

На правах рукописи

Соколовский Евгений Андреевич

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ
И ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
МУРАВЬЕВ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ
2012

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Бурятского государственного университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Цыдыпжап Заятуевич Доржиев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Плешанова Галина Ивановна

кандидат биологических наук, доцент
Хобракова Лариса Цыренжаповна

Ведущая организация: **Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева**

Защита состоится 20 февраля 2012 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д.212.022.03 при Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, конференц-зал. Факс: (3012) 210588, e-mail: d21202203@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Бурятского государственного университета.

Автореферат разослан «19» января 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
канд. биол. наук



Н.А. Шорноева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Муравьи (*Hymenoptera, Formicidae*) являются одним из важных звеньев любой наземной экосистемы. Являясь почвенными насекомыми-полифагами, они играют огромную роль в регуляции численности беспозвоночных, в улучшении состояния почв путем ее аэрации и минерализации, а также выполняют важную функцию в биоиндикации состояния среды.

Муравьи издавна привлекают внимание исследователей, но в разных регионах они изучены неравномерно. Это касается и отдельных районов Южной Сибири. В частности, в Забайкалье имеются сведения, касающиеся некоторых аспектов экологии и этологии муравьев лесных сообществ и урбоценозов, однако исследования степных мирмекокомплексов носили, главным образом, фаунистический характер (Рузский, 1903, 1905, 1925, 1926, 1936; Длусский, 1967; Дмитриенко, 1974, 1979; Антонов, Плешанов, 2008, 2011; Антонов, 2006а, 2006б, 2008, 2009, 2010, 2011; и др.). Вышесказанное послужило поводом для изучения особенностей экологии этой группы насекомых.

Цель работы: выявление структуры сообществ и эколого-этологических особенностей муравьев степных экосистем юго-западного Забайкалья.

Основные задачи:

1. Провести эколого-систематический и географический анализ степных комплексов муравьев юго-западного Забайкалья.
2. Выявить структуру многовидовых сообществ муравьев в степных экосистемах.
3. Определить влияние антропогенных факторов на структуру сообществ муравьев степных экосистем.
4. Выявить эколого-этологические особенности фоновых видов степных муравьев и отношения между ними.

Научная новизна. Впервые на территории Забайкалья установлены особенности видовой, пространственной и социальной структуры многовидовых ассоциаций степных муравьев. Установлены основные факторы, влияющие на пространственное распределение разных видов муравьев. Выявлено, что антропогенный фактор ведет к упрощению видового разнообразия и изменению иерархической структуры степных ассоциаций муравьев. Раскрыты некоторые ре-

гиональные особенности экологии степных видов муравьев, а также выявлена эколого-этологическая специфика периферийных популяций на северном пределе ареалов.

Практическая значимость. Сведения, полученные по результатам работы, используются при проведении учебно-полевых практик по зоологии беспозвоночных и в курсах общей энтомологии и экологии насекомых на биолого-географическом факультете Бурятского государственного университета. Знания экологии муравьев могут быть использованы при биоиндикации состояния степных экосистем.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Структура сообществ муравьев разных степных экосистем характеризуется относительным видовым сходством, находится под влиянием абиотических факторов и основана на иерархических межвидовых взаимоотношениях. Антропогенное влияние ведет к изменению видового разнообразия и социальной структуры сообществ.

2. Реакция разных видов муравьев на изменение экологических, в том числе погодных, условий неоднозначна, в значительной степени их наземная деятельность (активность, поведение, питание) зависит от температурного режима.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на Ежегодной внутривузовой конференции преподавателей и аспирантов БГУ (Улан-Удэ, 2009); международной научной школе-конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2010, 2011); всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие, глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2010); I Межвузовой практической конференции студентов и аспирантов «Социально-экологические проблемы Байкальского региона» (Улан-Удэ, 2011); II Международной научной конференции «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, из них одна статья – в рецензируемом издании.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 202 страницах машинописного текста, состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы, включающего 209 источников, в том числе 61 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 28 рисунками и содержит 13 таблиц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. КРАТКИЙ ОБЗОР ИЗУЧЕННОСТИ МУРАВЬЕВ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

1.1. История изучения муравьев аридных территорий

Муравьи как одна из представляющих научный интерес групп социальных насекомых изучались многими исследователями по всему миру, в том числе в аридных и семиаридных районах (Тарбинский, 1976, 1979, 1991, Tarbinskii, 1991; Medel & Varsquez, 1994; Дубатолов, 1998; Whitford et al., 1999; Bestelmeyer & Wiens, 2001; Lindsey & Skinner, 2001; Pfeiffer, 2003; и др.). Начиная с 60-х гг. XX в. появилось множество работ, посвященных экологии и этологии муравьев степей и лесостепей Западной и Южной Сибири (Жигульская, 1968, 1969, 1971, 1975; Резникова, 1977, 1979, 1980, 1981, 2003; Стебаев, Резникова, 1974; Резникова, Куликов, 1978; Резникова, Самошилова, 1981; Резникова, Богатырева, 1984; и др.).

1.2. История изучения муравьев в Забайкалье

Изучение фауны муравьев на территории Забайкалья и сопредельных территориях имеет начало в первой половине XX в. (Рузский, 1903, 1905, 1907, 1925, 1926, 1936; Menozzi, 1930; и др.). В работах с 60-х гг. прошлого века уделялось большее внимание аспектам биологии и экологии муравьев (Длусский, 1963; Плешанов, 1966; Жигульская, 1966; Длусский, 1967; Алексеева, 1974; Дмитриенко, Петренко, 1976; Дмитриенко, 1974, 1979). В течение 1990 – 2000 гг. опубликован ряд работ, посвященных таксономии (Купянская, 1990; Радченко, 1992а, 1992б, 1993, 1994а, 1994б, 1994в, 1994г, 1994д, 1994е, 1996а, 1996б, 1997; Radchenko, 1994, 2004, 2005а, 2005б; Seifert, 2000, 2004). В последние годы изданы работы по мирмекофауне Байкальской Сибири, ее биогеографии и жизненным формам, а также закономерностям проживания муравьев в урбоценозах на территории Южного Прибайкалья (Антонов, 2006а, 2006б, 2007б, 2007в, 2008, 2009, 2011; Антонов, Плешанов, 2008, 2011).

