

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской Академии наук
Национальный парк «Беловежская пуца»

Н.Г. Дьяченко

РЫЖИЕ ЛЕСНЫЕ МУРАВЬИ БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

Товарищество научных изданий КМК
Москва 2017

Дьяченко Н.Г. Рыжие лесные муравьи Беловежской пуши. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 128 с.

В книге излагаются уникальные результаты почти 30-летних оригинальных исследований биологии и экологии рыжих лесных муравьев Беловежской пуши – старейшей заповедной территории Европы. В книге подробно рассматриваются вопросы ландшафтно-биотопического распределения модельных видов муравьев (*Formica rufa*, *Formica polyctena*), связи их поселений с составом, возрастом и полнотой насаждений, спецификой развития муравейников и размерной структуры популяций, особенностей суточного и годового циклов их жизни в условиях Беловежской пуши. Рассмотрены также актуальные вопросы ценоотических связей и хозяйственного значения рыжих лесных муравьев. Для энтомологов, экологов, лесоводов, специалистов по биологической защите леса и охране природы, любителей-естествоиспытателей.

Составители:

доктор биологических наук А.А. Захаров,
кандидат биологических наук Т.С. Пуяткина

Ответственный редактор

доктор биологических наук А.А. Захаров

Рецензенты;

доктор биологических наук Т.А. Новгородова
кандидат биологических наук В.А. Зрянин

Diachenko N.G. RED WOOD ANTS OF BELOVEZHSKAYA PUSHCHA.
Moscow: KMK Scientific Press. 2017. 128 p.

The monograph presents the results of a nearly 30-year long study of the biology and ecology of red wood ants in Belovezhskaya Pushcha, the oldest nature reserve area in Europe. The book thoroughly considers the problems of the landscape and habitat distribution of model ant species (*Formica rufa*, *Formica polyctena*), the relations of colonies to the composition, age and density degree of woody vegetation, to the specificity of anthill development and the size structure of populations, to peculiarities of their diurnal and annual cycles in the conditions of Belovezhskaya Pushcha. Topical problems of coenotic relationships and economic importance of red wood ants are also examined. Recommended to entomologists, ecologists, foresters, specialists in the biological control of forests and in nature conservation, as well as to amateur naturalists.

ISBN 978-5-9909477-0-2

© Дьяченко Н.Г., 2017

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2017.

© ООО “КМК”, издание, 2017.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Введение	6
Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ. БЕЛОВЕЖСКАЯ ПУЩА	8
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	15
Глава 3. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МУРАВЬЕВ <i>FORMICA</i> БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ	29
3.1. Рыжие лесные муравьи как объект исследования	29
3.1.1. Состав и социальная организация сообщества муравьев <i>Formica</i>	29
3.1.2. Основание новых семей	31
3.1.3. Строение гнезда и поддержание в нем температурного режима	31
3.1.4. Питание, кормовой участок и дороги	32
3.1.5. Охотничья активность и роль как энтомофагов	33
3.1.6. Распространение и биотопические предпочтения	36
3.2. Видовой состав муравьев рода <i>Formica</i>	36
3.3. Видовые характеристики муравьев <i>Formica</i> Беловежской пуши ...	38
Глава 4. ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЛЕСАХ БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ ...	45
4.1. Распределение рыжих лесных муравьев по лесным формациям и типам леса	45
4.2. Распределение рыжих лесных муравьев по насаждениям разного возраста	55
4.3. Связь рыжих лесных муравьев с насаждениями разной полноты .	58
Глава 5. РАЗВИТИЕ МУРАВЕЙНИКОВ И ИХ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ...	64
5.1. Развитие молодых муравейников	64
5.2. Типы гнезд у рыжих лесных муравьев	66
5.3. Общая схема развития муравейников группы <i>Formica rufa</i>	69
5.4. Размеры гнезд и численность населения муравейников	73
5.5. Размеры муравейников и число колонн (дорог)	74
5.6. Размерная структура муравейников в лесах Беловежской пуши ...	76

Глава 6. СУТОЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ БИОРИТМЫ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩЕ	82
6.1. Ритмы суточной активности муравьев	83
6.2. Кормовой участок и сезонная активность фуражировки	87
6.3. Годичный цикл жизни рыжих лесных муравьев Беловежской пущи	92
Глава 7. РОЛЬ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПОВЕДНИКА	96
7.1. Лесозащитная роль муравьев	96
7.2. Взаимодействие муравьев со стволовыми вредителями (короедами)	100
7.3. Трофобиоз муравьев с тлями	104
7.4. Воздействие на растительный покров и почву	106
7.5. Использование муравьев позвоночными животными и защита муравейников	109
Заключение	112
Литература	114
Об авторе	124
Список научных публикаций Натальи Георгиевны Дьяченко	126

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая вниманию читателя книга Натальи Георгиевны Дьяченко представляет собой результат многолетних исследований автора, посвященных изучению биологии и экологии рыжих лесных муравьев. Причем, территориально район исследования ограничен пределами одного лесного массива – всемирно известного Национального парка «Беловежская пуца». В течение тридцати лет автором выполнено уникальное мониторинговое исследование специфики обитания и развития поселений модельных видов муравьев в условиях векового заповедного леса, в тесном взаимодействии и единстве с природными лесными сообществами, которые сами по себе являются реликтами. Ведь Беловежская пуца – это единственный сохранившийся на территории Европы крупный массив равнинного леса, ставший прибежищем для многих представителей европейской флоры и фауны. Особая ценность выполненных Натальей Георгиевной исследований заключается в эталонном характере полученных ею результатов. Подготовка этих данных к изданию в виде книги была желанной целью последних лет ее жизни. К сожалению, Наталья Георгиевна не успела при жизни опубликовать итоги своей работы. И было бы крайне обидно потерять собранные ее самоотверженным трудом знания о муравьях Беловежской пуцы. Поэтому и было принято решение завершить подготовку книги Н.Г. Дьяченко. Публикация этой книги – единственный и самый верный способ сохранить для мирмекологии ценнейшие научные материалы и светлую память об их авторе.

ВВЕДЕНИЕ

Муравьи всегда интересовали человека. Сложное поведение этих насекомых, их организованность и достижения как строителей издавна привлекают внимание не только лесных энтомологов, но и широкие круги естествоиспытателей. В силу ряда специфических свойств (таких как территориальное постоянство муравейников на протяжении многих лет, длительность периода активности, сложность поведения, доступность для наблюдения в природе и т.д.), муравьи являются идеальной модельной группой для решения многих вопросов современной биологии [Брайен, 1986; Hölldobler, Wilson, 1990].

Необходимость углубленных исследований в области мирмекологии обусловлена также биоценотической и хозяйственной значимостью муравьев во многих ландшафтах Земли. Благодаря своей многочисленности, значительной биомассе и длительному периоду активной жизнедеятельности, муравьи играют важную роль в естественных и антропогенных биоценозах [Gösswald, 1951, 1978; Гримальский, 1972]. Большинство муравьев оказывают значительное положительное влияние на физико-химические свойства почвы, состав и рост растительности. Практически все муравьи наших лесов – активные зоофаги (наиболее эффективны в этой роли представители рода *Formica*). При этом принципиально важной особенностью муравьев является их реактивность на пищу [Длусский, 1967] или способность переключаться на питание наиболее массовым видом добычи. Данное свойство позволяет им стать одним из основных факторов защиты древостоев от объедания листо- и хвоегрызущими насекомыми – вредителями леса и оказывать весомое благоприятное воздействие на все лесное сообщество.

Разводя тлей, лесные муравьи создают кормовую базу для многих насекомых – паразитов вредителей леса, а также для насекомых – опылителей и медоносных пчелиных. Кроме того, муравьи сами играют важную роль в питании целого ряда позвоночных животных (млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и земноводных).

Расширяя масштабы своей хозяйственной деятельности, человек повсеместно вовлекает муравьев в сферу своего непосредственного влияния и воздействия. При этом он, как правило, оказывает существенное отрицательное воздействие на свойственную им среду обитания и условия их существования. Поэтому теоретические и прикладные вопросы, связанные с изучением, практическим использованием и сохранением муравьев (особенно рода *Formica*) неизменно актуальны.

Ввиду значительной и разнообразной положительной роли рыжих лесных муравьев в лесных экосистемах в 1965 году был принят проект международного закона о защите муравьев группы *Formica rufa* [Pizzi-

gallo, 1965]. В Белоруссии постановление об охране рыжих лесных муравьев принято в 1985 году.

Биогеоценозы Беловежской пушчи служат ценнейшим объектом для подобных исследований, так как это последний в зоне хвойно-широколиственных лесов Европы крупный массив с наименьшей степенью антропогенного вмешательства. Преобладающая часть пушчи (на территории Беларуси), и поныне сохраняет свой исторически сложившийся облик, фауна, флора и растительность Беловежской пушчи представляют собой ценный эталон, имеющий мировое значение. Сформировавшиеся и функционирующие в настоящее время биоценозы пушчи и происходящие в них процессы взаимодействий и взаимосвязи между идеальными компонентами и их элементами являются эталонными, по которым можно создавать и моделировать антропогенные биогеоценозы. Для наших исследований важно, что Беловежская пушча – это единственный сохранившийся в зоне хвойно-широколиственных лесов Европы массив леса, где муравьи на протяжении многих десятилетий обитают в естественных биоценозах.

Книга включает Введение, 7 глав, Заключение и Список литературы. Результаты исследований собраны в 40 таблицах и проиллюстрированы 34 рисунками. Список использованной литературы включает 210 названий.

На разных этапах работы большую помощь автору оказывали В.И. Гримальский, Б.П. Савицкий, О.Р. Александрович, В.Н. Толкач, Г.А. Козулько, Н.Н. Русакова, А.А. Захаров. Определение муравьев проверено К.В. Арнольди и Г.М. Длусским, определение насекомых, встреченных в пищевых сборах муравьев – Н.И. Падей, тлей – Мамонтовой. Описание (и определение) растительности вблизи муравейников сделано Н.С. Смирновым и Л.Е. Дворак. Всем им автор искренне благодарен. Автор считает также своим приятным долгом поблагодарить дирекцию, научный отдел и лесную охрану Национального парка «Беловежская пушча» за поддержку и действенную помощь, оказанную ими в процессе выполнения данной работы.

Книга рассчитана на мирмекологов, энтомологов, лесоводов и экологов, специалистов по биологической защите леса и охране природы, любителей-естествоиспытателей.

Данная книга – результат тридцатилетних исследований экологии рыжих лесных муравьев, проведенных автором впервые в регионе, где у муравьев сохранились исторически сложившиеся связи со всеми компонентами биогеоценозов. Хочется верить, что этот скромный труд станет полезным в изучение столь важной и интересной группы насекомых.

Глава 1.

БЕЛОВЕЖСКАЯ ПУЩА. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Национальный парк «Беловежская пушта» – белорусское государственное природоохранное учреждение, в ведении которого находится территория реликтового одноименного лесного массива.

По физико-географическому районированию Беловежская пушта расположена на территории Русской равнины, на границе Северо-Белорусской и Полесской провинций. Первая представляет собой всхолмленную, местами возвышенную озерную равнину, являющуюся юго-западным звеном пояса поозёрной Русской равнины в бассейне реки Припяти, на юго-западной окраине подзоны смешанных лесов.

Согласно агроклиматическому районированию республики Беларусь [Шкляр, 1973], Беловежская пушта относится к Пружанско-Брестскому району Западной подобласти южной теплой неустойчиво-влажной агроклиматической области. Здесь самая короткая и теплая в Беларуси зима, самый продолжительный вегетационный период и наибольшая теплообеспеченность территории. Максимальная величина радиационного баланса отмечается в июле – около 8 ккал/см², минимальная в декабре – январе и составляет 0,5–0,6 ккал/см². Переход среднесуточных сумм баланса от положительных значений к отрицательным происходит в ноябре, от отрицательных к положительным – в феврале. Годовая сумма радиационного баланса составляет около 42 ккал/см².

Среднегодовая температура воздуха равна +6,6°С с амплитудой 23,2°С (январь –5,4°С; июль +17,8°С), абсолютные максимум и минимум, соответственно, +35,9°С и –40,1°С [Толкач, Кочановский, 1971]. Период со среднесуточной температурой –5°С и ниже составляет в среднем 23 дня.

Весенние заморозки прекращаются в конце апреля – начале мая (средняя дата 6 мая, крайние даты 19 апреля и 2 июня). Средняя продолжительность безморозного периода составляет 135 дней (минимум – 102, максимум – 170). Продолжительность периода с температурой выше +5°С – 201 день, выше +10°С – 150, выше +15°С – 82 дня, отклонения в различные годы достигают 10–15 дней в сторону уменьшения и 20–30 дней – превышения среднегодовых данных.

Средняя сумма эффективных температур за период с температурой воздуха выше +5°С равна 2650°С (колебания от 2399°С до 3225°С), выше +10°С – 2303° (от 1941°С до 2714°С) выше +15°С – 1136°С (от 952°С до 2226°С). Средняя годовая сумма осадков составляет 624 мм (минимум – 440 мм, максимум – 994 мм), из которых 70% выпадает за теплый период (апрель – октябрь) года. Устойчивый снежный покров держится не

более 50–60 дней, а для 20% зим он вообще не характерен. Засушливые периоды случаются в Беловежской пушце очень редко.

Согласно почвенно-географическому районированию БССР [Смеян, 1974; Смеян, Соловей, 1974], Пушца лежит в пределах Гродненско – Волковысско – Слонимского подрайона дерново-подзолистых супесчаных почв Центральной (Белорусской) провинции. Однако почвенный покров Пушцы имеет определенные отличия от покрова остальной территории подрайона. В нем преобладают дерново-подзолистые (49%) и торфяно-болотные (27%), в меньшей степени распространены дерново-палево-подзолистые (12%) и бурые лесные почвы (15%). Наиболее распространенными почвообразующими породами в Пушце являются водно-ледниковые пески (52%), супеси (21%) и органогенные отложения (27%).

Характерные сочетания климата, геоморфологии, рельефа, гидрологических и почвенных условий данного региона комплексно выражаются в особенностях растительных сообществ, произрастающих на данной территории.

Лесная растительность Пушцы представлена 10 выраженными формациями: сосновой, еловой, дубовой, ясеновой, кленово-липовой, грабовой, пушисто-березовой, бородавчато-березовой, осиновой и черноольховой. Преобладающей является сосновая формация, которая занимает 57,7% всей лесопокрытой площади Национального парка. На втором месте по занимаемой площади – ольховая (15,5%) и несколько меньше еловая (10,3%) и березовые (8,2%) формации. Остальные формации занимают от 0,6 до 4,6% лесопокрытой площади [Проект., 1983 г.].

Эдафо-фитоценотический ареал каждой формации характеризуется тем или иным сочетанием типов леса. Всего в лесах Пушцы выделено 82 типа леса (согласно данным лесоустройства 1982 года). Типологически наиболее богато здесь представлены березняки (18 типов) и сосняки (13 типов). На ельники приходится 10, на ольшаники – 8, на дубово-грабовые формации – 6 и на все прочие – 27 типов леса. В сосняках наиболее распространенным типом леса является сосняк мшистый (49,9%), далее по представительности следуют сосняк черничный (14,2%), сосняк орляковый (12,5%) и сосняк кисличный (8,9% от общей площади сосняков). Доля участия остальных типов леса весьма незначительна и колеблется от 0,4 до 3,3%. В темнохвойных лесах преобладает ельник кисличный (41,6%), далее следуют ельники: черничный (17,0%), папоротниковый (12,7%) и мшистый (8,4%). На остальные типы ельников приходится 0,4–7,0% занимаемой данной формацией лесопокрытой площади.

В дубово-грабовой формации ведущее место занимают кисличные типы (83,1% от общей площади), а на остальные 5 типов леса приходится от 1,1 до 5,4%. В березовых формациях наиболее значительные по

Таблица 1-1. Распределение насаждений Беловежской пуши по типам леса в % от общей лесопокрытой площади (по материалам лесоустройства 1983 года)

Типы леса	Лесные формации (по лесообразующим породам)						Итого по типам леса, %
	Сосняки	Ельники	Дубово-грабовые	Березняки	Ольшаники	Прочие породы	
Лишайниковый	0,4			0,02			0,2
Вересковый	3,3			0,03			2,0
Брусничный	0,5			0,1			0,3
Мшистый	49,9	8,4		7,7		0,3	30,8
Орляковый	12,5	7,0	5,4	9,4		1,4	9,1
Кисличный	8,9	41,6	83,1	28,7	2,8	36,0	17,6
Приручейно-травяной	0,6	2,4		2,0			0,8
Черничный	14,2	17,0	4,6	10,0		5,9	11,4
Долгомошный	3,3	2,7		2,2		0,1	2,3
Багульниковый	1,3			1,0			0,8
Осоковый	2,2	2,6		17,9	36,2	0,5	8,6
Осоково-сфагновый	2,3			0,9			1,4
Сфагновый	0,6			0,2			0,3
Сныгивевый		0,4	4,4	0,3	0,9	10,2	0,6
Крапивный		5,2	1,1	2,4	29,4	32,0	5,9
Папоротниковый		12,7	1,4	7,5	9,8	5,9	3,6
Приручейно-пойменный						0,2	3,0
Таволговый					19,4	1,7	0,8
Болотно-разнотравный				8,7		5,8	0,2
Осоково-травяной				2,1			0,1
Ивняковый					0,5		0,2
Болотно-папоротниковый					1,0		
Итого:	100%	100%	100%	100%	100%	100%	
Всего, га:	45520,9	7953,2	4337,4	6389,3	15998,5	1370,4	77569,7
Всего, %:	58,7	10,2	5,6	8,2	15,5	1,8	100

Примечание: в графе «прочие породы» объединены ясень, клен, липа, осина, ива.

площади типы леса – березняки кисличные (28,7%) и осоковые (17,9%) (табл. 1-1).

Показательно распределение насаждений по категориям возраста. Наименьшая доля общей лесопокрытой площади занята молодняками (от 0,9 до 19,8% лесопокрытой площади в разных формациях). Насаждения, начиная со средневозрастных, и до перестойных включительно, занимают в сосняках 80,2%, в ельниках 97,4%, в дубово-грабовых насаждениях 95,0%, в березняках 95,8%, в ольшаниках и в прочих древостоях около 99,1% от общей лесопокрытой площади, занятой конкретной формацией (рис. 1-1). Спелые и перестойные древостои занимают более половины территорий всех насаждений. Это, безусловно, являет-

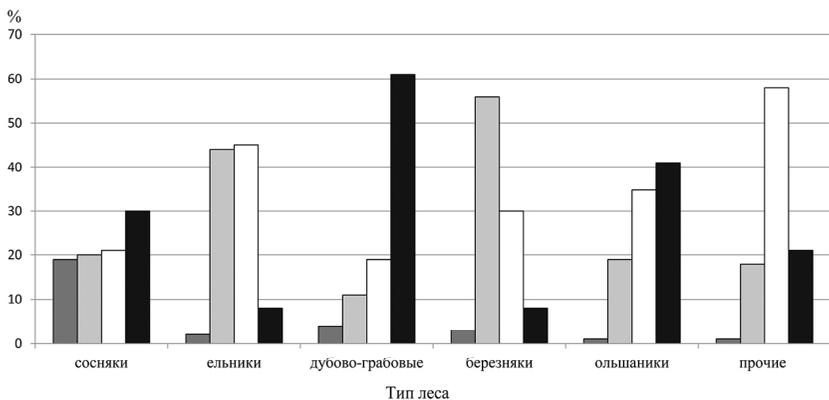


Рис. 1-1. Распределение древесных насаждений Беловежской пушчи по возрастным категориям. Категории возраста: темносерый – молодняки; светлосерый – средне-возрастные; белый – спелые; черный – перестойные.

ся одним из важных результатов длительного периода действия на территории Пушчи заповедного статуса.

В системе геоботанического и лесорастительного районирования [Гельтман, Романовский, 1971] Пушча относится к Беловежскому геоботаническому району, входящему в Неманско-Предполесский округ подзоны грабово-дубово-темнохвойных лесов, и расположена у южной границы Евразийской таежной области с Европейской областью широколиственных лесов.

Широтные и долготные изменения климата, особенности рельефа, почв и гидрологии территории, а также близость Полесской низменности с юга и возвышенностей Белорусской гряды с севера обусловили своеобразие Пушчи в геоботаническом плане. Оно проявляется, в первую очередь, в комбинации элементов темнохвойных восточноевропейских и западноевропейских широколиственных лесов. В Беловежской пушче встречаются все основные компоненты лесной фауны и флоры, все основные типы лесных сообществ, которые возможны в данном географическом регионе. Это является одновременно и результатом большого богатства местообитаний, особого географического положения Пушчи, а также высокой степени сохранности в ее пределах важнейших компонентов исходной природной экологической среды.

Беловежские леса характеризуются наличием в них обширных участков девственных природных сообществ, которые являются “хранителями” определенных видов растений и животных, безвозвратно исчезнувших в сопредельных регионах вместе со сведенными когда-то лесами. Леса Пушчи в основном (более 50%) представлены коренными спелыми и перестойными древостоями в возрасте от 100 до 200 лет, сформиро-

вавшимися и развивающимися в относительно естественных стабильных условиях. В этом плане показательно, что значительная часть таких насаждений представлена многоярусными разновозрастными древостоями. Ведь такая структура лесных сообществ возможна только при высокой сохранности и устойчивом естественном возобновлении большинства лесообразующих пород, а также общей стабильности природных лесорастительных условий. В Парке имеются участки древостоев в возрасте 250–350 лет, в составе которых сохранились отдельные деревья в возрасте 300–600 лет. Следует подчеркнуть, что и среди вторичных лесов Пущи основная часть приходится на древостои, сформировавшиеся естественным путем (лесные культуры составляют здесь не более 10%).

Уже с XIII века Беловежская пуца становится заповедной территорией, сначала местом княжеской, а позднее – царской охоты. В середине XVI в. был издан указ польского короля об охране охотничьих угодий в Пуще, а в 1577 г. под специальную опеку здесь был взят зубр. С XVII в. Беловежская пуца остается единственным в Европе местообитанием европейского зубра (*Bison bonasus bonasus* L.), а с конца XIX в. и последним убежищем большинства видов зверей – исконных обитателей европейских равнинных лесов.

С 1939 г., после включения данной территории в состав СССР, Беловежская пуца становится Государственным заповедником, главным охраняемым объектом которого является зубр. В 1944 г. западная часть Беловежской пуцы (около 58 тыс. га) вошла в состав Польши и в 1947 г. в ней был организован Природный парк, реорганизованный в 1978 г. в Биосферный резерват. В восточной части лесного массива, на территории СССР, уже в 1944 г. начал функционировать образованный там еще в 1939 г. заповедник, который в 1957 г. был преобразован в Заповедно-охотничье хозяйство общей площадью 87577 га. В 1991 г. на уже белорусской части территории Пущи создается Национальный парк республики Беларусь [Козулько, Жуков, 1999].

В Национальном Парке «Беловежская пуца» были выделены четыре зоны со специальными режимами охраны в каждой из них:

- * заповедная зона, в которой запрещена любая хозяйственная деятельность, занимающая 38,0% общей территории парка;
- * зона регулируемого использования (26,1%);
- * рекреационная зона (5,2%);
- * хозяйственная зона (30,7%).

Помимо этого, по границам Национального парка была установлена буферная зона общей площадью около 58 тыс.га (данные 2004 г.), где также имеются значительные ограничения на хозяйственную деятельность [Схема зонирования Национального парка «Беловежская пуца» <http://bp21.org.by/ru/about/map.html>].

В 1979 г. польский Национальный парк был включен в список Всемирного наследия ЮНЕСКО, а в 1992 г. этот статус был распространен и на белорусский Национальный парк. Уже в 1993 г. ЮНЕСКО в рамках программы «Человек и биосфера» присвоила Национальному парку статус биосферного заповедника.

Беловежская пуца – наиболее крупный остаток реликтового первобытного равнинного леса, произраставшего на территории Европы в доисторические времена. Из 26 видов древесных пород 11 относятся к лесообразующим: сосна обыкновенная, ель европейская, ольха черная, дуб черешчатый, дуб скальный, ясень, осина, граб, береза повислая и береза пушистая. Среди кустарников наиболее обычны ивы, калина красная, крушина ломкая, лещина обыкновенная, волчье лыко, можжевельник обыкновенный. Фоновые виды кустарничков – черника, брусника, голубика, клюква, вереск, багульник болотный. Всего во флоре Беловежской пуцы насчитывается около 900 видов высших растений. Около 100 видов растений и грибов, произрастающих в Беловежской пуце, внесены в Красную книгу республики Беларусь.

В фауне Национального парка, которая является типичной для лесов Восточной Европы, зарегистрированы 59 видов млекопитающих, около 230 видов птиц, 7 видов пресмыкающихся, 11 видов земноводных, 24 вида рыб и более 11 000 видов насекомых и других беспозвоночных.

Среди млекопитающих наиболее представительны популяции благородного оленя, косули, кабана и зубра. Здесь также обитают лось, бобр, выдра, рысь, волк, лесная куница, барсук, лисица и др. Мир птиц богат и включает такие виды, как черный и белый аисты, луни, глухарь, тетерев. Среди птиц наибольшим числом видов представлены отряды воробьиных, пластинчатоклювых, куликов. В общем, 112 видов позвоночных и 38 видов насекомых – обитающих в Пуце – занесены в Красную книгу Беларуси [Труды..., 1980; Козулько, Жуков, 1999].

К числу наиболее заметных и одновременно значимых для жизни леса полезных насекомых относятся и рыжие лесные муравьи, изучению биологии и экологии которых посвящена данная книга. И для них Беловежская пуца стала местом, где исторически сложились и сохраняются условия благополучного существования. Беловежская пуца, безусловно, относится к эталонным участкам суши, – поскольку это единственный в зоне хвойно-широколиственных лесов Западной и Центральной Европы крупный массив с наименьшей степенью антропогенного вмешательства. Одновременно это и единственный в данной зоне массив, где рыжие лесные муравьи на протяжении многих десятилетий обитают в своей естественной среде. Поэтому результаты проведенных здесь биогеоценотических, экологических и мирмекологических исследований могут служить эталонном при сравнительном изучении природных и измененных различными

антропогенными воздействиями сообществ и опорной точкой для решения многих актуальных задач экологического мониторинга.

Учитывая, что рыжие лесные муравьи обитают в здоровых и устойчивых лесных биоценозах, результаты исследования их жизнедеятельности в данном регионе могут стать основой для их практического применения и в других лесных ландшафтах Европы.

