казанского о-ва естествоиспытателей. Т. 38, № 5-7. С. 3-798.
- Сейма Ф.А., 1969. Муравьи центральной и южной части Пермской области // Ученые записки Пермского государственного педагогического ин-та. С. 117-132.
- Сейма Ф.А., 2008. Структура населения муравьёв тайги. Пермь: Изд-во Пермского государственного ун-та. 166 с.
- Ogata K., 1996. Measuring biodiversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) // 20 International Congress Entomological. Firenze. P. 96.

ANTS COMMUNITIES IN THE KUNGUR FOREST-STEPPE: PRELIMINARY DATA

Pospelova A.D.

Perm State University, Biological Faculty, Perm

The subject of the article is the ant communities of the Kungur forest-steppe. Research was carried out in 6 sections of the Kungur forest-steppe. Data for this study were collected using the Ogata method. In the course of our research, 29 species of ants from 8 genera of 2 subfamilies were found. Also, new ant species were found that were not previously recorded in the Perm Territory - *Lasius longiceps*, *Polyergus rufescens*, *L. umbratus*, *F. glauca*. In the studied area, both complete and incomplete associations were distributed in different biotopes. In multispecific associations of meadows, *F. pratensis*, *F. exsecta*, and *F. pressilabris* were dominants. In birch forests, *F. rufa*, *F. sanguinea*, and *L. fuliginosus* were dominants in associations.

ЗАМЕТКИ О МУРАВЬЯХ ПРОВИНЦИИ ЛАТАКИЯ (СИРИЯ)

Саад Р.^{1,2}, Гилев А.В.^{2,3}

¹Tishreen University, Latakia, Syria

²Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

³Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
gilev@ipae.uran.ru

До 80-х годов XX века сведения о муравьях Ближневосточного региона и севера Африки были, скорее, отрывочными. Современный этап изучения муравьев данного региона начинается с работ С. Коллингвуда и Д. Агости (Collingwood, 1985; Agosti, Collingwood, 1987a,b; Collingwood, Agosti, 1996). В настоящее время наблюдается рост интереса к биоразнообразию муравьев Ближнего Востока, появляются новые многочисленные исследования, посвященные отдельным странам, с описанием новых для науки видов, публикуются ревизии отдельных групп. Однако специального изучения муравьев Сирийской Арабской Республики не проводилось, имеются лишь списки видов, скомпилированные из множества различных источников и размещенные на международных интернет-ресурсах (<https://antmaps.org>). Поэтому изучение биоразнообразия муравьев Сирии, уточнение и дополнение списка видов, их распространения и вопросов экологии еще долгое время будет оставаться весьма актуальным.

Мухафаза (провинция) Латакия занимает около половины средиземноморского побережья Сирии. Рельеф Латакии разнообразен: от пляжей и плоских равнин, холмов и плато до высоких и изрезанных прибрежных горных хребтов, вершины которых превышают 1800 м н.у.м. Западная часть провинции состоит в основном из прибрежных равнин, а внутренние восточные части являются гористыми. Западные районы провинции улавливают влажные ветры со Средиземного моря и, таким образом, более плодородны и густо заселены, чем восточные склоны. Горные хребты пересечены долинами разной формы и глубины, в которых протекают сезонные реки. В районе исследования преобладает средиземноморский климат, который характеризуется засушливым летом и мягкой, дождливой зимой. В горных районах иногда идет снег. Среднее количество осадков составляет около 800–1000 мм в год. В Латакии распространены лесные насаждения, которые расположены в основном в прибрежной зоне (Воробьев, Али, 2018). Большие площади высокополнотных лесов в мухафазе Латакия расположены в горных районах с крутыми склонами (Lattakia agriculture ..., 2018).

Территория провинции давно освоена человеком, большая часть пригодных земель возделывается. Основные культуры – оливки, цитрусовые, фруктовые деревья. На склонах гор выращивается табак, оливки, виноград.

Материал собран в течение августа-сентября 2020 г. в 7 пунктах провинции Латакия (Сирия). Сбор муравьев осуществлялся вручную. Всего было собрано и изучено 210 экз. муравьев.

В приводимом ниже списке виды, впервые обнаруженные в Сирии, отмечены звездочкой (*). FORMICINAE: *Camponotus sanctus*, *C. festai*, *C. rebecca*, *C. baldaccii*, *C. vogti**, *Cataglyphis oasis**, *Paratrechina longicornis*; DOLICHODERINAE: *Tapinoma* cf. *erraticum*; MYRMICINAE: *Messor structor* gp. *, *M. orientalis*, *M. minor**, *Aphaenogaster splendida*, *Tetramorium meridionale*, *Pheidole indica*.

Следует отметить, что для подтверждения обитания в Сирии широко распространенного вида *T. erraticum* требуются самцы, поэтому мы указываем его предварительно. Аналогично мы пока не можем надежно идентифицировать вид из группы *M. structor*, которая недавно была ревизована (Steiner et al., 2018). Однако до сих пор виды из этой группы с территории Сирии не указывались.

Даже отрывочные сборы, проведенные в провинции Латакия, позволили выявить 14 видов муравьев, 8 родов, 3 подсемейств, среди которых 4 вида оказались дополнительными для мирмекофауны Сирии. Известно, что только в районах Турции, граничащих с Латакией, насчитывается более 50 видов муравьев, а всего в Турции в настоящее время найдено 363 вида (Kiran, Karaman, 2012, 2020). Таким образом, дальнейшее более углубленное и систематическое изучение муравьев провинции Латакия, и Сирии в целом, представляется совершенно необходимым.

Литература

- Воробьев О.Н., Али М.С. 2018. Классификация лесного покрова мухафаза Латакия Сирийской Арабской Республики по данным спутника Sentinel-2 // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет. С. 110-122.
- Agosti D., Collingwood C.A. 1987a. A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) and a key to the worker caste. I. Synonymic list // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Vol. 60. P. 51-62.
- Agosti D., Collingwood C.A. 1987b. A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) with a key to the worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Vol. 60. P. 261-293. antmaps.org (электронный ресурс) (дата обращения: 30.05.2021).
- Collingwood C.A. 1985. Hymenoptera: Fam. Formicidae of Saudi Arabia // Fauna Saudi Arab. Vol. 7. P. 230-302.
- Collingwood C.A., Agosti D. 1996. Formicidae (Insecta: Hymenoptera) of Saudi Arabia (part 2) // Fauna Saudi Arab. Vol. 15. P. 300-385.

- Kiran K., Karaman C. 2012. First annotated checklist of the ant fauna of Turkey (Hymenoptera: Formicidae) // Zootaxa. Vol. 3548. P. 1-38.
- Kiran K., Karaman C. 2020. Additions to the Ant Fauna of Turkey (Hymenoptera, Formicidae) // Zoosystema. Vol. 42. № 18. P. 285-329.
- Lattakia agriculture directorate. Forest Fire Management Plan. Lattakia, 2018. 48 p.
- Steiner F.M., Csősz S., Markó B., Gamisch A., Rinnhofer L., Folterbauer C., Hammerle S., Stauffer Ch., Arthofer W., Schlick-Steiner B.C. 2018. Turning one into five: Integrative taxonomy uncovers complex evolution of cryptic species in the harvester ant *Messor "structor"* // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 127. P. 387-404.

NOTES OF ANTS OF LATAKIA (SYRIA)

Saad R.^{1,2}, Gilev A.V.^{2,3}

¹Tishreen University, Latakia, Syria

²Ural Federal University, Yekaterinburg, Russia

³Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, Russia
gilev@ipae.uran.ru

Against the background of the rapid development of myrmecological research in the Middle East region, the ant fauna of Syria remains insufficiently studied. In the summer of 2020, we conducted a study of Latakia ants. In total, 14 species from 8 genera and 3 subfamilies of ants were found, of which 4 species (*Camponotus vogti*, *Cataglyphis oasisium*, *Messor structor* gp., *M. minor*) are new to the ant fauna of Syria.

7. СИСТЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ МУРАВЬЕВ

ПРИМЕНИМОСТЬ PCR-RFLP ГЕНОВ мтДНК ДЛЯ РАЗДЕЛЕНИЯ ВИДОВ МУРАВЬЕВ

Ваулин О.В.^{1,2}, Новгородова Т.А.²

¹ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск,

²Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск,
oleg.v.vaulin@mail.ru

В ситуациях, когда достаточно сложно или невозможно различить виды, опираясь только на анализ морфологических особенностей, на помощь приходят методы молекулярно-генетического анализа. Наиболее распространённым молекулярно-генетическим подходом для разделения видов насекомых является секвенирование «стандартного» фрагмента гена COI протяжённостью в 658 п.н. Предварительный анализ показал, что различаемые морфологически виды муравьёв либо в высокой степени мономорфны по мтДНК, либо делятся на географические популяции, которые характеризуются высокой степенью сходства особей. В связи с этим, представляется эффективным поиск различий между видами или географическими популяциями муравьёв по сайтам рестрикции в различных генах мтДНК. Ранее была показана эффективность разделения морфологически сходных видов рыжих лесных муравьёв *F. lugubris* и *F. paralugubris* с помощью этого подхода (Bernasconi et al., 2010). Цель работы – разработать удобный и высокоэффективный молекулярно-генетический инструмент для разделения сложно-различимых по морфологии видов муравьёв на основании системы видоспецифических маркеров. Для этого сделана попытка подобрать универсальные праймеры, подходящие для получения ПЦР-продуктов митохондриальных генов Cytb, 16S, 12S, ND1 представителей различных подсемейств Formicidae, а также проведён рестрикционный анализ ферментами *Alu I*, *Bst4C I* и *BstF5 I* ПЦР-продуктов, полученных для перечисленных генов и стандартного фрагмента гена COI.

Материалы и методы. Подбор универсальных праймеров к фрагментам генов Cytb, 16S, 12S, ND1 производился на основе полногеномных сиквенсов представителей различных подсемейств муравьёв (табл. 1). Праймеры подбирались с учетом возможности получения ПЦР-продукта длиной 600–700 п.н., что позволяет в дальнейшем при необходимости легко его секвенировать.

Таблица 1. Представители семейства Formicidae, использованные для подбора универсальных праймеров для митохондриальных генов

Подсемейство	Вид	Номер
Amblyoponinae	<i>Stigmatomma silvestrii</i>	MT215092
Dolichoderinae	<i>Ochetellus glaber</i>	MN044390
Dorylinae	<i>Ooceraea biroi</i>	QOIP01000140
Formicinae	<i>Lasius spathepus</i>	MW074965
	<i>Formica selysi</i>	KP670862
	<i>Camponotus concavus</i>	MK225553
Myrmicinae	<i>Tetramorium tsushimae</i>	MW429350
	<i>Myrmica scabrinodis</i>	LN607806
	<i>Solenopsis invicta</i>	NC_014672
Ponerinae	<i>Hypoponera sauteri</i>	MT215090
Proceratiinae	<i>Proceratium itoi</i>	MT215091

Выделение ДНК производилось из спиртовых фиксаций муравьёв по ранее опубликованному протоколу (Ваулин и др., 2018). В анализ были включены образцы двух подсемейств (Formicinae и Myrmicinae): *Formica gagatoides* из разных частей ареала (Дальний Восток, Северо-Запад России, Алтай), *F. candida* (Дальний Восток), *F. lemani* (Дальний Восток, Северо-Запад России), *F. cinerea* (Республика Алтай), а также *Lasius flavus* и *Myrmica gallienii* (Новосибирская область).

Условия температурного режима ПЦР зависели от состава подобранных праймеров. Рестрикция проводилась при рекомендованном производителем (Сибэнзим, Новосибирск) температурном режиме и с рекомендованным буфером, использовалось по 1 ед. фермента на реакцию, время рестрикции – 5 часов. Продукты рестрикции переосаждались этанолом и разделялись электрофорезом.

Сравнение полученных спектров рестрикции с ожидаемыми для этих или близких видов производилось с помощью программы для симуляции PCR-RFLP (San Millán et al., 2013).

Результаты. В связи с высокой степенью вариабельности мтДНК в пределах семейства Formicidae праймеры к фрагментам генов Cytb, 16S, 12S, ND1, подобранные на основании полногеномных сиквенсов представителей муравьёв 11 видов из 7 подсемейств, оказались в разной степени эффективны для наработки ПЦР-продуктов изучаемых видов муравьёв. Так, праймеры на 16S позволили получить чёткий и специфический ПЦР-продукт только для *Lasius flavus* и *Myrmica gallienii*, а праймеры на ND1 – для *L. flavus* и представителей подрода *Serviformica*. Праймеры на

Таблица 2. Спектры рестрикции полученных ПЦР-продуктов COI (включая длины стандартных праймеров) *Myrmica gallienii* из Новосибирска и ожидаемые для последовательностей из базы данных ДНК для комплекса *Myrmica bergi*. Размеры фрагментов округлены до различимых на электрофореграммах, фрагменты менее 100 п.н. не указаны в связи с нечёткостью таких полос

Фермент рестрикции	Вид, происхождение, номер в базе данных			
	<i>Myrmica gallienii</i> , Новосибирск	<i>Myrmica gallienii</i> , Финляндия, MZ609512	<i>Myrmica bergi</i> , Украина, GQ255130	<i>Myrmica divergens</i> , Mon- golia GQ255137
<i>Alu I</i>	160+550	160+500	150+200+300	320+390
<i>BstF5 I</i>	350*2	350*2	350*2	Нет сайтов рестрикции

12S и *Cytb* либо не давали нужного ПЦР-продукта на изучаемых образцах, либо дополнительно давали неспецифические фракции ДНК.

В результате рестрикционного анализа показана возможность разделения близких видов *Serviformica*: *F. gagatoides*, *F. lemani* и *F. candida* по спектрам рестрикции фрагментов генов COI и ND1. По этим же генам разделить географические популяции внутри *F. gagatoides* и *F. lemani* не удалось. Также не удалось отличить *F. gagatoides* от *F. kozlovi* (последний вид, вероятно, является локальной популяцией *F. gagatoides*). *F. candida* отличался от *F. gagatoides* и *F. lemani* по спектру рестрикции COI ферментами *Alu I* и *BstF5 I*, *F. lemani* отличался от *F. candida* и *F. gagatoides* по спектру рестрикции фрагмента гена ND1 ферментом *BstF5 I*.

Для включённых в анализ образцов *Lasius flavus* и *Myrmica gallienii* из г. Новосибирска спектр рестрикции по COI был сопоставлен с ожидаемыми для последовательностей из Генбанка и отнесённых к этим видам. Представленные в базе данных последовательности COI *Lasius flavus* очевидно не конспецифичны и делятся на Европейские образцы и, как минимум, три ветви видового ранга из Северной Америки, при этом новосибирский образец оказался сходным с европейскими и достаточно далек от американских образцов. В случае с *Myrmica gallienii* по спектру рестрикции COI ферментом *Alu I* было найдено отличие от описанного в базе данных образца из Финляндии (потеря сайта рестрикции), но этот спектр в большей степени отличался от спектров рестрикции других близких исследованных видов – *M. bergi* и *M. divergens*, отличных между собой и полученных на основе последовательностей из базы данных (табл. 2). Такого рода сведения могут быть полезны для разработки способов более обширных исследований ареалов близких сложно различимых видов, например, комплекса *Myrmica bergi*.

Более обширное вовлечение новых видов, а также модификация состава праймеров для PCR-RFLP могут позволить создать удобный молекулярно-генетический инструмент для разделения сложно различимых морфологически видов муравьев.

Работа поддержана Федеральными программами научных исследований № FWNR-2022-0015 и № 122011800263-6

Литература

- Ваулин О.В., Карагодин Д.А., Захаров И.К., Баричева Э.М. 2018. Динамика видового состава малярийных комаров в сибирских популяциях, выявляемая с помощью рестрикционного анализа // Генетика. Т. 54. № 7. С. 832-842.
- Bernasconi C., Pamilo P., Cherix D. 2010. Molecular markers allow sibling species identification in red wood ants (*Formica rufa* group) // Systematic Entomology. Vol. 35. P. 243-249.
- San Millán R.M., Martínez-Ballesteros I., Rementeria A., Garaizar J., Bikandi J. 2013. Online exercise for the design and simulation of PCR and PCR-RFLP experiments // BMC Research Notes. Vol. 6. P. 513.

APPLICABILITY OF PCR-RFLP mtDNA GENES FOR SEPARATING ANT SPECIES

Vaulin O.V., Novgorodova T.A.

The Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk

Preliminary studies have shown little variation in mtDNA within ant species or their geographic populations. This allows the development of methods for separating morphologically similar species using PCR-RFLP of mitochondrial genes. The selection of primers that allow receiving PCR products from the mitochondrial genes Cytb, 16S, 12S, ND1 was performed using ants of 11 species of 7 subfamilies. The PCR-RFLP patterns of these products were studied for four species of *Formica*, one of *Lasius* and one of *Myrmica*. The suitability of the restriction spectra of the ND1 gene and the standard region of the COI gene for separating the species *F. gagatoides*, *F. lemani* and *F. candida* was shown. For the samples of *M. gallienii* from Novosibirsk studied during this work, as well as sequences from the DNA database belonging to the group of quite closely related species *M. gallienii*, *M. bergi* and *M. divergens*, differences in the restriction spectra of the COI gene by the *Alu I* restriction enzyme were shown.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХЕТОТАКСИИ У РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Гилев А.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург,
gilev@ipae.uran.ru

Признаки хетотаксии – наличие и характер распределения отстоящих волосков на голове и груди рыжих лесных муравьев – в настоящее время являются наиболее надежными признаками для видовой диагностики группы *Formica* s. str. (Длусский, 1967; Арнольди, Длусский, 1978; Купянская, 1995; Czechowski et al., 2002; и др.). Несмотря на это, они также демонстрируют достаточно высокую изменчивость. Как уже отмечалось ранее, *F. rufa*, *F. polystena* и *F. aquilonia* фактически являются видами-двойниками, которые иногда трудно разделить (Длусский, 1967). Так, в европейской части России южные популяции *F. polystena* более волосистые, чем северные, и иногда их бывает трудно отличить от *F. rufa*. Похожая картина наблюдается и у *F. aquilonia* – в Московской области у рабочих особей на груди имеются многочисленные отстоящие волоски, как у *F. rufa*, а в северных и восточных частях ареала отстоящие волоски на груди рабочих часто отсутствуют, как у *F. polystena* (Длусский, 1967). Л.А. Малоземова (Малоземова, Леденцов, 1977) отмечала, что в Висимском заповеднике практически невозможно различить виды *F. aquilonia* и *F. polystena*, поскольку хетотаксия затылочного края головы в выборках этих муравьев широко варьирует. Данные гнезда, отмеченные в местах совместного обитания этих видов, могут оказаться как гибридными, так и смешанными. Разными авторами неоднократно отмечались случаи обитания двух и более видов муравьев в одном гнезде, «переопределения» гнезд – постепенного вытеснения одного вида другим, временного социального паразитизма, когда молодые самки одного вида захватывают гнездо другого вида, убивая самку-хозяйку (Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976; Czechowski, 1996 и др.). В последнее время установлено, что у рыжих лесных муравьев образование смешанных семей – широко распространенное явление (Czechowski, Radchenko, 2006; Захаров, Захаров, 2009, 2010). Смешанные семьи могут возникать в результате приема в семью самок близкого вида при нехватке собственных, захвата чужих куколок во время войн, объединения разных семей или их частей в каких-то критических ситу-

ациях (Mabelis, 1979; Pollock, Rissing, 1989; Topoff, 1990; Захаров, 2003, 2006). В разных регионах зарегистрированы семьи из 2–3 видов рыжих лесных муравьев (Захаров, Захаров, 2010). Случаи настоящей гибридизации также не редкость для рыжих лесных муравьев (Pamilo, 1983; Seifert, 1991; Czechowski, 1996; Sundstrom et. al., 2005). Кроме того, разные исследователи отмечают и просто значительную вариабельность признаков хетотаксии, даже в одной семье (Seifert, 2003; Sorvari, 2006 и др.). Следует отметить, что и результаты молекулярно-генетического анализа также не всегда соответствуют данным по хетотаксии (Seifert, Goropashnaya, 2004).

На Южном Урале было проведено обширное исследование фауны и особенностей распространения муравьев рода *Formica* (Чичков и др., 2007, 2008; Лагунов, 2011). Среди собранного материала в некоторых гнездах муравьев были обнаружены случаи необычной хетотаксии рабочих особей, которые не удалось сразу отнести к тому или иному виду (Гилев, 2012). В окрестностях Миасса, Варламовского бора, Бродокалмацкого заказника было обнаружено несколько выборок, особи в которых имели многочисленные отстоящие волоски на груди, как у *F. rufa*, и отстоящие волоски на затылочном крае головы, как у *F. aquilonia*. Следует особо подчеркнуть, что это были не промежуточные варианты хетотаксии, как можно было бы ожидать в случае гибридизации (Seifert, 1991; Czechowski, 1996). Практически все особи в данных выборках имели оба этих признака, хотя отстоящие волоски на затылочном крае головы у части особей были единичны. Муравьи из этих гнезд по своим размерам и характеру окраски не отличались от классических *F. rufa*, гнезда которых находились в непосредственной близости от них. Различий по внешнему виду и биотопическому распределению гнезд муравьев с необычной хетотаксией и *F. rufa* также не было выявлено. Аналогичные варианты хетотаксии отмечал В.А. Зрянин в Поволжье (Зрянин, Козлова, 2019). Следует отметить, что мы и ранее встречали на Урале семьи *F. rufa*, в которых некоторые особи имели отстоящие волоски на голове, однако эти особи всегда были немногочисленны. В этом же случае мы впервые столкнулись с массовым проявлением данного признака в отдельных семьях рыжего лесного муравья.