Глава 2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Общая эколого-географическая характеристика юго-западного Забайкалья

Юго-западное Забайкалье представляет собой уникальную переходную территорию на стыке лесной и степной природных зон. Рельеф горно-котловинный, климат резко континентальный. Регион отличается разнообразием природных ландшафтов и типов растительности. Степи большей частью распространены по межгорным котловинам и южным экспозициям склонов горных систем. Это в основном сухие и каменистые степи с разреженным и приземистым травостоем.

2.2. Материал и методика

Материал собран автором в период трех полевых сезонов – с апреля по октябрь в течение 2008-2011 гг. Стационарные работы проводились на 4 модельных участках, расположенных в центральной части юго-западного Забайкалья (рис. 1). На каждом из этих участков было заложено несколько учетных площадок. Собрано более 8 тысяч экз. муравьев 21 вида. Материал фиксировался 96%-ным спиртом. Всего обследовано 1 704 гнезда, из них на лапчатково-полынно-злаковом остепненном лугу – 411 (участок №1), в лапчатково-горноколосниково-злаковой степи – 311 (участок №2), тимьяно-лапчатково-полынной степи – 446 (участок №3), полынно-злаково-караганной степи – 536 (участок №4).

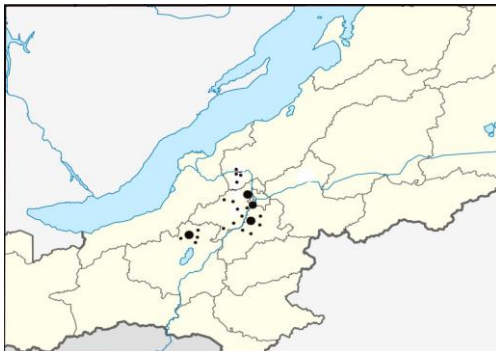


Рис. 1. Карта-схема района исследований:

- – стационарные исследования
- – кратковременные исследования

Для выявления видового состава муравьев по всему региону, помимо наших данных, привлечены литературные сведения (Дмитриенко, 1979, Антонов, 2006а, 2008; и др.). При определении видовой принадлежности применялись мирмекологические определители и таблицы (Длусский, 1964, 1967, 1969, Dlussky, 1965; Радченко, 1992а, 1994а, 1994б, 1996б, Radchenko, 2004, 2005а, 2005б; Крупянская, 1990).

При изучении муравьев использованы стандартные методы экологических, этологических и энтомологических исследований (Арнольди, 1948; Длусский, 1965, 1975, 1981, 2009; Богданов, 2001; Бугрова, Резникова, 1989; Резникова, 1977, 2009; Barber, 1931). Оценка результатов производилась с помощью методов статистики и системного анализа.

Глава 3. ЭКОЛОГО-СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МУРАВЬЕВ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

3.1. Общая характеристика мирмекофауны степных экосистем

Из 62 видов муравьев Байкальской Сибири 27 отмечено в степных экосистемах (Антонов, 2006а; Соколовский, 2010б, 2011б, 2011в, 2011г), относящихся к двум подсемействам: *Formicinae* (19 видов, 70,4%) и *Myrmicinae* (8 видов, 29,6%) (табл. 1). Наиболее многочисленными являются роды: *Formica* – 9 видов, *Lasius* и *Myrmica* – по 5 видов, *Camponotus*, *Temnothorax*, *Proformica* – по 2 вида. У родов *Tetramorium* и *Polyergus* – по 1 виду.

В центральной части юго-западного Забайкалья, где были проведены основные наши исследования, зарегистрирован 21 вид муравьев (табл. 1, светлые ячейки).

Таблица 1

Систематическое, эколого-географическое разнообразие фауны муравьев степных экосистем юго-западного Забайкалья

№	Подсемейство, род, вид	Ареологическая группа	Встречаемость в природно-зональных и высотно-поясных мирмекокомплексах	Жизненная форма
Подсемейство <i>Myrmicinae</i> Lepeletier, 1836				
1.	<i>Myrmica commarginata</i> Ruzs.	ЦП-ЦА	степной, луговой	герпетобионт, зф-тб (п)

2	<i>M. forcipata</i> Karav.	ЦВП	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
3.	<i>M. kasczenkoi</i> Ruzs.	ЦП-ЦА	степной	герпетобионт, зф-тб (п)
4.	<i>M. pisarskii</i> Radch.	ЦП-ЦА	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
5.	<i>M. schencki</i> Em.	Т	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
6.	<i>Temnothorax nassonovii</i> Ruzs.	ЦВП	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
7	<i>T. serviculus</i> Ruzs.	ЦП-ЦА	степной	герпетобионт, зф-тб (п)
8.	<i>Tetramorium caespitum</i> L.	ЗЦП	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
Подсемейство <i>Formicinae</i> Lepeletier, 1836				
9.	<i>Camponotus japonicus</i> Mayr	ЦВП	подтаежно-лесостепной	герпетобионт, зф-тб (п)
10.	<i>C. saxatilis</i> Ruzs.	ЦВП	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
11.	<i>Formica candida</i> Smith	ЦВП	гольцово-альпийский, таежный, подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
12.	<i>F. glauca</i> Ruzs.	ЦП-ЦА	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
13.	<i>F. subpilosa</i> Ruzs.	ЦВП	подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (п)
14.	<i>F. uralensis</i> Ruzs.	Т	подтаежно-лесостепной, степной, луговой	герпетобионт, зф-тб (п)
15.	<i>F. sanguinea</i> Latr.	Т	таежный, подтаежно-лесостепной, степной	герпетобионт, зф-тб (к)
16.	<i>F. pratensis</i> Retz.	ЗЦП	подтаежно-лесостепной, степной, луговой	герпетобионт, зф-тб (к)
17.	<i>F. exsecta</i> Nyl.	Т	таежный	герпетобионт, зф-тб (к)
18.	<i>F. pisarskii</i> Radch.	ЦП-СИ	подтаежно-лесостепной, степной, луговой	герпетобионт, зф-тб (к)