Глава 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной работе приведены результаты мирмекологических исследований, выполненных автором в лесах Беловежской пушчи за период 1968–1995 гг. Основным модельным объектом исследований были избраны рыжие лесные муравьи (группа *Formica rufa*), представленные на территории Беловежской пушчи двумя видами – *Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Förster. Такой выбор определялся, в первую очередь, экономической значимостью этих муравьев для биологической защиты леса от хвое- и листогрызущих насекомых вредителей, а также их многочисленностью в Беловежской пушче. Многочисленность рыжих лесных муравьев и разнообразие условий их обитания в лесах Национального парка позволяют проведение здесь комплексных исследований биологии и экологии этих насекомых, а заповедный статус территории – выполнение таких исследований на стационарной основе и в многолетнем режиме. Общая характеристика рыжих лесных муравьев как объектов исследования приводится в следующей главе монографии (раздел 3.1).

Многолетние стационарные полевые работы обязательно связаны с применением стандартных, уже апробированных методов исследования, которые можно было бы уверенно применять в течение всего срока выполняемых работ, сохраняя таким образом сопоставимость собственных данных разных лет и сопоставимость этих данных с результатами работ других мирмекологов. Поэтому изучение большинства аспектов биологии, экологии, ландшафтно-биотопического распределения и ценологических связей рыжих лесных муравьев выполнялись в основном с использованием традиционных, принятых в отечественной мирмекологии методов. При этом специфика обитания муравьев в Пушче, а также необходимость решения ряда специальных задач потребовали адаптации и некоторой модификации значительной части таких методик.

Инвентаризацию и общее описание муравейников проводили по методикам Г.М. Длусского [1965] и коллектива авторов под руководством К.В. Арнольди [Арнольди и др., 1979]. При описании гнезда рыжих лесных муравьев и его окружения нами использованы следующие его характеристики:

- тип леса, в котором находится конкретный муравейник или комплекс муравейников;
- место расположения гнезда (прямо у ствола дерева с указанием его породы, под кроной дерева, на открытом месте);
- конструкционный тип гнезда (гнездо с внешним валом, гнездо со скрытым валом, погруженное гнездо, вторичное гнездо с «зеркалом»);

– первичность гнезда (*первичное гнездо*, то есть находившееся на одном месте с начала наблюдений, или *вторичное гнездо* со сроком его восстановления или смены места, если это удалось установить);

– форма наземного купола (коническая, сферическая, плоская, неровная);

– наличие гнездового земляного вала и его плотность;

– степень зарастания гнездового вала травой и состав растительности на нем;

– внешние размеры гнезда – диаметр купола (d , см), диаметр гнездового вала (D , см), высота купола (h , см), высота земляного вала (h' , см), общая высота гнезда (H , см);

– число колонн, n_c (определяется по числу выходящих из гнезда кормовых дорог «1-го порядка»).

В качестве основного параметра, по которому сравниваются размеры муравейников, принят диаметр основания наземного купола (d , см) как наиболее устойчивый при различных погодных, зоогенных, механических и других формах воздействия. Для описания размерной структуры поселений муравьев мы использовали общепринятую в отечественной мирмекологии шкалу размерных классов гнезд с шириной классового интервала 20 см по диаметру купола d [Захаров, 1975; Арнольди и др., 1979]. Но при этом мы объединили в первом размерном классе все жилые гнезда с $d \leq 60$ см, поскольку в условиях Беловежской пуши жилые гнезда рыжих лесных муравьев диаметром менее 40 см единичны. При этом в течение одного сезона они либо погибают, либо вырастают (что обычно происходит за счет пополнения населения подростшего гнезда переносом сюда дополнительных особей из материнского муравейника) до $d = 55\text{--}60$ см. В своем большинстве гнезда рыжих лесных муравьев с $d \leq 40$ см – это всего лишь сезонные вспомогательные гнезда. Таким образом, размерная шкала гнезд приняла вид, представленный в табл. 2-1. Абсолютное большинство описанных в Пуще гнезд рыжих лесных муравьев укладываются в 12 размерных классов, но найдено несколько «сверхгнезд» *F. polyctena*, диаметр основания купола у которых достигает 300–400 см. Все такие муравейники условно объединены в одном XIII размерном классе, что и отражено в данной таблице.

Относительный возраст гнезда в баллах определяется по оригинальной авторской методике [Дьяченко, 1989]. Суть ее в следующем: каждой возрастной стадии гнезда соответствует определенная форма наземного купола, наличие или отсутствие земляного вала, его плотность и степень зарастания травой. Подробнее данный вопрос изложен в Главе 5.

Основной объем экспериментальных работ выполнен на 5 стационарных участках, использовавшихся в течение всего срока исследований, расположенных в кварталах 825, 689, 769, 697, 711 и 771. На каждом стационарном участке имелись значительные по числу гнезд и контро-

Таблица 2-1. Размерная шкала гнезд рыжих лесных муравьев, принятая для учетов в Беловежской пуще

Размерный класс гнезд	Диаметр купола, <i>d</i> , (см)	Размерный класс гнезд	Диаметр купола, <i>d</i> , (см)
I	≤60	VII	165–180
II	65–80	VIII	180–200
III	85–100	IX	205–220
IV	105–120	X	225–240
V	125–140	XI	245–260
VI	145–160	XII*	265–280

* В число гнезд данного размерного класса включены и более крупные гнезда, но все параметры его гнезд рассчитываются только по муравейникам этих размеров.

лируемой муравьями территории хорошо локализованные поселения муравьев. За границы участков обычно принимались границы 1–2 смежных лесных выделов, хотя в ряде случаев окраинные зоны кормового участка отдельных муравейников выходили за пределы этих выделов. Для полевых экспериментов, связанных с использованием подопытных муравейников с определенными параметрами, такие гнезда подбирались преимущественно в этих участках. Таксационные характеристики всех пяти стационарных участков приведены в табл. 2-2. Картосхемы всех стационарных участков №№ 1–5 с расположением на них подопытных муравейников приведены на рис. 2-1–2-5. Краткие характеристики находящихся на этих стационарных участках муравейников даны в таблицах 2-3–2-7.

Потенциальные возможности развития естественных отводков рыжих лесных муравьев изучали по модифицированной методике А.А. Захарова [1971, 1974]. Считаю необходимым более подробно остановиться на

Таблица 2-2. Таксационная характеристика стационарных участков

№ п/п	Квартал / выдел	Площадь, га	Характеристики насаждений			
			Состав: 1-й/2-й ярус	Тип леса	Возраст	Полнота
1	825 / 18	2,8	8С2Бед.Ос / 10Еед.Б	Сосняк черничный	60	0,5
2	689 / 6	4,5	5С5Е / 9Е1Г	Сосняк кисличный	100–120	0,5
	689 / 5	11,0	6С4Е	Сосняк черничный	70	0,6
3	769 / 3	8,4	10С / 8С2Б+Е	Сосняк мшистый	50	0,7
	769 / 8	7,9	10С / 9С1Е+Б	Сосняк мшистый	50	0,8
4	697 / 12	4,8	5С5Е+Д	Ельник кисличный	180	0,5
	711 / 1, 2	4,5	6С4Е+Д	Ельник черничный	100	0,6
5	771 / 29	6,7	10С / 10Е	Сосняк мшистый	170	0,5

* Характеристика дана по месту нахождения муравейников.

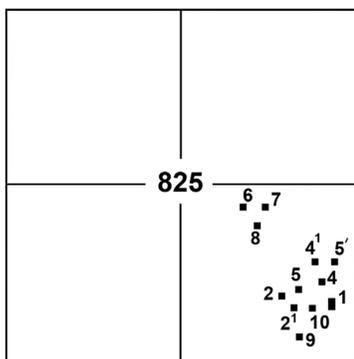


Рис. 2-1. Размещение муравейников на стационарном участке №1, кв. 825. Гнезда рыжих лесных муравьев помечены номерами.

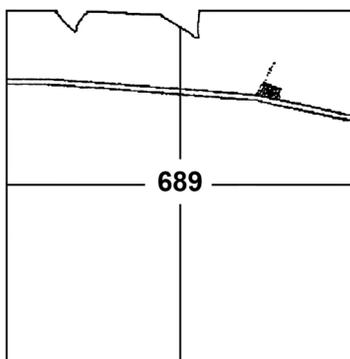


Рис. 2-2. Размещение муравейников на стационарном участке №2, кв. 689. Агрегация точек – гнезда рыжих лесных муравьев.

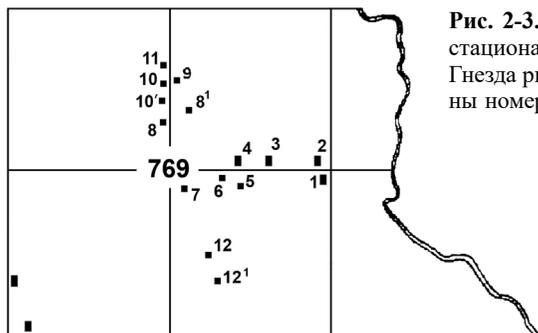


Рис. 2-3. Размещение муравейников на стационарном участке №3, кв.749. Гнезда рыжих лесных муравьев помечены номерами.

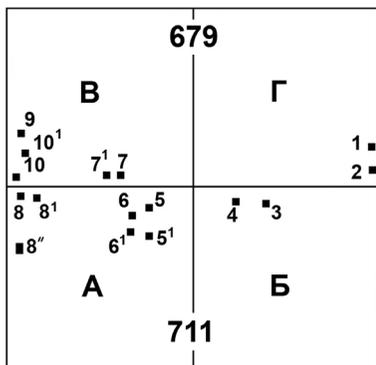


Рис. 2-4. Размещение муравейников на стационарном участке №4, кв. 679, 711. Гнезда рыжих лесных муравьев помечены номерами. А, Б, В, Г – ограниченные просеками и визирами части кварталов леса.

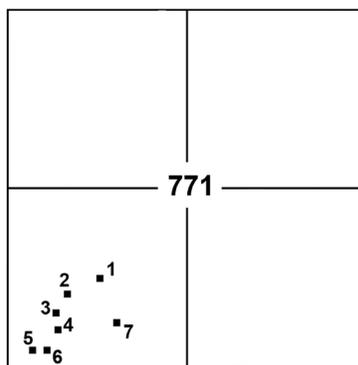


Рис. 2-5. Размещение муравейников на стационарном участке №5, кв.771. Гнезда рыжих лесных муравьев помечены номерами.

Таблица 2-3. Характеристика гнезд муравьев на стационарном участке №1 в кв. 825

№ гнезда	1991	1992		1993	1994
	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)	Тип гнезда	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)
1	150 (3)	150 (4)	ПГ	100 (5)	120 (6) заросло травой
2	160 (3)	150 (4)	ПГ	80 (3) вторичное гнездо	100 (3) ПГ вторичное гнездо
3	140 (5)	150 (4)		90 (3)	120 (5) был сильно разрушен
4	150 (4)	155 (4)		130 (5)	110 (5)
4 ¹	80 (1)	100 (3)		разрушен	?
2 ¹	90 (2)	120 (3)		80 (3)	100 (5)
5	140 (3)	150 (разрыг)	ПГ	120 (5)	110 (6)
6		80 (3)		120 (4)	130 (6) ПГ
7		80 (3)		80 (3)	80 (3) вторичное гнездо
8		100 (3)	ПГ	120	100(5) сильно поврежден
9				120 (5)	110 (6)
10				80 (2)	100 (3) ПГ

Примечание: ПГ – погруженное гнездо; ЭЖ – этап жизни муравейника (1–6).

Таблица 2-4. Характеристика гнезд муравьев на стационарном участке №2 в кв. 689

№ гнезда	1991	1992		1993	1994
	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)	Тип гнезда	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)
1(8)	260 (5)	260 (5)	Внеший вал	270 (4)	280 (4)
2(6)	170 (4)	180 (4)	ПГ	190 разрушен кабаном	230 (3) ПГ
3(11)	200 (3)	200 (4)	ПГ	200 ПГ	230 (3) ПГ
4(15)	200 (3)	200 (3)	Разрушен кабаном	220 (4)	220 (4)
5(4)	190 (4)	190 (4)	Вторичное гнездо	220 (4)	210 (3)
6(4)	250 (4)	ПГ	Разрушен кабаном	300 (4)	290 (3)
7(15)	180 (3)			Разрушен кабаном	140 (3)
8(8)	100 (2)	100 (3)	Внешний вал	110 (3)	
9(8)	110 (3)	Разрушен кабаном		Разрушен кабаном	80 (2)
10(15)	100 (3)			60 (2)	

Обозначения – по табл. 2-3.

Таблица 2-5. Характеристика гнезд муравьев на стационарном участке №3 в кв. 769

№ гнезда	1991	1992		1993	1994
	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)	Тип гнезда	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)
1	105 (4) внешний вал	90 (4)	Внешний вал	погиб	-
2	70 (2) внешний вал	разрушен		-	-
3	120 (3)	100 (4)	разрушен	80 (5)	-
4	130 (4)	100	разрушен	100 (3) вторичное гнездо	100 (3) был поврежден
5	100 (4)	80 (3)	Вторичное гнездо	80 (5)	90 (3) вторичное гнездо
6	80 (3)	75 (3)	Внешний вал	разрушен	-
7	100 (3)	80	разрушен	70 (4)	80 (3)
8	100 (4)		разрушен	100 (3) вторичное гнездо	
9			60 (3)		90 (3)
10	60 (4)			погиб	-
11	90			Поменял место и погиб	-
12	130	80 (4)	ПГ	110 (3)	80 (3) вторичное гнездо
8(1)				80 (3)	погиб
12(1)		Разрушен кабаном		100 (3)	погиб

Обозначения – по табл. 2-3.

ее деталях, так как данная методика может пригодиться специалистам – практикам, занимающимся вопросами биологической защиты леса. По Захарову, отводок считается успешно сформировавшимся, если у него в течение первого года его существования диаметр наземного купола достигает 60 см, а высота – 40 см, то есть размеров минимального автономного гнезда. Но в условиях Беловежской пуши на легких почвах наблюдаются большие различия в высоте купола отводков первого года жизни. Предварительный анализ данных показал, что с высотой купола отводка-первогодка связаны его последующая жизнеспособность и динамика роста [Дьяченко, 1990]. Для выявления данных связей мы внесли в эту методику существенное дополнение. Суть его заключается в следующем: по соотношению диаметра купола (d) с его высотой (h) строится

Таблица 2-6. Характеристика гнезд муравьев на стационарном участке №4 в кв. 679 и 711

№ гнезда	1991	1992		1993	1994
	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)	Тип гнезда	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)
1	120 (4)	100 (4)	Внешний вал	105 (5)	95 (6)
2	100 (2)	100 (4)		Погиб	-
3	80 (3)	Погиб		-	-
4	60 (1)	80 (2)	Внешний вал		
5	140 (4)	120 (3)	ПГ	130 (3)	140 (4)
6	150 (4)	130 (4)	ПГ	150	Разрушен кабаном
6 ¹	90 ПГ	Разрушен кабаном		120 (2)	120 (5)
7	90 (3)	100 (4)	Внешний вал	Погиб	-
7 ¹	70 (2)	Разрушен кабаном		Погиб	-
8	120 (5)	140 (5)	ПГ	120 (4)	100 (4) Был разрыт
9	130 (4)	120 (4)		140 (5)	
10	110 (3)	100 (3)	Разрушен	120 (6)	Сильно разрушен
10 ¹	60 (1)	60(1)	Разрыт	Погиб	-
8 ¹				60 (1)	70 (2)
8 ¹¹				60 (2)	70 (2)

Обозначения – по табл. 2-3.

прогноз возможного развития гнезда – вероятность его роста, выживания или гибели. В Беловежской пуще с 1991 г. была начата апробация обновленной методики на практике и определены количественные параметры для разных вариантов развития новых отводков [Дьяченко, 1998]. В опыте были задействованы 130 отводков-первогодков *F. rufa* и *F. polyctena*, расположенных в спелых сосновых и еловых древостоях с полной 0,5–0,7, динамика роста и развития которых была прослежена нами в течение нескольких последующих лет.

Одной из актуальных задач наших исследований стала оценка размеров муравьиных семей – численности и биомассы составляющих их муравьев и количественно определить взаимосвязь размеров семьи и населяемого ее гнезда у рыжих лесных муравьев Беловежской пуши. Для этого в полевой сезон 1983 г. на 300 муравейниках основных размерных классов (75 муравейников *F. rufa*, и 125 – *F. polyctena*) произведена оценка численности и биомассы муравьев по методу А.А. Захарова [1978] с

Таблица 2-7. Характеристика гнезд муравьев на стационарном участке №5 в кв. 771

№ гнезда п. п.	1992		1993	1994
	<i>d</i> , см (ЭЖ)	Тип гнезда	<i>d</i> , см (ЭЖ)	<i>d</i> , см (ЭЖ)
1	180 (4)	ПГ	140-200 (4)	200 (4)
2	170 (4)	ПГ	160-170 (4)	160 (4)
3	110 (4)	Скрытый вал	190-200 (4)	160 (3)
4	190 (4)	Внешний вал	200-200 (3)	190 (3)
5	160 (4)	Внешний вал	160-170 (3)	150 (4) Повреждение со сменной места
6	210 (3)		210-200 (3)	240 (4)
7	130 (4)	Скрытый вал	120 (3)	150 (4)

Обозначения – по табл. 2-3.

последующим составлением рабочей таблицы для определения этих параметров в полевых условиях. Суть метода заключается в определении по интенсивности движения муравьев на кормовой дороге численности фуражиров в данной колонне. Далее по общей численности фуражиров в семье вычисляется общая численность взрослых особей в муравейнике, исходя из того, что в норме у модельных видов фуражиры составляют около 13% всех имаго, то есть $N_f = 7,7A$, где N_f – общая численность населения гнезда; A – численность фуражиров в муравейнике.

Предварительно перед учетами определяется видовая принадлежность каждого муравейника и измеряется диаметр основания купола (d , см). Так как при оценках роли муравьев в лесу удобнее оперировать их весовыми показателями, а не числом особей, мы путем взвешивания по 100 рабочих особей каждого вида нашли средний сырой вес (M) одной особи. Для *F. rufa* $M = 13,3 \pm 0,33$ мг, а для *F. polyctena* $M = 12,2 \pm 0,28$ мг. Оценка биомассы населения гнезда для целей наших исследований важнее численности особей, так как она не только говорит о размерах семьи муравьев, но и отражает ее потребности в пище, что связано с потенциальной ролью муравьев как защитников леса от вредителей. В дальнейшем при статистической обработке мы пользовались только весовыми данными. Результаты выполненных исследований стали основой разработки «Инструкции для определения биомассы населения муравейника *F. rufa* и *F. polyctena* по размерам купола» [Дьяченко, 1986].

Чтобы определить устойчивость популяций рыжих лесных муравьев Беловежской пуци в пространстве и во времени, проведен анализ данных трех генеральных учетов гнезд муравьев *Formica* за 1971–1972, 1981–1982 и 1993 гг. (в двух из которых автор принимал непосредственное участие). Эти учеты проводились маршрутным методом, рекомендованным Г.М. Длусским для выявления муравейников при их инвентаризации и в целях регионального фаунистического картирования муравьев

[Длусский, 1965, 1987]. На основе полученных в ходе генеральных учетов данных, положенных на ландшафтно-биотопическую карту и лесотаксационные схемы Беловежской пуши, были исследованы закономерности стациального распределения рыжих лесных муравьев на заповедных территориях. Эти данные стали основой для анализа пространственной, видовой, возрастной и размерной структуры поселений рыжих лесных муравьев в масштабах всего Национального парка. На основе этих же данных была составлена карта ландшафтно-биотопического распределения рыжих лесных муравьев в лесах Беловежской пуши.

Сочетание масштабных пространственных и многолетних исследований позволили оценить устойчивость популяций рыжих лесных муравьев, которая определялась по стабильности численности жилых муравейников и их размерной структуры от учета к учету. При этом, помимо общих данных генеральных учетов также были использованы и данные многолетнего изучения (1972–1994 гг.) динамики роста 80 модельных муравейников в пространстве и во времени в 5 биотопах: великовозрастных сосняках мшистом, черничном, кисличном; в ельниках черничном и кисличном. В этих биотопах ежегодно определяли количество муравейников каждого размерного класса, их линейные и объемные показатели по методике А.А. Захарова [1975].

Суточный и сезонный циклы жизни рыжих лесных муравьев изучали в 1969–1972 гг. на трех стационарных площадках (15 муравейников) в течение всего периода их активной жизнедеятельности. При этом раз в 10 дней в этих модельных гнездах через каждые 2 часа круглосуточно измеряли температуру внутри купола на трех уровнях (2, 10 и 20 см от вершины купола), температуру воздуха и почвы у края гнездового вала (на глубине 5 см). В эти же сроки 3 раза в день учитывали интенсивность движения муравьев на трех кормовых дорогах каждого из модельных гнезд (количество особей, проходящих к муравейнику за 1 мин. через поперечное сечение кормовой дороги рядом с границей гнездового вала).

На этих же стационарных площадках были проведены работы по изучению питания рыжих лесных муравьев и, прежде всего, их хищнической деятельности. Определяли состав и количество приносимых в гнезда различных насекомых и других беспозвоночных. В определении насекомых, встречающиеся в добыче муравьев, автору была оказана помощь Н.И. Падий. На 6 стационарных площадках, выбранных в разных типах леса, с ранней весны (конец марта – начало апреля) до поздней осени (конец октября) в течение трех лет (1970–1972) производилось изъятие пищи у муравьев фуражиров на кормовых дорогах. Изъятия производили на кормовых дорогах 18 муравейников, 6 из которых принадлежали *F. rufa*, 12 – *F. polystena*. Отбор добычи производили в течение 15 мин. трижды в день, – на трех кормовых дорогах каждого из подо-

Таблица 2-8. Объем материала по приносимой в гнезда муравьев добыче (1970–1972)

Площадки	Число проб	Добыча, экз.
1	142	440
2	135	555
3	45	520
4	150	590
5	127	500
6	72	350
Всего	671	2955

пытных гнезд на всех шести стационарных площадках. Добыча с каждой дороги, собранная в один срок, помещалась в отдельную пробирку. При этом учитывали число фуражиров, уходящих от муравейника в единицу времени по каждой из дорог, возвращающихся в него с пищей и вес полученных пищевых объектов. Количество и состав отобранной у муравьев добычи отражены в табл. 2-8.

Чтобы иметь представление об общих размерах охраняемой территории отдельного муравейника, параллельно с работой по учету добычи, дополнительно был измерен максимальный для конкретного муравейника «радиус действия» у 100 муравейников: у 40 гнезд *F. rufa*, и 60 – *F. polystena*. При этом учитывали местонахождение гнезда, его размеры, плотность земляного гнездового вала (измерялась почвенным плотномером) и степень зарастания его травой, количество кормовых дорог, их длину в различные фенологические сроки, интенсивность посещения муравьями деревьев на различном расстоянии от своего гнезда. При каждом учете измеряли температуру внутри гнезда (на глубине 20 см от вершины купола) и температуру воздуха и поверхности почвы возле муравейника и регистрировали общие погодные условия в течение всего времени учета – облачность, дождь, ветер, воздействие прямых солнечных лучей и т.д.

Радиус действия муравьев на кормовом участке определяли ежедекадно с выделением при этом двух важных для наших задач позиций. Во-первых, измеряли (в метрах) наибольшую протяженность каждой из кормовых дорог, которую принимали как *общий радиус действия фуражиров (ОРДФ)*. Во-вторых, учитывали *радиус зоны посещения деревьев (РПД)* и учитывали интенсивность посещения муравьями растущих на кормовом участке их семьи деревьев. Ориентируясь на посещение их муравьями, такие деревья были взяты на максимальном, среднем и минимальном расстоянии от жилого гнезда. На стационарном участке 3 (комплекс муравейников *F. polystena* в кв. 769 со средним диаметром купола 224 см) радиусы действия муравьев измеряли трижды в 1971 г. и

9 раз в 1972 г. – по 3 раза (каждую декаду) в мае, июле и сентябре. В 1972 г. на шести муравейниках *F. rufa* со средним диаметром купола $d_m = 90$ см (стационарный участок 1, кв. 825) и 5 муравейниках *F. polyctena* – $d_m = 128$ см (стационарный участок 2, кв. 689) измеряли общий радиус действия фуражиров на всех 11 муравейниках. Измерения проводили в течение всего периода активной жизнедеятельности муравьев вне гнезда, то есть с конца апреля до начала октября, каждый пятый день – утром, в середине дня и вечером. В целом в течение 30 учетных дней на этих гнездах было сделано 990 измерений.

Для определения влияния муравьев на почву были взяты 25 почвенных образцов по методике В.И. Гримальского [1960] с послойным описанием физических и механических свойств почвы на разрезах в центре гнезда (под куполом), на краю земляного гнездового вала, а также на расстоянии 1 м и 3 м от муравейника (контроль) с последующим физико-химическим анализом взятых проб.

Для изучения воздействия муравьев на растительность выполнено описание живого напочвенного покрова у муравейников и в окружающем фитоценозе (контроль) по стандартной геоботанической методике. Проведено описание живого напочвенного покрова у 97 муравейников (в т.ч. 68 гнезд – *F. polyctena*, 29 – *F. rufa*) в следующем порядке: на валу гнезда, на круговой площадке вокруг гнезда радиусом 2,5 м и в окружающем фитоценозе (контроль) за пределами зоны воздействия муравьев (рис. 2-6а). При этом учитывали видовой состав покрова, обилие и со-

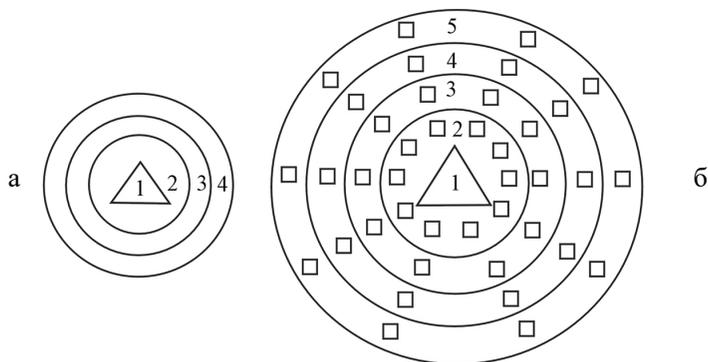


Рис. 2-6. Схема описания почвенного покрова на гнездовом валу и вокруг муравейника. а) 1 – купол муравейника; 2 – гнездовой вал; 3 – кольцевая площадка вокруг гнезда радиусом 2, 5 м от границы вала; 4 – кольцевая площадка в окружающем муравейник фитоценозе за пределами зоны воздействия муравейника; б) 1 – купол муравейника; 2 – гнездовой вал; 3 – первое кольцо вокруг муравейника; 4 – второе кольцо вокруг муравейника; 5 – кольцевая площадка в окружающем муравейник фитоценозе за пределами зоны воздействия муравейника (контроль). Квадраты – учетные площадки напочвенного покрова.