В окрестностях Серпиевского и Ашинского заказников было обнаружено несколько гнезд муравьев *F. aquilonia*, рабочие особи из которых также имели интересные варианты хетотаксии – многочисленные отстоящие волоски на груди, как у *F. rufa*. По своим размерам, характеру окраски и особенностям расположения и внешнего вида гнезд они оказались неотличимы от *F. aquilonia*. Для этого вида густое опушение груди не является чем-то неожиданным, на это достаточно четко указы-

вал Г.М. Длусский (1967). Однако для Урала это скорее нехарактерно, уральские популяции *F. aquilonia* оказываются обычно гораздо ближе к *F. polystena* (Малоземова, Леденцов, 1977). В данном случае муравейники располагались в окружении гнезд «нормальных» *F. aquilonia*, при этом гнезда *F. rufa* в непосредственной близости отсутствовали.

Таким образом, на Южном Урале были обнаружены семьи муравьев, у рабочих особей которых сочетаются систематические признаки двух видов – *F. aquilonia* и *F. rufa*. Эти семьи сравнительно легко удается отнести к тому или иному виду по комплексу морфологических признаков. Они явно не являются смешанными или гибридными, поскольку большинство особей имеют ярко выраженные признаки хетотаксии обоих видов. В этом случае речь идет, на наш взгляд, о широкой внутривидовой вариативности признаков.

Это может иметь отношение и к феномену смешанных семей (Захаров, Захаров, 2009, 2010). В ряде случаев объединение семей двух видов наблюдали непосредственно, в других наличие смешанных семей фиксировали по составу рабочих особей. По крайней мере, часть из этих последних может оказаться не смешанными семьями, а чистыми *F. aquilonia* с редукцией волосков на голове.

Вообще, наличие в группе рыжих лесных муравьев таких форм, которые являются как бы промежуточными, переходными между видами – это тема отдельного большого и интересного исследования. Рыжие лесные муравьи – эволюционно сравнительно молодая группа, процессы дифференцировки в ней, по всей видимости, еще не закончились, признаки, в том числе и видовые, еще не устоялись. Изучение изменчивости, промежуточных и отклоняющихся форм может прояснить пути и направления эволюционных преобразований в данной группе.

Литература

- Арнольди К.В., Длусский Г.М. 1978. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 2. Л. С. 519-556.
- Гилев А.В. 2012. Эколого-географические закономерности изменчивости муравьев *Formica* s. str. (Hymenoptera, Formicidae). Автореферат дисс. докт. биол. наук. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН. 40 с.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2009. Феномен смешанных семей у рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса, XIII. Н. Новгород: Изд-во ННГУ. С. 160-165.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2010. Иммиграция и формирование смешанных семей у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. Т. 89. № 12. С. 1421-1431.

- Захаров А.А. 2003. Видовая специфика внутрипопуляционных структур у рыжих лесных муравьев // Усп. соврем. биол. Т. 123. № 3. С. 257-266.
- Захаров А.А. 2006. Миграционные стратегии у муравьев // Чтения памяти ак. М.С. Гилярова. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 53-78.
- Зрянин В.А., Козлова А.А. 2019. Встречаемость смешанных семей у рыжих лесных муравьев в Среднем Поволжье // IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым. Владивосток. С. 87-88.
- Купянская А.Н. 1990. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 258 с.
- Лагунов А.В. 2011. Насекомые Челябинской области (эколого-фаунистический очерк). Челябинск: Изд-во «Край Ра». 144 с.
- Малоземова Л.А., Леденцов А.В. 1977. К характеристике распределения муравьев *Formica s.str.* по типам лесных биогеоценозов Висимского заповедника // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара. Свердловск. Ч. 2. С. 59-61.
- Чичков Б.М., Гилев А.В., Лагунов А.В. 2007. Рыжие лесные муравьи Челябинской области: распространение, охрана, перспективы использования // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров, 27-29 ноября 2007 г. Ч. 2. Киров: Изд. ВятГУ. С. 254-257.
- Чичков Б.М., Лагунов А.В., Гилев А.В. 2008. Муравьи рода *Formica* Челябинской области // Вестник ОГУ. № 6 (88). С. 146-149.
- Czechowski W. 1996. Colonies of hybrids and mixed colonies: interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae) // Mem. zool. Vol. 50. P. 1-116.
- Czechowski W., Radchenko A.G. 2006. Do permanently mixed colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) really exist? // Annales zoologici (Warszawa). V. 65. № 4. P. 667-673.
- Mabelis A.A. 1979. Wood ant wars // Neth. J. Zool. V. 29. № 4. P. 451-626.
- Pamilo P. 1983. Genetic differentiation within subdivided populations of *Formica* ants // Evolution. Vol. 37. P. 1010-1022.
- Pollock G., Rissing S. 1989. Intraspecific raiding, territoriality and slavery in ants // Amer. Nat. Vol. 133. P. 61-70.
- Seifert B. 1991. The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany // Abh. Ber. Naturkundesmus. Gorlitz. B. 65. H. 1. S. 1-27.
- Seifert B. 2003. The "Hippie Ant" – a case of extreme intranidal polymorphism in Fennoscandian *Formica lugubris* // Sociobiology. Vol. 42. № 2. P. 285-297.
- Seifert B., Goropashnaya A.V. 2004. Ideal phenotypes and mismatching haplotypes – errors of mtDNA treeing in ants (Hymenoptera: Formicidae) detected by standardized morphometry // Organisms Diversity and Evolution. Vol. 4. P. 295-305.
- Sorvari J. 2006. Two distinct morphs in the wood ant *Formica polyctena* in Finland: a result of hybridization? // Entomol. Fennica. Vol. 17. № 1. P. 1-7.
- Sundstrom L., Seppa P., Pamilo P. 2005. Genetic population structure and dispersal patterns in *Formica* ants – a review // Ann. Zool. Fennici. Vol. 42. № 3. P. 163-177.
- Topoff H. Slave-making ants // Amer. Sci., 1990. V. 78. P. 520-528.

CHETOTAXY VARIABILITY IN RED FOREST ANTS

Gilev A.V.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg

We discuss our own and literature data on atypical chaetotaxy in red wood ants, which complicate species diagnostics. Possible reasons for their appearance are mixed nests, hybridization, and high variability of chaetotaxy traits. A broad study of intraspecific variability in red wood ants is necessary.

НОВЫЕ СИННИКЛЮЗЫ МУРАВЬЕВ ЭОЦЕНОВЫХ ЯНТАРЕЙ ЕВРОПЫ В СВЕТЕ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Дубовиков Д.А., Жарков Д.М.

Санкт-Петербургский государственный университет,
биологический факультет, г. Санкт-Петербург
d.dubovikoff@spbu.ru, towalkd@gmail.com

Смешанный характер «тропических» и «умеренных» фаунистических элементов в эоценовых сообществах наблюдается в разных частях света, включая Балтику, США, Шпицберген, Канаду, Великобританию, Арктику, Австралию (Archibald, Farrell, 2003). Впервые это отметил, более ста лет назад, великий американский энтомолог Уильям Мортон Уилер (Wheeler, 1910). При изучении фауны муравьев в Балтийском янтаре, он отметил странный набор родов муравьев из разных климатических зон. В настоящее время такое сочетание «тропических» и «умеренных» родов муравьев в одних и тех же биотопах неизвестно. Уилер предположил, что, либо различия по географической широте или по высоте н.у.м. в янтарных лесах были достаточными для появления двух разных фаун, которые сосуществовали вместе, либо формирование янтара происходило во время последовательных смен более теплых и ранних Ориентальных, Австралийских фаун на более холодные и поздние Палеарктические (Wheeler, 1915). Стюарт Арчибалд и Брайан Фаррелл назвали эти предположения «дилеммой Уилера» (Archibald, Farrell, 2003).

Брайан Дейли отверг первую гипотезу, которая подразумевала довольно высокие горы (более 2000 м) на месте произрастания янтарного леса, что противоречит палеогеоморфологическим исследованиям. Он выдвинул гипотезу (и оказался прав) о климате центральной и северной Европы позднего эоцена, не имеющем аналогов в настоящее время (Daley, 1972). В эоцене на всей Земле был особый, «вымерший» климат – относительно однородный, безморозный, жаркий и влажный, что и позволяло им сосуществовать (Zachos, 2001, Westerhold, 2020). Также обе гипотезы отвергаются многочисленными находками синниклюзов (включения разных организмов в одном куске янтара) насекомых и других беспозвоночных из разных климатических зон. Например, Александр Григорьевич Радченко и Евгений Эдуардович Перковский описали находку муравьев: современного тропического

рода *Oecophylla* Smith F., 1857 (рабочий †*O. brischkei* Mayr, 1868) с современным голарктическим *Lasius* Fabricius, 1804 (четыре рабочих †*L. schiefferdeckeri* Mayr, 1868), которые в настоящее время вместе не встречаются (Radchenko, Perkovsky, 2021). Здесь мы сообщаем о новых интересных находках сининклюзов муравьев в эоценовых янтарях Европы в свете их значения для палеоэкологического анализа фауны.

†*Prionomyrmex* Mayr, 1868 – вымерший род муравьев подсемейства Мургесиинае обнаружен в балтийском янтаре вместе с рецентным голарктическим родом *Lasius*. †*Prionomyrmex* известны с позднего эоцена (†*P. longiceps* Mayr, 1868; †*P. janzeni* Baroni Urbani, 2000; †*P. gusakovi* Radchenko & Perkovsky, 2020) и позднего олигоцена (†*P. wappleri* Dlussky, 2012). Эти муравьи внешне очень похожи на представителей рецентного примитивного рода *Nothomyrmecia* Clark, 1934, однако отличаются наличием у первого рода перетяжки между III и IV абдоминальными сегментами. Ареал подсемейства Мургесиинае в настоящее время ограничен Австралией и Новой Каледонией. Можно предположить, что образ жизни †*Prionomyrmex* был похож на таковой у современных представителей подсемейства Мургесиинае. Рабочие фуражировали ночью на земле и деревьях поодиночке, питаясь падью, охотясь на членистоногих, убивая их жалом. Интересно то, что *Nothomyrmecia* наиболее активны в холодное время года, холодными ночами при температуре 5–10 °C (Hölldobler, Taylor, 1983), возможно, потому что в это время они сталкиваются с наименьшим количеством конкурентов, включая более многочисленные виды дневных муравьев, таких как *Camponotus* Mayr, 1861 и *Iridomyrmex* Mayr, 1862. Это может объяснять то, что †*Prionomyrmex* продолжали существовать на территории Европы до более прохладного (по сравнению с эоценом) позднего олигоцена (Длусский, 2012), в отличие от многих других «тропических» родов муравьев. Нами изучен экземпляр JDC-9597R из Ровенского янтаря (коллекция Йонаса Дамзена) с 3 рабочими †*L. schiefferdeckeri*.

†*Agroecomyrmex duisburgi* Wheeler, 1910 – вымерший вид муравьев подсемейства Агроесомургесиинае так же обнаружен в балтийском янтаре вместе с рецентным голарктическим родом *Lasius*. В настоящее время подсемейство Агроесомургесиинае представлено двумя видами: *Tatuidris tatusia* Brown & Kempf, 1968, встречающийся в подстилке неотропических лесов в Центральной и Южной Америки и *Ankylomyrma coronacantha* Bolton, 1973, предположительно древесные муравьи из западной и центральной Африки. †*Agroecomyrmex* по многим морфологическим признакам более схожи с *Ankylomyrma*, чем с сильно специализированными *Tatuidris*, которые демонстрируют некоторые уникальные признаки для муравьев в целом. Это может указывать на

древесный образ жизни ископаемого †*A. duisburgi*, по аналогии с *A. coronacantha*. Явными признаками этого являются плоские мандибулы с 5 зубцами, смещенные назад относительно большие и сложные глаза и защитные шипы. Так же выпуклые глаза на боках головы могут свидетельствовать о ночном образе жизни †*A. duisburgi*. Кроме того, более открытый лабиомаксиллярный комплекс с более длинными максиллярными и лабиальными щупиками, типичен для муравьев, ведущих надземный, а не подземный образ жизни. В ходе работы нами изучены 4 экземпляра (два из них с сининклюзами).

†*Bradoponera meieri* Mayr, 1868 – вымерший вид, входящий в так называемую понероморфную группу подсемейств, в составе подсемейства Proceratiinae, обнаруженный в биттерфельдском янтаре совместно с †*Formica flori* Mayr, 1868, и в балтийском янтаре совместно с †*L. schiefferdeckeri*. Большинство рецентных таксонов муравьев из подсемейства Proceratiinae и понероморфной группы в целом, являются тропическими или субтропическими. Хотя подавляющее большинство понероморф обитают в почве и подстилке, и они почти никогда не взбираются по стволам деревьев – исключением могут являться †*Bradoponera*. Это предположение выдвинул Геннадий Михайлович Длусский на основе того, что в отличие от других видов понероморф, обильно представленных в янтаре крылатыми самками и самцами, †*B. meieri* представлены в янтаре в основном рабочими и самцами (30 из 32 известных экземпляров) (Dlussky, 2009). Преобладание крылатых особей в большинстве находок ископаемых видов понероморфной группы указывает на то, что эти муравьи жили в подстилке или верхнем слое почвы, взбираясь на деревья только во время брачного полета. Преобладание бескрылых особей у †*B. meieri* говорит о том, что эти муравьи обычно ходили по стволам деревьев. Вполне вероятно, что они строили гнезда внутри естественных полостей в мертвой древесине или в подвешенной почве, накапливающейся на эпифитах, как в случае с некоторыми рецентными тропическими Ponerinae. Современным аналогом вымерших †*Bradoponera* может являться тропический род мелких муравьев – *Discothyrea* Roger, 1863, который морфологически очень схож с ископаемым родом. Хотя они и обитают в основном в подстилке, некоторые виды *Discothyrea* были пойманы во время ночной фуражировки на ветках кустов и деревьев. Нами изучено 4 рабочих и один самец в сининклюзах с †*L. schiefferdeckeri*.

Интересной находкой, представленной на рисунке, является небольшой кусок балтийского янтара, содержащий четыре разных вида муравьев, три из которых являются доминантами в эоценовом янтарном лесу (†*C. goepperti* (3), †*L. schiefferdeckeri* (2), †*Y. geinitzi* (1)) и

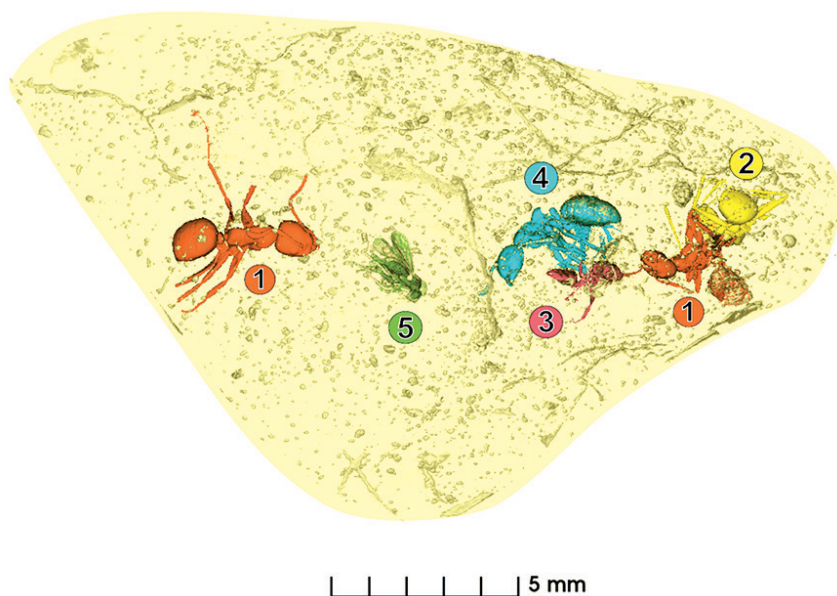


Рис. Четыре вида муравьев в одном куске балтийского янтаря. 1 – †*Yantaromyrmex geinitzi* (Mayr, 1868); 2 – †*Lasius schiefferdeckeri* (Mayr, 1868); 3 – †*Ctenobethylus goepperti* (Mayr, 1868); 4 – †*Dolichoderus tertarius* (Mayr, 1868); 5 – Diptera.

один экземпляр самого массового в балтийском янтаре вида из этого рода †*Dolichoderus tertarius*, Mayr, 1868. По-видимому, они попали в смолу на тропе, посещая колонию тлей.

Сининкклюзы муравьев в янтарях указывают на смешанный характер биотопов в позднем эоцене Европы. Мы считаем, что в эоценовой фауне было четко выраженное ярусное и временное распределение видов, где в дневное время доминировала «умеренная» фауна, а в ночное «тропическая». Интересно то, что †*L. schiefferdeckeri* – второй по численности остатков вид в европейских янтарях (10–26% от остатков муравьев), встречается совместно с другими видами намного чаще чем †*Ctenobethylus goepperti* Mayr, 1868, который является первым по количеству остатков (24–49%) (Длусский, Расницын, 2007). По-видимому, †*C. goepperti*, как современные *Liometopum* Mayr, 1861, имели большую численность семей, образуя большие древесные гнезда и фуражировали, спускаясь на землю. В свою очередь, †*L. schiefferdeckeri* были герпетобионтами или хортобионтами, но с высокой численностью семей, активно посещающие ветви, и стволы деревьев и поэтому чаще попадали в смолу в разных местах, на разных ярусах янтароносного дерева.

Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации в соответствии с соглашением № 075-15-2022-322 от 22.04.2022 о предоставлении гранта в виде субсидий из федерального бюджета Российской Федерации. Грант предоставлен для государственной поддержки создания и развития Научного центра мирового уровня “Агротехнологии будущего”.

Литература

- Длусский Г.М. 2012. Новые ископаемые муравьи подсемейства Myrmecinae (Hymenoptera, Formicidae) из Германии // Палеонтол. журн. № 3. С. 65-69.
- Длусский Г.М., Расницын А.П. 2007. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев // Успехи совр. биол. Т. 127. № 2. С. 118-134.
- Archibald S.B., Farrell B.D. 2003. Wheeler's dilemma // Acta Zoologica Cracoviensia. Vol.46 (Supplement Fossil Insects). P.17-23.
- Daley B. 1972. Some problems concerning the Early Tertiary climate of southern Britain // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. Vol.11. Iss.3. P.177-190.
- Dlussky, G.M. 2009. The ant subfamilies Ponerinae, Cerapachyinae and Pseudomyrmecinae (Hymenoptera, Formicidae) in the Late Eocene ambers of Europe. Paleontological Journal 43:1043-1086.
- Hölldobler B., Taylor R.W. 1983. “A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark”. Insectes Sociaux. Vol. 30. No. 4: P. 384-401. doi:10.1007/BF02223970.
- Radchenko A.G., Perkovsky E.E. 2021. Wheeler's dilemma revisited: first *Oecophylla-Lasius* syninclusion and other ants syninclusions in the Bitterfeld amber (late Eocene) // Invert. Zool. Vol.18. No.1. P.47-65.
- Westerhold T., Marwan N., Drury A.J. et al. 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years // Science. No.369. P.1383-1387.
- Wheeler W.M. 1910. Ants, their structure, development and behaviour. Columbia University Biological Series 9. New York. 663 p.
- Wheeler, W. M. The ants of the Baltic Amber. 1915. // «Schr. Phys.-Okon. Ges. Königsb.» Vol. t.55. P. 1-142.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. Vol. 292, No. 5517. P. 686-693.

NEW SYNINCLUSIONS OF EUROPEAN EOCENE AMBER ANTS IN A VIEW OF PALEOECOLOGICAL DATA

Dubovikoff D. A., Zharkov D. M.

Saint Petersburg State University, Biological Faculty, Saint Petersburg

We report new interesting findings of ant syninclusions in the Eocene ambers of Europe. We discuss such findings as, †*Prionomyrmex* (Mayr, 1868) with †*Lasius schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Agroecomyrmex duisburgi* (Wheeler, 1910) with †*L. schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Bradoponera meieri* (Mayr, 1868) with †*Formica flori* (Mayr, 1868), †*Bradoponera meieri* (Mayr, 1868) with †*L. schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Gesomyrmex hoernesii* (Mayr, 1868) with †*F. flori* (Mayr, 1868), †*Procerapachys annosus* (Wheeler, 1915) with †*L. schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Tetraoponera simplex* (Mayr, 1868) with †*Ctenobethylus goepperti* (Mayr, 1868). We consider that in the Eocene fauna there was a clearly defined types and temporal distribution of ant species, where the “moderate” fauna dominated during the day, and the “tropical” one at night.

МУРАВЬИ БИРМАНСКОГО ЯНТАРЯ, СПУСТЯ ЧЕТВЕРТЬ ВЕКА ИССЛЕДОВАНИЙ: ЗАГАДКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ

Перфильева К.С.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, г. Москва,
ksenperf@mail.ru

С момента описания первого представителя муравьев из бирманского янтаря возрастом около 99 млн лет прошло четверть века. За это время в бирмите обнаружили богатую фауну примитивных муравьев, представленную крылатыми и рабочими особями 31 вида трех вымерших подсемейств – *Haidomyrmecinae*, *Zigrasimeciinae*, *Sphecomyrminae*. Из бирмита этого возраста пока не описали муравьев из современных подсемейств, что говорит о преобладании, по крайней мере численном, в меловых биоценозах этого региона представителей *stem*-групп муравьев. Социальность меловых формикоидов дискутируется с момента первых описаний (Wilson et al., 1967; Длусский, 1983). Барден и Грималди в своем исследовании резюмировали морфологические доказательства эусоциальности меловых формикоидов: наличие по крайней мере у некоторых из них бескрылой и крылатой каст, при этом имеются репродуктивные самки со следами отброшенных крыльев, а также предположили, что косвенным свидетельством семейственности и наличия группового поведения является наличие сининклюзов довольно редких в меловых ориктоценозах муравьев в одном куске смолы (Barden, Grimaldi, 2016). Сининклюзы крылатых самок и рабочих особей *Zigrasimecia ferox* разного размера дали повод говорить о начальных этапах формирования у меловых формикоидов примитивного полиморфизма – размерного – на основе изометрического роста (Cao et al., 2020). Связь строения кранио-мандибулярной системы (КМС) и антенн с социальностью, которую предположили Длусский и Федосеева (1988), другими исследователями не рассматривалась, за исключением работы Борисенко (Borysenko, 2017), в которой он статистически подтвердил предположения первых авторов о морфометрических особенностях антенн современных муравьев в сравнении с другими социальными и одинокими перепончатокрылыми, а также с меловыми формикоидами.