19.	<i>F. pressilabris</i> Nyl.	Т	гольцово-альпийский, подтаежно-лесостепной, степной, луговой	герпетобионт, зф-тб (к)
20.	<i>Proformica epinotalis</i> K.-U.	ЦП-ЦА	степной	герпетобионт, тб-зф (п)
21.	<i>Proformica mongolica</i> Em.	ЦП-ЦА	степной	герпетобионт, тб-зф (п)
22.	<i>Polyergus nigerrimus</i> Marik.	ЦП-ЦА	степной	соц. паразит
23.	<i>Lasius alienus</i> F.	Г	подтаежно-лесостепной, степной, луговой	герпетобионт, зф-тб (п)
24.	<i>L. niger</i> L.	Т	таежный, подтаежно-лесостепной, луговой	герпетобионт, зф-тб (п)
25.	<i>L. flavus</i> Fabr	Г	подтаежно-лесостепной, луговой	геобионт, тб-зф
26.	<i>L. distinguendus</i> Em.	Т	степной, луговой	геобионт, тб-зф
27.	<i>L. umbratus</i> Nyl.	Г	подтаежно-лесостепной, луговой	геобионт, тб-зф

***Условные обозначения.** Ареалогические группы: (Г) – голарктическая; (Т) – транспалеарктическая, (ЗЦП) – западно-центральнопалеарктическая; (ЦП-СИ) – центральнопалеарктическая (сибирская подгруппа); (ЦП-ЦА) – центральнопалеарктическая (центральноазиатская подгруппа); (ЦВП) – центрально-восточнопалеарктическая. Жизненные формы: (зф-тб (п)) – зоофаг-трофобионт с гнездами без наружных построек; (зф-тб (к)) – зоофаг-трофобионт с купольными гнездами из растительных остатков; тб-зф – трофобионт-зоофаг.

3.2. Повидовой обзор муравьев степных экосистем

На основании собственных и литературных источников приведено описание характера распространения и некоторые черты экологии 21 вида муравьев, отмеченных нами на модельных участках.

3.3. Эколого-географический анализ

Муравьи степных экосистем юго-западного Забайкалья принадлежат к 5 ареалогическим группам (табл.1). Наибольшую долю составляют центральнопалеарктические (9 видов, 33,3%), транспале-

арктические (7 видов, 25,9%) и центрально-восточнопалеарктические (6 видов, 22,2%) представители мирмекофауны. Ареалогическая структура муравьев региона, как видно, отражает в какой-то степени переходность географического положения территории.

По отношению к экологической валентности муравьи степных экосистем распределяются следующим образом: эвритопные виды – 8 (29,6%), олиготопные – 12 (44,4%), стеноотопные – 5 (26,0%), в том числе *F. exsecta*, *L. niger*, *L. flavus*, выявленные в интразональных элементах степей Забайкалья, что отмечено и в других регионах (Резникова, 1983).

Среди жизненных форм преобладают герпетобионты зоофаги-трофобионты с гнездами без наружных построек – 16 видов (59,3%), далее идут герпетобионты зоофаги-трофобионты с купольными гнездами из растительных остатков – 5 видов (18,5%), геобионты трофобионты-зоофаги – 3 вида (11,1%), герпетобионты, трофобионты-зоофаги с подземными гнездами в почве – 2 вида (7,4%), социальный паразит – 1 вид (3,7%).

Глава 4. СТРУКТУРА МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ МУРАВЬЕВ ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

4.1. Особенности структуры сообществ муравьев степных экосистем

В центральной части юго-западного Забайкалья в степных экосистемах отмечен нами 21 вид. Структура сообществ муравьев изучали на 4 модельных участках, где было заложено 12 площадок размером 2 500 м² (50x50 м) каждая. На них был произведен также абсолютный учет гнезд.

4.1.1. Полынно-злаково-лапчатковый остепненный луг (участок № 1). На этом участке было заложено 4 площадки, где выявлено 11 видов муравьев (табл. 2). На каждой площадке отмечено от 7-8 видов. Массовые виды – *F. candida*, *M. kasczenkoi*, *P. mongolica*. Численность остальных низкая. На каждой площадке отмечено

61-145 гнезд, в среднем на 403,5 /га. При этом *F. sanguinea*, *P. nigerrimus*, *P. mongolica* предпочитали открытые участки у кустов чия, *M. kasczenkoi* – места с лапчатками.

Таблица 2

Структура сообществ муравьев на модельных участках
в различных степных экосистемах юго-западного Забайкалья,
июнь-июль 2009-2011 гг.