стояние растений. Всего выполнено 291 описание. В сосняке черничном описано 47 муравейников, брусничном – 10, вересковом – 15, кисличном – 10. По одному муравейнику описано в березняках брусничном, вересковом и черничном.

Кроме того, вокруг 22 муравейников обоих видов проведены более детальные обследования напочвенного покрова по следующей методике: на валу муравейника, в зоне *приуроченности растений* к муравейнику, которая определялась визуально по измененному видовому составу напочвенного покрова и состоянию растений. Зона приуроченности была разделена на две кольцевые полосы (подзоны), в каждой из которых отдельно описывали растительность. Для контроля учетный круг такой же ширины был взят за пределами зоны действия муравейника (рис. 2-66). Всего по данной методике проведено 88 описаний растительности – по 4 возле каждого модельного муравейника. При этом учитывали проективное покрытие растений и их состояние. Помимо того, на этих же полигонах были проведены дополнительные учеты растений на площадках 10×10 см по методике, использованной ранее для сходных целей Л.А. Малоземовой [1970б], которая заключается в следующем: на площадках учитывается число растений и их размер, а также число видов. В каждом варианте было взято по 10 таких площадок, то есть всего 880 площадок.

Рассмотрен трофобиоз муравьев с тлями с целью определения объема получаемой муравьями от тлей пади. Учеты проводили по разработанной нами методике с использованием элементов ранее уже применявшихся подобных методик Гринфельда [1969] и Малоземовой [1971]. В частности, Л.А. Малоземова для учета общего количества собранной муравьями с дерева пади использовала разницу в весе фуражиров, идущих на дерево за падью, и возвращающихся с него вниз с уже наполненным брюшком. Э.К. Гринфельд для изучения химического состава пади выдавливал ее из зобика предварительно умерщвленных муравьев.

Мы, чтобы установить среднее количество приносимой одним муравьем пади, выдавливали падь из зобика муравья в градуированную пипетку (у 200 особей каждого вида). Затем рассчитанная средняя величина объема приносимой одним рабочим пади (для *F. rufa* $M = 0,03 \pm 0,001$ мл и для *F. polystena* $M = 0,02 \pm 0,001$ мл) использовалась как константа. Численность несущих падь муравьев определяли 5-минутными учетами фуражиров, поднимающихся по стволу дерева и спускающихся с него. Среди последних отдельно учитывали особей с полным пади брюшком. Общее количество пади, принесенной в муравейник, равняется константе, умноженной на число муравьев-сборщиков пади и число часов или дней. Подсчет производился отдельно для разных видов тлей, обитающих на разных породах деревьев. Учеты сбора пади проводили на трех стационарных участках. На двух первых их них выполнено по 210 летних и 90

осенних учетов, на третьем – 150 летних и 60 осенних учетов. Кроме того, ранней весной регистрировали период питания муравьев березовым соком. При этом учитывали общее количество дней посещения берез муравьями и скопления их у трещин с вытекающим березовым соком.

Из муравейников брали стандартные пробы рабочих особей (10–15 экз. с вершины купола гнезда в 70% спирт) для определения видовой принадлежности населения гнезд. Определение муравьев было проверено К.В. Арнольди (ИЭМЭЖ РАН, ныне ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН) и Г.М. Длусским (Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова).

Всего за годы выполнения работ было собрано и использовано для идентификации видовой принадлежности гнезд муравьев более 1300 морфометрических проб.

В 1984 г. летом на взрослых муравейниках *F. rufa* и *F. polyctena* в сосняке мшистом были поставлены два эксперимента для проверки возможности использования муравьев в борьбе с короедом типографом (*Ips typographus* L.) при искусственном привлечении последних аттрактантами к муравейникам. Чтобы проверить, как влияет на привлекающее действие аттрактанта хорошо ощутимый вблизи мощных муравейников стойкий запах муравьиной кислоты, над тремя крупными муравейниками *F. polyctena* были развешаны феромонные ловушки (по одной над каждым гнездом). Для установления привлекательности для муравьев жуков типографа как пищевого объекта, имаго короедов выкладывали кучками по 10–20 экз. на купол муравейника и на расстоянии в 1, 2 и 4 м от гнезда. Такие опыты были поставлены на трех муравейниках каждого вида. При этом регистрировали по времени результаты контакта муравьев с жуками, начиная с момента обнаружения короедов фуражирами и до конца их присутствия на кормушке как пищевой приманки. Эксперимент был проведен в 30 повторностях на гнездах каждого вида рыжих лесных муравьев. Одновременно проверялось наличие короедов в феромонных ловушках над гнездами *F. polyctena*.

Специальные наблюдения проводились для выяснения специфики использования рыжих лесных муравьев крупными позвоночными животными – такими, как кабан, дятлы, лесные тетеревиные птицы. С этой целью во время маршрутных учетов при инвентаризации муравейников Беловежской пуши регистрировали все случаи разрушения гнезд дятлами и кабанами с регистрацией местоположения, размеров, этапа развития и других значимых для жизни муравьев характеристик разрушенных (поврежденных) муравейников. Кроме того, в течение трех лет (1970–1972 гг.) в осенне-зимний период проводили регулярный осмотр 130–170 отобранных для этой задачи муравейников для оценки степени их разрушений. При этом за обнаруженными сломанными и поврежденными

ми гнездами в течение следующего сезона вели регулярные наблюдения с оценкой возможности и оценкой скорости их восстановления за текущий весенне-летний период. Проведено рекогносцировочное обследование трех глухариных токов и прилегающих к ним территорий на заселенность их рыжими лесными муравьями.

Математическая и статистическая обработка полученных в ходе проведенных исследований данных проводилась по пособию Н.Л. Леонтьева [1961], а также с применением стандартных статистических методов с использованием пакетов Excel и Statistica. Отдельные методические моменты, описание которых тесно переплетается с изложением результатов учетов и экспериментов или с их обсуждением, приводятся в соответствующих разделах текста.

Всего за годы выполнения данных работ прямыми мирмекологическими исследованиями было охвачено более 20% лесопокрытой площади Национального парка, на которой было учтено более 5800 жилых гнезд рыжих лесных муравьев. Около трети этих муравейников были включены в различные многолетние и стационарные участки, учетные площадки и полигоны и многократно использованы как для регулярных наблюдений, так и при выполнении специализированных полевых экспериментов.

ГЛАВА 3.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МУРАВЬЕВ *FORMICA* БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

3.1. РЫЖИЕ ЛЕСНЫЕ МУРАВЬИ КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данный раздел является вводным и имеет целью предварить изложение проведенных оригинальных исследований изложением общих данных по биологии и экологии модельных видов – рыжих лесных муравьев – и кратким обзором обитающих в лесах Беловежской пуши представителей рода *Formica*.

Рыжие лесные муравьи (Formicidae: *Formica*: *Formica* s. str.: группа *Formica rufa* L.) оказались в центре внимания исследователей как важная в лесохозяйственном плане группа насекомых, а также как доступный объект для фаунистических, экологических и этологических исследований. Пик интереса к биологии и экологии этих муравьев пришелся на середину XX века, когда была доказана роль рыжих лесных муравьев как эффективного средства биологической защиты леса от хвое- и листогрызущих вредителей, важного природного ресурса повышения продуктивности и биологической устойчивости древостоев и естественных лесных сообществ в целом [Gösswald, 1951, 1979; Длусский, 1967; Гримальский и др., 1972; Гримальский, Энтин, 1988; и др.]. Интенсивному изучению рыжих лесных муравьев способствовало и развернувшееся в 50–70-ые годы прошлого века в Европейских странах и в СССР практическое использование этих муравьев в биологической защите леса. Начались искусственные переселения муравьев в действующие очаги вредителей и в другие насаждения для повышения биологической устойчивости и продуктивности древостоев [Gösswald, 1951, 1979; Гримальский, 1960; Pavan, 1979]. Для реализации таких переселений потребовались специальные методические разработки, которые и были тогда выполнены немецкими [Gösswald, 1951, 1971, 1971a, 1981; Otto, 1962], советскими [Длусский, Смирнов, 1968; Захаров, 1974] и польскими [Koehler, 1976] энтомологами.

3.1.1. Состав и социальная организация сообщества муравьев *Formica*

Постоянный интерес и пристальное внимание исследователей к муравьям *Formica* объясняется не только хозяйственной значимостью ряда видов из этого рода, но и особенностями их биологии и экологии. В первую очередь это касается черт, связанных с их социальным образом жизни.

ни. Бескрылость рабочих является следствием их образа жизни, поскольку единственной причиной отсутствия крыльев у рабочих муравьев признается их исходная специализация как почвенно-подстилочных хищников [Расницын, 1980].

Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) относятся к эусоциальным (истинно социальным) насекомым. Одиночных видов муравьев нет. Все они живут многолетними сообществами, которые по своему происхождению и устройству являются семьями [Forel, 1930]. Семья состоит из особей трех каст: самок, самцов и рабочих, выполняющих в семье разные функции. Самцы гаплоидные, так как развиваются из неоплодотворенных яиц и имеют 24 хромосомы. Они выводятся из куколок незадолго до брачного лета и после спаривания с самками погибают. Самки и рабочие развиваются из оплодотворенных яиц и диплоидны (48 хромосом). Основная задача самок – откладка репродуктивных яиц. Самка рыжих лесных муравьев может жить до 20 лет. Рабочие особи – это физиологически недоразвитые бескрылые самки, хотя в возрасте до 2–3 недель они могут откладывать неоплодотворенные яйца, из которых развиваются самцы. Рабочие строят и охраняют гнездо, ухаживают за самками и расплодом, добывают пищу для всей семьи, то есть обеспечивают жизнь муравьиной общины.

Целостность муравьиной общины определяется целым рядом признаков. Прежде всего, это территориальное постоянство муравейников в течение длительного времени (до нескольких десятков лет). Содержание и выкармливание молоди не в отдельных ячейках, а свободно в гнездовых камерах. Стереотип ухода за молодею закреплен у муравьев генетически только у оплодотворенной самки. Рабочие учатся этому сами или у более старших рабочих в течение первых недель имагинальной жизни. Следствием свободного размещения молоди является широко распространенные у данных насекомых взаимные переносы особей. Транспортировка особями друг друга отмечена среди насекомых только у муравьев. Муравьи-носильщики переносят яйца, личинок, куколок, взрослых рабочих, самцов и самок [Захаров, 1972; Rosengren, Pamilo, 1983]. Переносы яиц, личинок и куколок внутри камер или из камеры в камеру в пределах гнезда является неотъемлемой частью всего процесса выращивания расплода. Сама тенденция к переносу особей закреплена у муравьев эволюционно [Брайен, 1986], ее развитие позволило муравьям создавать большие поселения из многих гнезд.

Продолжительность жизни рабочего муравья до 4–7 лет, но до этого возраста доживают единицы. Функции рабочего меняются (*полиэтизм*): молодые рабочие действуют внутри гнезда (няньки, свита самок, строители), взрослея, они выходят из гнезда и становятся фуражирами – охотниками или сборщиками пади [Weir, 1958]. Фуражиры не только добывают пищу, но и приносят в гнездо строительный материал (хвою, мел-

кие веточки и другие растительные частицы), из которых они строят купол муравейника.

Семьи различных видов сильно отличаются по своим размерам и могут насчитывать от нескольких десятков до нескольких миллионов особей. Различно и число имеющихся в семье яйцекладущих самок – от одной (*моногиния*) до нескольких и даже нескольких сотен (*полигиния*). Рыжие лесные муравьи относятся к числу видов с наиболее многочисленными семьями, сложными по своей конструкции гнездами и наиболее продвинутых среди муравьев по уровню организации и масштабам поселений. В одном муравейнике *Formica polyctena* могут обитать несколько миллионов особей [Гцссвальд, 1951, 1978; Захаров, 1978; Дьяченко, Русакова, 1996]. Семья рыжих лесных муравьев состоит из нескольких организованных группировок особей – *колонн*, каждая из которых занимает свой сектор гнезда и связана с выходящей из этого сектора кормовой дорогой. Колонны могут обособиться и уйти из муравейника, что часто бывает при сильных разрушениях гнезд (например, кабаном). Муравейники могут объединяться и в более крупные группировки – надсемейные структуры: *колонии* и *федерации* (*суперколонии*) [Захаров, 1991].

3.1.2. Основание новых семей

Вылет крылатых репродуктивных особей – самцов и самок – и у рыжих лесных муравьев обычно приходится на первую половину сезона активности, во второй половине мая – начале июня [Русский, 1905]. Спаривание крылатых самцов и самок происходит на земле, после чего самцы погибают, а оплодотворенные самки сбрасывают крылья [Длусский, 1967]. Основание новой семьи проходит двумя способами: 1) в ходе внедрения оплодотворенной самки в гнездо муравьев подрода *Serviformica* (*временный социальный паразитизм*) либо 2) в результате перехода части семьи – отводка, с рабочими, расплодом и яйцекладущими самками в новое гнездо (*почкование*). Отводки могут сохранять с материнским гнездом длительную связь, которая поддерживается регулярными обменами между семьями населением (личинками, куколками, молодыми рабочими и оплодотворенными самками), то есть образуется *колония* [Гцссвальд, 1951]. Почкование определяет способность к сравнительно быстрому освоению видом новых территорий и лежит в основе искусственного расселения рыжих лесных муравьев.

3.1.3. Строение гнезда и поддержание в нем температурного режима

Гнездо рыжих лесных муравьев относят к постройкам типа капсулы. Оно имеет подземную часть из почвенных ходов и камер, гнездовой вал

из вынесенной наружу почвы и наземный купол из растительных остатков с включениями почвы и минеральных частиц, пронизанный ходами и камерами.

Глубина подземных ходов может быть весьма значительна, достигая 1,5 м и более. Вынесенная наружу почва образует характерный гнездовой вал муравейника. А.А. Захаров [1972] выделяет четыре типа гнезд:

а) гнездо с внешним валом, б) гнездо со скрытым валом, в) погруженное гнездо и г) вторичное гнездо с «зеркалом».

В куполе муравейника выделяют два структурных элемента: *внутренний конус* и *покровный слой*. Внутренний конус (центральная область купола, сходная по форме с воронкой) заполнен крупными палочками, длиной до 10 см и толщиной 3–5 мм. Здесь, как правило, проходит развитие молоди муравьев, и на протяжении всего лета поддерживается оптимальный режим температуры и влажности. Значения температуры составляют в среднем +28°C, влажности – около 80% [Длусский, 1967]. Внутренний конус покрыт толстым покровным слоем из мелких веточек, игл, черешков и пр. Покровный слой защищает гнездо от механических повреждений и потери тепла. Муравьи постоянно перемешивают материал покровного слоя, таким образом подсушивая его и предохраняя от гниения [Kloft, 1959].

Муравьи постоянно обновляют гнездовой материал и подземные помещения гнезда, собирая для этого на кормовом участке строительный материал и поднимая на поверхность почвы большое количество земли. Роющая деятельность муравьев способствует доступу воздуха к корням растений и положительно влияет на химический состав почвы. Она обогащается углеродом и азотом [Соколов, 1957; Гримальский, 1960; Малоземова, 1970; Павлова, 1977; Зрянин, 1998]. В свою очередь, под влиянием муравьев показатель кислотности почвы *pH* изменяется от кислого до слабощелочного [Крупенников, 1951; Хавкина, Купянская, 1972; Малоземова, Корума, 1973; Jakubczyk et al., 1972]. В каштановых и солонцово-солончаковых почвах юго-восточного Забайкалья благодаря муравьям усиливаются процессы рассоления, способствуя накоплению карбонатов в нижней границе [Жигульская, 1966].

Поселяясь в местах различного увлажнения и освещенности, муравьи перестраивают купол и гнездовой вал, обеспечивая нормальное функционирование муравейника. Купола гнезд рыжих лесных муравьев достигают иногда очень больших размеров [Wuogenrinne, 1994]. Самое крупное из описанных в литературе гнезд было найдено в Бельгии. Оно имело диаметр купола 9,5 м и общую высоту 2,15 м [по: Длусский, 1967].

3.1.4. Питание, кормовой участок и дороги

Рыжие лесные муравьи, как и большинство других видов муравьев, являются полифагами и имеют смешанное питание, употребляя как бел-

ковую (для выкармливания расплода), так и углеводную пищу – падь тлей, которой в основном питаются взрослые особи. Поступление в гнездо пищи обеспечивают фуражиры, охотящиеся и собирающие падь тлей на кормовом участке. Принесенная пища распределяется между всеми членами семьи путем *трофаллаксии* – передачи жидкой пищи от особи к особи. Вместе с пищей муравьи обмениваются феромонами, регулирующими состав и активность семьи [Fogel, 1930; Брайен, 1986].

Определенную долю в питании муравьев составляют присеменники растений («мюллеровы тельца» или «элайосомы»), которые содержат привлекающие муравьев питательные вещества. Муравьи приносят семена в муравейник, отгрызают элайосомы, а семена выбрасывают [Sengpander, 1906; Stanger, 1933]. К *мирмекохорам* относятся многие растения – чистотел, крапива, подмаренник, фиалка, пролеска, ожика волосистая, звездчатка, копытень, костяника, Иван-чай и др. [Новикова, 1939; Кожевникова, 1950; Горб, Горб, 1998]. По данным Веленштайна [Wellenstein, 1952, 1953], семья муравьев собирает 40–60 тысяч семян в год.

Размеры кормового участка (территория, на которой добывают пищу особи одного гнезда) зависят от размеров семьи, количества пищи и ее размещения. Кормовые участки, как правило, имеют свои границы, которые муравьи охраняют. Каждое гнездо имеет свою *охраняемую территорию*. Г.М. Длусский [1967] отмечает, что муравьи каким-то образом (видимо по запаху) чувствуют границы территории и не переходят на чужую, даже если не встречают там особей из другого муравейника. Установление границ охраняемой территории муравейника происходит ежегодно весной, и их относительное постоянство сохраняется на протяжении всего периода активной деятельности муравьев. Перемещение подавляющей массы фуражиров по кормовому участку осуществляется по наземным дорогам, которые действуют постоянно между гнездом и деревьями с колониями тлей и ведут к охотничьим угольям. Помимо кормовых дорог, по которым проходит транспортировка в гнездо пищи и строительного материала, на территории поселений могут возникать более или менее постоянные *обменно-кормовые дороги* между муравейниками, обменивающимися населением (личинками, куколками, внутригнездовыми рабочими и даже яйцекладущими самками).

3.1.5. Охотничья активность и роль рыжих лесных муравьев как энтомофагов

Рыжие лесные муравьи охотятся на многих беспозвоночных, но основу их пищи в любом лесу и в любое время сезона составляет самый массовый из потребляемых видов. Такое переключение на массовый вид добычи получило название *«реактивность муравьев на пищу»* [Длусский, 1967]. Высокий уровень активности муравьев летом обуславливает уничтожение ими большого числа насекомых [Дмитриенко, Петрен-

ко, 1976]. Часть исследователей особо выделяет хищнические наклонности *F. polyclena* и характеризует его как лучшего энтомофага [Gösswald, 1965, 1981; Смаглюк, 1972; Малышев, 1975]. По данным К. Гёссвальда, влияние муравьев, как энтомофагов в борьбе с вредными насекомыми эффективнее по сравнению с другими биологическими факторами защиты леса [Gösswald, 1965]. В целом хищнической деятельности рыжих лесных муравьев посвящено огромное количество исследований в различных регионах [Малышева, 1963; Schwerdtfeger, 1970; Смаглюк, 1974; Гримальский, 1975, 1975а; и др.].

Дмитриенко и Петренко [1976] установили, что для устранения очага серой листовенничной листовертки (*Semasia diniana* Gn.) достаточно 4–5 муравейников на 1 га, а для подавления сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetw.) необходимо 30–35 гнезд на эту же площадь. Исследованиями Длусского с соавторами [Длусский и др., 1971] установлено, что для подавления очага массового размножения пихтовой листовертки-толстушки (*Cacolcia murinana* Hb.) достаточно иметь на 1 га 6 муравейников *F. aquilonia* высотой более 1 м. Целый ряд убедительных примеров эффективной защиты муравьями хвойных насаждений от вредителей представлены в специальных обзорах К. Гёссвальдом и М. Паваном [Gösswald, 1979; Pavan, 1979].

Тем не менее, сведения об эффективности муравьев как энтомофагов в борьбе с листо-хвоегрызущими насекомыми и на сегодняшний день весьма противоречивы. В литературе порой встречаются разноречивые данные даже по поводу уничтожения муравьями одного и того же вредителя. Так, наблюдая один очаг дубовой листовертки, Н. Schrotter [1959] в разные годы получил разные данные. В одном случае при средней плотности поселения 10 гнезд/га дубы в 120-летней дубраве остались неповрежденными. Во втором – не наблюдалось существенной разницы между этим участком и участками, где муравейники отсутствовали. Или, например, имеются сведения, что в насаждениях на легких почвах защитная роль муравьев против данного вредителя значительно выше, чем на тяжелых почвах [Schwerdtfeger, 1962].

О положительных результатах использования муравьев в борьбе с дубовой листоверткой сообщают П.Г. Апостолов с соавторами [1975]. При этом отмечено, что воздействие рыжих лесных муравьев на куколок дубовой листовертки за пределами очага выше, чем в очаге, так как в последнем случае куколки находятся в более прочном коконе, труднодоступном для муравьев [Апостолов, Лиховидов, 1973]. Исследованиями в Подмоскowie установлено [Голосова, Захаров, 1974], что специфика взаимодействия рыжих лесных муравьев и дубовой листовертки заключается в том, что листовертка развивается синхронно во всем насаждении, а фенологическое состояние муравейников даже в одном массиве сильно различается. Эффективность воздействия муравьев на данного

вредителя зависит от степени совпадения личиночной стадии листовертки с массовым появлением в муравьином гнезде личинок старших возрастов, когда охотничья активность муравьев максимальна. Если эти стадии совпадают во времени, муравьи успешно защищают насаждение от объедания крон.

По данным Б.А. Смирнова [1962, 1963] в Воронежской области в смешанных очагах зимней пяденицы и дубовой листовертки (первый вид превалировал) муравьи одного гнезда, оказавшегося в зоне очага, добывали в основном гусениц пяденицы. Экспериментируя с гусеницами сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius*) и соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.), М.С. Малышева [1963] пришла к выводу, что муравьи вполне успешно уничтожают этих вредителей. Н.А. Смаглюк [1974] считает, что по учетам белковой добычи муравейника можно прогнозировать время вспышки зимней пяденицы (*Operophtera brumata*), так как повышенное присутствие ее гусениц в добыче муравьев отмечается уже за три года до вспышки массового размножения вредителя.

Показано, что роль муравьев в уничтожении различных листо-хвоегрызущих насекомых выше, чем это может показаться на первый взгляд, так как погибают не только те гусеницы, которых муравьи приносят непосредственно в гнездо, но и те, которые после кратковременного контакта с муравьями падают на землю или остаются на деревьях уже пораженные ядом и укусами муравьев [Дмитренко и др., 1975].

По данным Кольбе [Kolbe, 1968] плотность жуков и количество видов меньше в непосредственной близости к крупному муравейнику *F. polystena*, чем на некотором расстоянии от него. Участие муравьев в уничтожении пилильщика *Pristiphora abietina* Christ. проследил F. Schwerdtfeger [1970]. Многолетние наблюдения (15 лет) позволили ему сделать вывод, что в изолированном участке при отсутствии миграции пилильщика из других насаждений муравьи полностью его уничтожают.

По данным Велленштайна [Wellenstein, 1965], рыжие лесные муравьи на почве и на деревьях снижают плотность популяции некоторых чешуекрылых и пилильщиков более чем на 50% на расстоянии 5–35 метров от муравейника. Как установили Дмитриенко и Петренко [1971] муравьи контролируют нахождение в зоне среднего удаления от гнезда и эффективность их воздействия на различных вредителей неодинакова. Так, для устранения очага серой лиственничной листовертки (*Semasia diniana* Gn.) достаточно 4–5 муравейников на 1 га, а для подавления сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* необходимо 30–35 гнезд на эту же площадь.

Отмечено также, что в хищнической деятельности муравьев большую роль играет “настроенность к охоте”, которая определяется отношением числа охотников к числу посетителей тлей в течение дня. “Настроенность к охоте” одного муравейника находится на довольно постоянном

уровне в течение всего вегетационного периода и выше всего у *F. polyclteta* [Huber, 1965].

3.1.6. Распространение и биотопические предпочтения

Рыжие лесные муравьи широко распространены: от Испании до Камчатки и Курильских островов и от северной границы таежной зоны до островных лесов степной зоны. В разных регионах доминируют различные виды этой группы [Длусский, 1967]. В целом рыжие лесные муравьи предпочитают для поселения чистые и смешанные хвойные древостои, а на распределение их гнезд в первую очередь влияют возраст и тип леса. При этом *F. rufa* и *F. polyclteta* начинают заселять насаждения после выхода последних в средневозрастные и сопутствуют им до начала отмирания древостоев [Захаров, Длусский, 1963].

В разных типах и возрастных группах леса плотность поселения и размеры семей муравьев (а значит и муравейников) различны. В частности, рыжие лесные муравьи для поселения предпочитают хорошо прогреваемые открытые участки (с полнотой 0,5–0,7), а для охоты густые, с сомкнутыми кронами (полнота 0,8–1,0) насаждения. Таким образом, оптимальные условия для размещения муравейника могут не совпадать с таковыми для добывания пищи. Поэтому муравьи чаще всего строят гнезда на границе двух стадий (например, на опушке, вдоль просек и дорог), а кормовые дороги прокладывают вглубь лесного массива. Внутри насаждения муравьи охотно выбирают для размещения своих гнезд *экотоны* – пограничные (переходные) зоны различающихся по составу, возрасту и полноте лесных выделов [Василевич, Рубинштейн, 1974]. Таким путем муравьи решают задачи оптимизации своего устойчивого существования в лесу.

3.2. ВИДОВОЙ СОСТАВ МУРАВЬЕВ *FORMICA* БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

Первые сведения по фауне муравьев Беларуси и сопредельных территорий приводятся в работах Н.М. Арнольда [Arnold, 1860, 1881; Арнольд, 1902], М.Д. Рузского [1905, 1907]. В предвоенные годы исследования проводились З. Ягодинской [Jagodinska, 1931] и Я. Венгришновной [Wengrisowna, 1933]. Последующие исследования были связаны с работами Г.М. Длусского [1964], В.И. Гримальского [1972, Гримальский, Энтин, 1980], В.В. Блинова [1984, 1985]. В целом общий список муравьев Беларуси представлен 57 видами из 17 родов 4 подсемейств**.