Муравьи *Sphecomyrminae*, *Haidomyrmecinae* и *Zigrasimeciinae* имеют уникальные, не имеющие аналогов среди современных муравьев,

особенности верхних челюстей и клипеуса и, по-видимому, не перешли мел-палеогеновую границу. Условия возникновения специфического морфологического разнообразия и причины вымирания этих формикидов на данный момент не имеют удовлетворительного объяснения, несмотря на то, что обсуждаются почти в каждой публикации с описанием новых видов муравьев из бирманского янтаря. Целью моего исследования явился обзор и анализ причин специфической морфологической радиации стволовых таксонов бирманского янтаря и их вымирания на основании материалов, опубликованных за время с момента описания первого представителя.

В 1996 профессор кафедры биологической эволюции МГУ имени М.В. Ломоносова Г.М. Длусский описал первого муравья из среднемелового янтаря Мьянмы (Бирмы, 99 млн лет) и назвал его «Муравей-цербер из Аида» – *Haidomyrmex cerberus* – из-за уникальный гигантских загнутых челюстей (Dlussky, 1996) (рис. 1а). В этой статье был сделан ряд важных предположений: (1) двузубые загнутые мандибулы «адский муравей» использовал по принципу капканных челюстей современных муравьев (Ponerinae: Odontomachini; Myrmicinae: Dacetini; Formicinae: Myrmoteratini), хотя (2) КМС у «адского муравья» устроена явно иначе («удлинение мандибулярных мышц достигается у [современных] муравьев со специализированными мандибулами за счет разрастания задней части головы, тогда как у *Haidomyrmex* удлинена передняя часть головы... – возникла площадка между передним краем клипеуса и основаниями мандибул, никогда не встречающаяся у других Formicidae» (рис. 1а)). На этом основании Длусский сделал заключение, что (3) *H. cerberus* был специализированным хищником, добыча которого подвижные относительно крупные беспозвоночные (многоножки, личинки насекомых); (4) отнес найденного муравья к вымершему подсемейству Sphecomyrmini; (5) предположил, что строение антенн (короткий скапус) и двузубые мандибулы свидетельствуют об отсутствии «истинной социальности, для которой характерны тонкие манипуляции с расплодом», а также о их непригодности для построения гнезда. К сожалению, очень важные предположения, сделанные Длусским, не получили развития в последующих исследованиях стволовых групп формикидов, за исключением только 1 и 3 пунктов. Морфологическое разнообразие мандибул у меловых видов приводило авторов описаний к выводу о более разнообразном использовании различных конфигураций челюстей (рис. 1). Так, авторы полагают, что *Linguamyrmex vladi* питались гемолимфой беспозвоночных, пронзая длинными челюстями тело жертвы и направляя при помощи желоба, образованного сомкнутыми мандибулами, гемолимфу к максиллам и затем в рот (отсюда название Дра-

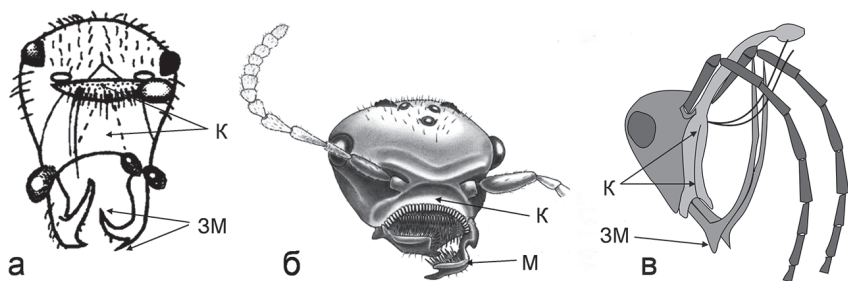


Рис. 1. Внешний вид головы меловых формикоидов: а – *H. cerberus* (Dlussky, 1996); б – *Zigrasimecia tonsora* (Barden, Grimaldi, 2013); в – *Ceratomyrmex* sp. (рис. из Barden et al., 2020). Обозначения: ЗМ – апикальный и базальный зубцы мандибул, К – клипеус, М – мандибулы.

кула – Влад Цепеш) (Barden, et al., 2017). Примечательно околоротовое «вооружение» и у представителей *Zigrasimeciinae*, так называемых «муравьев-железных дев» (iron maiden ants). Эти довольно мелкие муравьи (размеры представителей четырех из пяти видов около 2 мм) обладают небольшими плоскими двузубыми мандибулами, внутренняя поверхность которых, а также поверхность клипеуса, усеяны заостренными хитиновыми выростами и щетинками, напоминающими грубую щетку (рис. 1б). Этим муравьям некоторые авторы приписывают питание путем фильтрации жидкости, другие предполагают хищничество на мелких беспозвоночных.

Уникальное разнообразие мандибул муравьев из бирманского янтаря, как было неоднократно показано, выходит за рамки существующего морфопространства рецентных муравьев и вызывает интерес не только со стороны морфологии, но и с точки зрения экологических, этологических предпосылок возникновения (см. рис. 1). Строение головной капсулы и удивительных загнутых челюстей представителей *Naidomyrmecinae* говорит об ином, чем у современных муравьев, механизме работы их КМС (это заметил еще Длусский). Так, анализ разнообразия строения клипеуса и мандибул десятка видов *Naidomyrmecinae* выявил параллельное и независимое возникновение загнутых удлинённых мандибул и клипеальных выростов, «рогов», у разных родов в этом подсемействе, а также установил строгую корреляцию между развитием мандибул и размером клипеуса, которая отсутствует у современных муравьев (Barden et al., 2020) (рис. 1 в). Находки современных представителей перепончатокрылых со сходной способностью к вертикально-латеральным движениям челюстей (*Tyrannoscelio*, *Stentoriceps*, *Nanoctulhu*, *Colotrechninae* sp.) и внешним сходством морфологии

головной капсулы и мандибул с «адскими муравьями» говорят о реализуемости таких перестроек головной капсулы и КМС. Авторы предположили, что пищевая специализация хищных формикиидов явилась причиной подобного морфологического разнообразия, однако не ответили на вопрос, по какой причине именно такое устройство головы и челюстей «предпочитают» «адские муравьи», неоднократно его воспроизводя? Предрасположенность к эволюции в этом направлении у меловых формикиидов заложена, как мне представляется, несколькими морфологическими особенностями, а именно, двузубыми мандибулами и «иной» КМС. Двузубые мандибулы перепончатокрылых фиксируют жертву и не позволяют ей вертеться вокруг оси в момент нанесения удара жалом. Этого достаточно для летающих хищников, даже охотящихся на крупных жертв – добыча после ужаления неподвижна и во время транспортировки по воздуху зафиксирована (поведение *Ammophila*, например). Но нелетающему социальному хищнику требуется донести до гнезда по субстрату добычу, которую в пути могут отобрать конкуренты. Решение, которое реализуют сфекомирины и другие stem-таксоны – это прижать добычу к головной капсуле (лоб, наличник), в отличие от рецентных муравьев, которые зажимают предметы между мандибулами. Таким образом, у *Naidomyrmecinae*, например, с увеличением размеров добычи вершинный зубец удлиняется, лобное пространство увеличивается и армируется – жертва помещается не между челюстями, а между головой (видоизмененным клипеусом) и челюстями. Вершинный зубец мандибул увеличивается, а базальный остается ближе к основанию мандибул и ротовому отверстию и использовался, очевидно, для более тонких манипуляций с расплодом, разделки добычи в гнезде или при обустройстве гнезда (рис. 1а). А *Zigrasimesiinae* организуют частоккол зубцов, наподобие пасти рыб, на наличнике и мандибулах, которые действуют аналогично верхней и нижней челюстям рыб. Таким образом, большие челюсти нужны в большей степени не как орудия убийства, а в качестве средства зафиксировать жертву для удара жалом и затем донести добычу до гнезда. Crown-таксоны пошли по другому пути – манипуляция предметами только между мандибулами, не привлекая клипеус, и добились успеха, варьируя размеры, форму, число зубцов мандибул, с одной стороны, и объем и группы мышц КМС, с другой. Второе преимущество современных муравьев – это коллективная охота, когда и защиту добычи, и ее транспортировку могут осуществлять очень маленькие особи с небольшими челюстями вне зависимости от размера добычи.

Современных муравьев характеризуют отличительные особенности морфологии антенн – длинный скапус, изогнутый педицель, увеличен-

ные вершинные членики, в то время как у представителей stem-групп муравьев строение антенн иное и гораздо разнообразнее. Антенны меловых формикоидов длинные, зачастую нитчатые, могут иметь очень короткий скапус (ИК от 0,1 до 0,27, только у одного представителя из 31 вида ИК=0,45), педицель обычно не изогнут (Рис. 1 б, в). Длусский связывал коленчатость антенн с эусоциальностью из-за возможности манипулирования мелкими предметами. Однако, в рамках этой концепции сложно объяснить дальнейшее удлинение скапуса у муравьев (у Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae ИК $\geq$ 0,4) и латеральный поворот антенн, поскольку пчелы и осы успешно справляются с задачами манипуляции мелкими предметами со скапусом меньшей длины, а с другой стороны, коленчатые антенны встречаются и у несочасных наездников, например, *Anastatus* sp. (Eupelmidae), паразитирующих на яйцах насекомых. Полагаю, что дальнейшее увеличение относительной длины скапуса и поворот антенн потребовались для повышения эффективности ориентирования в пространстве быстрому нелетающему социальному хищнику. Одной из причин этого мог стать находящийся в педицеле Джонстонов орган, являющийся мультисенсорным организатором (у муравьев осуществляет функции ветрового компаса, восприятия гравитации, шагового интегратора), частично отобрав функции ориентирования у зрительного органа. С инженерной точки зрения анализировать данные с таких рецепторов тем удобнее, чем дальше друг от друга они находятся. Компромисс между необходимостью разместить анализаторы как можно дальше друг от друга, но при этом полностью контролировать пространство непосредственно около ротового отверстия и мандибул привел к 1) латеральному повороту антенн, 2) удлинению скапуса и 3) к изменению формы педицеля – удлиненный изогнутый в основании членик позволяет жгутику максимально приблизиться к скапусу и, следовательно, к мандибулам и ротовому отверстию. Другая особенность антенн муравьев в том, что вершинные членики жгутика увеличиваются в относительных размерах, так что вершинный членик самый большой (толщина, длина), а иногда последние членики жгутика могут формировать булаву. На мой взгляд, это строение объясняется тем же причинами – повышение эффективности пространственной ориентации, в данном случае, за счет увеличения роли обонятельных анализаторов с меньшим по отношению к летающим перепончатокрылым вкладом зрения, уход за потомством, а в последствии и коммуникация посредством обоняния. В связи с удлинением скапуса это приводит к увеличению числа и концентрации обонятельных рецепторов на вершинных члениках жгутика. О решающем значении обонятельных рецепторов для социального образа жизни в филогенетической ветке муравьев в сравнении с други-

ми насекомыми, в том числе перепончатокрылыми, говорят результаты исследований мозга и геномов муравьев (Guo, Kim, 2007; Gronenberg, 2008; Zhou et al., 2012). Эволюция коммуникативных способностей способствует появлению высших форм трофаллаксиста, что расширяет экологические потенции видов и способствует поддержанию высокой численности семей.

Полагаю, что комплекс морфологических и поведенческих признаков современных муравьев сформировался в результате двух основных конструктивных требований: (I) увеличение эффективности ориентации наземного бегущего бескрылого социального насекомого (герпетобионта), (II) контроль за околоротовым пространством. В результате происходит увеличение числа и концентрации обонятельных рецепторов на вершинных члениках жгутика, процесс совершенствования КМС, что в свою очередь влечет за собой эволюцию социальности, основанную на запаховой регуляции. К комплексу ключевых морфологических признаков я отношу: 1. Латеральный поворот антенн (усиковые желобки ограничивают движения антенн преимущественно боковой плоскостью) и коленчатые антенны с длинным скапусом ($ИК > 0,3$); 2. Относительно длинный изогнутый педицель и увеличение размеров вершинных члеников жгутика; 3. Мандибулы относительно небольшие, имеющие не менее трех зубцов.

Габитус эффективного наземного быстрого нелетающего хищника герпето- или дендробионта и социальное устройство, основанное на запаховых стимулах, способствовали процессу совершенствования новой жизненной формы. В этот момент, видимо, происходит радиация кроновых таксонов по Г.М. Длусскому (Длусский, Расницын, 2017), т.е. приспособление новой формы к разным ярусам с вытеснением стволовых таксонов. Представители стволовых таксонов муравьев обладали менее совершенной коммуникативной способностью, менее эффективной (другой) КМС и зрительной пространственной ориентацией в большей степени, чем обонятельной, что блокировало развитие социальности, основанной на запаховых стимулах. Несмотря на специализацию, муравьи стволовых таксонов не могут удерживать позиций, поскольку совершенные социальные навыки способствуют более эффективному удержанию пищевых ресурсов.

Литература

- Длусский Г.М. 1983. Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых – «промежуточное звено» между муравьями и сколиоидами // Палеонтологический журнал. № 3. С. 65-73.
- Длусский Г.М., Расницын А.П. 2007. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев // Успехи современной биологии. Т. 127. № 2. С. 118-134.

- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б. 1988. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев. В кн. Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, С. 70-144.
- Barden P., Grimaldi D. 2013. A new genus of highly specialized ants in Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*. Vol. 3681. P. 405-412.
- Barden P., Grimaldi D.A. 2016. Adaptive radiation in socially advanced stem-group ants from the Cretaceous // *Current Biology*. Vol. 26. No. 4. P. 515-521.
- Barden P., Herhold H.W., Grimaldi D.A. 2017. A new genus of hell ants from the Cretaceous (Hymenoptera: Formicidae: Haidomyrmecini) with a novel head structure // *Syst Entomol*. Vol. 42. P. 837-846.
- Barden P., Perrichot V., Wang B. 2020. Specialized Predation Drives Aberrant Morphological Integration and Diversity in the Earliest Ants // *Current Biology*. Vol. 30. No. 19. P. 3818-3824.
- Borysenko L. 2017. Description of a new genus of primitive ants from Canadian amber, with the study of relationships between stem- and crown-group ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Insecta Mundi*. Vol. 0570. P. 1-57.
- Cao H., Boudinot B.E., Shih C., Ren D., Gao T. 2020. Cretaceous ants shed new light on the origins of worker polymorphism // *Sci China Life Sci*. Vol. 63. No. 7. P. 1085-1088.
- Dlussky G.M. 1996. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Burmese amber // *Paleontological journal*. Vol. 30. No. 4. P. 449-454.
- Gronenberg W. 2008. Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: strength in numbers // *Myrmecological News*. Vol. 11. P. 25-36.
- Guo S., Kim J. 2007. Molecular Evolution of Drosophila Odorant Receptor Genes // *Molecular Biology and Evolution* Vol. 24. No. 5. P. 1198-1207.
- Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L.Jr. 1967. The first Mesozoic ants // *Science*. Vol. 157. P. 1038-1040.
- Zhou X., Slone J.D., Rokas A., Berger S.L., Liebig J., Ray A., Reinberg D., Zwiebel L.J. 2012. Phylogenetic and Transcriptomic Analysis of Chemosensory Receptors in a Pair of Divergent Ant Species Reveals Sex-Specific Signatures of Odor Coding // *Plos Genetics*. Aug. 30.

ANTS OF BURMASE AMBER, AFTER A QUARTER CENTURY OF RESEARCH: A MYSTERY OF MORPHOLOGICAL FEATURES

Perfilieva K.S.

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Moscow

We consider the phenomenon of morphological diversity of ants from the Cretaceous Burmese amber (Kachin). We propose hypothesis that explains the features of the morphological diversity of the Burmese amber ants. It seems, that some morphological features of stem formicoids allow assuming the absence of effective communication. The crown groups of ants adaptations allowed them to move beyond the niches of specialized predators and serve of large colonies, since with developed communication the type and size of the prey are not strictly limited to the size of the ant and its jaws.

8. АНАТОМИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА МУРАВЬЕВ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХОЛОДОСТОЙКОСТИ МУРАВЬЕВ *FORMICA CANDIDA* В ВЕРХОВЬЯХ КОЛЫМЫ

Жигульская З.А.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан,
aborigen@ibpn.ru

Географическая изменчивость холодостойкости насекомых (обитающих в регионах с разными климатическими условиями), к сожалению, до сих пор остается практически неизученной, тогда как знание ее закономерностей – очевидный экономный путь, который мог бы позволить обойтись без сплошного сканирования отношения видов к отрицательным температурам. Необходимый этап изучения географической изменчивости – исследование популяционной изменчивости в одном районе, т.е. в однородной обстановке.

В качестве модели в работе использованы муравьи *Formica candida* бассейна верховий Колымы, где гнезда данного вида приурочены лишь к трем типам принципиально отличающихся биотопов. Здесь *F. candida* в основном связан с поймами рек, изредка встречается на остепненных склонах, опирающихся на пойму, и только однажды обнаружен на сыром шлейфе склона с кустарничково-моховым покровом (Berman et al., 2010).

Цель исследования состояла в оценке амплитуды изменчивости холодостойкости по значениям температур максимального переохлаждения (*Tn*) муравьев *F. candida* из двух выше названных биотопов.

Материал и методы. Работы выполнены в верховьях р. Колымы (окр. стационара ИБПС ДВО РАН Абориген, 61°56' с. ш., 149°30' в д.) на двух полигонах (П1 и П2), удаленных друг от друга примерно на 50 км. Первый полигон (П1) располагался в пойме р. Детрин (правый приток Колымы) близ устья притока второго порядка – р. Вакханка. Здесь поймы заняты характерными для средних и мелких рек лесной зоны Северо-востока тополево-чозениевыми рощами; поросль чозении с разной полнотой занимает также низкие песчано-галечниковые косы, регулярно (чуть ли не в каждый паводок) заливаемые вместе с расположенными на них гнездами *F. candida* и *Myrmica displicentia*. Второй полигон (П2) располагался вблизи стационара на кустарничково-моховом

шлейфе южного склона (высота около 500 м н.ур.м.) с доминированием сфагнов и с одиночными кустиками голубикой, багульником, кустарниковыми березками и др. На подобных шлейфах льдистая мерзлота находится всегда близко к поверхности (40–50 см), будучи покрыта сырым торфом, а затем слоем сфагновых мхов. Гнезда располагались в плоских (15–20 см высотой) и обширных (около 1 м в поперечнике) кочках. Несмотря на тщательные поиски в нескольких десятках биотопов, как подобных описанным на шлейфе, так и значительно отличающихся типов, *F. candida* не была обнаружена.

Видовая принадлежность муравьев подтверждена Г.М. Длусским и в последующем А.Г. Радченко (личные сообщения) в соответствии с опубликованной позицией (Захаров и др., 2013; Радченко, 2016). Однако молекулярно-генетические исследования наших материалов по пойменным популяциям *F. candida* с Северо-востока, возможно, приведут к иным выводам, не совпадающим с мнением других авторов (Seifert, 2004; Goropashnaya et al, 2012; Антонов, Букин, 2016).

Характеристики холодостойкости муравьев определяли у зимующих насекомых из природы. В течение 1980–1986 гг. в марте были раскопаны помеченные летом гнезда: 7 – в пойме р. Детрин и 13 (22 выборки из разных по глубине частей гнезд) – на шлейфе. Холодостойкость оценивали по средней температуре максимального переохлаждения (далее – T_n) и температуре замерзания (T_z). Наряду со средними T_n , использовали минимальные значения; они, находясь на краю распределения, свидетельствуют о предельных возможностях данного вида переносить отрицательные температуры. T_n измерили стандартным методом (Berman et al., 2010) в общей сложности у 1309 особей. Дополнительно определены пороги переносимых температур ($LT_{50\%}$) муравьев из 9 гнезд со шлейфа и в одном – из поймы.

Температуры в зимовочных камерах регистрировали минимальными термометрами, которые укладывали в грунт осенью.

Результаты. Холодостойкость. В 29 выборках *F. candida* из 20 гнезд T_n лежит в общем интервале $-24,2 \dots -30,7$ °C, равномерно заполненными промежуточными значениями средних T_n (рис.). Для поймы он составляет $-24,2 \dots -26,3$ °C, для шлейфа $-26,9 \dots -30,7$ °C. Температура замерзания (T_z) колебалась в пределах $-10,2 \dots -12,3$ °C в пойменных гнездах и $-11,3 \dots -14,5$ °C на шлейфе. Пороги переносимых температур ($LT_{50\%}$) варьировали мало – всего лишь в пределах двух градусов ($-24 \dots -26$ °C).

Условия зимовки. На песчано-галечниковых косах зимой на глубине 20 см температуры падали в отдельные годы до -20 °C (Berman et al., 2010). В зимовочных камерах на глубине 40 см минимумы не опуска-

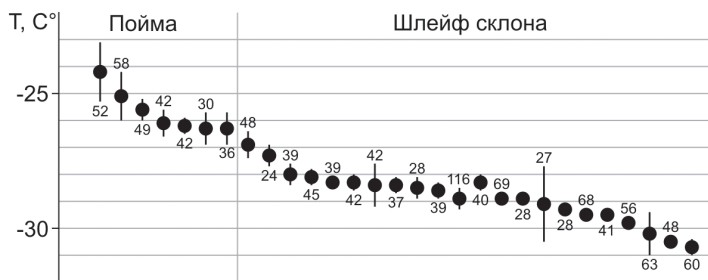


Рис. Средние температуры максимального переохлаждения (кружки) со стандартной ошибкой (вертикальные отрезки) *F. candida* из 13 гнезд (22 выборки) со шлейфа и 7 – из поймы р. Детрин.