Вид	Гнезда на площадках (число гнезд/ %)			
	Участок №1	Участок №2	Участок №3	Участок №4
<i>Myrmica kasczenkoi</i> Ruzs.	84/20,4	44/14,1	59/13,2	23/4,3
<i>M. pisarskii</i> Radch.	-	-	-	3/0,6
<i>Temnothorax nassonovi</i> Ruzs.	43/10,5	10/3,2	21/4,7	18/3,4
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	17/4,1	29/9,3	34/7,6	23/4,2
<i>Camponotus japonicus</i> Mayr	-	6/1,9	6/1,4	28/5,2
<i>C. saxatilis</i> Ruzs.	-	8/2,6	-	2/0,4
<i>Formica candida</i> Smith	187/45,5	91/29,3	119/26,7	304/56,7
<i>F. subpilosa</i> Ruzs.	11/2,7	8/2,6	94/21,1	-
<i>F. uralensis</i> Ruzs.	1/0,2	1/0,3	5/1,1	19/3,5
<i>F. sanguinea</i> Latr.	4/1,0	-	3/0,7	-
<i>F. pratensis</i> Retz.	-	1/0,3	-	-
<i>F. exsecta</i> Nyl.	-	-	-	34/6,3
<i>F. pisarskii</i> Dlus.	-	-	-	2/0,4
<i>Proformica mongolica</i> Em.	45/11,0	21/6,8	38/8,5	17/3,2
<i>Polyergus nigerrimus</i> Marik.	10/2,4	1/0,3		-
<i>Lasius alienus</i> F.	8/2,0	90/29,0	67/15,0	62/11,6
<i>L. niger</i> L.	1/0,2	-	-	1/0,2
<i>L. flavus</i> Fabr.	-	1/0,3	-	-
всего	411/(100)	311/(100)	446/100	536/100

4.1.2. Лапчатково-горноколосниково-злаковая каменистая степь (участок № 2).

На участке заложено 2 площадки, где обнаружено 13 видов муравьев (табл. 2). Наиболее многочисленными были *F. candida* и *L. alienus*, обычными – *M. kasczenkoi*, *T. caespitum*. Остальные виды встречались редко. На каждой площадке отмечено 129-182 гнезд муравьев, в среднем на 622/га. Гнезда некоторых видов отмечены у определенных видов растений: *M. kasczenkoi* чаще всего находили

у лапчаток, *C. japonicus* – у караганы, *C. saxatillis* – около одиночных сосен и пней, что связано с особенностями их экологии, а также с кормовым значением растений.

4.1.3. Тимьяново-лапчатково-попынная степь (участок № 3). На трех площадках выявлено 10 видов муравьев (табл. 2). Наиболее массовыми являлись виды *F. candida*, *F. subpilosa* Ruzs, далее идут *L. alienus*, *M. kasczenkoi*. Другие виды были редкими. На каждой площадке отмечено 97-195 гнезд, в среднем 594,6 /га.

Гнезда *F. uralensis* встречались только у кустов спиреи, а семьи *C. japonicus* – у караганы. Стации *F. sanguinea* отмечены только на небольших засоленных участках. На лишенных растительности супесчаных участках выявлены скопления гнезд *F. subpilosa* Ruzs. Гнезда *T. caespitum* и *L. alienus* были приурочены к залежам. Поселения остальных видов не имели четкой привязки.

4.1.3. Попынно-злаково-караганная степь (участок № 4). На участке заложено 3 площадки, где было зарегистрировано 11 видов муравьев (табл. 2). Массовыми и обычными были *F. candida*, *L. alienus*, *M. kasczenkoi*. Доля остальных видов мала. На каждой площадке отмечено 112-250 гнезд, в среднем 714,6/га. Все гнезда *F. uralensis* и *F. exsecta* были отмечены у кустов спиреи и караганы. Большинство гнезд *C. saxatillis* и *L. alienus* встречались на каменистых участках. Большинство семей более низкоранговых видов – *M. kasczenko*, *F. candida*, *P. mongolica* – селилось на открытых участках. Остальные виды встречались повсеместно.

Исследованные участки по коэффициенту видового сходства Чекановского-Серенсена (К) составляли в некоторых случаях до 85,7%.

4.2. Влияние антропогенных факторов на структуру сообществ муравьев степных экосистем

Нами исследовано влияние пастьбы скота, карьерных работ по добыче песка и гальки, мусорных свалок и дорог на структуру сообществ степных муравьев.

Влияние пастьбы скота. На пастбищах в отличие от естественных степных участков муравьи с купольными гнездами очень редки. Например, на 2 площадках общей площадью 5 000 м² было обнаружено лишь одно гнездо *F. uralensis* Ruzs. Вероятно, из-за по-

следствий перевыпаса происходит сокращение численности видов с купольными гнездами, а лишённые растительности участки часто заселяются *F. candida*, *F. subpilosa* и *P. mongolica*. На местах с сильно задернованной и уплотнённой почвой селились только муравьи рода *Myrmica*.

Влияние карьерных работ. Добыча песка и гальки приводит к сильной трансформации ландшафта, сопровождаемой образованием оврагов и голых супесчаных участков. Зброшенные участки карьера остаются практически безжизненными. На их периферии редко встречаются *F. uralensis*, *F. pratensis* и более часто – *F. candida*, *F. subpilosa* Ruzs. и *L. alienus*.

Влияние мусорных свалок. Под мусором многочисленных свалок, образованных преимущественно из отходов строительства, нами отмечались чаще всего гнезда *L. alienus* и *T. caespitum*, *F. subpilosa* Ruzs. Наблюдается концентрация семей этих видов на локальных участках, обусловленная увеличением числа пригодных для обитания укрытий.

Влияние дорог. На грунтовых проселочных дорогах и их обочинах наблюдается концентрация гнезд таких видов, как *P. mongolica* и *F. subpilosa* Ruzs., *F. candida*, а также представителей рода *Myrmica*. По-видимому, помимо высоких требований к теплу скопления гнезд перечисленных муравьёв можно объяснить и снижением влияния на них доминантов (*F. exsecta*, *F. uralensis*), которые нетерпимы к повышенной антропогенной нагрузке.

Глава 5. ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОНОВЫХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ

4.3. Фенологические особенности

Муравьи в степных экосистемах юго-западного Забайкалья обычно приступают к внегнездовой деятельности в 3-й декаде апреля (табл. 3). В отдельные годы с холодной весной выход муравьёв на поверхность растянулся до 2-й декады мая. Раньше всех свою внегнездовую деятельность начинают *F. candida*, а позднее всех – представители рода *Myrmica* и *Camponotus*, тесно связанных с жизненным циклом отдельных растений. На хорошо прогреваемых

местах, например в г. Улан-Удэ, массовые виды муравьев регистрировались на поверхности раньше (табл. 3, серая ячейка).