Первые сведения о муравьях *Formica* в Беловежской пуще приводятся в работе Я. Карпинского [Karpinski, 1956]. В ней не упоминаются виды *F. exsecta*, *F. pressilabris*, *F. cinerea* и *F. polyclteta*. Но если учесть, что Карпинский выполнял работу в 1947–1949 гг., то напрашивается

вывод, что зарегистрированный им вид *F. rufa* включает в себя и представителей *F. polycytena*, так как это близкие виды, и в то время их еще не разделяли [Длусский, 1967]. Вид *F. exsecta* впоследствии был найден на территории Национального парка [Pisarski, 1962]. По более поздним литературным данным род *Formica* в Польской части Беловежской пуши представлен 10 видами [Dlussky, Pisarski, 1971]. В их число входят не найденные в Белорусской части пуши *F. rubirabris*, *F. picea*, но отсутствует выявленный нами в белорусской части Пуши *F. pressilabris* [Дьяченко, 1972, 1999]. Здесь следует отметить, что за последние десятилетия произошли определенные изменения в статусе ряда таксонов муравьев Formicini. В связи с этим таксономические материалы данной главы были отредактированы проф. А.Г. Радченко (ИЗНАНУ, Киев) и приведены в соответствие с современным состоянием систематики *Formica* и изученности мирмекофауны Беловежской пуши [Radchenko, 2011; Радченко, 2016], чтобы не снизить актуальности данного издания.

Таким образом, по имеющимся на настоящее время сведениям, род *Formica* в Беловежской пуше представлен 13 видами, из которых 11 видов зарегистрированы в белорусской части заповедной территории. Это различие необходимо специально отметить, так как уже более 50 лет хозяйственная деятельность в польской части Беловежской пуши в корне отличается от таковой на территории Беларуси.

Выявленные на территории Пуши муравьи *Formica* распределяются по систематическим категориям (подродам и видам) следующим образом:

Подрод *Serviformica*

Formica fusca Linnaeus, 1958

Formica picea Nylander, 1846

Formica cinerea Mayr, 1853

Formica rufibarbis Fabricius, 1793

Formica cunicularia Latreille, 1978

Formica glauca Ruzsky, 1895

Подрод *Formica* s. str.

Formica rufa Linnaeus, 1761

Formica polycytena Förster, 1850

Formica truncorum Fabricius, 1804

Formica pratensis Retzius, 1783

Подрод *Raptiformica*

Formica sanguinea Latreille, 1798

Подрод *Coptoformica*

Formica exsecta Nylander, 1846

Formica pressilabris Nylander, 1846

3.3. ВИДОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МУРАВЬЕВ *FORMICA* БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

В данном разделе приводятся краткие видовые характеристики выявленных в лесах Беловежской пуши видов муравьев *Formica*, – с акцентом на те специфические черты этих муравьев, которые проявляются именно в районе нашего исследования. Принадлежность конкретных видов муравьев к определенным биоморфам и экологическим группам дается в соответствии с общепринятыми классификациями К.В. Арнольди [1937, 1968].

Примечание редактора. Чтобы сохранить актуальность данного раздела настоящего исследования, зоогеографическая принадлежность описываемых в нем видов проводится здесь в рамках уже современной системы фауногенетических типов (групп) Палеарктики, разработанной уже в XXI веке А.Г. Радченко [Czechowski et al., 2002; Radchenko, 2011].

Подрод *Formica* s. str.

Formica pratensis Retzius, 1783 – луговой муравей

Южно-палеарктический вид, распространенный на большей части Европы, на восток доходит до Забайкалья. Встречается во всех частях Беловежской пуши. В глубине лесного массива он редок. Найденные муравейники находились на просеках и полянах среди хвойных древостоев. Более обычен за пределами лесного массива, вдоль дорог, примыкающих к полезащитным полосам, и на опушках леса вдоль южных и восточных окраин лесного массива. Все гнезда *F. pratensis* в пределах Пуши имеют небольшие размеры и почти плоские. Купол гнезда сложен из веточек лиственных пород, других мелких растительных, а также почвенных частиц.

Formica truncorum Fabricius, 1804 – красноголовый (пневый) муравей

Транспалеарктический лесной вид, который обитает в Средней и Северной Европе, в горах Средней Азии, в Сибири и на Дальнем Востоке. На территории Беларуси обычен. Встречается по всему лесному массиву Беловежской пуши. Для поселения предпочитает сухие открытые, хорошо прогреваемые места. Поэтому муравейники устраивает обычно на просеках и полянах в различных типах хвойных древостоев, чаще в молодняках и средневозрастных насаждениях. В Польше вид отмечен только в сосновых лесах [Wisniewski, 1968]. Гнезда, как правило, располагаются возле пня полукругом, обращенным к югу. Покровный слой купола сложен из еловой или сосновой хвои и других мелких растительных частиц. Муравьи *F. truncorum* нередко переходят к поликалии, то есть сооружают вспомогательные гнезда, находящиеся также в пнях или возле пней, расположенных неподалеку от основного гнезда. Такие вспо-

могательные гнезда связаны с основным (центральным) гнездом поверхностными дорогами или тоннелями. Эти муравьи используют тоннели также и для фуражировки. В условиях Беловежской пуши муравейники *F. truncorum* не достигают крупных размеров. Фуражиры охотятся и содержат колонии тлей во всех ярусах леса.

Группа *Formica rufa* – рыжие лесные муравьи

Наиболее заметные и экономически значимые представители рода. В Беловежской пуше рыжие лесные муравьи представлены двумя Европейско-Сибирскими лесными видами – *Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Förster. Оба вида широко распространены по всему лесному массиву. В течение двух десятилетий численность этих доминирующих здесь видов муравьев (*F. rufa* и *F. polyctena*) в Беловежской пуше достаточно стабильна. По данным генеральных учетов, зарегистрировано в 1972 г. – 5500, в 1982 г. – 6100, в 1992 г. – 5100 муравейников. Средняя численность – 5600 муравейников (вариационный коэффициент – CV равен 9,0%). Средняя плотность поселения – 0,075 гнезда на 1 га лесопокрытой площади. Наиболее низкая плотность поселения (0,005 гнезда на 1 га) наличествует в очень сухих или очень влажных биотопах. Данные муравьи и являются основными объектами исследований в настоящей работе, как виды наиболее перспективные для биологической защиты леса [Дьяченко, 1979; Дьяченко, Русакова, 1996; и др.]. Поэтому общие вопросы их биологии и экологии вынесены в отдельный раздел данной главы (раздел 3.1), а специальные вопросы, связанные со спецификой обитания рыжих лесных муравьев в Беловежской пуше, будут подробно рассмотрены в последующих главах этой книги.

Подрод *Serviformica* Forel, 1913

Formica fusca Linnaeus, 1758 – бурый лесной муравей

Транспалеарктический лесной вид, широко распространенный от Западной Европы до Приамурья. Питание смешанное. Основные ярусы фуражировки – поверхность почвы, травянистый покров, кустарники и небольшие деревья. Там же они содержат колонии тлей. Бурый лесной муравей – один из основных «видов-хозяев», на семьях которого основывают свои новые муравейники путем временного социального паразитизма муравьи подродов *Formica* s. str. и *Coptoformica*. На территории Белорусской части Пуши вид редок – был найден только один муравейник в столетнем сосняке черничном с полнотой 0,5. Гнездо находилось в полусгнившем сосновом пне. В этом же пне наряду с *F. fusca* встречены и многочисленные рабочие *Myrmica rubra* L.

***Formica picea* Nylander, 1846 – болотный или черный блестящий муравей**

Транспалеарктический вид. В равнинной части Европы *F. picea* встречается только на верховых болотах, где строит из растительных остатков небольшие компактные гнезда на высоких моховых кочках. В пределах Беловежской пуши данный вид отмечен только в польской части лесного массива.

***Formica cinerea* Mayr, 1853 – серый песчаный муравей**

Евро-Сибирский вид, связанный в лесной зоне с сухими песчаными почвами. В Пуше этот вид широко распространен по всему лесному массиву. Селится в сосняках (наиболее обычен в сосняке мшистом) на сухих возвышенных местах, на песчаных почвах. В данном типе леса плотность популяции *F. cinerea* составляет $39,0 \pm 3,05$ особей на 1 м^2 . В других биотопах *F. cinerea* – это редкий вид. Гнезда в почве, секционные. Гнездо состоит из одной или нескольких примыкающих друг к другу одинаковых по строению и размерам секций. В непосредственной близости друг от друга может находиться до 50 активно функционирующих секций (кратеров), связанных между собой неглубокими тоннелями или наземными переходами. Население одной секции составляет около 8 тысяч муравьев. Фуражиры *F. cinerea* охотятся и используют колонии тлей во всех ярусах леса.

***Formica cunicularia* Latreille, 1978 – прыткий муравей**

Евро-Кавказский вид, распространенный по всей Европе до Поволжья, на Кавказе, в Малой Азии и горах Средней Азии. Гнезда двух типов: секционные и капсулы с небольшим наземным куполом, построенным только из земли. Охотится в основном на поверхности почвы и в травостое. В травостое и на невысоком древесном подросте собирает падь тлей, активно используя и колонии корневых тлей. На территории Пуши эти муравьи поселяются в сосновых лесах на хорошо прогреваемых местах. В таких биотопах *F. cunicularia* строит в почве небольшие секционные гнезда без наземного купола. Население гнезда от нескольких сотен (секция) до нескольких тысяч (гнездо-капсула) рабочих.

***Formica rufibarbis* Fabricius, 1793 – краснощекый муравей**

Европейско-Западносибирский вид. Обычен в лесостепной и степной зонах, где поселяется по опушкам и на полянах. Гнезда в почве, секционные, без наземного купола с населением до 500 особей. Вокруг гнездового выхода часто формируется небольшой кратер. Вид отмечен только в польской части Пуши. Фуражиры *F. rufibarbis* действуют на кормовом участке только как одиночные охотники.

***Formica glauca* Ruzsky, 1895 – степной муравей**

Степной вид, распространенный на запад до Румынии и Болгарии, на восток – до Забайкалья. В Пуше отмечены отдельные небольшие гнезда по прогалинам, полянам и другим хорошо прогреваемым биотопам. По большинству характеристик данный вид близок к *F. cunicularia*.

Подрод *Raptiformica* Forel, 1913

***Formica sanguinea* Latreille, 1798 – кровавый муравей-«рабовладелец»**

Транспалеарктический вид. Распространен от Западной Европы до Южной части Дальнего Востока. Теплолюбив, заселяет открытые к югу опушки, редины, прогалины. Муравьи *F. sanguinea* – факультативные «рабовладельцы». Они используют систему «кукольного паразитизма», содержа в своих гнездах в качестве помощников рабочих других формик, обычно представителей подрода *Serviformica*. Для этого фуражиры *F. sanguinea* организуют набеги (рейды) на их гнезда и захватывают там куколок рабочих. После выхода из кокона такие рабочие становятся помощниками в семье *F. sanguinea*. Крупные семьи *F. sanguinea* могут благополучно существовать без помощников («рабов») и уже не делают набегов на муравейники других видов. *F. sanguinea* имеет охраняемую территорию семьи. На территории Беловежской пуши вид довольно обычен. Встречается по всему лесному массиву. Поселяется вдоль дорог, на просеках и полянах, находящихся в различных типах лиственных и хвойных лесов. Гнезда с наземным куполом, по своему строению несколько похожи на муравейники *Coptoformica*. Кроме того, гнезда часто встречаются в полусгнивших пнях, а летом и в дуплах деревьев на высоте до 1 м. По литературным данным [Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976], у *F. sanguinea* распространена полидомия: помимо основного гнезда, в котором семья обитает летом (летнее гнездо), этот вид устраивает специальные зимние (зимовочные) гнезда в пнях или среди корней какого-нибудь куста. Таковые гнезда отмечены и в Беловежской пуше.

Подрод *Coptoformica* Muller, 1923

***Formica exsecta* Nylander, 1846 – обыкновенный тонкоголовый муравей**

Транспалеарктический бореальный вид, ареал которого включает Северную и Среднюю Европы, горные районы Южной Европы, на север доходит до Кольского полуострова и низовий Оби, южная граница в Сибири совпадает с южной границей лесостепной зоны, включая Алтай и Северную Монголию. На Востоке вид доходит до Чукотки и Японии. Гнездо-капсула с покровным слоем из фрагментов травы, лишайников и других мелких растительных частиц, включая хвою. Существуют как

одиночными муравейниками, так и крупными комплексами, расположенными по опушкам и на полянах. Кормовой участок охраняем. Охотится и содержит тлей во всех ярусах леса. Широко распространен по всей территории лесного массива Беловежской пуци. Селится отдельными гнездами или образует комплексы взаимосвязанных гнезд из 20–60 муравейников. Обычные места поселения – поляны, просеки, лиственные и смешанные разреженные древостои возрастом до 30–40 лет с полнотой 0,2–0,3. Муравейники небольших размеров. Покровный слой купола сооружается муравьями из травинок, отчего гнезда напоминают стожки сена.

***Formica pressilabris* Nylander, 1846 – малый тонкоголовый муравей**

На территории Пуци был найден лишь один муравейник на прогалине в вековом сосняке черничном. По строению он был сходен с гнездом *F. exsecta*.

Соотношение подродов и видов муравьев, относящихся к роду *Formica*, даны по учетам, проведенным на маршрутах в Белорусской части Беловежской пуци (рис. 3-1).

Как видно из этого рисунка, наиболее представленным в Беловежской пуце по видовому богатству (6 видов) оказывается подрод *Servi-formica*, тогда как по численности муравейников доминирующим является подрод *Formica* s. str. (87,1% от всех найденных муравьиных поселений). Это вполне закономерно, так как именно эта группа муравьев, благодаря высокому уровню своего социального развития и возможности селиться комплексами крупных муравейников распространена и доминирует в пределах всей лесной зоны [Сейма, 1998]. В самом подроде наибольшая доля участия муравейников приходится на группу *Formica*

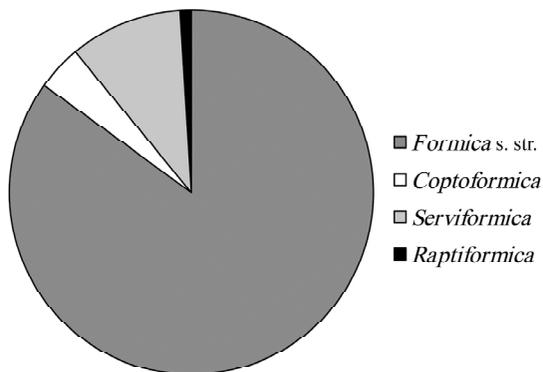


Рис. 3-1. Соотношение по числу учтенных муравейников подродов муравьев *Formica* в лесах Беловежской пуци.

Таблица 3-1. Аннотированный список муравьев *Formica* Беловежской пуши

№	Вид	Фауно-генетический тип	Биоморфа	Отношение к		Предпочитаемые типы леса
				влаге	теплу	
1	<i>F. fusca</i> L.	Г Б	гер. зф-тб	мез	ми-мез	Хвойные сухие леса
2	<i>F. picea</i> Nyl.	Т Б	гер. зф-тб	мез	ми-мез	Влажные хвойные и лиственные леса
3	<i>F. cinerea</i> Mayr	ЕЗ	гер. зф-тб	гкс	мез-мак	Сухие сосняки
4	<i>F. rufibarbis</i>	ЕЗ	гер. зф-тб	мез-гкс	мез	Луга, опушки, поляны
5	<i>F. cunicularia</i> Latr.	Е	гер. зф-тб	мез-гкс	мез	Сосняки
6	<i>F. glauca</i> Ruzsky	ЕЗ	гер. зф-тб	мез-гкс	мез	Хвойные и смешанные леса
7	<i>F. rufa</i> L.	ЕС Б	гер. зф-тб, к	мез	мез	Хвойные и смешанные леса
8	<i>F. polystena</i> Först.	ЕС Б	гер. зф-тб, к	мез	мез	Хвойные и смешанные леса
9	<i>F. truncorum</i> Fabr.	Т Б	гер. зф-тб, к	мез	мез	Сухие сосняки
10	<i>F. pratensis</i> Retz.	П	гер. зф-тб, к	мез-гкс	мез-мак	Луга, опушки, поляны
11	<i>F. sanguinea</i> Latr.	Т	гер. зф-тб, к	гкс	мез-мак	Сосняки
12	<i>F. exsecta</i> Nyl.	Т Б	гер. зф-тб, к	мез	ми-мез	Смешанные леса
13	<i>F. pressilabris</i> Nyl.	ЕЗ	гер. зф-тб, к	мез	мез	Хвойные леса

Биоморфы: *geo. тб-зф* – геобионт, трофобионт-зоофаг; *гер. зф-тб* – герпетобионт, зоофаг-трофобионт; *ден. зф-тб* – дендробионт, зоофаг-трофобионт; *гер. зф-тб, к* – герпетобионт зоофаг-трофобионт, строитель подземных конусов. **Гигрофилия:** *ги-мез* – гигромезофил; *мез* – мезофил; *мез-гкс* – мезогемиксерофил; *гкс* – гемиксерофил. **Термофилия:** *ми* – микротерм; *ми-мез* – микромезотерм; *мез* – мезотерм; *мез-мак* – мезомакротерм; *мак* – макротерм.

rufa, а именно виды *Formica rufa* (52,0%) и *F. polystena* (42% от всех найденных гнезд). На *F. truncorum* приходится 4,0%, а на *F. pratensis* – 2,0% от общего количества муравейников данного подрода [Дьяченко, 1997в]. Подроды *Coptoformica* и *Serviformica* в данном регионе характеризуются одним преобладающим видом каждый. При этом в первом случае почти 98,0% муравьиных поселений приходится на *F. exsecta*, а во втором – столько же на *F. cinerea*.

Все найденные в Беловежской пуше виды данного рода являются обычными обитателями зоны европейских широколиственных и хвойных лесов и распространены по континенту. Эндемиков среди них нет. Их аннотированный список, включающий эколого-фаунистические и неко-

торые экологические характеристики, приведен в табл. 3-1. Из данного списка видно, что в лесах Беловежской пуши основу мирмекофауны исследуемого рода составляют транспалеарктические (Т) виды (6) и Европейско-Западносибирские (ЕЗ) виды (4). Два вида относятся к Европейско-Сибирскому (ЕС) типу. Большинство обитающих в Пуще муравьев *Formica* можно отнести к числу бореальных (Б).

В экологическом отношении преобладают виды (7), предпочитающие биотопы со средней степенью увлажнения. К категории более сухолюбивых относятся 4 вида, и 2 вида (*F. cinerea* и *F. sanguinea*) являются выраженными обитателями сухих биотопов. Они же вместе с *F. pratensis* входят в группу мезо-макротермов по отношению к теплу. Преобладающей термоморфой являются мезотермы (7), то есть виды характерные для умеренного климата. Три вида относятся к микро-мезотермам (*F. fusca*, *F. picea* и *F. exsecta*). Все муравьи данного рода в районе исследования фотофилы. Внегнездовые рабочие, как правило, в активный период жизнедеятельности значительную часть времени проводят на свету [Арнольди, 1968].

ГЛАВА 4.

ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЛЕСАХ БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩИ

Инвентаризация поселений и выявление характера пространственного распределения изучаемых видов лежат в основе описания сообществ любых природных биологических систем [Песенко, 1982; Брайн, 1986]. При этом связь видов насекомых с определенными растительными формациями и биотопами помогает выявлять экологические требования вида и его предпочтения и одновременно позволяет использовать сами виды как индикаторы состояния среды их обитания. Это особенно важно для таких насекомых, как муравьи, организованность, многочисленность и высокая жизнеспособность которых позволяет им обитать в различных условиях. Рыжие лесные муравьи заселяют леса по всей Палеарктике, везде сохраняя свой образ жизни и активно воздействуя на заселяемый ими участок леса, улучшая его свойства и приспособливая его к своим требованиям [Wellenstein, 1953; Gösswald, 1985; Захаров, 1991].

Изучению стационального распределения муравьев посвящены исследования многих авторов из различных регионов [Дмитриенко, 1964; Мальшева и др., 1968; Burzynski, 1969; Дмитриенко, Петренко, 1976]. Реже встречаются данные о реальной численности (плотности населения, биомассе) муравьев [Длусский, Купянская, 1972; Малоземова, 1972; Анциферов, 1973; Малоземова, Насырова, 1975; Хотько и др., 1984].

4.1. Распределение муравьев по лесным формациям и типам леса

Муравьи характеризуются строгой приуроченностью к определенным местам обитания, которые они используют на протяжении многих лет. Благодаря такому территориальному постоянству муравейников облегчается изучение их пространственной структуры и ценологических связей.

Анализ процентного соотношения рыжих лесных муравьев в различных формациях и типах леса Беловежской пуши на первый взгляд в большинстве случаев показывает прямую зависимость встречаемости муравейников ($P\%$) от обследованной площади (S , га) (табл. 4-1). Так, больше всего муравейников в сосняках (61,9% от их общего количества), несколько меньше в ельниках (26,2%) и березняках (9,2%) и совсем мало в дубравах (2,4%). Нахождение муравейников в ольшаниках ничтожно (0,3%).

Что касается распределения гнезд по типам леса, как в целом, так и внутри формаций, то наибольшее число муравейников обитают в сосняке черничном (40,5% от всех гнезд в сосняках у *F. rufa* и 65,5% у *F.*

Таблица 4-1. Нормированное распределение рыжих лесных муравьев по типам леса

Формация и тип леса	Осмотренные площади		% от площади формации	Число муравейников	P, % от всех муравейников	P, % от всех муравейников внутри формации	P/S от общего числа гнезд	P/S внутри формации
	га	%						
Сосняк мшистый	433	23,7	31,0	99	12,5	20,1	0,5	0,6
Сосняк черничный	824	48,5	63,2	322	40,5	65,5	0,8	1,0
Сосняк кисличный	55	3,2	4,2	61	7,7	12,4	2,4	3,0
Сосняк вересковый	21	1,2	1,6	10	1,2	1,0	1,0	1,3
Итого сосняки:	1303	76,6	100	492	61,9	100	0,8	1,0
Ельник мшистый	5	0,3	5,4	7	0,9	3,4	3,0	0,6
Ельник черничный	31	1,8	33,3	84	10,5	40,4	5,8	1,2
Ельник кисличный	49	2,9	52,7	103	13,0	49,5	4,5	0,9
Ельник орляковый	8	0,5	8,6	14	1,8	6,7	3,6	0,8
Итого ельники:	93	5,5	100	208	26,2	100	4,8	1,0
Березняк мшистый	17	1,0	17,9	–	–	–	–	–
Березняк черничный	38	2,3	40,0	43	5,4	58,9	2,3	1,5
Березняк кисличный	26	1,5	27,3	30	3,8	41,1	2,5	1,5
Березняк долгомошный	7	0,4	7,4	–	–	–	–	–
Березняк осоковый	7	0,4	7,4	–	–	–	–	–
Итого березняки:	95	5,6	100	73	9,2	100	1,6	1,0
Дубрава черничная	7	0,4	9,5	–	–	–	–	–
Дубрава кисличная	56	3,3	75,7	19	2,4	100	0,7	1,3
Дубрава снытевая	11	0,7	14,8	–	–	–	–	–
Итого дубравы:	74	4,4	100	19	2,4	100	0,5	1,0
Ольшаник крапивный	135	7,9	100	3	0,3	3,0	0,04	1,0
Всего:	1700	100		795	100			

polystena), затем следует ельники кисличный (соответственно, 13,0% и 49,5%) и черничный (10,5% и 40,4%). В остальных типах леса встречаемость муравейников в зависимости от их общего количества резко отличается от таковой внутри формации.

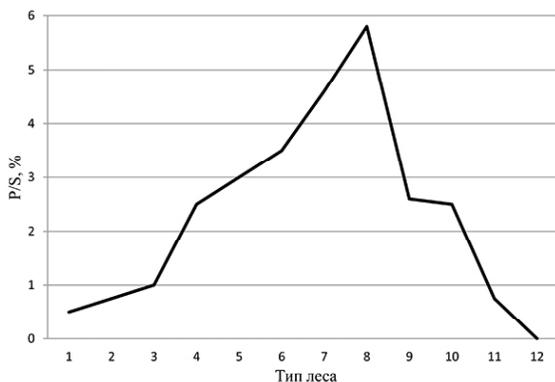


Рис. 4-1. Плотность популяции рыжих лесных муравьев в различных типах леса Беловежской пуши. Типы леса: 1 – сосняк мшистый; 2 – сосняк черничный; 3 – сосняк вересковый; 4 – сосняк кисличный; 5 – ельник мшистый; 6 – ельник орляковый; 7 – ельник кисличный; 8 – ельник черничный; 9 – березняк кисличный; 10 – березняк черничный; 11 – дубрава кисличная; 12 – ольшаник крапивный.

Но частота встречаемости муравьиных поселений не является четким мерилем степени предпочтения муравьями определенного биотопа. Анализ процентного отношения числа учтенных муравейников к площади биотопов показал, что общая частота встречаемости отражает в первую очередь площади, занимаемые в пределах лесного массива различными типами леса. Так, если в ольшанике крапивном нормированная плотность поселения (P/S в табл. 4-1) составляет лишь 0,04%, что соответствует сделанному выше выводу о малой пригодности ольшаников для обитания муравьев, то для других типов леса такого соответствия нет. Но и в сосняке мшистом P/S составляет только 0,5%, что также позволяет говорить о его малой пригодности для обитания рыжих лесных муравьев. А сосняк черничный, сосняк вересковый и дубрава кисличная находятся практически на одном и довольно низком уровне ($P/S = 0,8 - 1,0\%$). Несколько лучшие и почти равные условия для поселения муравьев в сосняке кисличном, березняках черничном и кисличном ($P/S = 2,3 - 2,5\%$). Нормированная плотность поселения муравьев наиболее высока в еловых типах леса и достигает своего максимума в ельнике черничном, где на единицу площади приходится 6,0% гнезд (рис. 4-1).

Из приведенных в табл. 4-1 данных по распределению муравейников внутри каждой лесной формации видно, что в сосняках предпочтительным местом поселения муравьев является кисличный тип леса, в ельниках – черничный, в березняках – равноценны черничный и кисличный типы леса. И среди дубрав встречаются только в дубраве кисличной (рис. 4-2). Таким образом, наиболее пригодными для обитания рыжих лесных

муравьев в наличных лесных формациях оказываются кисличники и черничники, что в целом совпадает с предпочитаемыми этими муравьями типами леса и в других регионах [Wellenstein, 1965; Милованова, 1971; Седов, 1979; Захаров, Саблин-Яворский, 1998].