лись ниже -19°C , а в слое 70–80 см, где была сосредоточена основная масса зимующих муравьев, минимальные температуры в разные годы составили $-9\ldots -12^{\circ}\text{C}$. В гнездах на шлейфе основная масса зимовочных камер находилась примерно на 40 см, и минимумы опускались до -20°C . Глубже летом было мокро из-за близкого расположения зеркала льдистой мерзлоты.

Обсуждение. Биотопическое распределение широко эврибионтного вида *F. candida* в бассейне верховий Колымы в основных чертах, хотя и в сокращенном варианте, повторяет описанное для Южной Сибири (Длусский, 1967; Жигульская, 1968, 2011; Чеснокова, Омельченко, 2011; Антонов, Плешанов, 2008).

Изменчивость холодостойкости *F. candida* в двух контрастных местообитаниях оказалась невелика. Диапазоны распределения T_n муравьев для гнезд со шлейфа и из поймы, во-первых, малы (4 и 5°C , соответственно). Выровненность значений T_n проявляется вопреки очевидной неоднородности биотопов (особенно на шлейфе) по распределению снежного покрова, высоте и площади поверхности кочек и т.д. Во-вторых, диапазоны, как видно на рисунке, не перекрываются. Средние значения для этих выборок: $-25,7 \pm 0,3$ для гнезд в пойме и $-28,8 \pm 0,2$ на шлейфе.

Значения порогов переносимых температур ($LT_{50\%}$), измеренных в 9 гнездах со шлейфа, формируют также очень узкий интервал – всего лишь в два градуса ($-26\ldots -24^{\circ}\text{C}$), что свидетельствует, вероятно, о достижении популяцией муравьев на шлейфе предельно возможной для вида холодостойкости. Важнейший показатель благополучия зимовки – разница между $LT_{50\%}$ и T_n («резерв холодостойкости») составляет не более 5°C в гнездах на моховом шлейфе, тогда как для других видов может достигать -10°C (Berman et al., 2010).

Заметим, что T_n муравьев *Myrmica displicentia*, обитающих совместно с *F. candida* на поймах, достигает близких значений: $-27 \dots -31$ °С. Пороги переносимых температур ($LT_{50\%}$), измеренных в 2 гнездах, одинаковы ($-26 \dots -24$ °С), как и резерв холодостойкости (4–6 °С).

Температура в зимовочных камерах (глубина 40 см) на шлейфе была примерно в 2 раза ниже (-20 °С), чем в пойменных галечниках ($-9 \dots -12$ °С) на глубине зимовки (80 см); она была в среднем более низкая, чем в большинстве вне пойменных биотопов со снежным покровом близкой мощности (Berman et al., 2010). Столь высокие температуры в зимовочных камерах муравьев в пойме связаны с двумя обстоятельствами: 1) со значительной глубиной их устройства, так как муравьев не лимитирует мерзлота – в поймах рек ее нет на многие метры от поверхности; 2) в поймах зимой грунты отепляются подрусловыми талыми водами. Таким образом, в пойменных биотопах из-за большой глубины устройства зимовочных камер и «подогрева» температуры были выше и меньше зависели от температуры воздуха и мощности снега, чем на шлейфе. В конечном итоге именно из-за отсутствия влияния мерзлоты *F. candida* столь многочисленна в поймах на галечниках.

В гнездах популяций *F. candida* на шлейфах в сфагновых кочках при температурах в зимовочных камерах ниже -20 °С муравьи вымерзают. Поэтому шлейфы склонов, подобные описанным выше, можно рассматривать как местообитания, близкие к зимнему экологическому пессимуму. Вероятно, *F. candida* именно потому так редки за пределами пойм.

Таким образом, внутри ландшафтная изменчивость холодостойкости тестируемого вида в пределах каждого из двух обследованных биотопов невелика, тогда как между биотопами она существенна по величине T_n (для оценки по величине $LT_{50\%}$ данных недостаточно). Полученные результаты следует учитывать при постановке изучения географической изменчивости холодостойкости.

Литература

- Антонов И.А., Букин Ю.С. 2016. Молекулярно-филогенетические исследования муравьев рода *Formica* (Hymenoptera: Formicidae) Палеарктики // Генетика. Т. 52. № 8. С. 919–930.
- Антонов И.А., Плешанов А.С. 2008. Ландшафтно-экологические комплексы муравьев Байкальской Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 11. № 4. С. 53–57.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Жигульская З.А. 1968. Население муравьев степных ландшафтов Тувы // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск. С. 115–139.
- Жигульская З.А. 2011. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Курайской котловины Юго-Восточного Алтая // Вестник Томского государственного университета. № 350. С. 189–195.

- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. 2013. Мониторинг муравьев формика. М.: КМК. 99 с.
- Радченко А.Г. 2016. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев. 480 с.
- Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. 2011. Муравьи Центрального Алтая: пространственно-типологическая структура и классификация населения // Зоологический журнал. Т. 90. № 2. С. 162–173.
- Berman D.I., Alfimov A.V., Zhigulskaya Z.A., Leirikh A.N. 2010. Overwintering and cold-hardiness of ants in the Northeast of Asia // Sofia–Moscow: Pensoft Publishers. 294 p.
- Goropashnaya A.V., Fedorov V.B., Seifert B., Pamilo P. 2012. Phylogenetic relationships of palaearctic *Formica* species (Hymenoptera, Formicidae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences // PLoS One. Vol. 7. No. 7. P. 1–7.
- Seifert B. 2004. The “Black Bog Ant” *Formica picea* Nylander, 1846 – a species different from *Formica candida* Smith 1878 (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecologische Nachrichten. Vol. 6. P. 29–38.

POPULATION VARIABILITY OF THE COLD TOLERANCE OF *FORMICA CANDIDA* ANTS IN THE UPPER KOLYMA

Zhigulskaya Z.A.

Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan

The population variability of the cold hardiness of the ant *Formica candida* in the upper Kolyma basin has been studied. The temperature of maximum supercooling (*SCP*) and the thresholds of tolerable temperatures ($LT_{50\%}$) were measured in ants from nests in two biotopes: a sandy-pebble regularly flooded floodplain of a large river and a water-logged mossy foot of a slope. The ants from 7 nests on the floodplains have average *SCP* values varying within two degrees (–26,3 ... –24,2 °C), from 13 nests on the mossy slope – within four degrees (–30,7 ... –26,9 °C). The values of $LT_{50\%}$ 9 nests from the slope foot (no data on the floodplain) are also within a narrow range (26–24 °C), which probably indicates that the population on the slope foot has reached the maximum possible cold hardiness for the species. On floodplains (with permafrost at a depth of several meters), the wintering chambers of ants are located mainly down to 80 cm; in winter, floodplain soils are “heated” by underflow waters. On mossy slope foots, permafrost is located down to 50–60 cm from the surface, which prevents the building of wintering chambers. Therefore, the minimum temperatures in the nests on the slope foot were approximately two times lower (–20 °C) than in the floodplains (–12 °C), and depended in a greater degree on air temperature and snow thickness. Due to the absence of permafrost influence, *F. candida* is so numerous in the floodplains and so rare outside the floodplains. Thus, the variability of the cold hardiness of the tested

species in terms of *SCPs* within each examined biotope is small, whereas it is significant between biotopes. The results obtained should be taken into account when studying the geographic variability of cold hardiness.

СОСТОЯНИЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ САМОК МУРАВЬЕВ *FORMICA CINEREA* И *LASIUS FULIGINOSUS* В ПЕРИОД БРАЧНОГО ЛЁТА

Федосеева Е.Б.

Зоологический музей МГУ им. М.В.Ломоносова, Москва,
elfedoseeva0255@yandex.ru

Брачный лёт – переломный момент в жизни самок муравьев. Для многих из них существование под защитой материнского гнезда завершается, и следующее за лётом расселение с высокой вероятностью грозит гибелью от множества причин. Благополучный исход возможен: 1) если самку примет родительская семья или иная семья своего вида; 2) при ее успешном внедрении в семью другого вида (социальный паразитизм); 3) в случае удачной самостоятельной закладки своего гнезда. В первом варианте самка усилит репродуктивный потенциал семьи, а при ее социотомии войдет в состав новой общины. Во втором варианте она воспользуется готовым гнездом и обеспечением со стороны рабочих неродственного вида, тогда как в третьем – устройство гнезда и забота о первом поколении – целиком ее задачи. Поскольку в первых двух случаях создание новой семьи идет с участием рабочих, его назвали зависимым (D-тип), тогда как основание семьи без их участия – независимым (I-тип).

Самки Formicidae, у которых участие рабочих муравьев в основании семьи необязательно, значимо превосходят по содержанию жира на единицу сухого веса самок видов с зависимым типом (Keller, Passera, 1989). На паре *Formica rufa* и *Lasius niger* (виды с D- и I-типом, соответственно) недавно показано, что молодые самки *L. niger* имеют более продвинутые показатели оогенеза и мощности жирового тела (Fedoseeva, Grevtsova, 2020). Цель настоящей работы – проверка универсальности различий в морфо-физиологии самок между видами с D- и I-типом основания семьи. Роды *Formica* и *Lasius* содержат виды как того, так и другого типа, и было логичным протестировать самок альтернативной пары видов из тех же родов. Конкретизируя задачи, следовало: выбрать для сравнения пару *Formica* и *Lasius*, но на этот раз с I- и D-типом, соответственно; определить у молодых самок показатели жирового тела и оогенеза, а также сопоставить их с результатами, полученными для *F. rufa* и *L. niger*.

Материал и методы. У герпетобионта *F. cinerea* самки создают семьи самостоятельно. Вместе с тем, у развитых семей вида есть поликалия с расплодными гнездами, где с рабочими находится расплод старших возрастов. Такая секция с внедрением самки становится полноценной общиной и может отделиться от материнской семьи (Захаров, 2015). Таким образом, *F. cinerea*, имеющий оба способа создания семьи, принадлежит видам I-типа. Поликалия с расплодными гнездами, которые, приобретая собственных самок, становятся новыми семьями – типична для дендробионта *Lasius fuliginosus* (Gaspar, 1965; Захаров, 1991). Не менее типичен для вида и временный социальный паразитизм самок на семьях других видов *Lasius* (Захаров, 2015). Но независимый тип основания семьи у *L. fuliginosus* отсутствует, имеется лишь D-тип.

Крылатые самки *F. cinerea* были собраны в Рязанской обл. в августе 2020 г. вблизи комплекса гнезд вида. Отлов самок *L. fuliginosus* провели в июне 2021 г. во время массового выхода крылатых из гнезда в старой сосне на территории заказника Звенигородской биостанции МГУ, Московской обл. Муравьев помещали в пробирки с 70% этанолом. Вскрытие и фотосъемку экземпляров вели в водном растворе под стереомикроскопом Olympus SZX10 с видеокамерой DeltaPix Invenio-8DII. Удаляли тергиты брюшка, отмечая появление липидных капель, наличие пищи в зобе и средней кишке. Индекс жирового тела определяли по шкале от 0 до 4, которая применялась для сравнения самок *F. rufa* и *L. niger* (Fedoseeva, Grevtsova, 2020), и отвечает встречному разрастанию его слоев – париетального (на склеритах) и висцерального (на внутренних органах). Стадии оогенеза в овариолах оценивали по градации, предложенной Отто (Otto, 1958), где J – начальная, E1 – первичного роста, когда видны границы между половыми клетками, E2 – дифференциации клеток на ооциты и питательные, E3 – опережающего роста терминального ооцита, V – предельного размера терминального ооцита. Серию снимков препарата объединяли в программе Helicon Focus 6.7.1, редактируя затем изображения в Adobe Photoshop CS6.

Результаты. Сравнение выявило явные отличия между видами (табл., рис.). По индексу жирового тела (FB) самки *F. cinerea* превосходили самок *L. fuliginosus*. У первых были хорошо развиты оба слоя плотного жирового тела брюшка, что соответствует значениям индекса 3,5–4; при вскрытии отмечено обильное выделение липидных капель. При этом большая часть овариол у *F. cinerea* находилась в стадии дифференциации E2. Напротив, FB рыхлого полупрозрачного жирового тела *L. fuliginosus*, имел значения 1,5–2,5, что отвечает недоразвитости висцерального слоя, который, одевая яичники и среднюю кишку, оставлял многие органы сво-

Таблица. Показатели состояния внутренних органов крылатых самок, собранных во время брачного лёта

Дата лёта	Вид	FB	ld	Sovl	cr	mg
03.08.2020	<i>Formica cinerea</i>	4	++	E2	—	—
		3,5	++	E2-E3	—	—
		3,5	++	E2	—	—
		3,5	++	E2	—	+
05.06.2021	<i>Lasius fuliginosus</i>	2	—	J	—	+
		2,5	—	J	—	—
		1,5	—	J	—	—

Обозначения: FB – индекс жирового тела, ld –липидные капли, Sovl – стадии овариол в овариях, cr, mg – наличие пищи в зобе и средней кишке, соответственно.

бодными; отсутствовало выделение липидных капель. В свою очередь, овариолы в яичниках находились на начальной стадии J.

Характеристики другой изученной ранее пары видов *Formica* и *Lasius* – диаметрально противоположны (Fedoseeva, Grevtsova, 2020). Если у 7 крылатых самок *F. rufa*, FB не превышал 2, а овариолы в яичниках находились лишь на начальной стадии J, то все 7 самок *L. niger* имели толстое жировое тело (FB = 3,5–4), а в их овариолах наблюдались стадии от E2 до V.

Обсуждение. Как следует из масштабного исследования серии видов Formicidae, включавшей также самок *Formica* и *Lasius*, содержание жира на единицу сухого веса у *L. niger* намного выше, чем у *L. fuliginosus*: 51 и 22%, соответственно. Столь же разительно отличаются самки подродов *Serviformica* (куда входит *F. cinerea*) и *Formica* s. str. Так, у *F. fusca*, *F. gagates* и *F. lemani* (все *Serviformica*) содержание жира составляет 48, 51 и 55%, тогда как у *F. rufa*, *F. pratensis*, *F. lugubris* (все *Formica* s. str.) – всего 10, 12 и 13%, соответственно (Keller, Passera, 1989). Наше исследование доказало, что виды, с I- и D-типами основания семьи отличаются также по развитию жирового тела и зрелости ооцитов в яичниках. Таким образом, самки видов с I-типом приступают к брачному лёту, имея толстое жировое тело и продвинутые стадии оогенеза, а у видов с D-типом они покидают гнездо на более ранних стадиях постимагинального развития. Указанные различия, видимо нашли свое отражения и в сроках брачного лёта. Так, брачный лёт у D-видов проходит весной или в начале лета, некоторые выводят и второе поколение крылатых, тогда как у I-видов лёт растянут, но обычно начинается в середине лета.

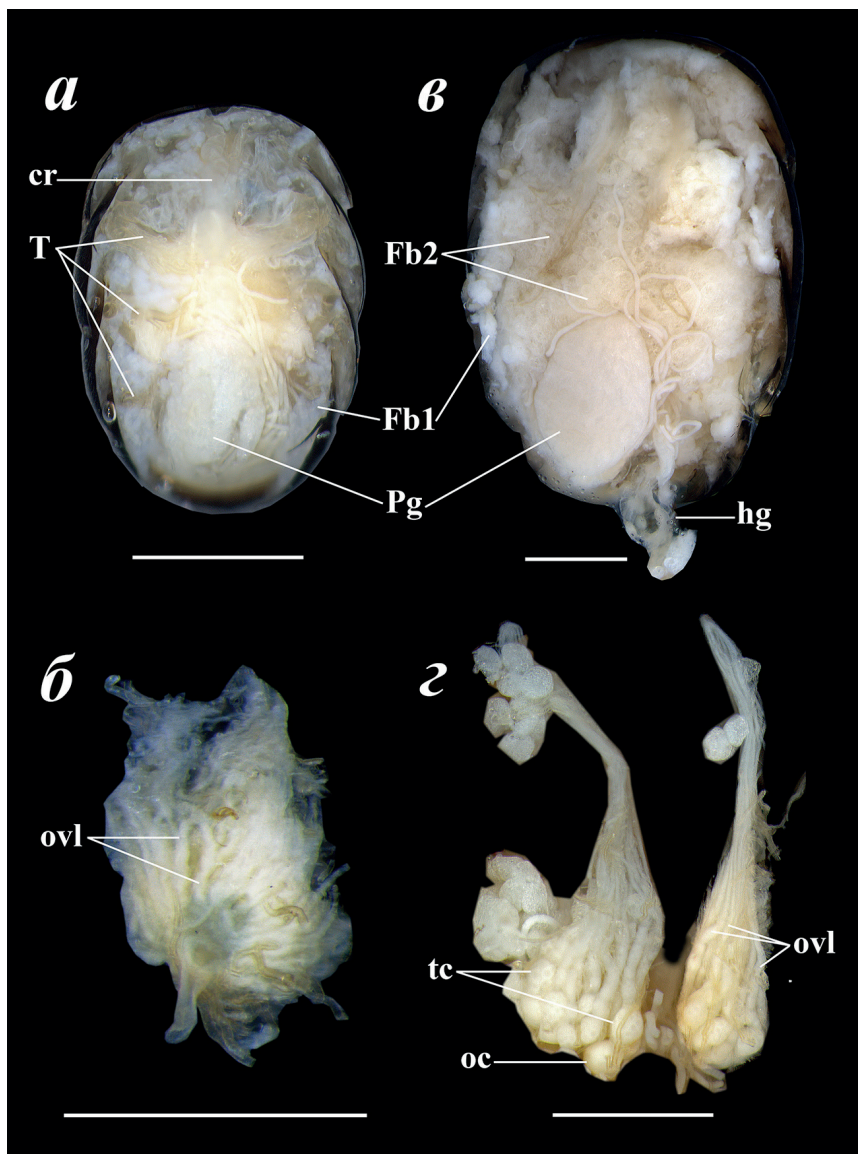


Рис. Жировое тело брюшка и яичники крылатых самок муравьев: *a, б* – *Lasius fuliginosus*; *в, г* – *Formica cinerea*. Обозначения: cr – зоб, Fb1, Fb2 – наружный и внутренний слой жирового тела, hg – задняя кишка, oc – терминальный ооцит, ovl – овариолы, T – трахеи, tc – питательные клетки. Масштабная шкала – 1 мм.

Сбор материала и фотосъемка образцов выполнены благодаря финансовой поддержке по гостеме НИ Зоологического музея МГУ номер ЦИТИС: 121032300105-0.

Литература

- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Захаров А.А. 2015. Муравьи лесных сообществ их жизнь и роль в лесу. М.: КМК Scientific Press. 404 pp.
- Keller L., Passera L. 1989. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera, Formicidae) // *Oecologia*. Vol. 80. P. 236–240
- Otto D. 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa* rufo-pratensis minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen: Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. // *Wissenschaftliche Abhandlungen Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. zu Berlin*. Nr 30. S. 1–169
- Gaspar Ch. 1965. Notes sur l'écologie et l'éthologie des espèces du genre *Lasius* (Hymenoptera Formicidae) // *Insectes Sociaux* 12(3):219-229.
- Fedoseeva E.B. Grevtsova N.A. 2020. Flight muscles degeneration, oogenesis and fat body in *Lasius niger* and *Formica rufa* queens (Hymenoptera: Formicidae) // *Russian Entomological Journal*. T. 29. № 4. P. 410-420.

THE STATE OF INTERNAL ORGANS IN GYNES OF *FORMICA CINEREA* AND *LASIUS FULIGINOSUS* ANTS DURING NUPTIAL FLIGHT

Fedoseeva E.B.

Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow

Young gynes of *Lasius niger* and *Formica rufa* differ greatly in fat content per unit of dry weight (Keller, Passera, 1989), as well as in thickness of fat body and stage of oogenesis (Fedoseeva, Grevtsova, 2020). In gynes of the first species, the gaster fat body is massive, and ovarioles contain mature oocytes, whereas the second ones have ovarioles at initial stage and a thin fat body. *L. niger* belongs to species with an independent mode of colony foundation – I, and *F. rufa* – to species with a dependent mode – D. The universality of difference between D- and I-gynes in physiological state was tested on an alternative pair of species: *F. cinerea* (I) and *L. fuliginosus* (D). Both the autopsy of alates and the description of their internal organs were performed according to the method used for *L. niger* and *F. rufa*. The comparison confirmed that D-gynes in nuptial flight period unlike I-gynes have a less developed fat body and the ovarioles at the initial stage of oogenesis.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ РАБОЧИХ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП У РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Гревцова Н.А.

НИЦ «Курчатовский институт», г. Москва
grev-natik@yandex.ru

Считается, что функции, выполняемые муравьями, меняются с возрастом особей. У рыжих лесных муравьев (группа видов *Formica rufa*) молодые рабочие первые 40 дней находятся в гнезде и занимаются уходом за расплодом. Затем рабочие переходят к внегнездовой деятельности, становясь фуражирами и строителями (Длусский, 1967). Предполагают, что переходной функциональной группой от внутри- к внегнездовой деятельности – являются муравьи-носильщики, которые транспортируют расплод и молодых рабочих. Процессы переноса возникают в разных случаях. Это может быть транспортировка рабочих в основное гнездо весной из зимовочных камер, обмена населением (рабочими, самками и расплодом) между гнездами одной колонии, переселение при смене местоположения гнезда. Известно, что переносимые особи обладают хорошо развитым жировым телом (Kneitz, 1964). В работах Отто (Otto, 1958) и Кнайтца (Kneitz, 1969) показано, что молодые рабочие особи имеют развитые яичники, в которых формируются кормовые яйца. Цель данной работы – охарактеризовать состояние жирового тела и яичников у фуражиров, носильщиков и транспортируемых муравьев на разных этапах сезона активности семьи.