Таблица 3

Весеннее появление первых рабочих некоторых видов муравьев в степных экосистемах юго-западного Забайкалья

Вид	Апрель		Май		
	2	3	1	2	3
<i>M. kasczenko</i> Ruzs.	-	-	-	12.05.09	27.05.10 28.05.11
<i>T. nassonovi</i> Ruzs.	-	27.04.09 28.04.11	-	14.05.10	-
<i>T. caespitum</i> L.	-	27.04.09 28.04.11	-	14.05.10	-
<i>C. japonicus</i> Mayr	-	-	-	-	21.05.09 27.05.10 28.05.11
<i>C. saxatilis</i> Ruzs.	-	-	-	-	24.05.09 29.05.10 28.05.11
<i>F. candida</i> Smith	18.04.11	25.04.09 24.04.11	06.05.10	18.05.10	-
<i>F. subpilosa</i> Ruzs.	-	28.04.11	03.05.09	12.05.10	22.05.11 22.05.10
<i>F. uralensis</i> Ruzs.	-	25.04.09	09.05.11	-	22.05.10
<i>F. sanguinea</i> Latr.	-	25.04.09 24.04.11	-	18.05.10	-
<i>P. nigerrimus</i> Marik.	-	25.04.09 24.04.11	-	18.05.10	-
<i>P. mongolica</i> Em.	-	-	03.05.09	-	22.05.10 24.05.11
<i>L. alienus</i> F.	-	27.04.09 26.04.11	-	13.05.10	-
<i>L. niger</i> L.	12.04.11		04.05.10		

Анализ активности проведен на примере *F. candida*, *M. kasczenkoi* и *P. mongolica*. В ясный день у *F. candida* постоянная активность наблюдалась только у семей, живущих в затененных местах (рис. 2). Если же гнездо находилось на открытом участке, снижение активности у него отмечалось после полудня. Кроме того,

зарегистрированно использование ими коротких периодов днем (10-15 мин.): когда солнце скрывалось за облаками, муравьи приступали

к фуражировке, а при прояснении – прекращали деятельность. В пасмурную погоду активность наблюдалась весь день.

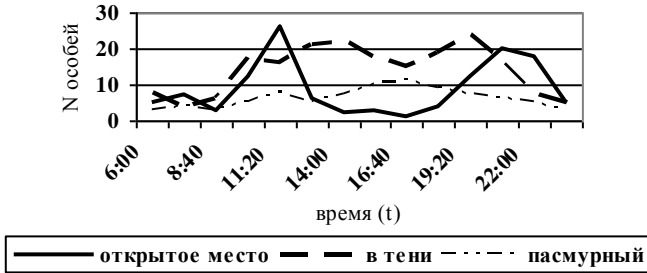


Рис. 2. Дневная активность *F. candida* Smith

У *M. kasczenkoi* активность в середине ясного дня угнеталась вне зависимости от затенения (рис. 3). Однако фуражировка утром прекращалась раньше, чем у *F. candida*, а вечером возобновлялась позднее. В пасмурную погоду активность наблюдалась на поверхности в течение суток, однако с постоянными перерывами от 15 до 45 мин. В дождливую погоду данный вид имел высокую активность в середине дня, а вечером и в ночное время она значительно снижалась. Как видно, у вышеописанных муравьев активность в дневное время зависела в большей мере от абиотических факторов, так как при их совместном проживании первый вид проводил фуражировку на поверхности почвы, тогда как второй – в подстилке.

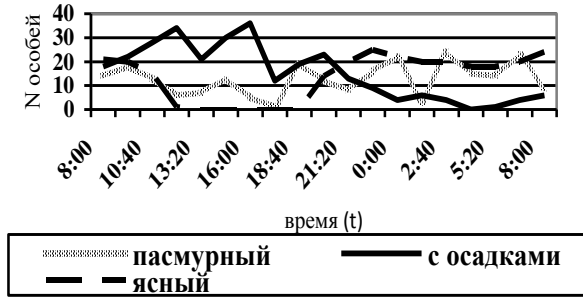


Рис. 3. Суточная активность *M. kasczenkoi* Rusz.

У *P. mongolica* фуражировка наблюдалась в жаркие периоды дня, на лишенных растительности участках, что характерно для других представителей данного рода (рис.4). При этом нужно отметить, что в утреннее и вечернее время, а также в пасмурные дни активность у него относительно низкая. Помимо высокой требовательности данного вида к теплу и освещенности, вероятно, оживленность связана также и с биотическими факторами, так как в это время были активны другие виды, что могло приводить к атакам с их стороны.

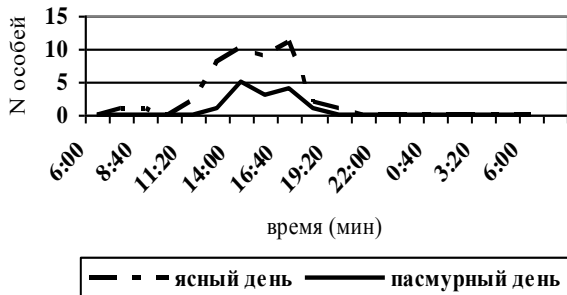


Рис. 4. Суточная активность *P. Mongolica* Em

В рамках фенологического анализа нами было отмечено, что соотношение «рабовладельцев» и их «рабов» в гнездах в течение лета значительно колебалось (рис. 5), что связано, главным образом, с типом социального паразитизма. Так, количество рабочих у *F. sanguinea* в течение лета по отношению к рабам постепенно росло, что было связано с факультативным типом рабовладения.

У *P. nigerrimus*, отличающегося облигатным паразитизмом, наблюдалась обратная тенденция, особенно во второй половине лета в результате выхода из куколок «рабов», похищенных ранее.