Плотность поселения муравьев (число гнезд на 1 га) подтверждает закономерность, выявленную при процентном распределении муравейников. Кроме того, у обоих видов наблюдается хорошо выраженное предпочтение муравьями определенных типов леса в каждой из формаций (табл. 4-2). В частности, в сосняках у *F. rufa* наибольшая плотность поселения отмечена в сосняке кисличном. На втором месте находятся черничный и вересковый типы леса, где плотность поселения данного вида

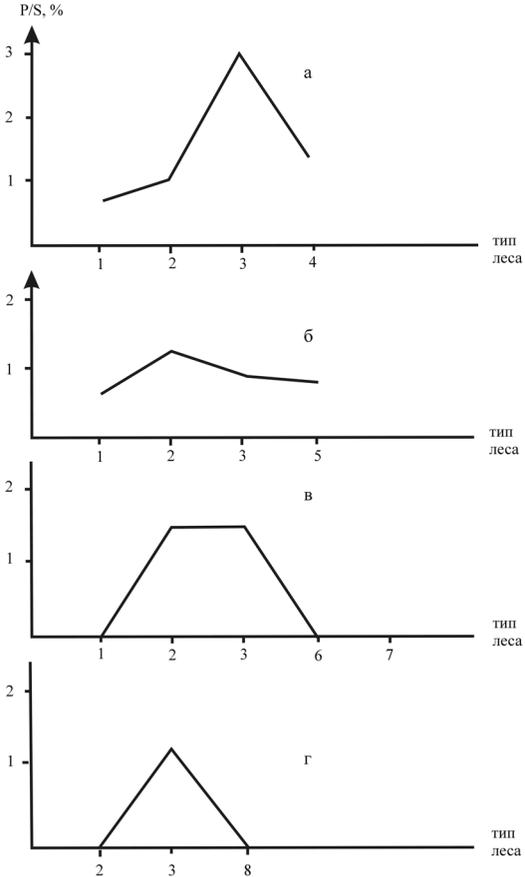


Рис. 4-2. Распределение рыжих лесных муравьев в различных типах леса внутри каждой формации. Формации: А) – сосняки; Б) – ельники; В) – березняки; Г) – дубравы. Типы леса: 1 – мшистые; 2 – черничные; 3 – кисличные; 4 – вересковые; 5 – орляковые; 6 – долгомошные; 7 – осоковые; 8 – снытьевые.

Таблица 4-2. Плотность поселения муравьев *F. rufa* и *F. polyctena* в различных типах леса Беловежской пуши

Тип леса	Плотность поселения (гнезд/га)		
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	Суммарная плотность поселения
	$M\pm m$	$M\pm m$	$M\pm m$
Сосняк мшистый	0,17±0,03	0,07±0,02	0,24±0,04
Сосняк черничный	0,24±0,02	0,15±0,02	0,39±0,03
Сосняк кисличный	0,49±0,14	0,62±0,18	1,11±0,23
Сосняк вересковый	0,24±0,09	0,24±0,12	0,48±0,15
Итого сосняки:	0,23±0,02	0,15±0,016	0,38±0,03
Ельник кисличный	1,02±0,24	1,08±0,2	2,1±0,03
Ельник черничный	1,45±0,28	1,25±0,28	2,7±0,34
Ельник мшистый	1,2±0,38	0,2±0,2	1,4±0,24
Ельник орляковый	1,5±0,53	0,25±0,29	1,75±0,53
Итого ельники:	1,2±0,17	1,0±0,14	2,2±0,23
Березняк кисличный	0,35±0,15	0,8±0,25	1,15±0,32
Березняк черничный	0,66±0,15	0,47±0,14	1,13±0,17
Итого березняки:	0,36±0,07	0,41±0,10	0,77±0,12
Дубрава кисличная	0,25±0,11	0,09±0,04	0,34±0,12
Итого дубравы:	0,19±0,08	0,07±0,03	0,26±0,09
Ольшаник крапивный	0,007±0,007	0,015±0,015	0,022±0,016

Примечание. Достоверность разницы (t) между плотностями поселения *F.rufa* и *F.polyctena* в сосняке мшистом = 2,8; в сосняке черничном = 3,2; в сосняке кисличном = 0,6; в ельнике мшистом = 2,3; в ельнике орляковым = 2,1; в березняке кисличном = 1,5; в березняке черничном = 0,95; в дубраве кисличной = .

в них одинакова. Наименьшая она в сосняке мшистом. В ельниках эти муравьи предпочитают для поселения черничный и орляковый типы леса, затем следуют мшистый и кисличный ельники. Из семи обследованных типов леса в березняках муравьи данного вида встретились только в двух. Причем плотность их поселения в березняке черничном почти в два раза выше, чем в березняке кисличном. В дубравах из шести обследованных типов леса муравьиные поселения найдены только в дубраве кисличной, и там плотность поселения данного вида невысока. Из ольшаников обследован только крапивный тип леса и плотность поселения муравьев здесь невелика (0,007 гнезд/га).

У *F. polyctena* наблюдается почти такие же тенденция в распределении муравейников по типам леса внутри каждой формации. В частности, как и у предыдущего вида, в сосняках плотность поселения *F. polyctena* достигает своего максимума в кисличном и минимума в мшистом типе леса. Вересковый и черничный сосняки занимают промежуточное положение. В вересковом типе леса численность муравейников на единицу площади в 1,6 раза больше таковой в сосняке черничном. В

еловой формации *F. polyctena* предпочитает для поселений черничный тип леса. Несколько ниже численность гнезд данного вида на единицу площади в ельнике кисличном. В мшистом и орляковом ельниках плотность поселения *F. polyctena* почти одинаковая и весьма низкая. В березовой формации в кисличном типе леса она в 1,7 раза выше, чем в березняке черничном. Крайне низкая плотность поселения *F. polyctena* в дубраве кисличной ($0,09 \pm 0,04$ гнезд/га). В ольшанике крапивном цифровые показатели по плотности поселения *F. polyctena*, как и предыдущего вида, перекликаются с таковыми в целом для формации.

Резко отличается плотность поселения сравниваемых видов в одних и тех же типах леса, что по-видимому, отражает наличие значительных различий в требованиях *F. rufa* и *F. polyctena* к биотопическим условиям. В сосняках только кисличный и вересковый типы леса оказываются одинаково благоприятными для обоих видов, где в первом случае разница в плотности поселения в пользу *F. polyctena* статистически недостоверна, а во втором – численность муравейников обоих видов на единицу площади одинакова. В сосняке мшистом (наименее благоприятном основном типе леса для муравьев в целом) плотность муравейников *F. rufa* оказывается в два раза выше, чем *F. polyctena*, что статистически достоверно по второму порогу. В сосняке черничном этот показатель для *F. rufa* в 1,6 раза выше, чем для *F. polyctena*, что также статистически достоверно. В ельниках в кисличном и черничном типах леса плотность поселения обоих видов почти одинакова. Ельники орляковый и мшистый существенно более благоприятны для *F. rufa*, где плотность поселения этого вида в 6 раз выше таковой у *F. polyctena*, что статистически достоверно по первому порогу. Разница в плотности поселения сравниваемых видов муравьев в различных типах леса березовой формации не достоверна, так как нахождение муравейников в березняках обусловлено, в первую очередь, наличием примеси деревьев хвойных пород и фактически не зависит от типа леса. Данный вывод также правомочен и для дубрав.

Суммарная плотность поселения обоих видов в сосняках наиболее высока в сосняке кисличном. Затем по нисходящей следуют вересковый, черничный и мшистый типы леса. В ельниках она достигает своего максимума в черничном типе леса, незначительно снижается в кисличном и продолжает постепенно убывать в орляковом и мшистом типах леса. В березовой формации в обоих типах леса общая численность муравейников на единицу площади находится практически на одинаковом уровне и близка таковой в сосняке кисличном. Весьма низкая плотность поселения муравьев в дубраве кисличной и минимальная в ольшанике крапивном.

Разница между плотностью муравейников модельных видов по отдельности и их суммарной плотностью поселения в различных типах

Таблица 4-3. Достоверность различия (*t*) между плотностью поселения *F. rufa* и *F. polyclena* и их суммарной плотностью в различных типах леса

Сравниваемые типы леса	Виды муравьев		Суммарная плотность
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyclena</i>	
Сосняки мшистые и черничные	2,3	2,8	3,0
Сосняки мшистые и кисличные	2,3	3,0	3,8
Сосняки мшистые и вересковые	0,8	0,6	1,6
Сосняки черничные и кисличные	1,8	2,6	3,1
Сосняки черничные и вересковые	–	0,75	0,6
Сосняки кисличные и вересковые	1,5	1,7	2,3
Ельники кисличные и черничные	1,2	0,5	1,3
Ельники кисличные и мшистые	0,5	3,1	1,75
Ельники кисличные и орляковые	0,8	2,4	0,6
Ельники черничные и мшистые	0,5	3,1	3,1
Ельники черничные и орляковые	–	2,5	1,5
Ельники мшистые и орляковые	0,5	–	0,6
Березняки кисличные и черничные	1,5	1,1	–
Сосняки и ельники мшистые	2,7	0,65	4,8
Сосняки и ельники черничные	4,3	3,9	6,8
Сосняки и березняки черничные	2,8	2,3	4,35
Ельники и березняки черничные	2,5	2,5	4,1
Сосняки и ельники кисличные	1,4	1,7	4,05
Сосняки и березняки кисличные	0,5	0,6	–
Сосняки и дубравы кисличные	1,3	2,9	3,0
Ельники и березняки кисличные	2,4	0,9	2,4
Ельники и дубравы кисличные	3,0	5,8	5,0
Березняки и дубравы кисличные	0,5	2,8	2,4

леса одной формации и сходными типами леса разных формаций достигает высокой степени статистической достоверности, особенно для крайних вариантов лесорастительных условий (табл. 4-3). В частности, для *F. rufa* и суммарной плотности поселения статистически достоверно показана предпочтительность для муравьев ельника мшистого по сравнению с сосняком мшистым. Так как в Беловежской пушке ельники в целом наиболее благоприятны для обитания рыжих лесных муравьев, разница между плотностью их поселения в различных типах леса статистически достоверна только для *F. polyclena* в пользу кисличного и черничного типов. В абсолютном большинстве сочетаний вариантов выявлена статистически достоверная разница в еловых типах леса при сравнении их с идентичными типами леса других формаций (сосняков, дубрав, березняков).

Средняя плотность поселения рыжих лесных муравьев, рассчитанная для наличных в Беловежской пушке лесных формаций, вычисленная на основе сплошных учетов гнезд (5800 муравейников), приведена в табл.

Таблица 4-4. Средняя плотность поселения рыжих лесных муравьев (гнезд/ га) в различных формациях леса Беловежской пуци (по данным сплошных учетов 1971–1972, 1981–1982 и 1993 гг.)

Формации	Виды муравьев		Суммарно для двух видов
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	
Сосняки	0,24	0,16	0,4
Ельники	1,2	1,0	2,2
Березняки с примесью хвойных пород	0,3	0,4	0,7
Дубово-грабовые	0,16	0,06	0,22

Таблица 4-5. Численность муравейников рыжих лесных муравьев в лесах Беловежской пуци (по результатам генеральных учетов 1972 г.)

Формации и типы леса	Количество муравейников			
	Расчетное			Фактическое
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	Всего	Всего
Сосняк мшистый	481	200	681	913
Сосняк черничный	1356	856	2212	1718
Сосняк кисличный	185	235	420	316
Сосняк вересковый	33	34	67	120
Сосняк орляковый	–	–	–	170
Сосняк брусничный	–	–	–	93
Прочие сосняки	–	–	–	38
Итого сосняки	2055	1325	3380	3368
Ельник мшистый	42	6	48	173
Ельник черничный	317	266	583	583
Ельник кисличный	353	363	716	538
Ельник орляковый	84	14	98	67
Прочие ельники	–	–	–	44
Итого ельники	796	649	1445	1405
Березняк черничный	61	144	205	403
Березняк кисличный	168	123	291	132
Итого березняки с примесью хвойных пород	229	267	496	535
Дубрава кисличная	93	38	131	144
Итого дубово-грабовые	93	38	131	144
ВСЕГО:	3173	2279	5452	5452

4-4. При этом произведена экстраполяция данных по распределению гнезд рыжих лесных муравьев по типам леса, полученных на 795 муравейниках, на общую численность муравейников (5452), что позволяет количественно оценить их представительность в различных экологических условиях в масштабах всего Парка (табл. 4-5). Сравнение выборочных и тотальных данных по критерию λ (Колмогоров – Смирнов) для рассмотренных лесных формаций показало, что выборочные исследования достоверно ($P < 0,1\%$) отражают генеральную совокупность (для сосняков $\lambda = 4,32$, для ельников – 2,71, для березняков и дубрав – 3,36).

Следует отметить, что в распределении рыжих лесных муравьев по биотопам Беловежской пуши проявляется некоторая общая закономерность: наиболее предпочтительными для рыжих лесных муравьев оказываются смешанные насаждения. Привлекательность хвойного леса увеличивается с появлением в его составе лиственных деревьев, а ценность березняка, как места поселения, возрастает при наличии в нем хвойных деревьев. Так, в сосняках 50,8% муравейников встречаются в древостоях с примесью березы, что особенно характерно это для верескового, орлякового и брусничного типов леса. Например, 21,5% гнезд зарегистрированы в насаждениях с составом 5С5Е в первом ярусе и около 3,0% на границе с березняками. В еловой формации к древостоям с примесью березы приурочено 23,8 % муравейников. В старых хвойных насаждениях с составом 5С5Е в первом ярусе часто наблюдается групповое размещение муравейников. А в березняках муравьи, как правило, селятся в насаждениях с примесью сосны и ели. При близком расположении березовых и сосновых древостоев (через просеку или дорогу) муравьи устраивают свои гнезда в березняках, а охотничьи дороги прокладывают вглубь сосновых насаждений (20,7% всех муравейников). В дубово-грабовой формации муравьи встречаются только в дубраве кисличной, причем довольно редко и только на участках с примесью хвойных пород (преимущественно ели).

Таким образом, для рыжих лесных муравьев более приемлемыми являются смешанные древостои, где участие лиственных пород (особенно березы) в хвойном лесу или хвойных пород в лиственном не менее 1 (по 10-балльной шкале).

Распределение рыжих лесных муравьев по всей территории Беловежской пуши показано на рис. 4-3. Средняя плотность поселения муравьев $P = 0,075$ гнезд/га лесопокрытой площади. Наиболее низкая плотность муравейников в очень сухих или очень влажных типах леса. Плотность поселения 0,16–0,20 гнезд/га характерна для старых сосновых древостоев с составов 5С5Е в первом ярусе, а уровень плотности поселения выше 0,20 гнезд/га – только для ельников.

В еловой формации предпочтительными станциями обитания муравьев являются кисличные и черничные типы леса, где их плотность поселения достигает 2,1–2,7 гнезд/га. Но в одинаковой степени предпочтительным для поселения *F. rufa* и *F. polyctena* является только ельник черничный (у *F. rufa* такая же высокая численность муравейников на 1 га в ельнике орляковом). В других еловых типах леса плотность поселения у *F. rufa* снижается незначительно, тогда как у *F. polyctena* она снижается гораздо существеннее и в мшистом и орляковом ельниках находится на чрезвычайно низком уровне.

В сосняках муравьи наиболее охотно заселяют сосняки кисличные и кислично-черничные в составе: 5С5Е в первом ярусе (1,1 гнезд/га). До-



Рис. 4-3. Плотность поселения муравьев *Formica* s. str. по биотопам Беловежской пуши, гнезд/ га. Число гнезд на 1 га: 1 – 0,001–0,007; 2 – 0,01–0,05; 3 – 0,06–0,10; 4 – 0,11–0,15; 5 – 0,16–0,20; 6 – 20.

полнительным признаком предпочтительности указанных еловых и сосновых типов леса служит повышенная плотность популяции и регулярно встречающееся групповое расположение муравейников. Самая низкая плотность поселения в сосняке мшистом. Черничные и вересковые типы занимают промежуточное положение. В сосняках и ельниках *F. polyctena* предъявляет повышенные требования к типам леса по сравнению с *F. rufa*.

В березовой формации (и еще более в дубово-грабовой) определяющим фактором в избирательности биотопа муравьями является наличие примеси хвойных пород. Отличительной чертой Беловежской пуши является то, что в данном лесном массиве муравьи *F. rufa* и *F. polyctena* не селятся в чистых дубравах, как это наблюдается в других регионах (Длуский, 1967; Кобзева, 1978). По всей видимости, это связано с тем, что пушанские дубравы в основном старовозрастные (180 лет) и в них нет удобного строительного материала для муравейников. Даже молодые побеги дуба весьма упруги и не образуют мелких обломков, необходимых для строительства купола. В пользу такого объяснения свидетельствует и тот факт, что немногочисленные найденные в дубово-грабовых насаждениях муравейники располагаются только вблизи единичных здесь сосен и елей.

В целом из вышеизложенного следует, что в Беловежской пуще наиболее предпочитаемыми местообитаниями рыжих лесных муравьев являются ельники (почти 27,0% всех муравейников), где плотность их поселения на единицу площади самая высокая и достигает 2,2 гнезд/га. Далее идут березняки с примесью хвойных пород (0,77 гнезд/га) и сосняки (0,38 гнезд/га), что соответствует избирательности биотопов, наблюдаемой в различных ландшафтах (Длусский, 1967; Wisniewski, 1969; Otto 1968; Klimetzek, Wellenstein, 1970; Милованова, 1971; и др.). При этом надо признать, что поселения рыжих лесных муравьев занимают весьма небольшую часть древесных насаждений даже в наиболее предпочитаемых типах леса, и мы можем сделать вывод о действии и многих других факторов среды, которые ограничивают распространение этих муравьев в лесах Беловежской пущи.

4.2. Распределение рыжих лесных муравьев по насаждениям разного возраста

Немаловажное значение для экологической пригодности биотопа имеет возраст древостоев. Распределение муравейников в насаждениях различного возраста, как в пересчете на общую площадь, так и на площадь каждой формации характеризуется тем, что повсеместно муравьи предпочитают для поселений средневозрастные насаждения и старше. В частности, в сосняках на их долю приходится 76,6% гнезд внутри формации и 47,6% всех муравейников. В ельниках эти цифры соответственно равняются 87,4% и 25,5 %, в березняках 76,7% и 7,1%, и в дубравах 78,8% и 1,9% (табл. 4-6).

Встречаемость муравейников в пересчете на единицу площади как от общей численности муравейников, так и гнезд внутри формации также показывает, что оптимальные условия для поселения в Беловежской пуще рыжих лесных муравьев имеются в насаждениях III и IX классов возрастов (рис. 4-4, 4-5).

Такая же закономерность прослеживается при пересчете абсолютной численности муравейников на единицу площади (табл. 4-7). В частности, суммарная плотность поселения муравьев обоих видов колеблется в сосняках I–IX классов возраста от $0,10 \pm 0,06$ до $0,46 \pm 0,06$ гнезд/га. В молодняках (I–II классы возраста) она составляет в среднем $0,19 \pm 0,03$ гнезд/га. Начиная со средневозрастных насаждений и старше (III–IX классы возраста) суммарная плотность поселения муравьев гораздо выше и остается довольно стабильной (в среднем $0,42 \pm 0,07$ гнезд/га). Разница между плотностью муравейников обоих видов в указанных выше возрастных градациях сосняков статистически достоверна по третьему порогу достоверности.

В березовых лесах с примесью хвойных пород муравьи встречаются, начиная со средневозрастных насаждений, при этом суммарная плот-

Таблица 4-6. Нормированное распределение лесных муравьев в зависимости от возраста древостоев

Формации	Возраст (лет)	Обследованные площади		% внутри формации	число гнезд	Р % от всех гнезд	Р % от гнезд внутри формации	P/S в целом	P/S внутри формации
		га	%						
Сосняки	1-10	58	3,7	4,5	6	0,7	1,2	0,2	0,3
	11-40	380	24,3	29,2	109	13,8	22,2	0,6	0,8
	41-60	153	9,8	11,7	67	8,5	13,6	0,9	1,2
	61-100	358	22,9	27,5	165	20,8	33,5	0,9	1,2
	101-120	170	10,9	13,0	68	8,6	13,8	0,8	1,1
	121-160	184	11,7	14,1	77	9,7	15,7	0,8	1,1
Всего		1303	83,3	100%	492	62,1	100%	0,7	1,0
Ельняки	11-40	5	0,3	5,4	6	0,8	2,9	2,7	0,5
	41-60	9	0,6	9,7	19	2,4	9,1	4,0	0,9
	61-100	57	3,6	61,3	125	15,8	60,1	4,4	1,0
	101-120	12	0,8	12,9	32	4,0	15,4	5,0	1,2
	121-160	10	0,6	10,7	26	3,3	12,5	5,5	1,2
Всего		93	5,9	100%	208	26,3	100%	4,5	1,0
Березняки	11-40	24	1,5	25,3	17	2,1	23,3	1,4	0,9
	41-60	42,5	2,7	44,7	34	4,3	46,6	1,6	1,0
	61-100	26	1,7	27,4	20	2,5	27,4	1,5	1,0
	101-120	2,5	0,2	2,6	2	0,3	2,7	1,5	1,0
Всего		95	6,1	73	73	9,2	100%	1,5	1,0
Дубравы	11-40	16	1,0	21,6	4	0,5	21,1	0,5	1,0
	41-60	24	1,5	32,5	7	0,9	36,8	0,6	1,1
	61-100	22	1,4	29,7	8	1,0	42,1	0,7	1,4
	101-120	12	0,8	16,2	-	-	-	-	-
Всего		74	4,7	100%	19	19	0,5	0,5	1,0

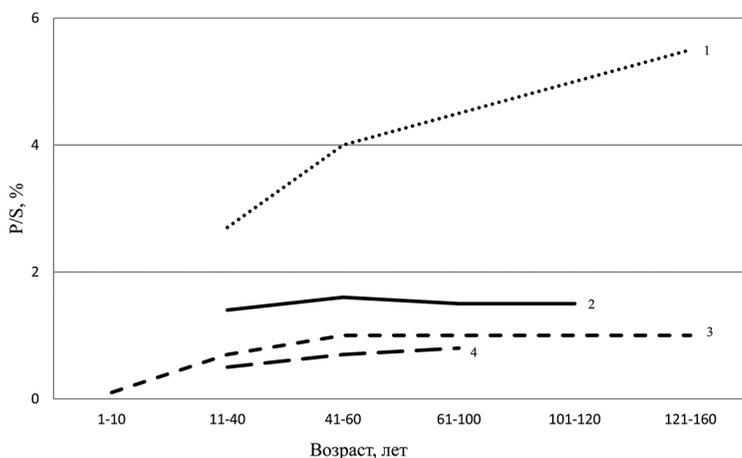


Рис. 4-4. Распределение рыжих лесных муравьев в древостоях Беловежской пуцци различного возраста, % от общего числа гнезд. 1 – ельняки; 2 – березняки; 3 – сосняки; 4 – дубравы.

Таблица 4-7. Особенности размещения муравьев *F. rufa* и *F. polyctena* в насаждениях различного возраста (гнезд/га)

Возраст древостоя	Сосняки		Березняки с примесью хвойных пород		Ельники		Дубово-грабовые	
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>
	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>	<i>M ± m</i>
1 – 10	0,10±0,06							
11 – 40	0,18±0,03	0,11±0,02	0,42±0,15	0,29±0,12	0,80±0,37	0,40±0,40	0,20±0,13	0,05±0,06
41 – 60	0,27±0,05	0,17±0,04	0,30±0,11	0,49±0,17	1,20±0,36	0,90±0,35	0,3±0,17	
61 – 100	0,28±0,05	0,18±0,03	0,42±0,15	0,35±0,22	1,10±0,23	1,00±0,24	0,20±0,18	0,20±0,08
101 – 120	0,23±0,05	0,16±0,05		0,80±0,33	1,50±0,37	1,17±0,57		
121 – 160	0,24±0,05	0,17±0,05			1,50±0,54	1,10±0,33		

ность муравейников на единицу площади колеблется от $0,71 \pm 0,33$ гнезд/га до $0,80 \pm 0,21$ гнезд/га, то есть почти не меняется и держится в таких древостоях различного возраста практически на одном уровне.

Анализ распределения муравейников в разновозрастных ельниках показывает, что суммарная плотность поселения обоих видов, начиная со средневозрастных насаждений, и в более старших насаждениях, сохраняется примерно на одном уровне и оказывается в два раза выше, чем в молодняках. Эта разница статистически достоверна по первому порогу.

В дубово-грабовых древостоях суммарная плотность муравейников рыжих лесных муравьев проявляет лишь некоторую тенденцию к увеличению, начиная с I–II и до V класса возраста насаждения, и колеблется в пределах от $0,25 \pm 0,19$ гнезд/га до $0,4 \pm 0,19$ гнезд/га, но эта разница оказывается недостоверной.

Анализ плотности поселения каждого вида в отдельности по формациям различного возраста показал, что для *F. rufa* данный показатель колеблется в пределах от $0,10 \pm 0,06$ гнезд/га до $0,28 \pm 0,05$ гнезд/га, а для *F. polyctena* – соответственно от $0,18 \pm 0,03$ гнезд/га до $1,11 \pm 0,02$ гнезд/га. В сосняках во всех случаях плотность поселения муравьев *F. rufa* остается несколько выше, чем у *F. polyctena*. В березняках с примесью хвойных пород не выявлено тяготения какого-либо вида муравьев к насаждениям определенного возраста. В ельниках, наоборот, наблюдается четкая тенденция к увеличению плотности поселения муравьев обоих видов с увеличением возраста древостоев. Что касается дубово-грабовых древостоев, то муравьи обоих модельных видов встречаются довольно редко, поэтому нам не уда-

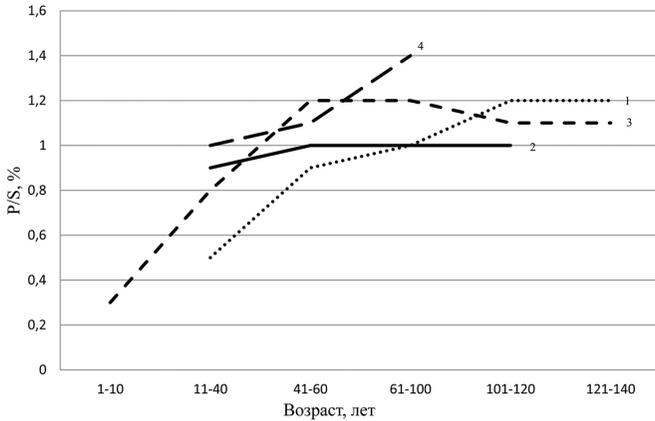


Рис. 4-5. Распределение рыжих лесных муравьев в древостоях Беловежской пуцци различного возраста внутри каждой формации, % от общего числа гнезд в данной формации. 1 – ельники; 2 – березняки; 3 – сосняки; 4 – дубравы.