Материал и методы. Материал собирали в поселениях рыжих лесных муравьев в период их активности (март–октябрь) в 2015–2021 гг. в 3-м, 8-м и 15-м кварталах заказника Звенигородской биостанции (Московская обл., Одинцовский р-н). Под наблюдением находился 21 муравейник, из них 16, с диаметром купола 45–100 см, и 5, с диаметром купола 110–195 см. Каждые 10 дней брали пробы рабочих (в среднем по 15 особей) с поверхности купола (88 проб, 1123 особи), которые служили для определения характеристик особей, появляющихся так или иначе вне гнезда. Два-три раза за сезон на территории брали пробы рабочих, хорошо отличимых по поведению: фуражиров с кормовых деревьев (12 проб, 177 особей), носильщиков и транспортируемых особей с обменных дорог (28 проб, 336 особей). Собранный материал помещали в пробирки с 96% этанолом.

Поскольку носильщиков и транспортируемых муравьев было сложно разделять при отлове, то их собирали несколькими способами: 1) каждую пару носильщика и транспортируемого помещали в отдельную пробирку (4 пробы, 42 пары); 2) в одну пробирку собирали все пары (7 проб, 132 особи), 3) носильщики с личинками или куколками (3 пробы, 21 особь), и 4) попытки раздельно собирать носильщиков и транспортируемых (предполагаемые носильщики: 8 проб, 59 особей; предполагаемые транспортируемые: 6 проб, 40 особей). В таблице 1 транспортируемые и носильщики указаны под общим названием рабочие особи с обменных дорог. Для каждой выборки приведены предварительные результаты по разделенным парам: носильщиков и транспортируемых внутригнездовых рабочих, отмечены курсивом.

Собранные экземпляры препарировали под стереомикроскопом, определяя при этом у каждого состояние жирового тела и яичников. Мощность жирового тела (ЖТ) оценивали по шкале от 0 до 4 баллов. Шкала отвечает встречному разрастанию париетального и висцерального слоев (детальное описание дано в более ранних работах – Федосеева, 2018; Fedoseeva, Grevtsova, 2020). В настоящей работе проведено укрупнение градаций: у экземпляров с ЖТ, равным 3–4 балла, оно оценивалось как мощное; с ЖТ, равным 1,5 и менее 3 баллов – как средней мощности, а при значениях ЖТ менее 1,5 баллов – как низкой мощности.

Состояние яичников определяли, используя классификацию фаз развития ovaries, разработанную Отто для рабочих *Formica s.str.* (Otto, 1958). Она включает серию фаз, отражающих изменения, хорошо заметные под стереомикроскопом: начальную фазу (J), на которой все яйцевые трубочки яичника белые, тонкие, равномерно-расширяющиеся по направлению к яйцеводу; фазу начального роста (E_1), на которой в нижней части трубочек опознаются первые клетки; среднюю фазу роста (E_2), на которой становятся видны различия между ооцитами и питательными клетками, а длина самих трубочек увеличена; фазу перед завершением роста (E_3), на которой размер старейшего ооцита заметно превосходит вышележащие; далее следует фаза завершающего роста (V), на которой ооцит достигает максимального размера и становится кормовым яйцом. Последующие фазы резорбции – R_1 , R_2 и дегенерации – D. В данной работе мы объединили фазы в группы, выделив стадию функционирующих яичников (фазы J–V) и стадию дегенерации (фазы R_1 –D). В дальнейшем физиологический возраст муравьев определяли по выделенным стадиям развития яичников и мощности жирового тела. Физиологически молодыми считали особей с мощным жировым телом и функционирующими яичниками, в которых развиваются кормовые

яйца, а физиологически зрелыми считали муравьев с деградирующими овариями и жировым телом низкой мощности.

Для выявления сезонных изменений в функциональных группах, выборки каждой объединили в соответствии с весной, летом и осенью. Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Microsoft Excel. Поскольку распределения исследованных характеристик для всех выборок достоверно отличались от нормального, о наличии статистически значимых различий между независимыми сравниваемыми выборками судили по U-тесту Манна-Уитни.

Результаты. Весной физиологически молодые особи присутствовали во всех весенних выборках: на куполе (где встречаются все функциональные группы) 46% особей имели высокое и среднее значение ЖТ; среди рабочих с обменных дорог их доля составила 42%, а среди рабочих на кормовых деревьях – 13,6% ($p=0,0001$, см. табл.1). Функционирующими яичниками обладали: 52% особей с купола и 69,1% муравьев на обменных дорогах, и даже на кормовых деревьях их доля составила 38% ($p=0,04$). У предполагаемых носильщиков и особей с расплодом (53 экземпляра) жировое тело было развито слабо. Из них более половины (28 особей) имели функционирующие яичники.

Летом во всех группах отсутствовали особи с мощным жировым телом. Доля особей с функционирующими яичниками на куполе составила 32%, т.е. упала на 20%. В свою очередь, на кормовых деревьях она составила лишь 4%. При этом среди участников переносов (носильщиков и транспортируемых) доля муравьев с функционирующими яичниками оставалась прежней ($p=0,001$). Среди 18 носильщиков, переносивших коконы, 13 были с функционирующими яичниками.

В осеней выборке муравьев с поверхности купола 17% особей имели высокое и среднее значение ЖТ, значимо отличаясь от выборок других функциональных групп ($p=0,0001$), при этом рабочие с функционирующими яичниками здесь были единичны. Среди участников переносов высокое и среднее значение ЖТ имели 31% и 11,5% особей, соответственно, а доля особей с функционирующими яичниками составила 40,2%, т.е. была ниже, чем весной и летом ($p=0,003$). При этом у предполагаемых носильщиков мощность ЖТ была низкой (в среднем не более 1 балла), а яичники находились на стадии деградации; у предполагаемых внутринездовых (транспортируемых) особей мощность жировой ткани соответствовала средней ЖТ, причем у 5 из 6 особей яичники функционировали. Что касается осенней выборки рабочих с кормовых деревьев, то объем проб, собранных за эти годы оказался недостаточен для адекватного сравнения, поэтому данные по ним не приводятся (табл. 1).

Таблица 1. Изменение физиологического состояния рабочих рыжих лесных муравьев разных функциональных групп с весны по осень

рабо- чие особи	характеристика	весна	лето	осень
с поверхности купола	доля особей с ЖТ средней мощности, %	31	38	13
	доля особей с высокой мощности ЖТ, %	15	0	4
	доля особей с функционирующими яичника- ми, %	52	32	10
	доля особей с кормовыми яйцами, %	17	14	8
с кормовых деревьев	доля особей с ЖТ средней мощности, %	12	1,9	-
	доля особей с высокой мощности ЖТ, %	1,6	0	-
	доля особей с функционирующими яичника- ми, %	38	4	-
	доля особей с кормовыми яйцами, %	19,4	1,9	-
с обменных дорог	доля особей с ЖТ средней среди всех участни- ков транспортировки, %	20	20,6	11,5
	-среди предполагаемых носильщиков, %	21	34,3	0
	-среди предполагаемых внутригнездовых, %	19,4	33,3	16,7
	доля особей с высокой мощности ЖТ среди всех участников транспортировки, %	22	1,5	31
	-среди предполагаемых носильщиков, %	2,6	2,9	0
	-среди предполагаемых внутригнездовых, %	38,7	0	66,7
	доля особей с функционирующими яичниками среди всех участников транспортировки, %	69	65	40
	-среди предполагаемых носильщиков, %	76	65,7	0
	-среди предполагаемых внутригнездовых, %	87,1	100	83
	доля особей с кормовыми яйцами среди всех участников транспортировки, %	14,8	47,1	18,4
	-среди предполагаемых носильщиков, %	7,9	62,9	0
	-среди предполагаемых внутригнездовых, %	38,7	33,3	33

Как следует из полученных данных, весной и летом состав всех трех функциональных групп по ЖТ был неоднороден. Пожалуй, лишь осенью по этой характеристике оказались единообразны носильщики, у которых все 100% особей имели минимальный ЖТ. При этом весной, если судить по рабочим с минимальным ЖТ, из всех трех групп их было меньше всего среди внутригнездовых рабочих (41,9%), и больше всего среди фуражиров (86,4%), тогда как носильщики занимали промежуточное положение (76,4%) между ними. В свою очередь, летом доля рабочих с минимальным ЖТ стала примерно одинаковой у носильщи-

ков и внутригнездовых рабочих (62,8% и 66,7%, соответственно), но оказалась велика у фуражиров (98,1%). Таким образом, доля особей с минимально развитым жировым телом от весны к лету росла среди фуражиров и внутригнездовых рабочих, а среди носильщиков наоборот убывала. Дифференциация по ЖТ между двумя последними группами была наиболее выражена осенью, когда у внутригнездовых рабочих доля особей с минимальным ЖТ составила всего 16,6%, а у носильщиков достигла 100%. Получается, что у внутригнездовых рабочих между весной и осенью доля особей с минимальным ЖТ сначала росла, а потом уменьшалась, тогда как у носильщиков тенденция была обратной – доля особей с минимальным ЖТ от весны к лету уменьшалась, но с лета к осени – увеличивалась.

Весной и летом состав всех трех функциональных групп по фазам развития овариев был тоже неоднороден. Только летом по этой характеристике оказались единообразны внутригнездовые, у которых все 100% особей имели функционирующие яичники. При этом весной, если судить по рабочим с функционирующими яичниками, из всех трех групп их было меньше всего среди фуражиров (38%), и больше всего среди внутригнездовых (87,1%), тогда как носильщики занимали промежуточное положение (76%) между ними. Летом доля рабочих с функционирующими яичниками увеличилась у внутригнездовых рабочих (100%), а у носильщиков и фуражиров снизилась (65,7% и 4%, соответственно). Соответственно, доля особей с функционирующими яичниками от весны к лету росла среди внутригнездовых особей и наоборот убывала у носильщиков и фуражиров. Дифференциация между группами внутригнездовых рабочих и носильщиками была наиболее выражена осенью, когда у внутригнездовых рабочих доля особей с функционирующими яичниками составила 83%, а у носильщиков - 0%. Получается, что у внутригнездовых рабочих между весной и осенью доля особей с функционирующими яичниками сначала росла, а потом уменьшалась, тогда как у носильщиков доля таких особей постепенно снижалась с весны к лету, упав до 0% осенью. При этом у носильщиков доля особей с кормовыми яйцами выросла к лету на 55% и уменьшилась до 0% к осени, тогда как среди внутригнездовых их доля на протяжении всего сезона активности была примерно одинаковой.

Таким образом, в течение сезона активности функциональные группы, выделенные по месту и форме активности (фуражиры на кормовых деревьях, носильщики и транспортируемые муравьи на обменных дорогах) в основном неоднородны и по мощности жирового тела, и по фазам развития яичников. К исключениям можно отнести: осенних носильщиков: все они имели слабо развито жировое тело, и лишь у 4% из них яич-

ники функционировали. Тем не менее, по представительности муравьев с изученными характеристиками видимо можно судить о физиологическом возрасте рабочих, составляющих конкретную функциональную группу на разных фазах годового цикла семьи рыжих лесных муравьев.

Литература

- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Федосеева Е.Б. 2018. Трофические яйца у рабочих муравьев - закономерность или отклонение? // Муравьи и защита леса (Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума 20-24 августа 2018 года). С. 20–24.
- Fedoseeva E., Grevtsova N. 2020. Flight muscles degeneration, oogenesis and fat body in *Lasius niger* and *Formica rufa* queens (Hymenoptera: Formicidae). Russian Entomological Journal, 29(4), 410–420.
- Kneitz G. 1964. Saisonales trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst. (Formicidae, Gen. Formica) // Insectes Soc. Vol. 11. No 2. P.105-130.
- Kneitz G. 1969. Jahreszeitliche Veränderungen der Ovariolenzustände in der Arbeiterinnenkaste des Waldameisenstaates von *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) // Zoologischer Anzeiger Supplement. Bd. 33. Verh.Zool. S. 209-215.
- Otto D. 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa* rufo-pr. minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen: Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldemeise. Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss, Berlin. Nr 30. S.1-169.

SEASONAL CHANGES IN THE PHYSIOLOGICAL STATE OF RED WOOD ANT WORKERS FROM DIFFERENT FUNCTIONAL GROUPS

Grevtsova N.A.

National Research Center “Kurchatov institute”, Moscow

The paper is about seasonal changes in the physiological state of different functional groups of red wood ants. The following functional groups of ants have been studied: foraging from foraging trees, transporting and transported (inside-workers) workers during transfers. The state of both the fat body and the reproductive system were assessed. In spring and summer, the composition of all three functional groups for developed fat body and the state of ovaries was heterogeneous. A greater difference between transporting and transported is noted in autumn. In autumn transporting ants belong to groups of outside- workers, who are characterized by reduced fat- body and reduced ovarioles. In contrast, inside-workers had the thickest fat body and functioning ovaries with trophic eggs. In the group of foraging from fodder trees, there are functioning ovaries only in the spring. The transporters are an intermediate functional group between inside- and out- of the nest worker ants.

СВЯЗАННАЯ С СЕЗОННОСТЬЮ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИЩЕВОГО СТАТУСА РАБОЧИХ ОСОБЕЙ У РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Яковлев И.К.¹, Тиунов А.В.², Резникова Ж.И.^{1,3}

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

³Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск,

ivaniakovlev@gmail.com

Различия в питании играют решающую роль в разделении труда и развитии морфологических каст у общественных насекомых, тогда как влияние пищевого статуса на поведенческую специализацию рабочих остается изученным недостаточно. Сезонные изменения трофического статуса рабочих *Formica aquilonia*, собранных из четырех пространственных зон: внутри и на поверхности гнезда, часть кормового участка на поверхности земли (охотники) и с колоний тлей, были оценены по сухому весу, элементному и изотопному составу углерода и азота тканей груди и брюшка.

Сезонное увеличение уровня жировых запасов от лета к осени/весне характерно для всех групп и более выражено у внутригнездовых рабочих осенью, а у фуражиров оно сопровождается признаками голодания после зимовки. Рабочие с поверхности гнезда обладают промежуточным трофическим статусом между внутригнездовыми и фуражирами. Среди внегнездовых рабочих наименьшие жировые запасы отмечаются у сборщиков пади. Различия в изотопной подписи углерода и соотношении C:N грудного отдела между внутригнездовыми и фуражирами могут быть связаны с устойчивыми во времени различиями в питании, активности желез и развитии тканей. С увеличением размера тела у рабочих с поверхности гнезда и из него снижается %N груди, а у охотников наоборот – увеличивается, но у фуражиров с колоний тлей такая связь отсутствует. Это сближает внутригнездовых рабочих *F. aquilonia* с насекомыми-фитофагами, а фуражиров – с рабочими-солдатами полиморфных видов муравьев и с хищными насекомыми, для которых характерно более высокое %N и его рост с размером тела. В целом, баланс метаболических запасов рабочих у рыжих лесных муравьев связан с сезонными особенностями семьи и смещен в сторону трансформации углеводов и накопления жировых резервов у рабочих, занятых внутри и на гнезде, тогда как у фуражиров он выражается в большем накоплении

азота/белка. Представленные данные позволяют по-новому взглянуть на механизмы регуляции баланса питательных веществ во взрослой жизни рабочих особей и оценить участие разных функциональных групп в динамике питания и запасаения веществ на уровне семьи муравьев.

SEASONAL AND TASK-SPECIFIC VARIATION IN NUTRITIONAL STATE OF RED WOOD ANT WORKERS

Iakovlev I.K.¹, Tiunov A.V.², Reznikova Zh.I.^{1,3}

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

³Novosibirsk State University, Novosibirsk

Nutritional differences play a key role in the division of labor and the development of morphological castes in social insects, whereas the influence of nutritional state on the behavioral specialization of workers remains poorly understood. Seasonal changes in the nutritional state of *Formica aquilonia* workers collected from four spatial zones of ant colony (inside the nest, on the nest mound, foraging for prey on the ground surface, foraging for sugar substrates on trees) were estimated according to the dry weight, elemental and isotopic composition of C and N in tissues of thorax and abdomen.

The seasonal increase in fat reserves from summer to autumn/spring is typical of all task groups and is more pronounced in inner-nest workers in autumn, while in foragers it is accompanied by evidence of post-wintering fasting. On-nest workers have an intermediate nutritional state between nurses and foragers. Among the out-nest workers the lowest fat reserves are found in the collectors. Differences in carbon isotopic signature and C:N ratio of the thorax between nurses and foragers may be related to time-sustained differences in nutrition, gland activity and tissue development. As the body size increases, the %N of the thorax decreases in inner-nest and on-nest workers, while conversely, it increases in protein foragers (hunters), but there is no such relationship in carbohydrate foragers (collectors of plant sap and honeydew). This brings foragers of *F. aquilonia* closer to the majors of polymorphic ant species and to predatory insects, which are characterized by a higher %N and its increase with body size, while nest workers are closer to phytophagous insects. In general, the balance of metabolic stores of workers in red wood ants is confined to the annual life cycle of the colony and is shifted towards carbohydrate transformation and accumulation of fat reserves in inner-nest and on-nest workers, while in foragers it is expressed in greater accumulation of nitrogen/protein. The presented data allow us to take a new look at the mechanisms of regulation of nutrient balance during the adult life of the workers and to evaluate the participation of different worker task groups in the trophic dynamics and accumulation of nutrients at the colony level in ants.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИЗОЛЯТОВ *WOLBACHIA* МУРАВЬЕВ УМЕРЕННОГО И ТРОПИЧЕСКОГО ПОЯСОВ

Рябинин А.С., Быков Р.А., Илинский Ю.Ю.

ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск,
art@ryabinin.net

Муравьи – группа перепончатокрылых насекомых, играющая ключевую роль в формировании структуры и функционировании большинства наземных экосистем (Hölldobler, Wilson, 1990; Del Toro et al., 2012). Симбиотические отношения связывают муравьев со многими насекомыми, растениями и бактериями (Zientz et al., 2005). Среди эндосимбиотических бактерий, встречающихся у муравьев, особый интерес представляют бактерии *Wolbachia*. Известно, что эти эндосимбионты влияют на репродуктивную систему хозяина, индуцируя ряд эффектов (в частности, цитоплазматическую несовместимость, партеногенез, феминизацию и андрокрид), которые обеспечивают благоприятные условия для размножения эндосимбионта и передачи его следующему поколению (Engelstadter, Hurst, 2009). Активно развивающимся направлением является использование *Wolbachia* в качестве средства борьбы с трансмиссивными патогенами (например, лихорадкой Денге), а также с различными видами вредителей (Ross et al., 2019). До настоящего времени исследования симбиотической бактерии *Wolbachia* у муравьев в основном были посвящены только муравьям тропического пояса (Russell et al., 2009; Russell et al., 2012; Ramalho et al., 2020), в то время как для муравьев, обитающих в умеренном поясе таких работ крайне мало (Wenseleers, 2001; Viljakainen et al., 2008).

Целью настоящей работы является сравнение изолятов *Wolbachia* у муравьев, населяющих умеренный и тропический пояса. Для достижения данной цели были поставлены следующие **задачи**: выявить изоляты *Wolbachia* у муравьев умеренного пояса, с дальнейшим сравнением их с доступными в открытых источниках данными об изолятах эндосимбионта, встречающихся у муравьев тропического пояса.

Материалы и методы. Проведен скрининг эндосимбионта *Wolbachia* у 12 видов из родов *Camponotus*, *Cataglyphis*, *Formica*, *Lasius*, *Myrmica*, *Leptothorax* и *Tetramorium* (таблица). В ходе исследования было проанализировано 120 образцов из Новосибирской (83 образца), Курганской (10) областей и Республики Саха (Якутия) (27 образцов). Сбор материа-

ла проведен на маршрутах. Муравьев брали из гнезд, по 10–15 особей. Материал фиксировали в 96% этаноле.

Для выявленных изолятов были получены последовательности пяти генов системы мультилокусного типирования (MLST – Multilocus sequence typing) *Wolbachia* (Baldo et al., 2006). Данные по разнообразию

Таблица. Список видов муравьев, использованных в анализе

Вид	Источник		Инфицированность <i>Wolbachia</i>
	наши сборы	PubMLST	
<i>Aenictus</i> sp.	–	+	+
<i>Anoplolepis gracillipes</i> (2 изолята)	–	+	+
<i>Azteca</i> sp.	–	+	+
<i>Camponotus</i> sp. (2 изолята)	–	+	+
<i>Camponotus leonardi</i>	–	+	+
<i>C. pennsylvanicus</i>	–	+	+
<i>C. saxatilis</i>	+	–	–
<i>C. textor</i>	–	+	+
<i>Cardiocondyla</i> sp.	–	+	+
<i>Cataglyphis aenescens</i>	+	–	–
<i>Cephalotes atratus</i> (6 изолятов)	–	+	+
<i>Crematogaster</i> sp.	–	+	+
<i>Dorymyrmex elegans</i>	–	+	+
<i>Formica occulta</i>	–	+	+
<i>F. candida</i>	+	–	+
<i>F. cunicularia</i>	+	–	+
<i>F. fusca</i>	+	–	+
<i>F. polycтена</i>	+	–	+
<i>F. rufa</i>	+	–	+
<i>F. sanguinea</i>	+	–	+
<i>Lasius fuliginosus</i>	+	–	–
<i>Leptogenys</i> sp.	–	+	+
<i>Leptomyrmex</i> sp. (2 изолята)	–	+	+
<i>Leptothorax acervorum</i>	+	–	–
<i>Metapone madagascaria</i>	–	+	+
<i>Monomorium chinense</i>	–	+	+
<i>Myrmecorhynchus</i> sp.	–	+	+
<i>Myrmica incompleta</i>	–	+	+
<i>M. rubra</i>	+	–	–
<i>Notoncus</i> sp.	–	+	+
<i>Ochetellus glaber</i>	–	+	+
<i>Ocymyrmex picardi</i>	–	+	+
<i>Odontomachus clarus</i>	–	+	+
<i>Paratrechina</i> sp.	–	+	+
<i>Paratrechina longicornis</i> (2 изолята)	–	+	+
<i>Pheidole coloradensis</i>	–	+	+
<i>Ph. gatesi</i>	–	+	+

<i>Ph. micula</i>	—	+	+
<i>Ph. minutula</i>	—	+	+
<i>Ph. obtusospinosa</i>	—	+	+
<i>Ph. plagiara</i>	—	+	+
<i>Ph. planifrons</i>	—	+	+
<i>Ph. sauberi</i>	—	+	+
<i>Ph. vallicola</i>	—	+	+
<i>Pheidole</i> sp. (3 изолята)	—	+	+
<i>Polyergus breviceps</i>	—	+	+
<i>Polyrhachis vindex</i>	—	+	+
<i>Pseudomyrmex apache</i>	—	+	+
<i>Rhytidoponera metallica</i>	—	+	+
<i>Solenopsis invicta</i>	—	+	+
<i>Solenopsis</i> sp.	—	+	+
<i>Stenamma snellingi</i>	—	+	+
<i>Technomyrmex albipes</i>	—	+	+
<i>Tetramorium caespitum</i>	+	—	—
<i>Wasmannia</i> sp.	—	+	+

Wolbachia у муравьев, распространенных в тропиках, были получены из открытой базы данных PubMLST (Jolley et al., 2018), всего 54 изолята (табл. 1), охарактеризованных по всем пяти генам MLST. Сравнительный анализ изолятов бактерии проводился в программе MEGA6 путем построения филогенетических деревьев, а также путем оценки генетического расстояния (p-distance).