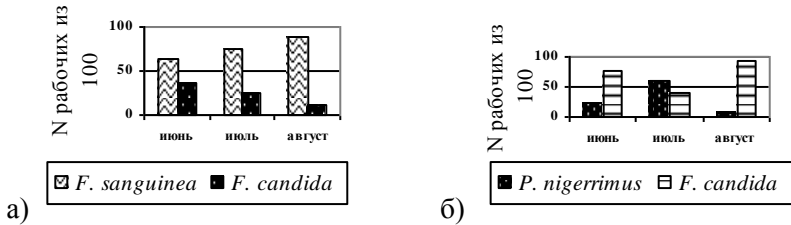


Рис. 5. Изменение соотношения особей в гнездах муравьев-рабовладельцев: а) *F. sanguinea*; б) *P. Nigerrimus*

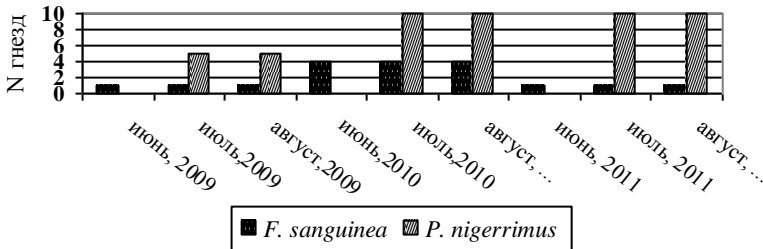


Рис. 6. Изменения количества гнезд у муравьев-рабовладельцев 2009-2011 гг.

Также у рабовладельцев в 2009-2011 гг. отмечено изменение в числе гнезд. Так, количество семей *P. nigerrimus* было постоянным, с общей тенденцией к увеличению (рис.6). У *F. sanguinea* количество гнезд колебалось. Это может быть связано с процессами лугово-пастбищной дигрессии, которые, вероятно, формируют неблагоприятные для него условия и в отдельные годы при продолжительных засухах здесь вымирают целые семьи. По-видимому, восстановление численности *F. sanguinea* на этих участках возможно, только при условии малой продолжительности засушливых периодов. Возможно, что в будущем численность его семей здесь будет продолжать меняться либо в сторону уменьшения, либо увеличения.

В связи с климатическими условиями региона осенью внегнздовую деятельность раньше всех прекращали представители рода *Myrmica* – конец 2-й декады сентября, что может быть связано с их узким температурным оптимумом, а также с завершением вегета-

ции важных для них кормовых растений. Позже всех активность прекращали *P. mongolica*, *F. candida*, у которых рабочие продолжали фиксироваться нами на прогреваемых участках после полудня вплоть до 1-й декады октября.

5.2. Особенности состава белкового корма

Анализ белковой пищи проведен нами на примере двух фоновых видов *F. candida* и *M. kasczenkoi*.

В питании *F. candida* отмечены представители 2-х классов беспозвоночных (*Insecta* и *Arachnida*) (табл. 4). Рабочими приносились преимущественно имаго (80,2%), в меньшей степени ювенильные формы (19,8%). Большая часть (54,5%) пищи была подсушенной. В засушливые летние периоды в питании значительную долю составляли мертвые жесткокрылые, прямокрылые и двукрылые. Широко у них был развит каннибализм, особой своего вида они приносили свежеебитыми. Редко попадались цикадки и ювенильные формы беспозвоночных. В дождливые периоды в питании муравьев отмечены представители сетчатокрылых.

Таблица 4

Состав белкового корма *F. candida* (данные по 9 учетам)

Объект питания	Имаго/ ювенильные формы			Всего имаго/юв. формы	%
	июнь	июль	август		
Класс <i>Insecta</i>					
Отряд <i>Diptera</i>	3/-	6/-	6/	15/-	16,5
Сем. <i>Culicidae</i>	-/-	2/-	3/-	5/-	5,5
Сем. <i>Simuliidae</i>	1/-	4/-	3/-	8/-	8,8
Сем. <i>Muscidae</i>	2/-	-/-	-/-	2/-	2,2
Отряд <i>Coleoptera</i>	4/1	2/1	1/-	7/2	9,9
Сем. <i>Tenebrionidae</i>	1/-	-/-	-/-	1/-	1,1
Сем. <i>Coccinellidae</i>	-/-	-/1	-/-	-/1	1,1
Сем. <i>Curculionidae</i>	2/-	1/-	-/-	3/-	3,3
Сем. <i>Carabidae</i>	-/-	1/-	-/-	1/-	1,1
Сем. <i>Dermestidae</i>	1/1	-/-	1/-	2/1	3,3
Отряд <i>Hemiptera</i>	2/-	5/-	4/-	11/-	12,1
Надсем. <i>Aphidoidea</i>	1/-	3/-	1/-	5/-	5,5
Сем. <i>Cicadellidae</i>	1/-	2/-	3/-	6/-	6,6

Отряд <i>Hymenoptera</i>	7/-	10/-	8/-	25/-	27,5
Сем. <i>Formicidae</i>	7/-	10/-	8/-	25/-	27,5
Отряд <i>Orthoptera</i>	-/4	-/2	-/-	-/6	6,5
Сем. <i>Acrididae</i>	-/4	-/1	-/-	-/5	5,5
Сем. <i>Tettigoniidae</i>	-	-/1	-/-	-/1	1,0
Отряд <i>Lepidoptera</i>	1/1	1/7	3/2	5/10	16,5
Сем. <i>Nymphalidae</i>	-/-	-/2	-/1	-/3	3,3
Сем. <i>Tineidae</i>	1/1	1/5	3/1	5/7	13,2
Отряд <i>Neuroptera</i>	1/-	4/-	3/-	8/-	8,8
Сем. <i>Chrysopidae</i>	1/-	4/-	3/-	8/-	8,8
Класс <i>Arachnida</i>	-/-	2/-	-/-	2/-	2,2
Всего имаго/юв.ф.	18/6	30/10	25/2	73/18	100
Общее количество	24	40	27	91	