лось выявить какую-либо закономерность в их приуроченности к насаждениям какого-либо определенного класса возраста.

Таким образом, у обоих обитающих в Пуцце видов рыжих лесных муравьев четко выражена приуроченность поселений к средневозрастным, приспевающим и спелым насаждениям.

4.3. Связь рыжих лесных муравьев с насаждениями разной полноты

Существенное влияние на поселение муравьев оказывает степень освещенности. Рыжие лесные муравьи, как правило, тяготеют к разреженным и среднеполнотным древостоям. Анализ процентного соотношения муравьев в разнополнотных насаждениях, как от общей численности муравейников, так и внутри отдельной формации, показывает предпочтительность древостоев с полнотой 0,5–0,7 (табл. 4-8).

Нагрузка муравейников на единицу площади как в целом, так и внутри каждой формации самая высокая в среднеполнотных древостоях. Причем внутри каждой формации в среднеполнотных насаждениях данный показатель практически одинаков во всех имеющихся типах леса (рис. 4-6, 4-7). В сосняках эта разница незначительна и плотность поселения также достигает наибольшей своей величины при полноте древостоев 0,5–0,7, что статистически достоверно по второму порогу.

И в березняках с примесью хвойных пород наблюдается выраженная тенденция увеличения плотности поселения муравьев в среднеполнотных насаждениях. Так, плотность гнезд рыжих лесных муравьев в низкополнотных и высокополнотных насаждениях находится практически

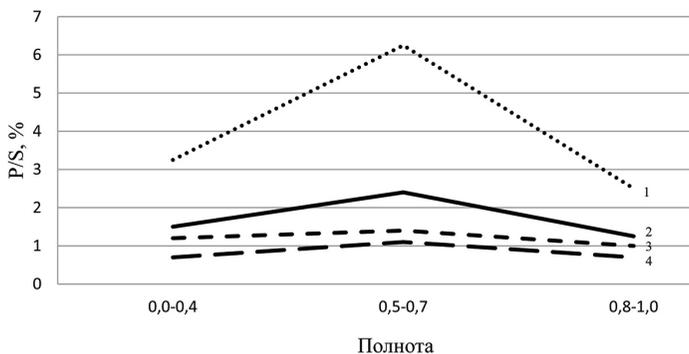


Рис. 4-6. Распределение рыжих лесных муравьев в древостоях Беловежской пуши различной полноты, % от общего числа гнезд. 1 – ельники; 2 – березняки; 3 – сосняки; 4 – дубравы.

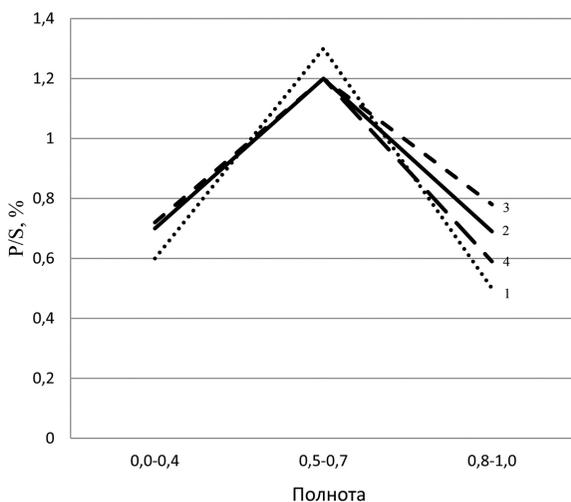


Рис. 4-7. Распределение рыжих лесных муравьев в древостоях Беловежской пуши различной полноты внутри каждой формации, % от общего числа гнезд в данной формации. 1 – ельники; 2 – березняки; 3 – сосняки; 4 – дубравы.

на одном уровне, а в древостоях с полнотой 0,5–0,7 она возрастает в 1,8 раза.

Довольно четко выражено тяготение рыжих лесных муравьев к среднеполнотным насаждениям и в ельниках. Суммарная плотность поселения обоих видов в еловых древостоях с полнотой 0,5–0,7 в два раза выше таковой в ельниках с полнотой 0,0–0,4 и почти в три раза выше показателей высокополнотных насаждений. В обоих случаях разница статистически достоверна по третьему порогу.

Таблица 4-8. Нормированное распределение рыжих лесных муравьев в зависимости от полноты древостоев

Формации	Полнота	Осмотренные площади		S внутри формации	Число муравейников	P % от всех гнезд	P % от гнезд внутри формации	P/S в целом	P/S внутри формации
		га	%						
Сосняки	0,0–0,4	175	11,2	13,4	63	7,9	12,8	0,7	1,0
	0,5–0,7	658	42,1	50,5	289	36,5	58,7	0,9	1,2
	0,8–1,0	470	30,0	36,1	140	17,7	28,5	0,6	0,8
Всего		1303	83,3	100	492	62,1	100%	0,7	1,0
Ельники	0,0–0,4	16	1,0	17,2	22	2,8	10,6	2,8	0,6
	0,5–0,7	57	3,6	61,3	164	20,7	78,8	5,8	1,3
	0,8–1,0	20	1,3	21,5	22	2,8	10,6	2,2	0,5
Всего		93	5,9	100%	208	26,3	100%	4,5	1,0
Березняки	0,0–0,4	8	0,5	8,4	4	0,5	5,5	1,0	0,7
	0,5–0,7	60	3,8	63,2	56	7,1	76,7	1,9	1,2
	0,8–1,0	27	1,7	28,4	13	1,6	17,8	0,9	0,6
Всего		95	6,1	100%	73	9,2	100%	1,5	1,0
Дубравы	0,0–0,4	6	0,4	8,1	1	0,1	5,3	0,3	0,7
	0,5–0,7	45	2,9	60,8	14	1,8	73,7	0,6	1,2
	0,8–1,0	23	1,5	31,3	4	0,5	21,0	0,3	0,7
Всего		74	4,7	100%	19	2,4	100%	0,5	1,0

Плотность поселения рыжих лесных муравьев в дубово-грабовых древостоях с полнотой $\leq 0,4$ и $0,8-1,0$ находится на абсолютно одинаковом уровне. В насаждениях с полнотой $0,5-0,7$ число муравейников на 1 га возрастает в 1,8 раза.

Если рассмотреть приуроченность муравьев каждого вида по отдельности к разнополотным насаждениям, то в целом у них прослеживается та же тенденция, что и в суммарной плотности поселений (табл. 4-9). Так, в сосняках при увеличении полноты древостоев до $0,7$ плотность поселения *F. rufa* возрастает в 1,2 раза. Но при дальнейшем увеличении полноты древостоев до $0,8-1,0$ она снижается в 1,5 раза, и эта разница статистически достоверна по первому порогу.

Плотность поселения *F. polyctena* в сосняках также постепенно возрастает при увеличении полноты древостоев до $0,5-0,7$, и затем, при дальнейшем возрастании сомкнутости крон до $0,8-1,0$ также несколько снижается. Однако в целом, для этого вида колебания в плотности поселения в сосняках различной полноты не столь значительны, то есть *F. polyctena* по сравнению с *F. rufa* обладает большей пластичностью и для нее полнота древостоя в сосновом насаждении существенного значения не имеет.

И в березняках плотность поселения муравьев каждого из видов по отдельности несколько отличается от их суммарного распределения. Так, в березняках с примесью хвойных пород, самая высокая плотность поселения *F. rufa* отмечена в низкополотных насаждениях, где составляет

Таблица 4-9. Особенности размещения муравейников *F. rufa* и *F. polyctena* в насаждениях различной полноты (гнезд/га)

Полнота	Сосняки		Березняки с примесью хвойных пород		Ельники		Дубово-грабовые	
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
≤0,4	0,22±0,04	0,14±0,04	0,50±0,26		0,60±0,24	0,80±0,30	0,17±0,16	
0,5-0,7	0,27±0,03	0,17±0,02	0,38±0,10	0,50±0,13	1,60±0,24	1,20±0,19	0,20±0,10	0,11±0,06
0,8-1,0	0,18±0,03	0,12±0,03	0,26±0,14	0,22±0,12	0,50±0,12	0,50±0,22	0,17±0,17	

Примечание: Достоверность разницы (t) между плотностью муравейников: для *F. rufa* в сосняках с полнотой 0,5-0,7 и 0,8-1,0 $t = 2,1$; в ельниках с полнотой 0,0-0,4 и 0,5-0,7 $t = 2,9$, в ельниках с полнотой 0,5-0,7 и 0,8-1,0 $t = 3,4$; для *F. polyctena* $t = 2,4$.

$0,50 \pm 0,26$ гнезд/га. С увеличением полноты древостоев до 0,8-1,0 она постепенно снижается в 1,9 раза. Но, за исключением этого варианта насаждений, во всех остальных типах березняков колебания в приуроченности муравейников *F. rufa* к древостоям определенной полноты невелики. Муравейники *F. polyctena* встречаются в березняках, начиная со среднеполнотных насаждений, где их плотность поселения составляет $0,50 \pm 0,13$ гнезд/га, что в 2,3 раза выше таковой в высокополнотных древостоях.

В других лесных формациях Пущи муравьи обоих видов предпочитают селиться низко- и среднеполнотных насаждениях, но разница в их плотности поселения в лесах разной полноты не всегда оказывается статистически достоверной.

В ельниках число муравейников *F. rufa* на единицу площади в низкополнотных и высокополнотных древостоях находится практически на одном уровне. В среднеполнотных насаждениях этот показатель возрастает почти в 3 раза. Здесь в обоих случаях разница также статистически достоверна по третьему порогу.

Плотность поселения *F. polyctena* в среднеполнотных ельниках составляет 1,2-0,12 гнезд/га, что в 1,5 раза выше таковой в низкополнотных и почти в 2,5 раза выше, чем в высокополнотных насаждениях. Разница по численности муравейников *F. polyctena* между насаждениями с полнотой 0,5-0,7 и 0,8-1,0 статистически достоверна по второму порогу. В целом можно сказать, что для ельников ярко выражена приуроченность муравьев к среднеполнотным древостоям.

В дубово-грабовых лесах плотность поселения *F. rufa* в древостоях различной полноты держится почти на одинаковом

уровне. Причем муравьи *F. polyctena* были найдены только в среднеполнотных насаждениях.

Учитывая, что рыжие лесные муравьи строят свои гнезда таким образом, чтобы они находились частично в тени, частично на открытом месте, приуроченность их поселений к насаждениям с полнотой 0,5–0,7 вполне закономерна. Надо полагать, что именно при такой степени сомкнутости крон муравейникам обеспечен режим освещения купола, способствующий успешной регуляции в гнезде оптимального температурного режима.

Резюмируя вышеизложенное по приуроченности рыжих лесных муравьев к древостоям определенного состава, возраста и полноты, следует сказать, что результаты, полученные в Беловежской пуше, близки таковым для рыжих лесных муравьев в других регионах [Karpinski, 1956; Захаров, Длусский, 1963; Длусский, 1967; Dlussky, Pisarski, 1971; Гримальский и др., 1972; Голосова, 1981; и др.]. При этом принципиально важно, что такое сходство имеется и с рыжими лесными муравьями, обитающими в ненарушенных, сохраняющих свою естественную среду лесов [Длусский, Купянская, 1972; Малоземова, Насырова, 1975].

Рыжие лесные муравьи благополучно обитают в здоровых и устойчивых лесах, а именно таковыми являются леса Беловежской пуши, где виды *F. rufa* и *F. polyctena* осваивают оптимальные биотопы в спелых и перестойных смешанных древостоях, где участие березы в хвойном лесу составляет не менее 10%. В таких древостоях встречается 71,5% всех муравейников.

Таким образом, популяции рыжих лесных муравьев Беловежской пуши характеризуются:

- высоким процентом активных и наиболее жизнеспособных муравейников;
- хорошими потенциальными возможностями воспроизводства популяции;
- сбалансированными естественными связями между муравьями и их жертвами, а также и между муравьями и позвоночными – потребителями муравьев (подробнее в Главе 7).

Все это указывает на длительные и устойчивые положительные ценологические связи муравьев как компонента лесных сообществ Беловежской пуши, а также подтверждает пространственно-временную устойчивость фитоценозов данного лесного массива.

Учитывая, что на протяжении нескольких десятилетий популяции рыжих лесных муравьев в исследуемых насаждениях держатся на достаточно высоком (и постоянном) количественном и качественном уровне, эти муравьи, как модельная группа насекомых может служить индикатором устойчивости лесных систем Беловежской пуши.

Полученная в результате изучения характера распределения рыжих лесных муравьев по лесным формациям, типам леса и древостоям разного возраста и разной полноты общая картина позволяет сделать некоторые общие выводы.

Во-первых, можно считать, что на территории Беловежской пуши сохраняется естественная природная среда и условия для устойчивого существования популяций лесных муравьев. Об этом свидетельствует практически полное соответствие выявленных в ней закономерностей распределения и уровней плотности поселения обоих видов рыжих лесных муравьев. По обоим параметрам данные популяции соответствуют таковым в ненарушенных лесах.

Во-вторых, показано наличие значимых расхождений в экологических требованиях изучаемых видов, что отразилось в различиях их предпочтений по каждой из оцениваемых характеристик насаждений.

В-третьих, показано, что рыжие лесные муравьи, вселяясь в средневозрастное насаждение, могут обитать в нем многие годы, пока живо само насаждение. Впервые документировать такую возможность позволили именно уникальные заповедные леса Беловежской пуши.

ГЛАВА 5.

РАЗВИТИЕ МУРАВЕЙНИКОВ И ИХ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ

5.1. Развитие молодых муравейников

Как уже отмечалось в Главе 3, основным способом образования новых семей у рыжих лесных муравьев является почкование – выделение взрослым муравейником отводка. Такой отводок еще некоторое время связан с материнским муравейником обменной дорогой, то есть входит в колонию, которую сформировал этот муравейник. Чтобы новый отводок вырос и смог сам участвовать в процессе расселения, как материнское гнездо, потребуются годы. При этом часть отводков погибает, так и не достигнув взрослого состояния. Поэтому рыжие лесные муравьи расселяются довольно медленно.

Учитывая то обстоятельство, что эти муравьи играют важную роль в естественных биогеоценозах (а леса Беловежской пушчи именно таковыми являются) нами были проведены исследования по выяснению потенциальных возможностей воспроизводства популяции данной группы муравьев в данном регионе. Для этих целей (как указывалось в Методической Главе. 2) было проведено измерение и частичное фотометрирование 130 молодых отводков-первогодков *F. rufa* и *F. polystena* (с диаметром купола 60 см), находящихся в среднеполнотных (полнота 0,5–0,7) сосново-еловых древостоях, с регулярным наблюдением за динамикой их развития в течение нескольких последующих лет (1991–1994 гг.).

По результатам промеров отводки первого года развития распределились по трем основным группам с такими параметрами (рис. 5-1):

- 1) с диаметром купола $d = 60$ см и высотой купола $h = 10$ см;
- 2) при таком же диаметре ($d = 60-65$ см) с высотой купола 15–20 см (среднее $h = 16$ см);



Рис. 5-1. Варианты профиля купола однолетних отводков рыжих лесных муравьев в Беловежской пушче и их жизнеспособность. Категории жизнеспособности: 1 – нежизнеспособные; 2 – жизнеспособные; 3 – высокожизнеспособные.

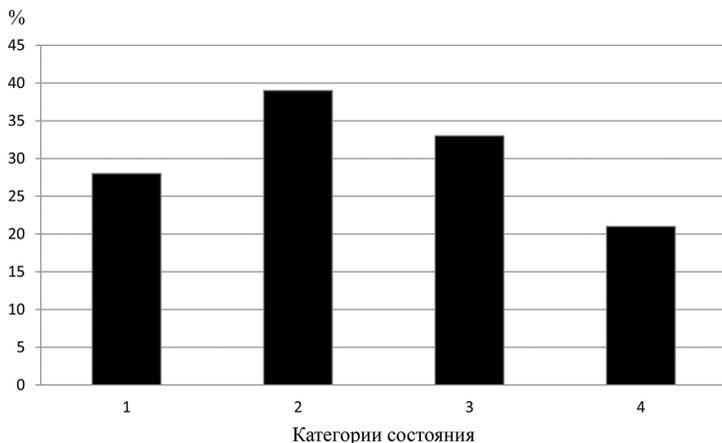


Рис. 5-2. Соотношение гнезд-первогодков разной степени жизнеспособности, в % от их общего числа. 1 – жизнеспособные новорожденные; 2 – жизнеспособные II–IV стадий; 3 – высокожизнеспособные новорожденные; 4 – высокожизнеспособные средневозрастные.

3) при $d = 70$ см с высотой купола $h = 25–30$ см.

Для большей наглядности на рис. 5-1 для третьей группы дан максимальный предел высоты. В группу гнезд с высотой купола <10 см включены 36 муравейников или 28,0% от общего количества гнезд-первогодков, в группу гнезд с высотой 11–16 см – 51 муравейник или 39,0%. Для муравейников с высотой 25–30 см эти показатели составили 43 гнезда и 33,0% (рис. 5-2).

Четырехлетние наблюдения за отводками выявили некоторые четкие закономерности динамики их развития. Все 36 муравейников из первой группы (с $h < 10$ см) были брошены муравьями в течение первого года (летнего сезона) существования. Из 51 муравейника второй группы три были уничтожены кабаном, а остальные 48 продолжали расти и развиваться и к концу третьего года достигли размеров взрослого муравейника (диаметр их купола достиг 80–120 см, – в зависимости от биотопа).

Все 43 муравейника из третьей группы также перешли в следующие размерные классы, диаметр их купола за период наблюдения достиг 100–140 см. Особенно быстро развивались 27 муравейников (21% из 33% для этой группы), так называемые «вторичные» гнезда, которые были сооружены на местах старых погибших муравейников. Эти гнезда изначально имели $d \approx 70$ см и $h = 28–30$ см. Они росли быстрее других муравейников и раньше перешли в более высокие размерные классы. Видимо, это связано с тем, что в данном случае муравьям не надо было затрачивать силы и время на создание с нуля подземной части гнезда и земляного вала (они использовали вал прежнего муравейника).

Таким образом, в целом отводки можно разбить на три группы: 1) нежизнеспособные (28%) 2) жизнеспособные (39%), 3) высокожизнеспособные (33%), – так они и обозначены на рис. 7, 8 = 5–1, 5–2). Как показали трехлетние наблюдения, способными к дальнейшему росту и развитию оказались те муравейники, которые изначально имели при диаметре основания купола 60–70 см высоту купола >16 см. В Беловежской пуще в начале 1990-х годов жизнеспособными оказывались 72% всех молодых отводков. Учитывая гибель трех отводков 2-й группы в результате поломки их кабанями, реализованная здесь вероятность развития вновь образованного отводка во взрослый муравейник составляла в данный период 0,70. Такой уровень самореализации отводков говорит об общем благополучном состоянии населения рыжих лесных муравьев [Маавара, 1979; Захаров, 2001] Беловежской пущи в рассматриваемый отрезок времени.

Из вышеизложенного следует, что оптимальные возможности для последующего роста и развития имеют те отводки, у которых отношение высоты гнезда к диаметру купола $h/d = 0,25$ и выше.

5.2. Типы гнезд рыжих лесных муравьев

Прежде чем перейти к характеристике последующего развития комплексов муравейников логично остановиться на строении гнезд рыжих лесных муравьев в Беловежской пуще, так как характеризовать муравейники и их комплексы невозможно без описания и оценки гнезд как таковых. А такие описания начинаются с конструктивных типов гнезд.

В Беловежской пуще, как и в других регионах, видимая наземная часть гнезда состоит из земляного вала, на котором сверху находится наземный купол, состоящий из покровного слоя и внутреннего конуса, слагаемого из тонких веточек [Длусский, 1967; Сейма, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976]. Основным строительным материалом покровного слоя купола в большинстве случаев служит сосновая и еловая хвоя, так как эти хвойные породы широко распространены по всей территории Беловежского лесного массива и их хвоя является предпочитаемым и наиболее доступным строительным материалом для муравьев. Только в чистых березняках весь наземный купол гнезда слагается из мелких веточек и частиц земли. Довольно часто (42% от общего числа осмотренных муравейников) муравьи за основу своего гнезда выбирают молодое дерево, куст можжевельника или полусгнивший пенек.

Для муравейников *F. polyctena* в Пуще выявлен ряд модификаций в строении наземного купола [Дьяченко, 1989]. В частности, встречаются плоские гнезда, у которых земляной вал прикрыт лишь тонким слоем хвои. Нередки муравейники с двумя куполами или несколькими маленькими холмиками на общем земляном валу. Такое дробление единого купола характерно для муравейников, восстанавливающихся после разру-

шения кабанам. К случайным конструкционным вариантам гнезд можно отнести найденный однажды муравейник *F. rufa*, купол которого был сложен из мелких камней, и муравейник *F. polyctena* с земляным валом, охватывающим на протяжении двух метров упавший ствол ели с отвалившейся корой, без обычного купола из мелкого растительного материала. Гнездовые камеры этого муравейника были расположены внутри подгнившего крупного ствола, а еще крепкая, испещренная лёгкими отверстиями усачей и златок поверхность древесины заменяла гнезду поверхностный слой.

Следует отметить, что летом 1995 г. каждый восьмой муравейник переселился на пень или в дупло на высоту до 1,5 м. Причем такое переселение иногда проходило в срочном порядке (например, в течение двух-трех дней на пень свежесрубленного дерева) без всякого видимого повода. Можно лишь предположить, что данное явление было связано с очень влажными веснами 1994–1995 гг., когда уровень грунтовых вод поднялся настолько высоко, что это угрожало подземной части муравьиных гнезд. В пользу данной версии свидетельствует и тот факт, что уже в 1996 г. часть наблюдаемых муравейников возвратилась на прежние места обитания (но специальных исследований по этому вопросу не проводилось). Р. Ланге [Lange, 1959] экспериментально показал, что форма и высота наземного купола зависят от количества получаемого тепла и, видимо, от влажности. Перестроение формы купола гнезд *Formica* s. str. и *Coptoformica* для регуляции количества поступающего в гнездо солнечного тепла показано также для Воронежского заповедника [Длусский, 1967] и для сибирской тайги [Дмитриенко, Петренко, 1976]. Но в Пуще в непосредственной близости и в сходных по почве и освещенности условиях встречаются муравейники с плоским и с хорошо развитым высоким куполом.

У рыжих лесных муравьев в Беловежской пуще встречаются четыре типа гнезд, а именно (рис. 5-3):

- 1) *гнезда с внешним валом*;
- 2) *гнезда со скрытым валом*;
- 3) *погруженные (или перевернутые) гнезда* и
- 4) *вторичные гнезда с «зеркалом»*.

Муравейники первого типа имеют конусовидный купол, окруженный широким и хорошо выраженным земляным валом.

Муравейники второго типа имеют цилиндрическую форму в нижней части и конусовидную – в верхней, т. к. земляной вал по размерам фактически совпадает с диаметром наземного купола, покрыт слоем хвои и внешне не виден.

Третий тип гнезд характеризуется широким и очень рыхлым земляным валом со сравнительно небольшим куполом из хвои в центре, который, в сущности, является «крышей» внутреннего конуса, а настоящий купол с внутренним конусом находится в почве, из-за чего этот тип стро-

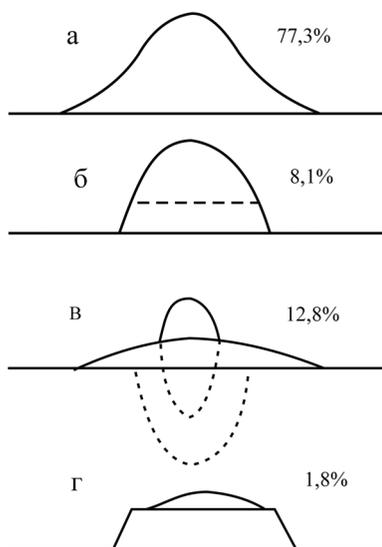


Рис. 5-3. Основные типы гнезд рыжих лесных муравьев, отмеченные в Беловежской пуше.

а) гнездо с внешним валом; б) гнездо со скрытым валом; в) погруженное гнездо; г) вторичное гнездо с «зеркалом». Цифры справа – процент встречаемости данного типа среди муравейников Беловежской пуши.

– 19% или почти каждый пятый муравейник данного вида. Четвертый тип гнезда встречается чрезвычайно редко (соответственно 1,3% и 2,4%).

ения и получил у нас название погруженного (или перевернутого) гнезда.

У гнезд четвертого типа весьма пологий, почти плоский наземный купол располагается на широком вогнутом земляном валу.

Наиболее многочисленный тип гнезда – первый. Это гнезда с внешним земляным валом, к которым относятся 77,3% от всех муравейников. Остальные типы строения муравейников встречаются более редко и среди них преобладают погруженные гнезда (12,8%). Муравейники второго типа составляют 8,1% и четвертого – всего 1,8% от общего числа гнезд в Национальном парке (табл. 5-1).

Как видно из данной таблицы, у рыжих лесных муравьев в целом к первому типу строения принадлежит более 80% всех муравейников *F. rufa* и более 70% – *F. polyctena*. Каждое 11-е гнездо *F. rufa* относится ко второму или третьему типу. Муравейники *F. polyctena* второго типа составляют всего 6,9%, зато погруженные гнезда

Таблица 5-1. Встречаемость различных типов гнезд рыжих лесных муравьев

Вид муравьев	Параметр	Типы гнезд				Всего: гнезд/ %
		С внешним валом	Со скрытым валом	Погруженное гнездо	Вторичное с «зеркалом»	
<i>Formica rufa</i>	Число гнезд	377	41	39	6	463
	% от $\sum N$ <i>F. rufa</i>	81,5	8,9	8,4	1,3	100%
<i>Formica polyctena</i>	Число гнезд	238	23	63	8	332
	% от $\sum N$ <i>F. polyctena</i>	71,7	6,9	19,0	2,4	100%
Итого:	Число гнезд	615	64	102	14	795
	% от $\sum N$ всех гнезд	77,3	8,1	12,8	1,8	100%

Примечание: $\sum N$ – суммарное число гнезд данной категории в анализе.

Таблица 5-2. Общая численность муравейников разных типов в лесах Беловежской пушчи

Вид муравьев	Численность гнезд определенного типа				Всего муравейников
	С внешним валом	Со скрытым валом	Погруженное гнездо	Вторичное гнездо с «зеркалом»	
<i>Formica rufa</i>	2587	279	267	40	3173
<i>Formica polyctena</i>	1633	157	431	58	2279
Итого:	4220	436	698	98	5452

По данным А.А. Захарова [1991], в ельниках Московской области на мореновых суглинках почти не встречаются погруженные гнезда, но довольно обычны муравейники четвертого типа. Это сильно отличает типологическую структуру тамошних гнезд рыжих лесных муравьев от таковой в Беловежской пушце. В связи с этим, по-видимому, можно полагать, что встречаемость погруженных гнезд закономерно выше на более легких и хорошо прогреваемых почвах, что мы и видим в условиях Беловежской пушчи.