Результаты и обсуждение. *Wolbachia* обнаружена у 6 видов исследованных муравьев, все они относятся к роду *Formica*. У вида *F. fusca* обнаружен уникальный гаплотип симбионта. Проведенный молекулярно-генетический анализ изолятов *Wolbachia* показал низкое генетическое разнообразие эндосимбионта у муравьев, обитающих в умеренном поясе, т.е. выявленные изоляты генетически близки друг к другу (p-distance ~ 0,017). У тропических видов муравьев генетическое разнообразие *Wolbachia* оказалось выше (p-distance ~ 0,042). На филогенетическом дереве изоляты *Wolbachia* из муравьев умеренных широт располагаются обособленно от остальных. На основании проведенного анализа можно заключить, что *Wolbachia* у муравьев умеренного пояса отличается от изолятов симбионта, распространенных у муравьев тропического пояса. Низкое генетическое разнообразие *Wolbachia* у муравьев умеренных широт и его отличие от данных по тропическим широтам, вероятно, может быть связано в большей степени с биологией самой бактерии, а именно с путями и механизмами её распространения внутри видов и между видами. Однако в этой области в настоящее время больше предположений, чем конкретных данных.

Литература

- Baldo L., Dunning Hotopp J.C., Jolley K.A., Bordenstein S.R., Biber S.A., Choudhury R.R., Hayashi Ch., Maiden M.C.J., Tettelin H., John H. Werren J.H. 2006. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis* // *Applied and environmental microbiology*. Vol. 72. No. 11. P. 7098–7110.
- Del Toro I., Ribbons R.R., Pelini S. L. 2012. The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecological News*. Vol. 17. P. 133–46.
- Engelstädter J., Hurst G.D. 2006. The dynamics of parasite incidence across host species // *Evolutionary Ecology*. Vol. 20. P. 603–616.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press. P. 732.
- Jolley K.A., Bray J.E., Maiden M.C. 2018. Open-access bacterial population genomics: BIGSdb software, the PubMLST.org website and their applications. *Wellcome open research*, 3.
- Ramvalho M.O., Moreau C.S. 2020. The evolution and biogeography of *Wolbachia* in ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Diversity*. Vol. 12. No. 11. P. 426.
- Ross P.A., Turelli M., Hoffmann A.A. 2019. Evolutionary ecology of *Wolbachia* releases for disease control // *Annual Review of Genetics*. Vol. 53. P. 93–116.
- Russell J.A., Funaro C.F., Giraldo Y.M., Goldman-Huertas B., Suh D., Kronauer D.J.C., Moreau C.S., Pierce N.E. 2012. A veritable menagerie of heritable bacteria from ants, butterflies, and beyond: broad molecular surveys and a systematic review // *PLoS ONE*. Vol. 7. e51027.
- Russell J.A., Goldman-Huertas B., Moreau C.S., Baldo L., Stahlhut J.K., Werren J.H., Pierce N.E. 2009. Specialization and geographic isolation among *Wolbachia* symbionts from ants and lycaenid butterflies // *Evolution*. Vol. 63. P. 624–640.
- Viljakainen L., Reuter M., Pamilo P., 2008. *Wolbachia* transmission dynamics in *Formica* wood ants // *BMC Evolutionary Biology*. Vol. 8. No. 1. P. 1–8.
- Wenseleers T. 2001. Conflict from Cell to Colony (Doctoral Thesis). Katholieke Universiteit Leuven. P. 205.
- Zientz E., Feldhaar H., Stoll S., Gross, R. 2005. Insights into the microbial world associated with ants // *Archives of microbiology*. Vol. 184. No. 4. P. 199–206.

PRELIMINARY ANALYSIS OF *WOLBACHIA* ISOLATES FROM ANT OF THE TEMPERATE AND TROPICAL ZONES

Ryabinin A.S., Bykov R.A., Ilinsky Y.Y.

FRC Institute of Cytology and Genetics of SB of RAS, Novosibirsk

Ants are found in almost all biocenoses and have a significant impact on the development of ecosystems. *Wolbachia* bacteria are one of the most common endosymbionts in terrestrial arthropods. We screened for the *Wolbachia* endosymbiont 12 species from seven ant genera. The bacterium was found in six ant species of the *Formica* genus. A comparative analysis showed that *Wolbachia* in ants of the temperate zone differs from the isolates common in ants of the tropical zone.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ НАЛИЧИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНА КОНВЕНЦИОНАЛЬНОГО ВИТЕЛЛОГЕНИНА У РАБОЧИХ И КРЫЛАТЫХ ОСОБЕЙ *FORMICA RUFA*

Скобеева В.А.¹, Федосеева Е.Б.²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции,
г. Москва, skobei-khanum@yandex.ru

²МГУ им. М.В. Ломоносова, НИ Зоологический музей, Москва,
elfedoseeva0255@yandex.ru

Для видов *Formica* из подрода *Formica* s.str. – *F. lugubris*, *F. polyclena* и *F. pratensis* – установлено, что в период весенней активизации среди рабочих на муравейниках от 33 до 80% составляли особи с кормовыми яйцами в яичниках (Федосеева, 2018). Сравнение весенних, летних и осенних выборок из гнезд *F. rufa* Звенигородской биостанции МГУ показало, что в мае доля таких муравьев максимальна (Гревцова, 2018). Это перезимовавшие молодые рабочие с функционирующими яичниками, содержимое которых – пищевой ресурс для личинок 1-го весеннего поколения рыжих лесных муравьев (Kneitz, 1969), развивающихся в марте-апреле, когда фуражировка семей отсутствует или неустойчива. Первое поколение часто называют половым, т.к. семьи рыжих лесных муравьев наряду с рабочими имаго выводят и крылатых; выплод имаго проходит в мае, а брачный лёт – в мае-июне (Захаров, 2015).

Рабочие с кормовыми яйцами в яичниках зарегистрированы и в семьях муравьев подрода *Serviformica*, в частности – *F. cinerea* и *F. cunicularia* (Федосеева, 2018). В свою очередь, для *F. fusca* показана экспрессия гена вителлогена – основного белка яиц – в кастах рабочих, выполняющих функции ухода за потомством (Morandin et al., 2019).

В настоящей работе мы определяли возможность экспрессии гена конвенционального вителлогена у *F. rufa*. Следовало установить, существуют ли различия в экспрессии гена между рабочими с кормовыми яйцами и рабочими без них, а также проверить его экспрессию у крылатых обоих полов.

Для анализа были взяты по 15 рабочих особей и по 5 крылатых самок и самцов из трех муравейников *F. rufa* в заказнике ЗБС МГУ, собранных в начале июня 2021 г. После двухчасового охлаждения при +4 °C экзemplары вскрывались под стереомикроскопом MC-4-Zoom и помещались в раствор RNA later; при вскрытии рабочих устанавливали наличие/отсутствие яиц в яичниках. РНК была выделена методом

экстракции с тризолом. Далее она была разведена до концентрации 80–100 нг/мкл и обработана ДНКазой для удаления примеси ДНК. Синтез кДНК проводился с помощью набора MMLV-RT kit компании Евроген. Реакция RT-PCR была проведена с использованием набора SintoL M-428 и амплификатора RocheLightCycler 96 с параметрами, описанными ранее (Morandin et al., 2019), праймеры для конвенционального вителлогенина и референсного белка «домашнего хозяйства» Rpl32 были также взяты из указанной статьи. Для сравнения уровней экспрессии различных генов методом RT-PCR применяют метод нормирования на гены с постоянным уровнем экспрессии. Обычно это так называемые «гены домашнего хозяйства», транскрипты которых необходимы любой клетке. В данной работе в качестве такого гена был взят ген рибосомного белка большой субъединицы рибосомы Rpl32.

Экспрессия гена конвенционального вителлогенина была обнаружена в рабочих особях как имеющих, так и не имеющих кормовые яйца. Экспрессия гена «домашнего хозяйства» Rpl32 детектировалась в среднем на 32,15 цикле амплификации. Экспрессия гена конвенционального вителлогенина детектировалась в среднем на 30,15 цикле амплификации в объединенной выборке рабочих. В выборке рабочих без яиц экспрессия вителлогенина детектировалась на 34,16 цикле, в выборке рабочих с яйцами на 33 цикле амплификации. В выборке крылатых особей экспрессия вителлогенина не обнаружена.

Полученные нами данные подтверждают экспрессию гена конвенционального вителлогенина у рабочих особей *F. rufa* в июне. Назвать значимыми различия в уровне экспрессии у особей с кормовыми яйцами и у особей без них пока нельзя. У крылатых особей экспрессия конвенционального вителлогенина не обнаружена ни у самок, ни у самцов.

Сбор и анатомирование муравьев выполнены благодаря финансовой поддержке по гостеме НИ Зоологического музея МГУ номер ЦИТИС: 121032300105-0.

Литература

- Гревцова Н.А. 2018. Сезонные изменения в размерах муравейников и доле рабочих с кормовыми яйцами у рыжих лесных муравьев // Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Екатеринбург, 20–24 августа 2018 г. Екатеринбург: УГЛТУ. С. 39–44.
- Захаров А.А. 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Т-во научных изданий КМК. 404 с.
- Федосеева Е.Б. 2018. Трофические яйца у рабочих муравьев – закономерность или отклонение? // Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса», Екатеринбург, 20–24 августа 2018 г. Екатеринбург: УГЛТУ. С. 54–59.

- Kneitz G. 1969. Jahreszeitliche Veränderungen der Ovariolenzustände in der Arbeiterinnenkaste des Waldameisenstaates von *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) // Zoologischer Anzeiger Supplement. Bd. 33. Verh. Zool. S. 209–215.
- Morandin C., Hietala A., Helanterä H. 2019. Vitellogenin and vitellogenin-like gene expression patterns in relation to caste and task in the ant *Formica fusca* // Insect. Soc. Vol. 66. P. 519–531.

DETECTION OF CONVENTIONAL VITELLOGENIN GENE EXPRESSION IN WORKERS AND ALATES OF *FORMICA RUFA*

Scobeyeva V.A.¹, Fedoseeva E.B.²

¹Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Biological Evolution

²Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow

In this work we aimed to detect putative expression of conventional vitellogenin gene in workers (with and without trophic eggs in ovaries) but also in alate individuals of *F. rufa*. Ants were collected in June 2019 at Zvenigorod biological Station of MSU. Expression of conventional vitellogenin was detected in all examined workers and was not detected in winged males and females. In workers with eggs vitellogenin amplification was detected at 33 cycle of amplification, in workers without eggs at 34,16 cycle of amplification. Conventional vitellogenin gene expression level in workers with and without eggs in ovaries differed, but sample size was not enough to make statistically significant conclusion.

СРАВНЕНИЕ ЭКСПРЕССИИ ЦИТОХРОМОВ СЕМЕЙСТВА CYP 450 9e2 У РАБОЧИХ ОСОБЕЙ *LASIUS NIGER* И *LASIUS FULIGINOSUS*

Скобеева В.А.¹, Джабраилов В.Д.²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции, г. Москва,
skobei-khanum@yandex.ru;

²Московский физико-технический институт (национальный исследовательский университет),
физтех-школа биологической и медицинской физики, г. Долгопрудный,
dzhabrailov.vd@phystech.edu

Черный садовый муравей *Lasius niger* распространен по всей Палеарктике. Он заселяет все ландшафты, в том числе высоко урбанизированные, где может даже превышать по численности другие виды муравьев (Путятин и др., 2017). В геноме черного садового муравья некоторые локусы, кодирующие цитохромы, представлены многими копиями (Konorov et al, 2017). Такое увеличение копийности сказывается на уровне экспрессии соответствующих генов. Так, цитохромы семейства 9e2 экспрессируются гораздо сильнее, чем гены «домашнего хозяйства» (Zhukova, Scobeyeva, 2021). Способность *L. niger* успешно осваивать городские биотопы может быть связана с усиленной экспрессией цитохромов семейства 9e2, для которых показана способность связываться с микотоксинами, фитотоксинами, гликозидами и терпеноидами (Коноров, Беленикин, 2018). Мы решили проверить, насколько сильно экспрессируются гены цитохромов семейства 9e2 у другого вида рода *Lasius* – *L. fuliginosus*. *L. fuliginosus*, как и *L. niger*, относится к муравьям, способным существовать в условиях города (Klotz et al., 2008). Но, в отличие от последнего, гнездящегося в почве и предпочитающего открытые биотопы, *L. fuliginosus* заселяет почти исключительно участки с древостоем (Ślipiński, Żmihorski, Czechowski, 2012). Свои картонные гнезда эти муравьи строят в основном в стволах и гниющих пнях (Gösswald, 1932). Также, в отличие от *L. niger*, *L. fuliginosus* не является в городе многочисленным и преуспевающим, и мы не ожидали обнаружить у него такой же уровень экспрессии цитохромов 9e2, как у *L. niger*.

30 рабочих особей *L. fuliginosus* были собраны в лесном массиве вблизи станции Удельная в августе 2019 г. и живыми помещены в низкотемпературный морозильник. РНК была выделена в 2021 г. методом экстракции с тризолом, до момента выделения РНК собранный мате-

риал хранился при температуре -70°C . Далее выделенная РНК была разведена до концентрации 80–100 нг/мкл и обработана ДНКазой для удаления примеси ДНК. Синтез кДНК проводился с помощью набора MMLV-RTkit компании Евроген. Реакция RT-PCR была проведена с использованием набора Sintol M-428 и амплификатора RocheLightCycler 96 со следующими параметрами: 1) преинкубация 95°C 2:00, 2) денатурация 94°C 00:15, 3) отжиг 54°C 00:30, 4) элонгация 72°C 1:00, 5) повторение шагов 2–4 40 раз, 6) охлаждение 72°C 2:00. Для амплификации цитохромов семейства 9e2 были использованы праймеры, созданные на основе последовательности локуса 6437 из сборки генома *L. niger* 2017 г. (Kononov et al, 2017). Для сравнения уровней экспрессии различных генов методом RT-PCR обычно используют нормирование на какой-нибудь ген с постоянной экспрессией, необходимый каждой клетке. В нашей работе в этом качестве был использован ген L8, кодирующий белок L8 большой субъединицы рибосомы эукариот.

Выяснилось, что амплификация кДНК, синтезированной с локуса 9e2 у рабочих особей *L. fuliginosus* происходит в среднем на том же цикле, что и амплификация гена L8, иногда L8 детектируется на один цикл раньше. Это сильно отличается от *L. niger*, где экспрессия цитохромов детектируется в среднем на 4 цикла раньше, чем экспрессия L8 (30.22 и 34.54).

Наши предварительные результаты позволяют говорить об усиленной экспрессии амплифицированных генов 9e2 у *L. niger* по сравнению с *L. fuliginosus*.

Литература

- Путятин Т.С., Перфильева К.С., Закалюкина Ю.В. 2017. Типизация городских биотопов на примере мирмекокомплексов Москвы // Зоол. журн. Т. 96. №11. С. 1373–1383.
- Коноров Е.А., Беленикин М.С. 2018. Предсказание лигандов цитохромов P450 подсемейства CYP9E муравьев с использованием онтологий CHEBI химических и биологических характеристик // Биоорг. химия. Т. 44. № 5. С. 514–521.
- Kononov, E.A., Nikitin, M.A., Mikhailov, K.V. Lysenkov S.N., Belenky M., Chang P.L., Nuzhdin S.V., Scobeyeva V. 2017. Genomic exaptation enables *Lasius niger* adaptation to urban environments // BMC Evol. Biol. Vol. 17: 39.
- Zhukova S.S., Scobeyeva V.A. 2021. CYP450 9e2 and odorant receptor expression in black garden ant *Lasius niger* under conditions with different anthropogenic load // Cold Spring Harbour Lab, Biology & Genomics of Social Insects Conference.
- Gösswald, K. 1932. Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. Bd. 142. S. 1–156.
- Klotz J., Hansen L., Pospischil R., Rust M. 2008. Urban ants of North America and Europe. Ithaca, New York: Cornell University Press, xiii + 196 pp.
- Ślipiński P., Żmihorski M., Czechowski W. 2012. Species diversity and nestedness of ant assemblages in an urban environment // Eur. J. Entomol. Vol. 109. N 2. P. 197–206.

COMPARISON OF CYTOCHROMES CYP 450 9e2 FAMILY GENES EXPRESSION IN WORKERS OF *LASIUS NIGER* AND *LASIUS FULIGINOSUS*

Scobeyeva V.A.¹ Dzhabrailov V.D.²

¹Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Biological Evolution;

²The Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University),

Department of Biological and Medical Physics, Moscow

We examined expression of CYP 450 9e2 family genes in *Lasius fuliginosus* with RT-PCR. *L. fuliginosus* is not so numerous in urban areas as *L. niger* and our assumption was decreased level of CYP 450 9e2 genes expression in *L. fuliginosus* workers. Our preliminary results demonstrate enhanced expression of amplified 9e2 genes of *L. niger* compared to *L. fuliginosus*.

9. БИОПОДОБНЫЕ ТЕХНИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

К ВОПРОСУ ОБ ОРИЕНТАЦИИ АНИМАТА: ЗАПОМИНАНИЕ ПУТИ БЕЗ КАРТЫ

Карпов В.Э.

НИЦ «Курчатовский институт»
karpov-ve@yandex.ru

Одной из сложных задач биоинспирированной робототехники является ориентация в пространстве, в том числе – запоминание маршрута движения. В «обычной» мобильной робототехнике для этого используется множество технических подходов, прежде всего – методы семейства т.н. SLAM (Simultaneous Localization And Mapping – одновременная локализация и построение карты). Эти методы используют самые разнообразные средства глобальной и локальной навигации. Сравнительные характеристики некоторых методов SLAM см., например, в работе М. Кузьмина (Kuzmin, 2018). В любом случае, речь в них идет о построении некоторой карты. Но если мы говорим о биоинспирированных подходах, в которых рассматриваются аналоги поведения животных (прежде всего – насекомых), то предположение о наличии такой карты выглядело бы несколько странным. Исходя из этого, представляет интерес построение некоторой «естественной» модели, описывающей запоминание пути. При этом без использования специальных структур данных, карт, списков, а основанной прежде всего на унифицированном механизме формирования ассоциативных связей.

Для подчеркивания биоинспирированности исследуемых принципов и механизмов, будем использовать далее термин «анимат» – искусственная модель животного, – введенный С. Вильсоном (Wilson, 1986). Анимат «живет» в мире сенсорных сигналов; он способен к действиям, изменяющим эти сигналы; ряд сигналов является значимым для него; деятельность анимата направлена на оптимизацию уровня некоторых сигналов.

Рассмотрим следующую задачу. Пусть имеется анимат, снабженный парой глаз-локаторов, идентифицирующих объекты, попадающие в левый и правый секторы. Кроме того, анимат оснащен компасом и «часами», о которых будет сказано дальше. Задача заключается в том, чтобы анимат смог запомнить некий пройденный маршрут и далее воспро-

известии его. Будем полагать, что локаторы определяют лишь обнаружение объектов левым и правым «глазом». Наличие «компас» вполне оправдано. Так, многие муравьи могут использовать свето-компасную ориентацию (Длусский, 1967). Пусть анимат может распознавать ряд объектов $O = \{o_i\}$, а его сенсорная система представлена множеством элементарных детекторов, каждый из которых отвечает за регистрацию элементарного события (левый «глаз» видит объект o_1 , правый – o_2 , угол ориентации равен a_2 и т.п.). Показания компаса также могут быть дискретными. При таких соглашениях будем считать, что анимат оснащен множеством двоичных датчиков. Это означает, что наблюдаемая в момент времени сцена представлена множеством кадров, каждый из которых – это вектор $S = \{s_i\}$, $s_i = 0, 1$, $i = 1..n$. Иными словами, если сенсорная система анимата умеет распознавать 10 объектов, то вектор S будет состоять из 10 элементов, значения каждого из которых s_i – либо 0 (объект i не вижу), либо 1 (объект i обнаружен).

Здесь и далее мы будем использовать следующую терминологию: кадр – это текущее состояние сенсорных элементов, а сцена – это уже некоторая последовательность кадров вместе с тем, что можно назвать контекстом (далее в роли контекста будет выступать множество ассоциативных вершин и вершины-счетчики, об этом ниже). Пусть анимат движется по некоторому маршруту, см. рис. 1, а. На рис. 1, б представлен тот же маршрут с точки зрения сенсорной системы робота. Видно, что часть объектов не попадает в зону действия сенсорной системы, а многие объекты продублированы. Это связано с тем, что во время движения наблюдаемые объекты какое-то время остаются в зоне видимости.