Пищевые объекты *M. kasczenkoi* были представлены 6 отрядами и 12 семействами, принадлежащими к классу *Insecta*, а также почвенными нематодами (табл. 5). Количество принесенных жертв по

Таблица 5

Состав белкового корма M. kasczenkoi (данные по 9 учетам)

Объект питания	Имаго /ювенильные формы			Всего	%
	июнь	июль	август		
Класс <i>Insecta</i>					
Отряд <i>Diptera</i>	-/-	3/-	1/-	4/-	8,5
Сем. <i>Culicida</i>	-/-	-/-	1/-	1/-	2,1
Сем. <i>Simuliidae</i>	-/-	3/-	-/-	3/-	6,4
Отряд <i>Coleoptera</i>	1/2	1/1	2/-	4/3	14,9
Сем. <i>Tenebrionidae</i>	-/-	1/-	-/-	1/-	2,1
Сем. <i>Curculionidae</i>	1/-	-/-	-/-	1/-	2,1
Сем. <i>Dermestidae</i>	-/2	-/1	1/-	1/3	8,6
Сем. <i>Elateridae</i>	-/-	-/-	1/-	1/	2,1
Отряд <i>Hemiptera</i>	2/-	4/-	3/-	9/-	19,2
Подотряд <i>Heteroptera</i>	1/-	1/-	1/-	3/-	6,4
Сем. <i>Cicadellidae</i>	1/-	3/-	2/-	6/-	12,8
Отряд <i>Hymenoptera</i>	6/-	1/-	4-	11/-	23,4
Сем. <i>Formicidae</i>	5/-	1/-	4/-	10/-	21,3
Сем. <i>Mutillidae</i>	1/-	-/-	-/-	1/-	2,1

Отряд Orthoptera	-/1	-/1	-/-	-/2	4,2
Сем. <i>Acrididae</i>	-/-	-/1	-/-	-/1	2,1
Сем. <i>Tettigoniidae</i>	-/1	-/-	-/-	-/1	2,1
Отряд Lepidoptera	-/1	2/4	1/2	3/7	21,3
Сем. <i>Tineidae</i>	-/1	2/4	1/2	3/7	21,3
Почвенные черви	1	3	-	4	8,5
Всего	10/4	14/6	11/2	35/12	100

сравнению с *F. candida* заметно ниже. Кроме этого, в гнездо транспортировались и семена растений. За 1 час в гнездо рабочими транспортировалось 4-10 экз. В питании, как и у предыдущего вида, значительную долю составляли перепончатокрылые. Однако рабочие *M. kasczenkoi* приносили к гнезду уже подсушенные особи *F. candida*. В засуху в питании возрастала доля жесткокрылых, преимущественно кожеедов. В дождливые периоды склонность к некрофагии снижалась, а значительную долю в питании составляли моли и различные нематоды. Как видно, на пищевые спектры рассмотренных видов во многом перекрываются, что характерно для многовидовых ассоциаций муравьев Западной и Южной Сибири (Резникова, Куликов, 1978; Резникова, Самошилова, 1981).

5.3. Особенности межвидовых отношений и поведения

Изучение межвидовых отношений проводилось на примере 2 ассоциаций. В первой, расположенной на каменистом степном склоне, конкуренция в межвидовых отношениях выражалась лишь в редких столкновениях между семьями, занимающими здесь доминирующее положение *C. saxatilis* с *C. japonicus*, что, вероятно, вызвано дефицитом кормовых растений, возле которых они наблюдались. Отношения между вышеописанными доминантами с субдоминантом I порядка *F. candida* были нейтральными, что, по-видимому, связано с разными размерными категориями этих муравьев. Отношения *F. candida* с субдоминантом II порядка *L. alienus* были также нейтральными, кроме того, неоднократно отмечалось, что данные виды устраивали свои прогревочные гнезда с расплодом под одним камнем. В отношениях *F. candida* с инфлюентом нами часто отмечалась жесткая форма клептопаразитизма, при которой *F. candida* воровал пищу у *P. mongolica*. Как видно из приведенных примеров, наиболь-

шая напряженность в отношениях отмечена у близкородственных видов, что наблюдала ранее Ж.И. Резникова (1983).

Во второй ассоциации на лугово-пастбищной дигрессии фиксировались столкновения, при которых доминант *F. uralensis* периодически атаковал рабочих субдоминанта I порядка *F. candida* в пограничной зоне. Вероятно, это связано с тем, что исследуемый участок периодически подвергался выпасу, где ярус, образованный злаками, часто уничтожался. Вследствие этого рабочим *F. candida* приходилось проводить фуражировку не в травяном ярусе, а на поверхности почвы, тем самым провоцируя доминанта на нападение. Фиксировались атаки *F. uralensis* и на рабочих субдоминанта II порядка *M. kasczenkoi*, связанные, по-видимому, с тем, что в средней зоне кормового участка доминанта находились многочисленные колонии данного вида. Крупные столкновения между ними наблюдались лишь в пасмурные дни во время дождя, когда динамическая плотность особей около гнезда субдоминанта II порядка возрастала. Та же картина наблюдалась и при установке кормушки около гнезда *M. kasczenkoi*, где рабочие также атаковались и разгонялись доминантом (рис.7). Данный пример межвидовых отношений, вероятно, можно отнести к межвидовому социальному контролю, однако потерь субдоминант практически не имел, а снижение плотности происходило, когда сконцентрированные у гнезда особи расходились на фуражировку.

У субдоминантов мелкие стычки отмечены у *F. candida* и *M. kasczenkoi* в местах перекрывания их кормовых участков.

Рабочие субдоминанта II порядка *M. kasczenkoi*, живущие на кормовом участке *F. uralensis*, блокировали останками насекомых и семян входы своих гнезд во время высокой активности доминанта, препятствуя тем самым его проникновению. При открытых входах гнезд *F. uralensis* атаковал хозяев, а они лишь пытались закрыть вход мусором. При отсутствии мусора рабочие *M. kasczenkoi* иногда формировали у входа «живую преграду» своими телами, как, например, при нападении на них *F. sanguinea*.