По мнению Г.М. Длусского [1967], иногда наличие и характер гнездового вала может быть отличительным признаком для *F. rufa* и *F. polyctena*. Так, в окрестностях Брянска и в Воронежском заповеднике гнезда *F. polyctena* имеют широкий, сильно развитый вал, а у гнезд *F. rufa* его почти нет. В Беловежской пушце подобной закономерности не наблюдается, и муравейники с внешним и скрытым земляным валом встречаются у обоих видов [Дьяченко, 1990].

Соотношение разных типов гнезд внутри каждого вида почти идентично таковому для всей группы *F. rufa*.

В табл. 5-2 приведены результаты экстраполяции данных, полученных на 795 муравейниках на общую численность гнезд рыжих лесных муравьев в исследуемом регионе. Из вышеизложенного следует, что в данном регионе у рыжих лесных муравьев встречаются все четыре конструктивных типа гнезд. При этом характерной особенностью указанного лесного массива является достаточно высокая встречаемость (более 12%) погруженных гнезд. Последний тип строения чаще встречается у *F. polyctena*.

Муравьи *F. rufa* в Беловежской пушце, как правило, селятся одиночными гнездами, а *F. polyctena* нередко образует колонии и плотные комплексы муравейников из 3–5 и более гнезд.

5.3. Общая схема развития муравейников группы *Formica rufa*

Всю жизнь муравейника можно разделить на несколько стадий, охватывающих различные этапы его существования: от начальной стадии к

стадиям интенсивного роста и стабилизации, депопуляции (стареющие гнезда) и деградации (умирающие), после чего следует гибель муравейника или переход остатков деградировавшей семьи в состав другого, функционально активного муравейника.

По общим характеристикам муравейников их можно разделить на три группы возрастные группы – молодые, средневозрастные и стареющие [Дьяченко, 1989]. Каждая из этих групп включает по два этапа (стадии) развития, что позволяет описать возрастную структуру популяции рыжих лесных муравьев по 6-балльной шкале, где каждый балл означает соответствующую стадию (этап) развития муравейника [Дьяченко. 1990]. Связь стадии развития с реальным возрастом гнезда оказывается достаточно строгой у молодых муравейников. У взрослых гнезд такая связь часто нарушается и состояние муравейника в большей степени зависит от стадии обитания (типа леса), поломок, наличия колоний и других условий существования муравейника и различных значимых событий в его жизни. По этим же причинам нет четкого соответствия стадийной структуры и размерной структуры популяции рыжих лесных муравьев, что объясняется и разным содержанием этих характеристик. Размерная структура отражает количественный рост муравейников, а стадийная – качественные этапы их развития.

Прослеживается тесная связь между состоянием отдельных частей гнезда (развитием, плотностью и степенью зарастания земляного вала, формой и плотностью наземного купола и др.) и его общим состоянием, т.е. стадией развития. Выполненная по этой схеме оценка состояния муравейников, проведенная на 1331 гнезде, позволила с достаточной точностью установить возрастную (стадийную) структуру популяции рыжих лесных муравьев Беловежской пуши (рис. 5-4, рис. 5-5). При этом мы по сути обсуждаем последовательные этапы жизни муравейника.

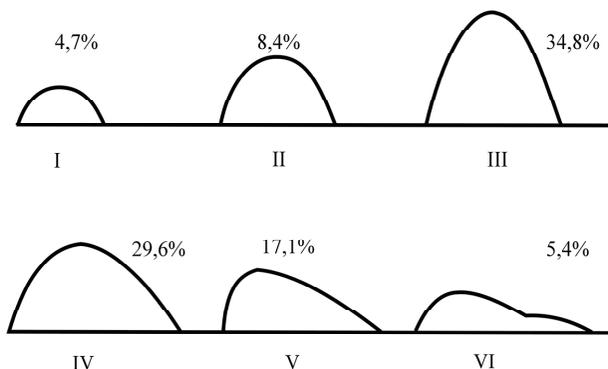


Рис. 5-4. Процентное соотношение муравейников Беловежской пуши, находящихся на разных стадиях развития. I – гнезда-первогодки; II – растущие; III – средневозрастные; IV – зрелые = активные взрослые гнезда и стабилизировавшиеся взрослые гнезда; V – стареющие; VI – деградировавшие.

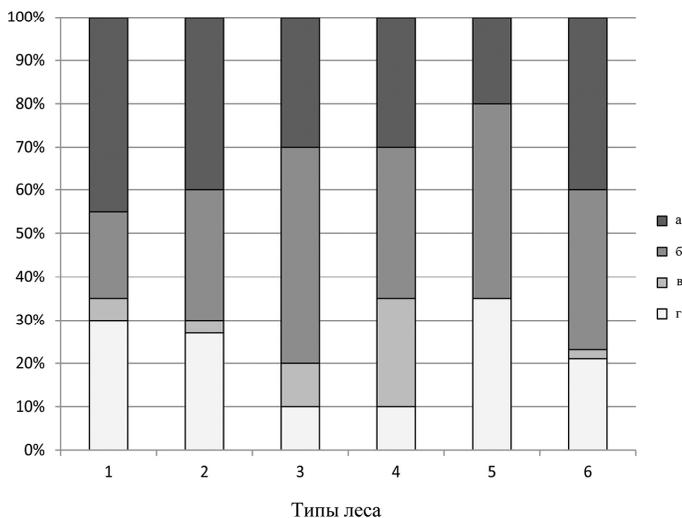


Рис. 5-5. Встречаемость (%) муравейников, находящихся на разных стадиях развития в Беловежской пушче, по типам леса. По оси абсцисс – типы леса; по оси ординат – % от общего числа муравейников в типе леса. Типы леса: 1 – сосняк мшистый; 2 – сосняк черничный; 3 – сосняк кисличник; 4 – ельник мшистый; 5 – ельник черничный; 6 – ельник кисличный. Категории состояния: а – жизнеспособные первогодки; б – жизнеспособные II–IV стадий развития; в – высокожизнеспособные первогодки; г – высокожизнеспособные средневозрастные.

Надо отметить, что 1-я стадия всегда соответствует первому году развития гнезда. На этой стадии муравейник не имеет земляного вала, его купол округлой формы с диаметром основания 60–70 см. Доля участия гнезд 1-й стадии составляет в муравьиных поселениях Пушчи 4,7% от общего числа жилых гнезд.

Общая доля участия в поселениях Пушчи муравейников 2-й стадии составляет 8,4%. На этой стадии муравейник, сохраняя округлую форму купола, несколько увеличивается в размерах, у него начинает хорошо обозначаться земляной вал, хотя плотность его достаточно велика (6–7 кг/см²). К 3-й стадии развития относятся 34,8% муравьиных гнезд в поселениях. На данном этапе жизни муравейник имеет хорошо развитый земляной вал, который весьма рыхлый (плотность 2–4 кг/см²) и лишен или почти лишен растительности. На этой стадии развития купол гнезда равномерно развит со всех сторон и достаточно остроконечен (имеет коническую форму). На 3-й стадии диаметр купола имеет очень широкий диапазон (140–400 см). Муравейники данной стадии обладают наибольшими потенциальными возможностями, как к дальнейшему росту и развитию, так и к выделению дочерних отводков. Эти муравейники можно отнести к средневозрастным. Они могут удерживаться в таком состоянии в течение нескольких лет.

На 4-й стадии развития находятся 29,6% от числа всех муравейников. У этой категории гнезд вершина купола округляется. Земляной вал по-прежнему чистый и рыхлый, его плотность лежит в интервале 3–5 кг/см²). На данной стадии муравейники также могут находиться долгое время и давать отводки. При этом диаметр купола варьирует весьма широко.

На стареющие гнезда (5-й стадия) приходится 17,1%, а на умирающие (6-я стадия) – 5,4% всех муравейников. На 5-ой и особенно 6-ой стадиях купол менее компактен, часто несколько вытянут в одном направлении или даже с некоторой выемкой или с неровной поверхностью покровного слоя. Вал уплотнен (плотность 7–12 кг/см²) и сильно заросший травянистой растительностью. По этим признакам можно отличить молодые гнезда (с диаметром купола 60–80 см) от старого гнезда таких же размеров, когда это место находится в биотопе, мало пригодном для поселения рыжих лесных муравьев. Но в оптимальных для обитания рыжих лесных муравьев биотопах муравейники могут оставаться весьма крупными и на последних стадиях своего существования.

Из вышеизложенного видно, что, во-первых, большая часть муравейников (64,3%) в популяции рыжих лесных муравьев Беловежской пуцци приходится на наиболее жизнеспособные, дающие отводки гнезда 3–4 стадий развития. Во-вторых, существует определенная связь между уровнем самореализации молодых отводков (72%) и представленностью муравейников 2–4 стадий развития (74,8%), а также между участием в популяции молодых гнезд с высоким уровнем жизнеспособности (21,0%) и наиболее мощных средневозрастных муравейников (с диаметром купола 1,6–4,0 м) – 18,4%. Можно предположить, что такие крупные муравейники в последующем развиваются из так называемых «вторичных» гнезд. Расхождения между показателями появления новых отводков (4,7%) и гибели (5,4%) муравейников в изучаемой популяции составляет всего 0,7%.

Приведенные результаты наглядно свидетельствуют о том, что по потенциальным возможностям роста и развития наличных в популяции молодых отводков можно оценивать и прогнозировать состояние популяции рыжих лесных муравьев в целом. Кроме того, несомненно, что популяция рыжих лесных муравьев на исследуемой территории в целом соответствует достаточно высокому уровню стабильности в пространстве и во времени. Последнее подтверждается результатами общих инвентаризаций муравейников. При генеральных учетах гнезд рыжих лесных муравьев в Беловежской пуцци было учтено: в 1972 г. – 5483; в 1982 г. – 6128 и в 1992 г. – 5112 муравейников (см.: Глава 3). При десятилетних интервалах между учетами отклонение этих чисел от средней численности гнезд ($N_m = 5574,33$ гнезда) не превышает 8–10%.

5.4. Размеры и численность населения гнезд

Численность муравьев является важным показателем мощности и жизнедеятельности муравейника. Она определяет возможности муравьев поддерживать оптимальные условия внутри муравейника (стабильный температурный режим и влажность), защитные способности, число колонн и количество особей в колоннах, а значит интенсивность движения на дорогах и величину кормового участка. Это, в конечном итоге, определяет их значение как энтомофагов в борьбе с вредителями леса.

Оценка численности населения гнезд *Formica* s. str., проведенная на 75 муравейниках *F. rufa* и 125 муравейниках *F. polyctena*, показала, что с увеличением диаметра купола гнезда (d) от 0,4–0,6 м (формирующийся отводок) до 1,8 м население среднеклассовой семьи изменяется у *F. rufa* от 120 тыс. до 1955 тыс. или в 16 раз, а у *F. polyctena* соответственно от 139 тыс. до 3418 тыс. или почти в 25 раз [Дьяченко, 2001], что близко к результатам, полученным для *F. aquilonia* в Московской области [Захаров, 1978]. Максимальные оценки размеров семьи, полученные нами для *F. polyctena* в Беловежской пуше, превышают 6,1 млн. взрослых рабочих [Дьяченко, 1989]. В эти оценки не включены самые крупные по своим размерам гнезда с диаметром купола до 400 см, поэтому максимальные оценки численности муравьев в гнездах группы *Formica rufa* в 10 млн особей [Gösswald, 1971], вероятно, не предел для них.

У обоих модельных видов прослеживается четкое правило: численность муравьев в гнезде зависит от его размеров. Характерно, что при увеличении диаметра купола на классовой промежуток (20 см) накопление численности до определенного предела размеров купола (до 100 см) в муравейниках *F. rufa* каждый раз возрастает примерно вдвое, в муравейниках *F. polyctena* в 2,5–3 раза (рис. 5–6). Затем, несмотря на дальнейшее увеличение размеров гнезда, количественный прирост семьи значительно снижается (для удобства цифровые показатели приведены в весовом измерении, – из расчета, что средний вес одной особи *F. rufa* $13,3 \pm 0,33$ мг, *F. polyctena* $12,2 \pm 0,28$ мг).

Показательно, что при одинаковых диаметрах наземного купола, в погруженных гнездах рыжих лесных муравьев их количество в 2–5 раз больше, чем в обычных муравейниках. Такие различия не удивительны, поскольку, как уже объяснялось выше (смотри раздел 5.2.), видимый купол погруженного гнезда – это «крыша» лишь его внутреннего конуса, а само гнездо значительно больше, но погружено в почву.

При одних и тех же размерах купола гнезда, численность муравьев *F. polyctena* всегда выше таковой *F. rufa*. В наиболее устойчивом размерном классе (с диаметром купола 100–120 см) численность семьи колеблется в пределах 600–800 тысяч особей у *F. rufa* и 1,5–2,0 миллиона особей у *F. polyctena*.

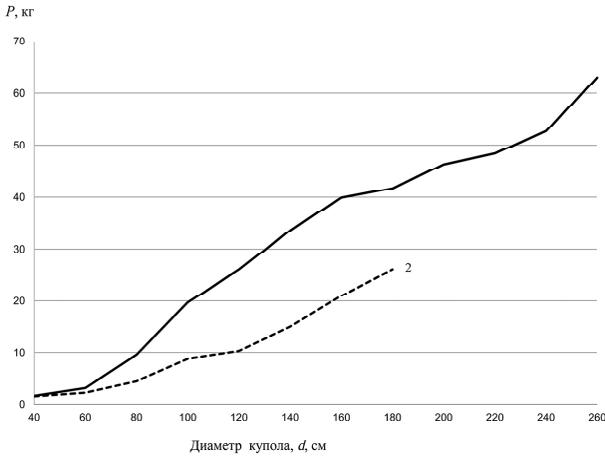


Рис. 5-6. Рост живой биомассы муравьев (P , кг) в гнездах *Formica* s. str. с увеличением размеров гнезда (d , см). 1 – *F. polycytena*; 2 – *F. rufa*.

Логично предположить, что в каждой муравьиной семье существуют те или иные потенциальные возможности к росту и развитию, которые реализуются на определенном отрезке времени существования муравейника, а именно при достижении им $d = 100\text{--}120$ см. Не случайно, что и по всем другим показателям муравейники данного размерного класса считаются оптимальными и наиболее перспективными [Захаров, 1975а; Дьяченко, 1991, 1998].

Основные размерные характеристики муравейников обоих видов были получены на 500 модельных муравейниках различных размерных классов.

Численность муравьев является важным показателем мощности и жизнеспособности муравейника. Она определяет возможности муравьев поддерживать оптимальные условия в гнезде (стабильный температурный режим и влажность), оборонительные способности, число составляющих семью колонн и численность особей в колоннах, а значит, интенсивность движения на дорогах и величину кормового участка.

5.5. Размеры муравейников и число колонн

Число колонн в семье при увеличении диаметра купола от 0,4 до 2,6 м возрастает от 1 до 8. Численность особей в колоннах так же растет с увеличением муравейника и числа колонн; в среднем от 30 тыс. в одинарной семье с $d = 0,4$ м до 320 тыс. в гнезде с $d = 1,4$ м и 6 колоннами. При этом численность особей в колонне может возрастать параллельно с увеличением размеров купола, даже если число колонн остается неизменным (рис. 5-7, рис. 5-8). В частности, в муравейниках *F. rufa* с диа-

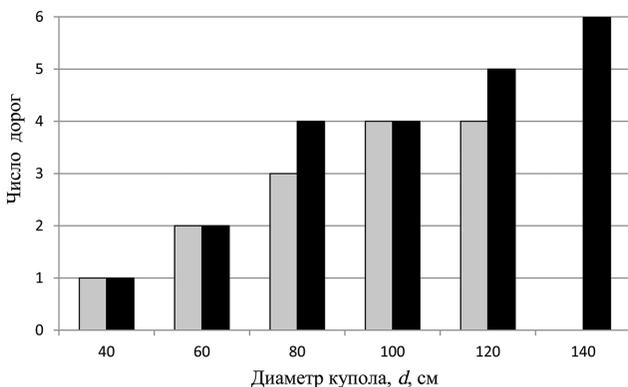


Рис. 5-7. Число кормовых дорог у муравейников группы *Formica rufa* разного размера. Серым – *F. rufa*; черным – *F. polyctena*.

метром купола (d) 100 и 120 см имеется одинаковое число колонн (по 4), но во втором случае численность особей в колонне почти в 4 раза выше. Такая же ситуация в муравейниках *F. polyctena* с диаметром купола 80 и 100 см.

При этом численность особей в колонне может возрастать вслед за увеличением диаметра купола, даже если число колонн остается неизменным. В частности, в муравейниках *F. rufa* III и IV размерных классов (соответственно $d = 85\text{--}100$ см и $d = 105\text{--}120$ см) имеется одинаковое число колонн (по 4), но во втором случае численность особей в колонне почти в 4 раза выше. Такая же ситуация в муравейниках *F. polyctena* II и III размерных классов [Дьяченко, 2001].

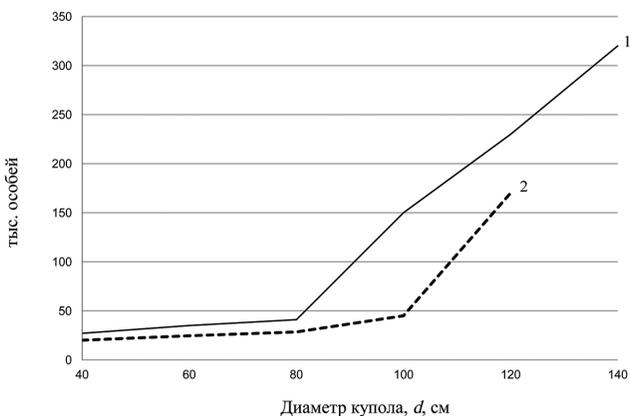


Рис. 5-8. Численность особей в колоннах семей рыжих лесных муравьев. 1 – *F. polyctena*: $y = 80,9 + 1,73x$; 2 – *F. rufa*: $y = 145,2 + 3,1x$.

Как показали 25-летние наблюдения за пятью комплексами *F. polyctena* (всего 80 гнезд), прирост диаметра купола муравейника и последующее увеличение численности его населения, как правило, не сказывается на числе колонн. Более того, после повреждения муравейника кабанями, муравьи восстанавливают его, сохраняя исходное число колонн, хотя численность особей в колонне на какое-то время снижается. Это подтверждает гипотезу о том, что колонна является достаточно самостоятельной и весьма устойчивой структурой единицей муравейника [Захаров, 1972, 1991; Дьяченко, 2001].

Интенсивность движения муравьев-фуражиров на дорогах находится в прямой зависимости от численности семьи. В наиболее устойчивом IV размерном классе ($d=105-120$ см.) средняя интенсивность движения фуражиров к муравейнику ($M \pm m$) в дневные часы при оптимальных погодных условиях составляла у *F. rufa* $3090 \pm 316,1$, а у *F. polyctena* $7980 \pm 951,0$ особей за один час на одной кормовой дороге. У муравейников *F. polyctena* с диаметром купола 260 см (муравейники *F. rufa* таких размеров в Пуще практически не встречаются) эти показатели соответственно равнялись $30734 \pm 1477,5$ и имелось 8 колонн. У найденных нами нескольких супергнезд *F. polyctena* с диаметром наземного купола до 400 см было по 10–12 колонн.

5.6. Размерная структура муравейников в лесах Беловежской пущи

Основные размерные характеристики муравейников обоих видов были получены на 500 модельных муравейниках различных размерных классов. В выборку включены 320 муравейников *F. polyctena* (табл. 5-3) и 180 муравейников *F. rufa* (табл. 5-4). У каждого гнезда были измерены его внешние параметры и определены тип гнезда, число колонн (кормовых дорог) и интенсивность движения по ним фуражиров, далее по специальной методике [Захаров, 1978] определялась численность населения гнезда.

Сравнивая два модельных вида между собой, следует отметить, что различия по всем показателям всегда в пользу *F. polyctena* на фоне *F. rufa* и имеют высшую степень достоверности. Так же достоверны для обоих видов различия в росте численности при переходе муравейников из одного размерного класса в другой.

Чтобы получить представление об общем характере распределения муравейников по размерам, мы использовали как вариант размерную шкалу и с классовым интервалом 40 см (табл. 5-5). Благодаря этому приему несколько выровнялась наполненность классов и стали нагляднее различия в характере размерной структуры имеющихся в Пуще популяций *F. rufa* и *F. polyctena*. Процентное участие мелких ($d \leq 40$ см) гнезд примерно одинаково у обоих видов, что можно объяснить «проходным

Таблица 5-3. Основные параметры муравейников *Formica polyctena* Беловежской пуши ($n = 320$ гнезд)

Размерный класс гнезд	% от общего числа гнезд	Диаметр купола, d , (см)	Число имаго в семье, (тыс. особей)	Биомасса, (кг)	Число дорог	Площадь кормового участка, (га)	
						Общая	В зоне посещения деревьев
I	4,7	≤60	139±63,9	1,7±0,78	2	–	–
II	4,7	65–80	262±12,3	3,2±0,15	3	0,22	0,10
III	12,5	85–100	737±47,5	9,6±0,58	4	0,76	0,31
IV	14,8	105–120	1660±69,7	19,7±0,85	4	1,38	0,38
V	10,2	125–140	2131±100,8	26,0±1,23	5	1,71	0,45
VI	11,7	145–160	2754± 109,0	33,6 ±1,33	6	1,42	0,33
VII	7,8	165–180	3270±162,3	39,9±1,98	6	1,33	0,32
VIII	3,1	180–200	3418±39,3	41,7±0,48	7	1,28	0,32
IX	8,6	205–220	3795±68,8	46,3±2,06	8	0,97	0,28
X	6,3	225–240	3967±34,4	48,4±0,42	7	1,08	0,31
XI	6,2	245–260	4320±60,7	52,7±0,74	8	2,77	-
XII*	9,4	265–280	5164±114,8	63,0±1,40	8	2,95	-

* В число гнезд данного размерного класса включены и более крупные гнезда, но все параметры его гнезд рассчитаны только по муравейникам этого размера.

характером» мелких гнезд как таковых. Небольших муравейников ($d = 41–80$ см) значительно больше у *F. rufa*, и такой перевес сохраняется до $d = 160$ см, но в более крупных размерных классах начинают преобладать уже муравейники *F. polyctena*. Так, муравейники с $d > 200$ см составляют у *F. rufa* 8,6%, а у *F. polyctena* – уже 19,4% от общего количества муравейников соответствующего вида.

Предпочтение муравьями хвойных насаждений проявляется не только в характере их распределения по разным лесным формациям, что хорошо видно из данных Главы 4 (табл. 4-1). Оно четко выражено и в различных размерах муравейников – обитателей этих формаций. Размер

Таблица 5-4. Основные параметры муравейников *Formica rufa* Беловежской пуши ($n = 180$ гнезд)

Размерный класс	% от общего числа гнезд	Диаметр купола, d , (см)	Число имаго в семье, (тыс. особей)	Биомасса, (кг)	Число дорог	Площадь кормового участка (га)
I	6,9	≤60	120±17,3	1,6±0,23	1	–
II	18,1	65–80	173±13,5	2,3±0,18	2	–
III	18,1	85–100	338±12,0	4,5±0,16	3	0,45
IV	13,9	105–120	662± 37,6	8,8±0,50	4	0,72
V	8,3	125–140	774±45,1	10,3±0,60	4	0,62
VI	18,1	145–160	–	–	4	0,35
VII	–	165–180	–	–	6	–
VIII	16,8	180–200	1955±209,0	26,0±2,7	4	1,15

Таблица 5-5. Размеры муравейников рыжих лесных муравьев в различных формациях

Параметры гнезд	Виды муравьев	Сосняки $M \pm m$	Ельники $M \pm m$	Березняки с примесью хвойных пород $M \pm m$	Дубравы $M \pm m$
Диаметр купола	<i>F. rufa</i>	88±1,89	108±4,36	94±7,04	79±3,0
	<i>F. polyctena</i>	112±3,0	197±10,6	108±5,82	79±2,65
Высота купола	<i>F. rufa</i>	33±1,06	45,0±2,04	31,0±1,85	34±1,59
	<i>F. polyctena</i>	41,0±2,0	56,0±2,7	34,0±2,09	30,0±2,21
Ширина земляного вала	<i>F. rufa</i>	52±1,6	75,0±4,0	50±3,51	42±3,46
	<i>F. polyctena</i>	59±2,32	87±3,85	88±6,84	59±1,62
Высота земляного вала	<i>F. rufa</i>	17±0,60	20±0,94	17±1,30	13±0,59
	<i>F. polyctena</i>	18±0,64	24±1,13	20±1,56	20±1,1
Число гнезд в учетах	<i>F. rufa</i>	215	50	20	15
	<i>F. polyctena</i>	182	65	40	15

ные характеристики муравейников в сосняках, ельниках, березняках и дубравах приведены в табл. 5-6. Из данной таблицы видно, что по основным показателям – размерам наземного купола имеет место явное преимущество муравейников из ельников. Даже в паре ельники – сосняки эти различия достоверны. Именно в ельниках отмечены и наиболее крупные в исследуемом лесном массиве гнезда. В сочетании с различиями по плотности поселения, приведенные в табл. 5-6 цифры говорят об общем преимуществе хвойных насаждений как станций обитания рыжих лесных муравьев в Беловежской пуше. Характерно также, что в предпочитаемых для поселения рыжих лесных муравьев биотопах (сосняки кисличные и ельники черничные) преобладают муравейники 3-й стадии развития, которые обладают наибольшими потенциальными возможно-

Таблица 5-6. Численность муравейников различных размеров. По диаметру купола при 40-сантиметровом классовом интервале

Диаметр купола, см	Численность муравейников и их доля (%) от общего числа гнезд данного вида			
	<i>Formica rufa</i>		<i>Formica polyctena</i>	
	гнезд	%	гнезд	%
≤40	77	22,6	82	24,3
41 – 80	84	24,7	58	17,2
81 – 120	98	288,8	86	25,5
121 – 160	52	15,3	46	13,6
161 – 200	6	1,8	13	3,9
201 – 240	9	2,6	11	3,3
241 – 280	8	2,4	9	2,7
281 – 320	2	0,6	7	2,1
>320	4	1,2	25	7,4
ВСЕГО:	340	100	337	100

Таблица 5-7. Средние размеры гнезд рыжих лесных муравьев в различных лесных формациях

Параметры муравейников, см	Лесные формации							
	Сосняки		Березняки с примесью		Ельники		Дубово-грабовые насаждения	
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>
	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m	М±m
Диаметр купола	88,0±1,89	112,0±3,0	94,0±7,04	108,0±5,82	108,0±4,36	197,0±10,6	79,0±3,0	79,0±2,65
Высота купола	33,0±1,06	41,0±2,0	31,0±1,85	34,0±2,09	45,0±2,04	56,0±2,7	34,0±1,59	30,0±2,21
Ширина вала	52,0±1,6	59,0±2,32	50,0±3,51	88,0±6,84	75,0±4,0	87,0±3,85	42,0±3,46	59,0±1,62
Высота вала	17,0±0,60	18,0±0,64	17,0±1,30	20,0±1,56	20,0±0,94	24,0±1,13	13,0±0,59	20,0±1,14
Количество муравейников	215	182	20	40	50	65	15	15

стями к дальнейшему росту [Дьяченко, 1997].