Память анимата состоит из элементов 4-х типов: сенсорные элементы $S = \{s_i\}$, ассоциативные $T = \{t_i\}$, элементы-счетчики $C = \{c_i\}$ и эффекторные (или моторные) элементы $A = \{a_i\}$. Все эти элементы могут находиться в одном из двух состояний – 0 или 1. Сенсорные элементы отвечают за регистрацию текущего наблюдения (кадра) согласно (1). Эффекторные элементы определяют производимое в данный момент времени действие (движение вперед, поворот налево/направо). Элементы t_i отвечают за процессы формирования ассоциаций (это – рабочие элементы), а элементы-счетчики отвечают за представление времени в системе. Связи между элементами формируются динамически. При этом элементы T возбуждаются только тогда, когда возбуждены все входящие в них связи (активны источники), а само возбужденное состояние сохраняется в течение некоторого времени. Длительность этого периода остаточной активности играет важную роль при воспроизведении маршрута.

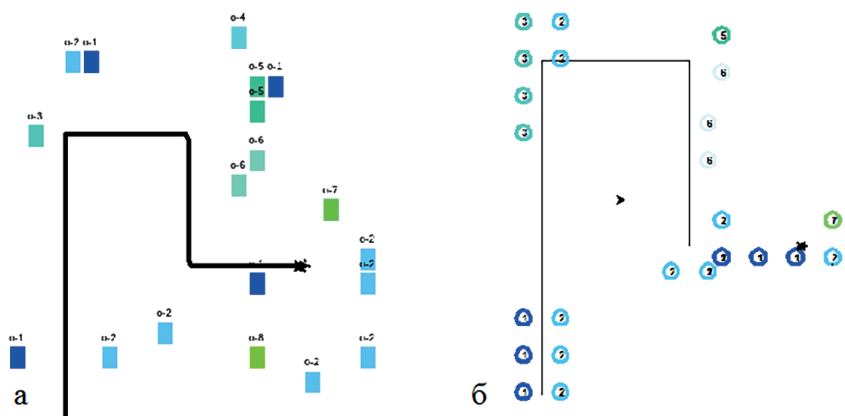


Рис. 1. а) Реальный маршрут движения робота, б) маршрут с точки зрения сенсорной системы робота.

Изначально все элементы ассоциативного типа находятся в невозбужденном состоянии. В некоторый момент времени возбуждается подмножество сенсорных вершин. Среди множества ассоциативных элементов ищется такой, у которого есть связь со всеми возбужденными элементами сенсорного слоя. Если такой не найден, то из множества свободных ассоциативных элементов выбирается некоторый, и ему назначаются связи с текущими активными элементами сенсорного слоя. При этом сформированный элемент получает тип – ассоциацию 1-го уровня.

В общем виде элементы ассоциативного слоя T описываются тройкой вида $t = \langle I, L, a \rangle$. Здесь I – список вершин сенсорного уровня, L – уровень элемента, a – значение активности (0, 1). Для элементов первого уровня ассоциаций $I = \{s_i \mid s_i \in S, s_i = 1\}$, $L = 1$. Будем обозначать такие элементы как t^i . Таким образом, элементы t^i отвечают за представление текущего наблюдаемого кадра. Фактически, здесь происходит отображение множества сенсоров S в множество элементов 1-го уровня $L1 = \{t^i\}$. Запишем это в операторной нотации: $L1 = F(S)$.

Поскольку активность ассоциативных вершин сохраняется в течение некоторого времени, то одновременно могут быть активны несколько вершин уровня $L1$. Аналогичным образом формируются ассоциативные вершины уровня 2: $L2 = F(L1)$. Если вершины уровня $L1$ – это мгновенное состояние сенсорной системы, то ассоциации уровня 2 определяют уже комбинации (но не последовательности) кадров. Для определения последовательности наблюдаемых роботом кадров используются специальные элементы-счетчики. Некоторые аналоги таких

вершин-счетчиков наблюдаются в природе. Так, нейробиологи говорят о наличии специальных временных клеток (time cells), отвечающих за организацию внутренних часов, см. (Hastings, Maywood, Brancaccio, 2019, Mieda, 2019). Наличие внутренних «часов» чревато появлением дополнительных сложностей и искусственных допущений, связанных с определением периода таймера, привязкой к двигательной активности и пр., поэтому здесь выбран иной путь. В предлагаемой модели элементы-счетчики s_i последовательно возбуждаются по наступлению событий – изменению состояния множества вершин уровня 2. Это не противоречит нейробиологическим моделям, в которых описывается наличие активности пространственно-временных нейронов при регистрации внешних событий (изменений) (MacDonald и др., 2011). Элементы третьего уровня ассоциаций $L3$ активируются элементами $L1$, сигналами от счетчиков C и эффекторных элементов A , что формально записывается так: $L3 = F(L2 \dot{\cup} C \dot{\cup} A)$. Условно такая схема образования ассоциаций представлена на рис. 2,а.

На рис. 2,б изображено состояние памяти в некоторый момент времени. Черными линиями показано имеющееся возбуждение сети – текущая активность. Таким образом, в ходе следования по маршруту формируется его образ в виде множества связей между элементами ассоциативного слоя.

Если при запоминании маршрута элементы уровня $L3$ определялись комбинацией элементов уровней C , $L2$ и A , то при его воспроизведении, в отсутствие возбуждения A (задача воспроизведения как раз и заключается в определении требуемой активности элементов A), определяются вершины-кандидаты $L3'$, которые могли бы быть активированы элементами C и $L2$ в данный момент времени. Далее определяется множество

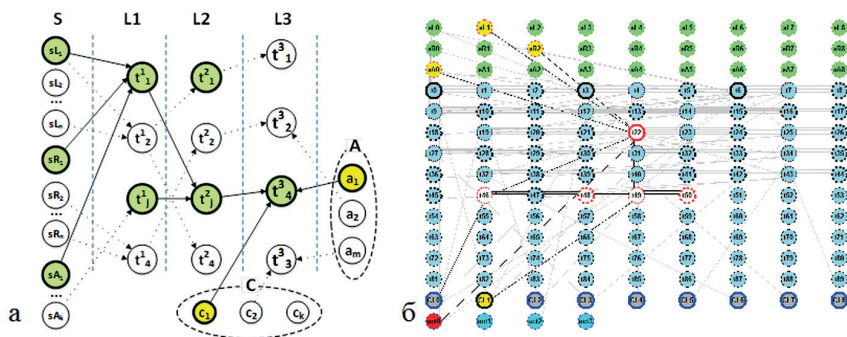


Рис. 2. а) иллюстративная схема формирования ассоциаций; б) реальная схема: верхние 3 ряда – сенсорные элементы, нижний ряд (act1,..., act4) – эффекторные элементы, элементы CL0, ..., CL8 – элементы-счетчики.

вершин A' , которые связаны с активными вершинами слоя $L3'$. При этом, естественно, множество A' может содержать более одного элемента (конфликтное множество) или быть пустым (неопределенность ситуации). Это связано с возможной неоднозначностью воспроизведения вследствие недостаточности элементов памяти T и/или элементов-счетчиков. Итак, воспроизведение маршрута заключается не столько в однозначном определении выполняемых действий, а в определении моментов времени, когда возникают некоторые события, связанные с необходимостью выбора действия. Очевидно, что неоднозначность распознавания текущей ситуации зависит от умения «считать» (т.е. от количества элементов-счетчиков), а также от количества ассоциативных элементов.

Предложенное устройство памяти позволяет определить моменты выбора того или иного действия. Непосредственное определение действия в случае неоднозначности основано на анализе последовательных кадров в моменты времени t и $t-1$ и определении действия a , которое приводит к смене кадров: $S(t)=a(S(t-1))$. Если действия анимата ограничены лишь поворотами и движением прямо, а сам анимат оснащен «компасом», то задача определения действия становится примитивной. Основной вопрос при такой навигации – это определение момента поворота. Но эту задачу как раз и решает рассмотренный выше механизм воспроизведения маршрута.

Реакция системы на наличие ошибок восприятия (несоответствие наблюдаемой сцены запомненной) зависит от периода остаточной активности вершин. Без остаточной активности маршрут воспроизводится однозначно лишь при отсутствии ошибок наблюдения. Увеличение периода активности приводит к тому, что кратковременные несоответствия не оказывают существенного влияния на запоминание событий. С другой стороны, очевидно, что причиной неоднозначности воспроизведения является именно остаточная активность вершин.

Рассматриваемая в работе модель памяти не претендует, разумеется, на оптимальность с технической точки зрения. С решением реальных задач существующие методы справляются достаточно хорошо. Речь шла исключительно о демонстрации того, что процедура запоминания маршрута может быть реализована на основе единого универсального для множества феноменов поведения механизма ассоциаций.

Литература

- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Формика*. М.: Наука. 214 с.
- Hastings M.H., Maywood E.S., Brancaccio M. 2019. The Mammalian Circadian Timing System and the Suprachiasmatic Nucleus as Its Pacemaker // *Biology (Basel)*, Vol. 8, № 1, P. 13.
- Kuzmin M. 2018. Review. Classification and comparison of the existing SLAM methods for groups of robots // 22nd Conference of Open Innovations Association (FRUCT). C. 115–120.
- MacDonald C.J. et al. 2011. Hippocampal «Time Cells» Bridge the Gap in Memory for Discontiguous Events // *Neuron*, Vol. 71, № 4, P. 737–749.
- Mieda M. 2019. The Network Mechanism of the Central Circadian Pacemaker of the SCN: Do AVP Neurons Play a More Critical Role Than Expected? // *Front. Neurosci*, Vol. 13, № February, P. 1–7.
- Wilson S.W. 1986. Knowledge Growth in an Artificial Animal // *Adaptive and Learning Systems: Theory and Applications*. Boston, MA: Springer US. P. 255–264.

ON THE QUESTION OF ANIMAT ORIENTATION: MEMORY OF THE WAY WITHOUT A MAP

Karpov V.E.

NRC Kurchatov Institute, Moscow

The paper considers a four-component model of the animat's spatial memory with dynamically formed associative links. Memory components are sensory, associative and effector elements, as well as counter elements. Counter elements are analogues of special time cells responsible for organizing the internal clock. The paper shows that the inaccuracy of sensory measurements, interference and control errors can be partly compensated by introducing the mechanism of residual activity of excited memory elements. On the basis of such a memory model, the process of memorization and subsequent reproduction of the route of the animat's movement is carried out.

ОБ ОДНОМ БИОИНСПИРИРОВАННОМ ПОДХОДЕ К ОРИЕНТАЦИИ РОБОТОВ

Карпова И.П.

Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», г. Москва
karpova_ip@mail.ru

В качестве одного из подходов к решению задач групповой робототехники уже довольно давно используются биоинспирированные модели и методы. Одним из наиболее перспективных направлений в этом плане является применение моделей социального поведения (МСП) (Карпов, Карпова, Кулинич, 2019). В основе этого подхода лежит изучение моделей поведения социальных насекомых, в первую очередь, муравьев, формализация этих моделей и их использование для организации коллектива роботов.

В настоящее время разработан целый ряд моделей, методов, алгоритмов, исследованы отдельные феномены поведения муравьев как социальных животных. Необходима некоторая комплексная задача, которая может быть решена в рамках данного подхода. В таком качестве было рассмотрено моделирование системы фуражировки. Это стратегическая задача, так как при ее решении с использованием семьи муравьев как модельного объекта решаются также задачи разведки, мониторинга территории, создается основа для охраны территории (Малышев, Бургов, 2020). Разведка – этап процесса фуражировки у семьи муравьев (Федосеева, 2015). Охрана территории рассматривается, как результат увеличения численности действующих особей на территории (динамической плотности) (Захаров, 1991).

Моделирование фуражировки предлагается на основе технологического подхода к ее описанию (Федосеева, 2015). Выделяются следующие стадии фуражировки:

1. Разведка – разрозненное обследование кормового участка немногими фуражирами.
2. Активация – процедура стимуляции разведчиками внутригнздовых особей.
3. Наведение – массовый выход рабочих из гнезда к найденному источнику ресурсов.
4. Транспортировка – перемещение пищи в гнездо.
5. Насыщение – снижение фуражировочной активности семьи.

На первый взгляд, при наличии разработанного базиса моделей поведения в моделировании системы фуражировки нет ничего сложного. Сам процесс фуражировки хорошо описан, он включает в себя модели и механизмы, ранее уже разработанные и реализованные в рамках МСП для более простых задач. И достаточно взять эти механизмы, объединить их и получить желаемый результат. Но оказывается, что самым сложным здесь является решение базовой задачи ориентации с запоминанием и воспроизведением маршрута, а также с возможностью передачи описания маршрута от одной особи другой (Reznikova, 2008). Существующие модели, см. обзор в (Карпова, 2022), позволяют роботу запомнить образ маршрута, но они не предполагают передачу образа маршрута между роботами, хотя бы с силу большого объема такого образа.

Итак, для реализации фуражировки сначала необходимо «научить» аниматов ориентироваться – запоминать маршрут во время движения, возвращаться в гнездо и повторять маршрут, а также передавать описание маршрута другим особям, чтобы те могли пройти по нему самостоятельно. В основе такого способа ориентации должны лежать механизмы, подобные тем, что используют муравьи. Необходимо отметить, что в данном исследовании механизм навигации муравьев рассматривается упрощенно и с внешней, феноменологической точки зрения. Здесь не ставится задача предложить имитационную модель, которая бы учитывала морфологические и анатомические особенности муравьев.

Способы навигации, ориентации, а также передачи сигналов у муравьев имеют видовую специфику. В ряде робототехнических работ в качестве основного способа ориентации муравьев на кормовом участке рассматривается феромонный след. Однако аналоги этого механизма весьма сложны (трудоемки) для реального моделирования. Кроме того, данный механизм играет важную роль при мобилизации и организации движения по дорогам (у ряда видов муравьев), а разведка должна осуществляться и без него. В данной работе делается акцент на основных принципах ориентации одиночных фуражиров (или действующих в малых группах) видов-герпетобионтов:

1. При перемещении на местности многие муравьи используют свето-компасную ориентацию, одометрическую информацию («шагомер») и систему интеграции пути (Cruse, Wehner, 2011).

2. «Компас» и «шагомер» подвержены кумулятивным ошибкам, поэтому для навигации муравьи также используют визуальные ориентиры. Более того, для опытных фуражиров информация, предоставляемая ориентирами, доминирует над информацией от системы интеграции пути в случае их конфликта (Wystrach, Graham, 2012).

3. Муравьи ряда видов ведут себя так, как будто они запоминают образы сцен с ориентирами, видимых с определенных точек обзора, и сохраняют эти образы в памяти. Затем при повторном приближении к ориентиру они сравнивают сохраненные «снимки» с текущими, пытаясь занять ту же самую позицию (Wehner, 2009). Судя по поведению муравья при запоминании сцены, он осматривает составляющие ее ориентиры, выбирает один (основной), а затем обходит его справа или слева. Это предположение подтверждается тем, что при повторном прохождении этого маршрута муравей стремится обойти знакомый ориентир с той же стороны, даже если ориентир переместили левее или правее начального положения (Wystrach и др., 2011).

4. Вероятно, некоторые муравьи различают два типа ориентиров, которые можно назвать *локальными* и *путевыми* (Cruse, Wehner, 2011). Первые расположены вблизи гнезда и около постоянных кормовых участков, вторые – на пути к кормовому участку или обратно. Обнаружение путевого ориентира заставляет муравья поворачивать под нужным углом и продолжать движение. Обнаружение локального ориентира запускает процедуру *систематического поиска*: муравей знает, что гнездо (или пища) находятся рядом, и начинает методично кружить вокруг этого места, пока не найдет искомое.

5. Если во время прохождения маршрута пассивный фуражир видит искомый объект (пищу или другой ресурс), он прекращает движение по маршруту и идет к объекту, чтобы взять его и перенести в гнездо. Таким образом, маршрут может быть пройден не до конца.

Под *сценами* понимается множество одновременно видимых аниматом ориентиров с учетом их взаимного расположения. При запоминании сцены также сохраняется направление по компасу самого анимата и количество «шагов», которые он затратил на переход к следующей сцене. Исходя из этого и опираясь на особенности навигации муравьев, *общий алгоритм* действий анимата-разведчика (активного фуражира) представляется таким:

Анимат-разведчик начинает путь от «гнезда», используя компас. Если он не видит ни одного путевого ориентира, он идет вперед, пока не увидит хотя бы один ориентир.

Если в процессе перемещения анимат видит искомый объект, он запоминает текущую сцену как элемент маршрута, подходит к объекту и переходит к п.6.

Из видимых ориентиров он выбирает основной ориентир, направление его обхода (слева или справа) и запоминает сцену как элемент маршрута.

Анимат совершает обход основного ориентира.

Если после завершения обхода основного ориентира он видит хотя бы один новый ориентир, он переходит к п. 3. Если не видит ни одного, совершает поворот до тех пор, пока не увидит подходящий ориентир.

После нахождения пищи анимат трансформирует описание запомненного им маршрута в обратный путь и возвращается в «гнездо». Там он или мобилизует пассивных фуражиров и ведет их за собой, или передает им описание маршрута.

Анимат-фуражир, получив описание маршрута, действует по похожему алгоритму, но не ищет новый ориентир, а сопоставляет сцены из маршрута с тем, что видит вокруг себя. Для реализации такого поведения анимат должен «уметь» перемещаться, иметь компас и локатор, который реализует систему зрительного восприятия. Также он должен иметь память для хранения маршрута. При этом мир анимата разбивается на клетки, размер которых определяется характерным линейным размером робота (модельным или реальным). Такие условные единицы являются удобными для описания поведения анимата и позволяют абстрагироваться от количественных значений физических параметров. С помощью локатора анимат распознает объекты, которые находятся в области его видимости, но вместо числовых физических величин оперирует понятиями «объект находится близко слева» или «далеко справа-впереди».

Путь анимата рассматривается как последовательность сцен, образуемых ориентирами. Для каждой сцены запоминается основной ориентир, направление по компасу, а также количество тактов, которое потребовалось анимату, чтобы обойти этот ориентир и выбрать следующий. Так в модель вводится понятие времени, которое привязано не столько к тактам (шагам анимата), сколько к изменению его состояния относительно окружающей среды (завершение одного отрезка пути и переход к следующему). Далее вводится понятие ориентира как компактной группы объектов, расположенных близко друг к другу; определяются атрибуты объектов и варианты их идентификации. И объекты, и ориентиры не являются уникальными, они могут повторяться, поэтому анимат и занимается сопоставлением сцен. Предложена процедура сопоставления сцен, учитывающая основной ориентир и его контекст, т.е. ориентиры слева и справа от основного. Сходство ориентиров определяется как величина, обратная расстоянию между ними в некотором метрическом пространстве, которое образовано биполярными шкалами для атрибутов объектов. И окончательно для определения степени сходства сцен используется линейная свертка критериев. Отметим, что принцип передачи описания маршрута во многом является искусственным.

Управление поведением анимата осуществляется на основе конечных автоматов с выходом. Архитектура системы управления является

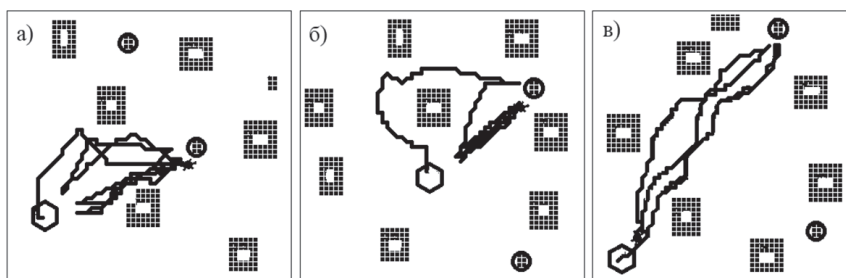


Рис. Примеры результатов моделирования: «спрямление» пути.

трехуровневой. Мета-автоматы отвечают за последовательности действий анимата, например, движение к ориентиру с обходом препятствий. Выходом мета-автоматов является запуск автоматов нижнего уровня, отвечающих за элементарные действия. Мета-мета-автомат управляет поведением в целом, его задача – запускать мета-автоматы. При такой архитектуре можно относительно просто изменять поведение анимата без изменения его структуры, базовых возможностей и самой моделирующей программы.

С помощью системы моделирования Кворум (Карпов, Ровбо, Овсянникова, 2018) проведено две серии экспериментов по моделированию одиночной фуражировки и с передачей описания маршрута от разведчика фуражиру. На рисунке приведены примеры результатов моделирования, демонстрирующие спрямление пути, характерное для многих видов муравьев при многократном повторении пути к одному и тому же источнику пищи.

Итак, в данной работе создан и реализован механизм, имитирующий навигационное поведение некоторых видов муравьев-герпетобионтов, которое они демонстрируют в ходе фуражировки, и показано, что это можно сделать достаточно ограниченными средствами. Подробное изложение разработанного метода ориентации приведено в Карпова, 2022.

Литература

- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Карпов В.Э., Карпова И.П., Кулинич А.А. 2019. Социальные сообщества роботов. М.: УРСС. 352 с.
- Карпов В.Э., Ровбо М.А., Овсянникова Е.Е. 2018. Система моделирования поведения групп робототехнических агентов с элементами социальной организации Кворум // Программные продукты и системы. Т. 31. № 3. С. 581–590.
- Карпова И.П. 2022. Об одном биоинспирированном подходе к ориентации роботов, или Настоящий «муравьиный» алгоритм // Управление большими системами. Т. 96. С. 69–117.

- Малышев А.А., Бургов Е.В. 2020. К вопросу о параметрах биоинспирированных моделей поведения при моделировании групповой фуражировки // Труды СПИ-ИРАН. Т. 19. № 1. С. 79–103.
- Федосеева Е.Б. 2015. Технологический подход к описанию групповой фуражировки муравьев *Myrmica rubra* // Зоологический Журнал. Т. 94. № 10. С. 1163–1178.
- Cruse H., Wehner R. 2011. No need for a cognitive map: Decentralized memory for insect navigation // PLoS Comput. Biol. Vol. 7. No. 3.
- Müller M., Wehner R. 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. // Proc. of the National Academy of Sciences of the United States of America. P. 5287-5290.
- Reznikova Z. 2008. Experimental paradigms for studying cognition and communication in ants (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecological News. Vol. 11. P. 201-214.
- Wehner R. 2009. The architecture of the desert ant's navigational toolkit (Hymenoptera: Formicidae). // Myrmecol News 12. P. 85-96.
- Wystrach A. et al. 2011. Views, landmarks, and routes: How do desert ants negotiate an obstacle course? // J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol. Vol. 197. No. 2. P. 167-179.
- Wystrach A., Graham P. 2012. What can we learn from studies of insect navigation ? // Anim. Behav. Vol. 84. No. 1. P. 13-20.