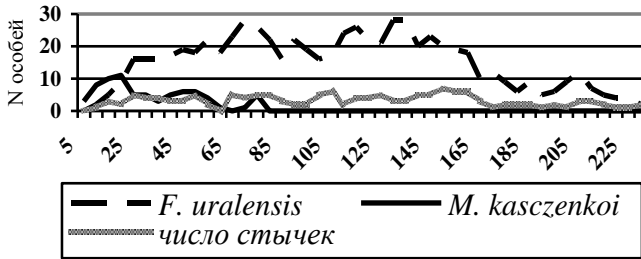


Рис. 7. Накопление на кормушке №2 *F. uralensis* и *M. kasczenkoi*

Случаи нападений иерархически выше стоящих муравьев на инфлюентов – *T. nassonovii*, *T. caespitum*, *P. mongolica* не зафиксированы. Их многовидовые поселения мирно сосуществовали.

Таким образом, напряженные отношения складываются у видов, занимающих в ассоциации высокую ступень иерархии, а между крайними по иерархии видами, наиболее различающимися по размерам, взаимоотношения относительно нейтральны.

ВЫВОДЫ

1. В степных экосистемах юго-западного Забайкалья зарегистрировано 27 видов муравьев, относящихся к 2 подсемействам и 8 родам. Из них 5 видов встречаются в интразональных участках степей. Даже небольшие участки степных экосистем характеризуются относительно высоким видовым разнообразием, что характерно для степей Южной и Западной Сибири. Видовая и ареалогическая структура мирмекофауны региона отражает пограничный характер территории между лесной и степной зонами. Фауна Забайкалья отличается преобладанием ксерофильных видов муравьев.

2. Относительное сходство структуры видового состава сообществ муравьев разных степных экосистем объясняется присутствием в них значительного количества эвритопных и олиготопных видов, которые составляют основу населения. На динамику структуры степных сообществ муравьев заметно влияют абиотические факторы, связанные с открытостью ландшафтов.

3. Влияние антропогенного фактора на структуру сообществ муравьев в целом отрицательное, оно приводит к обеднению видового разнообразия и нарушению социальной структуры населения,

главным образом, замещению доминантов низкоранговыми видами, иногда и к усилению межвидовой конкуренции за пространство и пищевые ресурсы.

4. У большинства видов степных муравьев прослеживается четкая приуроченность к специфическим микробиотомам, которая определяет общую картину формирования пространственной структуры сообществ, в конечном счете, она оказывает определенное влияние и на социальную структуру населения, которая основана на иерархических межвидовых взаимоотношениях.

5. Степные муравьи как обитатели открытых пространств чувствительны к изменению экологических, в том числе погодных, условий. В значительной степени их сезонная и суточная активность, поведение и характер питания зависят от температурного режима и влажности.

6. Белковый рацион у фоновых видов формируется из беспозвоночных, населяющих биотоп. Также как и в степной зоне сопредельных территорий, пищевые спектры у степных видов региона в большей степени перекрываются.

7. Структура иерархии, типы межвидовых отношений и ряд факторов, их регулирующих в многовидовых сообществах муравьев степных экосистем Забайкалья, имеют много общих черт с таковыми на территориях Западной и Южной Сибири

Работы, опубликованные по теме диссертации

Статьи, опубликованные в рецензируемых изданиях:

1. Соколовский Е. А. Муравьи (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) дигрессивных растительных сообществ Иволгино-Удинской межгорной впадины / Е.А. Соколовский // Вестник Бурят. госуниверситета. – Улан-Удэ : Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2011. – Вып. 4. Биология. – С. 152-158.

В других изданиях:

2. Соколовский Е. А. К экологии *F. candida* (FORMICIDAE) как массового вида лугово-степных дигрессивных ландшафтов г. Улан-Удэ / Е. А. Соколовский // Казанская наука. – Казань: Изд-во Казанский издательский дом, 2010. – С. 10-17.

3. Соколовский Е. А. Особенности распределения муравьев в трех экспозициях отрога Хамар-Дабан в окрестностях поселка Загорушка (Прибайкальский район) / Е. А. Соколовский //

Биоразнообразии : глобальные и региональные проблемы. – Улан-Удэ, 2010. – С. 65-66.

4. Соколовский Е. А. Оборонительное поведение *M. kasczenkoi* Ruzs. / Е. А. Соколовский // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий : в 2 т. / отв. ред. В. В. Анюшин. – Абакан: Изд-во ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», 2010. – Т. 1, вып. 14. – С. 90-91.

5. Соколовский Е. А. Муравьи- рабовладельцы Иволгино-Удинской межгорной впадины (Западное Забайкалье) / Е. А. Соколовский // Социально-экологические проблемы Байкальского региона: материалы I Межвуз. науч.-практ. конф. студ. и аспирантов. – Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2011. – С. 84-86.

6. Соколовский Е. А. Эколого-этологические особенности муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) южной экспозиции хр. Хамар-Дабан (Западное Забайкалье) / Е. А. Соколовский // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы II Междунар. науч. конф. (Улан-Удэ (Россия), 20-25 июня 2011 г.) : в 3 т. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2011. – Т. 2. – С. 96-97.

7. Соколовский Е. А. Влияние антропогенных факторов на муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) в ксерофитных биотопах Селенгинского среднегорья / Е. А. Соколовский // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий : в 2 т. / отв. ред. В. В. Анюшин. – Абакан: Изд-во ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», 2011. – Т. 1, вып. 15. – С. 84-85.

Подписано в печать 18.01.11. Формат 60 x 84 1/16.
Усл.-печ. л. 1,45. Тираж 100 экз. Заказ 7.

Издательство Бурятского госуниверситета
670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24 а
e-mail: riobsu@gmail.com