A BIOINSPIRED APPROACH TO ROBOT ORIENTATION

Karpova I.P.

National Research University Higher School of Economics, Moscow

The paper proposes a method of using visual landmarks for memorizing the traversed path by a mobile robot (animate), based on the navigation mechanism of ants. The model of route presentation and the rules of its interpretation are described. This allows scouting robot to remember and repeat the route, and pass the route description to another robot. The results of experiments on simulation modeling demonstrate the possibility of using the developed method to solve the navigation problem during foraging.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОДОБНОГО МУРАВЬЯМ ШАГАЮЩЕГО РОБОТА

Сорокоумов П.С., Гревцова Н.А., Нагорных К.Е.

НИЦ «Курчатовский институт», г. Москва
grev-natik@yandex.ru, petr.sorokoumov@gmail.com

Для создания шагающих роботов целесообразно использовать биоподобный подход, то есть разрабатывать их структуру или функциональные особенности по аналогии с реальными живыми организмами. Однако на текущий момент крайне редко воспроизводится такое характерное свойство многоногих животных, как дифференциация функций конечностей. Она важна, например при повышении проходимости роботов и решения задачи манипулирования объектами. Исходя из этого, весьма актуальной задачей представляется исследование многоногих роботов с дифференциацией конечностей, например, подобных муравьям.

Передвижение насекомых, в частности муравьев, по горизонтальной поверхности при ходьбе или беге в самом общем виде рассматривается как поочередная перестановка некоторых наборов ног, чаще всего - двух троек. Одна тройка состоит из правой передней, левой средней и правой задней конечностей, другая – из левой передней, правой средней и левой задней (Шванвич, 1949; Pfeffer et al., 2019). В простейшем случае в каждый момент бега насекомое стоит на трех ногах, тогда как ноги другой тройки отделены от субстрата и заносятся вперед. Однако, такой способ часто наблюдается при быстром передвижении, а при медленном встречается крайне редко. В обычном случае конечности ставятся последовательно, т.е. с небольшим отставанием друг от друга, поэтому одновременно на субстрате могут находиться от 3 до 5 конечностей (Manton, 1952; Hughes, Mill, 1974). При ходьбе и беге разные пары ног муравьев, как и большинства других насекомых, выполняют различные функции. Задние ноги являются ведущими в толчковом движении. Передние ноги подтягивают тело и участвуют в манипуляциях с объектами, а средние дают дополнительную точку опоры при переносе тела (Длусский, 1981). В связи с выполнением различных функций, пары ног отличаются строением, длиной за счет разных пропорций сегментов и положением относительно тела.

Вопросы оптимизации ног шагающих роботов рассматривались исследователями с самого начала развития этой ветви техники, и разноо-

бразие конструкций таких ног сейчас весьма велико (Zhong et al., 2019). Однако дифференциация конечностей у таких роботов распространена мало, и, как правило, ноги делают одинаковыми и конструктивно, и функционально. Такой подход облегчает как управление (благодаря унификации программных компонентов и применению хорошо разработанной теории), так и обслуживание робота (за счёт взаимозаменяемости деталей).

Тем не менее, конструктивно различные конечности предлагались неоднократно – в первую очередь для достижения структурного сходства с биологическими объектами. Так, в роботе-таракане R-III (Nelson et al., 1997) три пары ног различаются не только по размерам, но и по числу используемых степеней свободы (5, 4 и 3 для каждой из передних, средних и задних конечностей), что объясняется различной их ролью в предложенной походке: передняя пара управляет направлением перемещения, средняя играет роль опоры и регулирует высоту робота, а задняя отталкивается от грунта. Более очевидна роль дифференциации ног у прыгающего робота-саранчи (Chen, et al., 2016), у которого мощная пара задних ног несёт основную нагрузку при отталкивании от грунта, а остальные конечности стабилизируют тело в момент приземления. Однако даже у биоподобных систем конструктивная дифференциация конечностей до сих пор распространена мало, многие биоподобные модели её не имеют.

Функциональная дифференциация конечностей, то есть выполнение ими различных ролей в процессе работы, исследуется в последнее время несколько чаще. Созданы методы описания наборов движений (Whitman et al., 2017), позволяющие автоматически получать траектории конечностей как для свободной походки, так и для других задач, например, переноски грузов различными способами. Изучались и методы решения сложных задач манипуляции многоногими роботами (Ding and Yang, 2014), в которых часть ног использовалась как поддержка для других, активно взаимодействующих с объектами. В целом, дифференциация конечностей у шагающих роботов, в том числе биоподобных, до сих пор распространена слабо.

Для исследования особенностей походки муравья в различных условиях целесообразным представляется промоделировать её программно. Это позволяет быстро и эффективно оценить различные математические описания походок по совпадению получаемых характеристик (прежде всего максимальной скорости) с экспериментально наблюдаемыми у муравьёв в природе. При этом создание программной модели проще по сравнению постройкой реального робота и позволяет разработать модель с реалистичными массогабаритными параметрами.

В качестве основы программной модели использован ROS (Robot Operating System) – набор инструментов и библиотек, позволяющих управлять роботами и моделировать их. ROS бесплатен, имеет открытый исходный код. Кроме того, код для модели легко переносится на реальную аппаратуру. В качестве среды трёхмерного моделирования использована программа Gazebo, применяющая для симуляции механических процессов библиотеку ODE. Инструмент RViz позволяет в реальном времени визуализировать все компоненты робототехнической системы – системы координат, движущиеся части, показания датчиков и т.д.

В основе моделируемого робота-муравья лежат реальные размеры ног. В качестве объекта выбран вид со слабо выраженным диморфизмом среди рабочих особей – *Formica cinerea* Mayr, 1853. Промеры проводили на материале собранном Бурговым Е.В. в августе 2011 года в Рязанской области и фиксированном в этиловом спирте. Далее по методике Е.Б. Федосеевой (2010) каждый экземпляр расчленили и помещали на липкую ленту на предметном стекле. Части экземпляра размещали совместно для последовательной регистрации измерений ног. Для каждого муравья определялись длины каждого тазика, вертлуга совместно с бедром, голени, лапки. Определение показателя проводили по изображению на мониторе, полученному с помощью присоединенной к стереомикроскопу «Микромед» цифровой камеры в программе TourView. Статистическую обработку проводили в программе Excel 2010 с визуализацией результатов средствами matplotlib. Результаты измерений показаны на рис. 1.

Созданная модель робота состоит из корпуса и трёх пар конечностей, длины которых, как и у реальных муравьёв, отличаются. Кинематически каждая конечность имеет четыре степени свободы. Современные материалы и сервоприводы не позволяют воссоздать (пусть даже приближенно) лапку муравья как набор гибко соединённых сегментов, поэтому было принято решение пока воспроизвести её как обычную часть ноги. Голова и брюшко муравья в модели жёстко закреплены на грудном отделе.

Размеры модели соответствуют реальным размерам муравья. Все её параметры могут быть легко изменены для оценки оптимальности того или иного их сочетания в различных условиях. Модель описана в формате URDF при помощи языка разметки XML и макроса XACRO, автоматизирующего процесс создания конечностей. Её внешний вид в RViz и Gazebo показан на рис. 2.

Для управления каждым из сочленений используется PID-регулирование положения, для управления походкой – программа формирования шаблонов перемещения на основе управляемого командами генератора

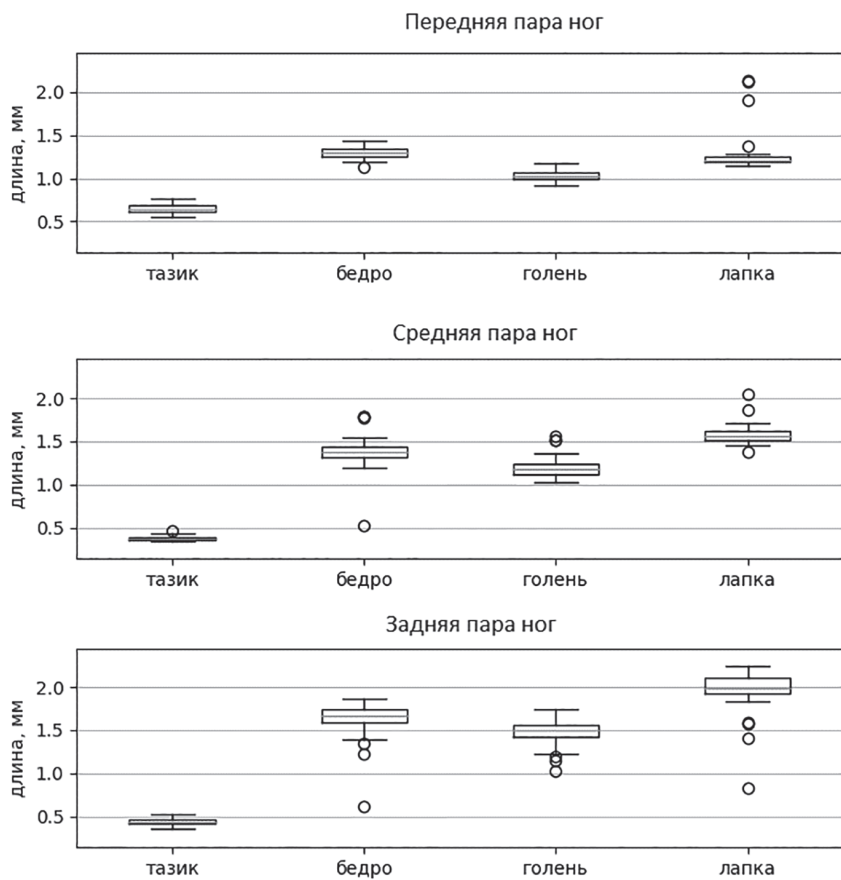


Рис. 1. Средние размеры сегментов ног муравьёв *F. cinerea* для каждой пары конечностей.

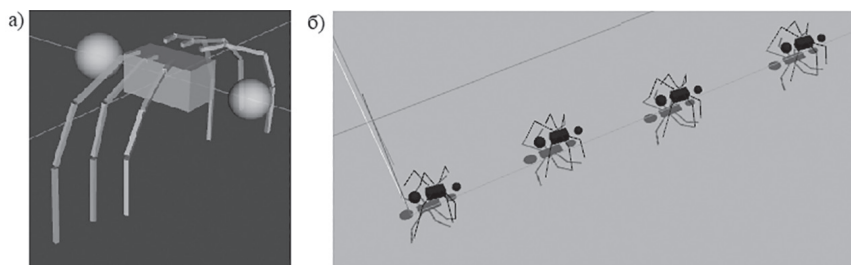


Рис. 2. Внешний вид модели в RViz (а) и последовательность её движений в среде Gazebo (б).

циклов. Скорость и направление движения задаются смещением треугольника, образуемого ногами, на каждом такте. Полученная система поддерживает стандартный для ROS интерфейс управления мобильным роботом по скоростям, что позволяет использовать для робота все доступные алгоритмы движения, в том числе планирование маршрута, его прохождение, обход динамических препятствий.

Для демонстрации возможностей созданной модели была измерена скорость шагающего робота с реалистичными массогабаритными характеристиками и пропорциями конечностей при разных длительностях циклов шага. Результаты показывают, что скорость модели при ускорении шагания возрастает ограниченно. Так как лапка в созданной модели считается жёсткой, взаимодействие с поверхностью сильно отличается от реального, что влияет на получаемые результаты.

Проведённые измерения пропорций конечностей муравьёв позволили построить программную модель подобного муравьям шагающего робота, способного к движению под управлением стандартных средств. После отработки различных моделей поведения и других аспектов перемещения планируется постройка прототипа отдельной конечности и полноценного прототипа шагающего биоподобного робота.

Литература

- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Федосеева Е.Б. 2010. Морфометрические характеристики муравьёв *Formica aquilonia* в мониторинге их поселений // Зоологический журнал. Т. 89. № 12. С. 1432–1447.
- Шванвич Б.Н. 1949. Курс Общей Энтомологии. 902 с.
- Chen, D., Zhang, Z., Chen, K. 2016. Legs attitudes determination for bionic locust robot based on landing buffering performance // Mechanism and Machine Theory, 99, pp. 117–139.
- Ding, X., Yang, F. 2014. Study on hexapod robot manipulation using legs // Robotica, 34, pp. 1–14.
- Garnier, S. et al. 2005. Collective decision-making by a group of cockroach-like robots // Proc. of Swarm Intelligence Symposium, SIS 2005. IEEE, Los Alamitos., pp. 233–240.
- Hughes, G.M., Mill, P.G. 1974. Locomotion: Terrestrial // Rockstein, M. (ed.) The Physiology of Insecta. New York and London: A subsidiary of Harcourt Brace Jovanovich, pp. 335–378.
- Manton, S.M. 1952. The evolution of Arthropodan locomotory mechanisms. – Part 2. General introduction to the locomotory mechanisms of the Arthropoda. // Journal of the Linnean Society of London, Zoology, 42(284).
- Nelson, G.M. et al. 1997. Design and simulation of a cockroach-like hexapod robot // Proceedings of 1997 IEEE International Conference on Robotics and Automation, pp. 1106–1111.
- Pfeffer, S.E. et al. 2019. High-speed locomotion in the Saharan silver ant, *Cataglyphis bombycina* // Journal of Experimental Biology, 222(20).

- Whitman, J. et al. 2017. Generating gaits for simultaneous locomotion and manipulation // 2017 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS), pp. 2723–2729.
- Zhong, Y. et al. 2019. Analysis and research of quadruped robot's legs: A comprehensive review // International Journal of Advanced Robotic Systems, 16(3).

MODELING OF ANT-LIKE WALKING ROBOT

Sorokoumov P.S., Grevtsova N.A., Nagornykh K.E.

NRC «Kurchatov Institute», Moscow

In modern biomimetic robots, structural differentiation of limbs is still not widespread. In this paper, the possibility of creating a robot ant with differentiation of limb functions is considered. The simulated ant-like robot is based on the actual size of the legs. *Formica cinerea* ants were used as a model object. Based on the measurement of the lengths of the segments of the ant legs, a virtual model of a robot-ant was made, including morphological and behavioral models. The dependence of the speed of movement on the frequency of walking was investigated.

10. МУРАВЬИ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ОБРАЗОВАНИИ И ПРОСВЕЩЕНИИ

«ТРОПА МУРАВЕЙНИКОВ» КАК СПОСОБ ВОВЛЕЧЕНИЯ ШКОЛЬНИКОВ В ЭКОЛОГО- ПРОСВЕТИТЕЛЬСКУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КЕНОЗЕРСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

Малахов В.С., Курмин Я.А.

Национальный парк «Кенозерский», Архангельская область,
Каргопольский район, д. Моршихинская
lekshles@yandex.ru

Кенозерский национальный парк – это особо охраняемая природная территория, находится на юго-западе Архангельской области. Парк существует более 30 лет, создан для сохранения таёжных ландшафтов и уникальных культурных памятников – деревянных церквей и «небес» ручной работы (Шатковская и др., 2002). Территория парка представляет собой единый природный и историко-культурный комплекс. В 2004 году Кенозерский национальный парк был включён в список биосферных резерватов ЮНЕСКО.

На территории парка проложено множество экологических троп, одна из которых «Тропа муравейников». Тропу проложили в 2002 году по проекту А.Н. Нефёдовой, ученицы Лекшмозерской школы (д. Моршихинская), в заболоченном сосняке на территории около бывшего аэродрома, в связи с обнаружением там многовидового сообщества муравьёв. К маю 2005 года сотрудниками парка, волонтерами при участии Школьного лесничества были выполнены основные работы по благоустройству тропы. В 2010 году установили стенды, посвящённые жизни муравьёв встречающихся на маршруте. В июле 2018 г. Е.Б. Федосеева (Зоологический музей МГУ) и Д.Н. Горюнов (ИПЭЭ РАН) провели обследование поселений муравьёв на экологической тропе. Было выявлено 129 гнёзд восьми видов муравьёв: рыжий лесной (*Formica rufa*), северный лесной (*F. aquilonia*), малый лесной (*F. polyctena*), волосистый лесной (*F. lugubris*), бурый лесной (*F. fusca*), обыкновенный тонкоголовый (*F. exsecta*), чёрный садовый (*Lasius niger*) и муравьи рода мирмика (*Myrmica*) (Федосеева, 2018).

«Тропа муравьев» проходит через несколько биотопов. Песчаные сухие луга в районе бывшего аэродрома заселены муравьями *Murmysa*, влажные леса – рыжими лесными муравьями. Специалистами были выявлены ошибки в информации на стендах и в обустройстве тропы. Рекомендации были учтены: убраны ограждения муравейников, для предотвращения затопления подземной части гнезд, участники Школьного лесничества законопатили мхом лунки от ограждений, исправленную информацию на стендах переделали сотрудники научного отдела Парка. Далее было проведено обновление тропы, были заменены стенды, переделан настил, который сохраняет природный комплекс и снижает рекреационную нагрузку на тропу, позволяет сохранить целыми семьи муравьёв.

Тропу регулярно посещают туристы и местные жители. На сегодняшний день «Тропа муравейников» – это известный эколого-образовательный маршрут протяжённостью около 3 км, экскурсию по которому проводят участники Школы Юного Экскурсовода и Школьного лесничества, возрастом от 6 до 16 лет, после предварительной подготовки. На экскурсии гости узнают об особенностях биологии местных муравьёв. «Тропа муравейников» – полигон для исследований и написания научных работ. В 2019 году Михаил Михнов участвовал в Архангельском областном конкурсе научно-исследовательских работ и проектов имени М.В. Ломоносова с темой «Удивительные особенности муравьёв «Тропы муравейников», которая была отмечена жюри.

Литература

- Федосеева Е.Б. 2018. Инвентаризация комплекса гнёзд рыжих лесных муравьёв вдоль маршрута «Тропа муравейников» в Кенозерском национальном парке». Москва. 23 с. / Научный архив ФГБУ «Национальный парк «Кенозерский». Ф. 1. Оп. 2. Д. 871.
- Шатковская Е.Ф., Торхов С.В., Тормосов Д.В., Сияговский С.А., Козыкин А.В., Болотов И.Н., Хохлова Т.Ю. 2002. Природное и Культурное наследие Кенозерского национального парка. Nature and Culture Heritage of the Kenozero National Park. Сборник научных статей. Петрозаводск: ПетроПресс. 176 с.

“TRAIL OF ANTHILLS” AS A WAY TO INVOLVE SCHOOLCHILDREN IN ENVIRONMENTAL AND EDUCATIONAL ACTIVITIES OF KENOZERO NATIONAL PARK

Malakhov V.S., Kurmin Ya.A.

FGBU “National Park “Kenezersky”

The role of schoolchildren in the village of Morshchikhinskaya in the creation and transformation of the ecological path “Trail of anthills” of the Kenozero National Park from 2002 to the present day is considered. The role of scientific research in the transformation of the trail, the ways of its use in environmental monitoring, the activities of the School Forestry and the School of the Young Guide are shown.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Беланов И.П.	56	Левочки Д.А.	99
Блинова С.В.	66	Локтеев Д.С.	76
Богатырева О.А.	16	Максимова И.В.	82
Болотов А.Г.	82	Малахов В.С.	229
Брунс Л.С.	111	Нагорных К.Е.	223
Бургов Е.В.	76, 88	Нгуен Ван Тхинь	33
Бутылкина М.А.	82	Новгородова Т.А.	33, 50, 56, 61, 160
Быков Р.А.	201	Огурцов С.С.	44
Ваулин О.В.	160	Омельченко Л.В.	128
Владимирова Н.В.	50, 56	Пантелеева С.Н.	96
Воробьев А.Ю.	88	Перфильева К.С.	175
Гилев А.В.	157, 164	Попкова Т.В.	70
Голиченков М.В.	82	Поспелова А.Д.	152
Головачёв А.Ю.	96	Приболовец А.И.	82
Гороховская Е.А.	10	Путятин Т.С.	114, 119
Горюнов Д.Н.	111	Резникова Ж.И.	96, 199
Гревцова Н.А.	193, 223	Русина Л.Ю.	22
Джабраилов В.Д.	208	Рыбалов Л.Б.	38
Дубовиков Д.А.	169	Рыков А.М.	93
Жарков Д.М.	169	Рябинин А.С.	201
Желтухин А.С.	44	Саад Р.	157
Жигульская З.А.	182	Семичёва Д.И.	50
Захаров Р.А.	93	Скобеева В.А.	205, 208
Зенин И.В.	119	Сорокоумов П.С.	223
Зрянин В.А.	70, 123	Тараненко Д.Е.	56
Илинский Ю.Ю.	201	Тиунов А.В.	199
Кадыров А.С.	88	Тюгай З.	82
Карпов В.Э.	211	Федосеева Е.Б.	44, 188, 205
Карпова И.П.	217	Хвалецкий Д.В.	137
Карцев В.М.	27	Чеснокова С.В.	128
Каучакова Т.А.	66	Шевченко Д.М.	142
Козлова А.А.	123	Шиловский Г.А.	114
Кокорева А.А.	82, 88	Юсупов З.М.	134
Красильников В.А.	147	Яковлев И.К.	199
Круглов Е.А.	105	Яковлева С.А.	99
Курмин Я.А.	229		

Научное издание

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XVI Всероссийского мирмекологического симпозиума
Москва, 27–31 августа 2022 года

М.: Товарищество научных изданий КМК. 2022. 232 с.

Подписано в печать 10.07.2022.

Объем 14,5 уч. изд. л. Тираж 300 экз.

Отпечатно в ООО «Галлея-Принт»

Москва, 5-я Кабельная ул., 2Б.