Анализ исходных данных (по 300 муравейникам *F. rufa* и 302 – *F. polyctena*) показал, что самые крупные муравейники обоих видов строятся муравьями в ельниках. Средний диаметр купола у первого вида достигает размеров немногим более 1 м, а у второго – около 2 м. (табл. 5-7). Значительно отличаются и другие показатели. Например, в ельниках средняя общая высота гнезда *F. rufa* составляет 65 см, а *F. polyctena* – 80 см. На втором месте по размерам муравьиных гнезд стоят березняки с примесью хвойных пород. Средние величины диаметра купола в березняках также достигают у обоих видов существенных величин – около 1 м. На третьем месте по габаритам гнезд находятся сосняки, муравейники в которых близки или иногда могут превосходить таковые и березняках с примесью хвойных пород. Последнее место занимают дубово-грабовые насаждения. В них поселения обоих видов встречаются редко и не достигают значительных размеров.

Во всех древостоях почти по всем параметрам муравейники *F. polyctena* сильно превосходят таковые *F. rufa*. Так, в сосняках диаметр купола *F. polyctena* почти в 1,3 раза больше соответствующего диаметра у *F. rufa*, и эти отличия достоверны по третьему порогу. В березняках превосходство *F. polyctena* по ширине гнездового вала в 1,8 раза также достоверно по третьему порогу. Также достоверны различия и в характеристиках вала в широколиственных насаждениях (табл. 5-8).

Выявленная достаточно высокая устойчивость размерной структуры крупных поселений муравьев сочетается с

Таблица 5-8. Достоверность различий между параметрами муравейников *F. rufa* и *F. polycтена* в однотипных насаждениях. По критерию *t*.

Сравниваемые параметры	Критерий <i>t</i> для сравнения параметров внутри формации			
	Сосняки	Березняки	Ельники	Дубово-грабовые насаждения
Диаметр купола	6,8	1,5	7,8	-
Высота купола	3,5	1,08	3,2	1,5
Ширина вала	2,5	4,8	21,0	4,5
Высота вала	1,1	1,5	2/7	5,5

подвижностью размеров и состояния отдельных муравейников. Одни муравейники поначалу быстро растут, а потом останавливаются в росте и переходят из категорий активного развития на этапы депопуляции и деградации. Других разрушают кабаны, и они годы восстанавливаются после этого. Третьи по каким-то причинам меняют место обитания. На 5-летнем отрезке времени (1982–1987) прослежено перемещение муравейников *F. polycтена* из разных размерных классов (табл. 5-9). Специфика таких перемещений заключается в том, что мелкие гнезда должны или вырасти, или погибнуть, у крупных старых муравейников имеется большой резерв «прочности», позволяющий им терять в размерах, сохраняя при этом жизнеспособность. И здесь, также, как мы уже видели выше, наиболее активными и потенциально сильными оказываются муравейники III–IV размерных классов.

Подводя итоги изложенного в данной Главе материала, хочется обратить внимание читателей на три общих момента. Во-первых, это полнота охвата вариантов по любому из оцениваемых параметров (типы гнезд, этапы развития муравейников, встречаемость муравьев по типам леса и др.). Во-вторых, характерная только для благополучных и развивающихся поселений размерная и функциональная структура популяций обоих модельных видов – *F. rufa* и *F. polycтена*. И в-третьих, устойчивость и связность узловых параметров муравейников обоих видов – размера семьи и размера гнезда, размера гнезда и числа колонн. Все перечисленное становится возможным, когда весь лес как сообщество и все составляющие его компоненты находятся в гармонии и имеют достаточно экономических и временных ресурсов, как для саморазвития, так и для сбалансированного взаимодействия.

Таблица 5-9. Изменения в размерах муравейников *F. ruginosa* за 5 лет (1982–1987 гг.)

Размерные классы гнезд	Диаметр купола, d, см	Число гнезд		Потгибшие за 5 лет		Перемещение по размерным классам за 5 лет (% гнезд)					
		1982	1987	По разным причинам	От кааба-нов	Вновь образованы	-2	-1	0	+1	+2
I	≤60	10	7	30	-	20	-	-	20	30	-
II	65-80	4	6	-	-	20	-	-	40	40	-
III	85-100	3	3	-	-	-	-	-	-	67	33
IV	105-120	9	5	-	10	10	-	10	30	20	20
V	125-140	5	4	-	17	17	-	16	17	33	-
VI	145-160	2	6	-	67	33	-	-	-	-	-
≥VII	165-180 и более	12	3	-	75	-	-	-	17	8	-

ГЛАВА 6.

СУТОЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ БИОРИТМЫ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩЕ

Ритмичность жизни муравейника хорошо известна [Gösswald, 1971, 1985; Feller, 1989]. Она проявляется в четко выраженных суточном и годичном циклах активности муравьев и поэтому она наиболее наглядна и доступна при изучении деятельности муравьев на территории. И неслучайно наши работы в данном направлении были связаны с особенностями именно этой формы активности изучаемых видов муравьев.

Ритмика и масштабы активной деятельности муравьев определяют их возможности как энтомофагов. Ее основными показателями служат температурный режим муравейников, интенсивность работы фуражиров на кормовых дорогах и величина кормовых участков отдельных гнезд. Последние, в свою очередь, во многом зависят от погодных условий и прежде всего от температуры воздуха.

Изучение сезонных биоритмов жизни рыжих лесных муравьев проводили параллельно с другими мирмекологическими исследованиями с 1969 по 1994 гг. [Дьяченко, 1979; 2001]. Суточный цикл активности муравьев изучали на трех стационарных площадках (15 муравейников) в течение всего периода их активной деятельности вне гнезда в 1971–1972 гг. При этом раз в декаду через каждые 2 часа круглосуточно измеряли температуру купола муравейника на трех глубинах (2, 10 и 20 см), температуру воздуха и почвы (на глубине 5 см). В эти же сроки 3 раза в день (утро, день, вечер) учитывали активность муравьев на трех кормовых дорогах каждого гнезда с подсчетом количества особей, проходящих к муравейнику за 1 мин через поперечное сечение кормовой дороги на границе гнездового вала.

На этих же муравейниках вместе с вышеуказанными работами каждый раз измеряли общий радиус действия муравейников и учитывали посещение муравьями деревьев на различных расстояниях от гнезда путем подсчета количества особей, проходящих вверх по стволу за 1 мин. Ориентируясь на посещение муравьями, деревья были взяты на максимальном, среднем и минимальном расстоянии от муравейника. Чтобы получить представление о широте охвата территории отдельным муравейником, дополнительно был измерен радиус действия фуражиров у 100 муравейников. При этом учитывали место нахождения гнезда, его размеры, плотность земляного вала (измеряли почвенным плотнометром), степень зарастания его травой, число кормовых дорог и их длина, активность посещения муравьями деревьев на различном расстоянии от муравейника. Измеряли температуру воздуха у муравейника и регистрировали погодные условия в дни учетов.

6.1. Ритмы суточной активности муравьев

Интенсивность движения фуражиров на дорогах подвержена суточным и сезонным колебаниям, а также находится в прямой зависимости от абиотических факторов [Дьяченко, 1989, 2001]. Физиологической основой активности муравьев на кормовом участке является социально обусловленная стимуляция фуражиров расплодом и внутригнездовыми рабочими к активной охоте и сбору пади.

Основные принципы колебаний характеристик суточной активности рыжих лесных муравьев на кормовом участке достаточно подробно изучены Ф.А. Сеймой [Сейма, 1979, 1998]. Им, в частности, было убедительно показано влияние на суточную активность рыжих лесных муравьев не только погодных условий, но также биотических и синэкологических факторов, включая даже подчиненные виды в составе многовидовой ассоциации муравьев. Кроме того, данным автором были выявлены значимые различия в общей активности, агрессивности и толерантности к другим видам муравьев в разные фенологические сроки и при разных уровнях индивидуальных контактов муравьев разных видов на территории.

Наши исследования фуражирной активности рыжих лесных муравьев показали, что весной активная деятельность муравьев начинается при дневной температуре $+6^{\circ}\text{C}$ и возрастает вслед за повышением температуры воздуха до $+24^{\circ}\text{C}$. Последующий подъем температуры ведет к спаду интенсивности движения на дорогах (табл. 6-1). Причем, этот спад закономерный, что подтверждается статистически по 3-му порогу достоверности. Активность муравьев *F. polyctena* всегда выше таковой *F. rufa*, что также подтверждено по 3-му порогу достоверности.

Активность на территории тесно связана и с температурой, поддерживаемой муравьями внутри купола гнезда (рис. 6-1). Ведь, как уже обсуждалось в предыдущих главах (разделы 3.1 и 5.2.), регулируемой в гнезде температурой обеспечиваются оптимальные условия для развития расплода. Сам же расплод стимулирует активность муравьев-фуражиров. Дискутируемый в литературе до сих пор вопрос о роли выделяемого муравьями физиологического тепла [Zahn, 1958; Lange, 1959; Длусский, 1980; Мартин и др., 1988, и др.] в разогреве гнезда также имеет прямую связь с активностью фуражировки. Для изучения данного вопроса были проведен сезонный контроль температур внутри муравейников на стационарных участках №1 и №2. Муравейники находились под наблюдением с момента их пробуждения и до ухода на зимовку.

Замеры температуры гнездового материала на глубинах 2, 10 и 20 см проводили каждые 2 часа одновременно с учетом активности фуражиров на кормовых дорогах. Как показали наши исследования, барьерным для проникновения в гнездо внешних температур является поверхностный слой купола. Температурный режим в гнезде на 2-сантиметровой

Таблица 6-1. Статистические показатели летней активности муравьев в зависимости от температуры воздуха (1970–1972).

Температура воздуха	Интенсивность движения муравьев, особь/ 1 мин.		
	$M \pm m$	t	t'
6,1– 9°C	14±1,01 34±2,79	6,6	
9,1– 12°C	33±2,43 58±3,56	5,8	6,3 5,3
12,1– 15°C	41±1,67 66±2,64	8,0	2,7 1,8
15,1– 18 °C	52±2,03 85±2,57	10,1	4,2 5,1
18,1– 21°C	60±1,59 100±3,7	10,0	3,1 3,3
21,1– 24°C	70±2,02 103±2,42	10,0	3,9 0,7
24,1– 27°C	42±2,6 88±3,7	5,4	8,5 3,4
27,1– 30°C	28±2,10 80±2,92	14,4	4,2 1,7
30,1– 33°C	80±2,60 82±2,64	14,0	– –

Примечание: верхняя строка в ячейке – данные для *F. rufa*, нижняя – для *F. polyctena*. M – средняя величина; m – средняя ошибка; t – критерий достоверности различия активности у муравьев разных видов; t' – критерий достоверности изменчивости активности у муравьев одного вида в зависимости о температуры.

глубине находится в прямой зависимости от температуры воздуха, хотя и выше нее на 3–5°C (корреляционное отношение n/mn для *F. rufa* – 16,0; для *F. polyctena* – 42,5). Такая же зависимость сохраняется и на глубине 10 см, но разница между температурами воздуха и муравейника составляет уже 6–10°C, а (корреляционное отношение для *F. rufa* – 28,0; для *F. polyctena* – 12,3). Температура в гнезде на глубине 20 см достаточно стабильна (27–29°C) и ее разница с температурой воздуха может превышать 20°C [Гринфельд, 1939; Астафьев, 1970].

При этом представляется весьма показательным тот факт, что и летом в муравейнике на глубине ≥ 20 см наблюдается кратковременный спад температуры на 2–4°C в промежутке от 4 до 6 ч или от 6 до 8 ч утра. Такой скачок в сторону снижения температуры в гнездах совпадает во времени с резким подъемом температуры воздуха (рис. 6-1) и таким же резким возрастанием активности муравьев на кормовых дорогах [Длусский, 1967 – рис. 81]. Именно эту закономерность можно, на наш взгляд, рассматривать как прямое доказательство ведущей роли физиологического тепла муравьев в поддержании микроклимата в их гнездах. Ведь одновременный утренний уход из муравейника большого числа фуражиров обуславливает резкое сокращение количества выделяемого в гнез-

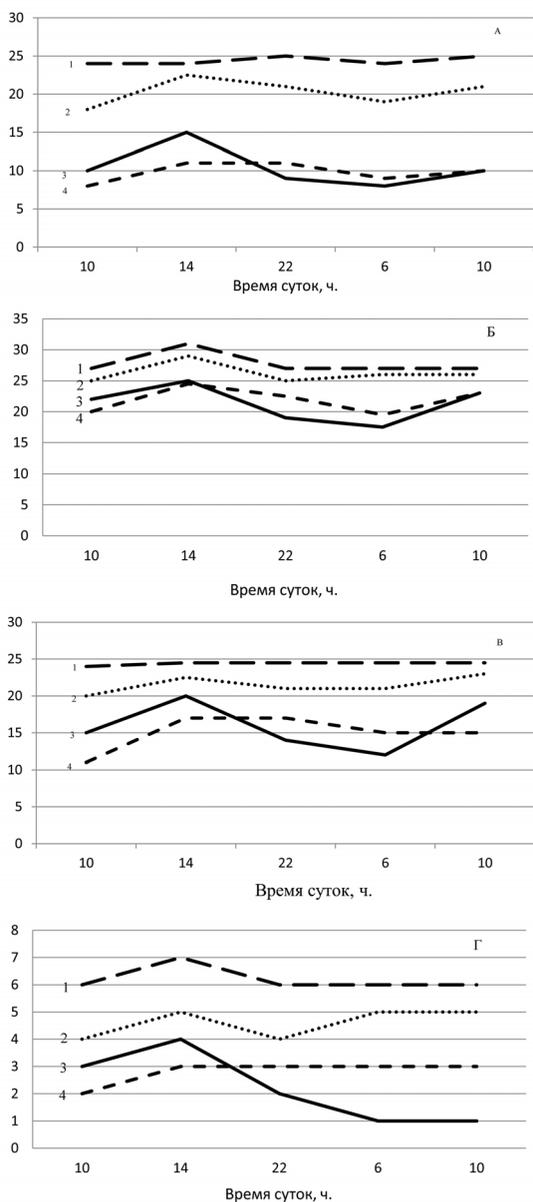


Рис 6-1. Сезонное изменение температуры ($^{\circ}\text{C}$) в муравейниках *F. rufa* и *F. polystena* на фоне температур воздуха и почвы 1970–1972 гг. По оси абсцисс – время суток; по оси ординат – температура, градус Цельсия. Периоды: **А** – апрель – май; **Б** – июнь – июль; **В** – август – сентябрь; **Г** – октябрь – ноябрь. 1 – температура муравейника *F. rufa* на глубине 20 см; 2 – температура воздуха; 3 – температура муравейника *F. polystena* на глубине 20 см; 4 – температура почвы.

Таблица 6-2. Статистические показатели летней активности муравьев в течение суток в ясную погоду и в дождь (особей за 1 мин).

	Солнечный день						Дождливый день					
	$M \pm m$	δ	$V\%$	$P\%$	t	t'	$M \pm m$	δ	$V\%$	$P\%$	t	t'
утро	49±2,02 99±2,22	±23,1 ±28,5	47,1 28,8	4,1 2,2	16,7	–	19±1,4 66±3,49	±8,9 ±17,4	46,8 26,3	7,3 5,2	12,5	–
день	35±1,54 56±2,82	±19,0 ±28,1	54,3 50,1	4,4 4,6	6,6	5,5 11,9	27±1,47 69±4,66	±10,5 ±11,0	38,8 31,8	5,4 6,7	8,5	3,9 0,51
вечер	48±1,7 75±3,88	±13,5 ±32,6	28,1 41,2	3,5 4,9	6,4	5,6 3,9	23±0,44 33±3,3	±11,0 ±12,9	47,8 39,0	10,6 10,0	2,4	1,4 6,3
ночь	15±1,26 40±3,5	±8,46 ±20,4	56,4 51,0	8,4 8,6	7,9	7,3 6,8	–	–	–	–	–	–

Примечание: верхняя строка в ячейке – данные для *F. rufa*, нижняя – для *F. polyctena*. Все остальные условные обозначения те же, что и в предыдущих таблицах: t – критерий достоверности различия активности у разных видов; t' – критерий достоверности различия активности у одного вида в разное время суток.

де физиологического тепла, что и вызывает отмеченный в это время суток спад температуры.

Летом, при дневных температурах более 25°C, муравьи наиболее деятельны на кормовом участке в утренние и вечерние часы, а в середине дня у них обычно наблюдается спад активности (табл. 6-2), особенно если этот день солнечный [Дьяченко, 1979, 2001]. В летнее время муравьи продолжают движение на дорогах в ночное время, но их активность невелика и в основном связана с дорогами, ведущими к колониям тлей. Осенью, на фоне общего снижения дневных температур, интенсивность движения на дорогах возрастает к середине дня, когда температура воздуха достигает уровня, минимально приемлемого для оптимальной ак-

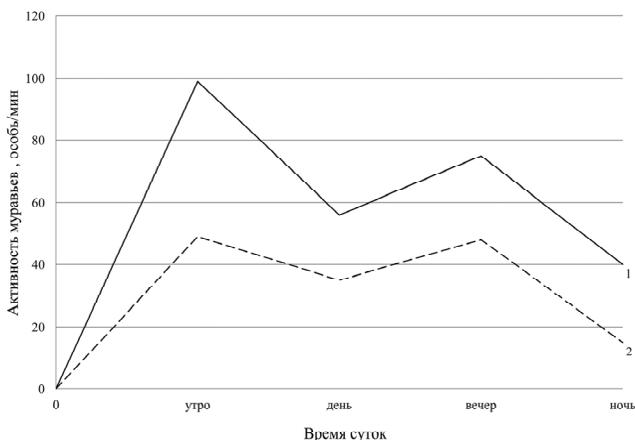


Рис. 6-2. Активность муравьев в течение суток летом. 1 – *F. polyctena*; 2 – *F. rufa*.

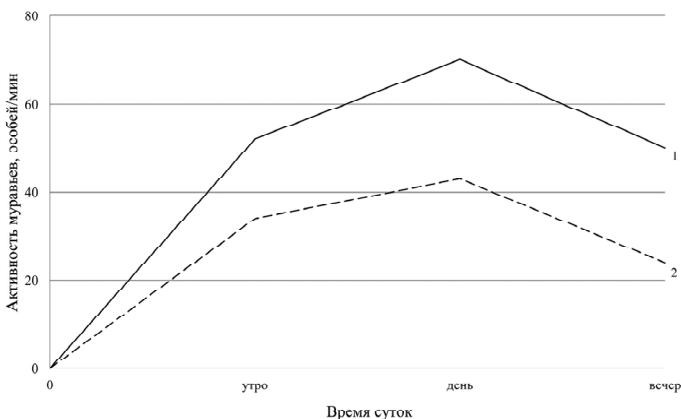


Рис. 6-3. Активность муравьев в течение суток осенью. 1 – *F. polyctena*; 2 – *F. rufa*.

тивности (+15–+18°C). Подобное явление можно наблюдать и летом при небольшом дожде или в пасмурную погоду. Кроме дождя, ветра и высоких температур летом на активность муравьев вне гнезда отрицательно действуют и прямые солнечные лучи. В жаркие дни муравьи, как правило, прекращали всякую деятельность на дорогах и в секторах поверхности купола муравейника, попадающих под прямое солнечное облучение. На рис. 6-2, рис. 6-3 приведены показатели летней и осенней суточной активности фуражиров при оптимальных погодных условиях для муравейников, пребывающих в наиболее устойчивом IV размерном классе (с $d = 105-120$ см).

Осенью муравьи прекращают активность на дорогах и на территории при более высоких температурах (+7–+8°C), чем начинают ее весной. Вероятно, здесь определяющую роль играет не температура окружающей среды, а изменение внутренних стимулов муравьев, что определяется осенью началом их подготовки к уходу семьи на зимовку.

6.2. Кормовой участок и сезонная активность фуражировки

Численность муравьев является важным показателем мощности и жизнедеятельности муравейника. Она определяет возможности муравьев поддерживать оптимальные условия внутри муравейника (стабильный температурный режим и влажность), защитные способности, число колонн и количество особей в колоннах, а значит интенсивность движения на дорогах и величину кормового участка. Это в конечном итоге определяет их значение как энтомофагов в борьбе с вредителями леса, а также другие возможности муравьев воздействовать на жизнь лесного сообщества. Размер кормового участка, так же, как и размер гнезда, тесно связан с величиной владеющей этим участком семьи муравьев. Одна-

ко эта связь не такая линейная, как в случае с гнездом, так как с возрастом и размерами муравейника пространственная структура его кормового участка сильно усложняется. При этом у дорог появляется большое число ответвлений, на участке растет число мелких вспомогательных гнезд и убежищ, поднимается уровень динамической плотности фуражиров на территории. Все это ведет к росту нагрузки на территорию, интенсификацию ее использования, но одновременно ведет к сокращению относительных размеров последней [Дьяченко, 1991]. Размер кормового участка зависит также и от его продуктивности, и от доступности добычи в разные фенологические сроки [Длусский, 1967, 1981].

Рядом исследователей установлено, что эффективность воздействия муравьев на насекомых-вредителей находится в зависимости от величины муравейника и радиуса действия его фуражиров [Wellenstein, 1965, 1973; Цюбик, 1980]. В частности, В.Ю. Щёбланов [1962] показал, что средний муравейник *F. polyctena* удовлетворительно защищает кроны деревьев от повреждения листогрызущими насекомыми в радиусе до 35 м от гнезда.

Для установления потенциальной эффективности муравьев как энтомофагов важно определить размеры территории, которую они контролируют, то есть величину кормового участка муравейника. Проведенные на 100 муравейниках (40 – *F. rufa* и 60 – *F. polyctena*) замеры протяженности всех кормовых дорог с учетом зоны посещения деревьев показали, что у обоих видов общий радиус действия фуражиров почти вдвое больше радиуса зоны посещения деревьев. При этом общий радиус действия фуражиров *F. polyctena* достоверно больше, чем у *F. rufa* (табл. 6-3).

В самой зоне фуражировки муравьев на деревьях посещаемость последних фуражирами неодинакова. По мере увеличения расстояния от гнезда до дерева (от 0 до 34 м для *F. rufa* и до 56 м для *F. polyctena*) посещаемость постепенно уменьшается у первого вида с 27 особей/ мин. до единичных посещений, а у второго – от 47 особей/ мин. до единичных посещений. Но в целом величина кормового участка определяется, как это было показано выше (табл. 5-3), размерами муравейника и числом кормовых дорог. Так, муравейники *F. polyctena* II размерного класса имеют 2–3 кормовые дороги. Кормовой участок таких муравейников обычно неправильной формы и небольшой, до 0,22 га. У гнезд III–V классов 3–5 дорог. Кормовой участок одиночных гнезд этих размеров, особенно зона посещения деревьев, располагается вокруг гнезда более равномерно и охватывает территорию от 0,76 до 1,7 га, в том числе зона посещения деревьев от 0,25 до 0,45 га. Муравейники *F. polyctena* VI–VIII классов имеют 5–7 дорог и средние размеры кормового участка 1,28–1,42 га.

У более крупных муравейников этого вида (IX–XII классы) в абсолютном большинстве случаев 7–9 дорог, которые имеют примерно одинаковую протяженность и мощность. Они со своими ответвлениями до-

Таблица 6-3. Средний радиус (M , м) кормового участка муравейников *F. rufa* в сосняке мшистом и *F. polystena* в сосняке черничном.

Характеристики	Виды муравьев	Статистические показатели			
		$M \pm m$, м	σ	V	P
Общий радиус действия фуражиров (ОРДФ)	<i>F. rufa</i>	69±4,4	±22,9	33,2	6,4
	<i>F. polystena</i>	98±3,3	±21,5	22,0	7,3
Расстояние посещения деревьев (РПД)	<i>F. rufa</i>	34±2,1	±11,5	33,8	5,2
	<i>F. polystena</i>	56±4,2	±26,9	48,0	7,5

Примечание: достоверность разницы (t) между общим радиусом действия и радиусом зоны посещения деревьев для *F. rufa* равно 7,1; для *F. polystena* – 7,9; между ОРДФ действия двух видов – 5,4, между РПД двух видов – 4,7.

вольно равномерно охватывают кормовой участок, и таким образом он приобретает форму круга. По литературным данным [Захаров, 1972, 1991], именно такая конфигурация территории свойственна одиночным крупным муравейникам в идеальной для них ситуации. В этой размерной группе встречаются гнезда с хорошо развитой сетью дорог и кормовым участком, достигающим 3 и более гектар. Видимо, именно из таких муравейников вырастают супергнезда с диаметром купола до 400 см. При этом в тех же участках леса нередки и затухающие гнезда с кормовым участком не более 1 га. Очевидно, что сроки существования и тенденции развития конкретных семей индивидуальны и зависят от стечения многих обстоятельств. Близкие тенденции наблюдаются и у *F. rufa*, однако при одних и тех же диаметрах купола общий размер кормового участка муравейника *F. polystena* превышает таковой *F. rufa* в целом в 2–6 раз, а вот по зонам посещения деревьев данные двух видов разнятся не более, чем в 2 раза.

Специфика изменения площади кормового участка с ростом муравейника показана на рис. 6-4. Из приведенных на нем графиков видно, что общий радиус кормового участка увеличивается пропорционально приросту диаметра купола только до IV–V размерного класса, а затем идет на спад. Это означает, что с возрастом муравейника использование им территории становится более интенсивным. Увеличивается число дорог, каждая из которых имеет все больше ответвлений, растет интенсивность посещения деревьев и общая численность муравьев (динамическая плотность) на кормовом участке. Все это позволяет муравьям уменьшить размеры необходимой для жизни семьи территории. Поэтому молодые и быстро растущие муравейники наиболее устойчивых размеров располагают относительно более крупным кормовым участком, точнее – большей общей дистанцией действия фуражиров.

Эти же муравейники имеют и максимальное отношение радиуса зоны посещения деревьев к общему радиусу действия фуражиров (рис. 6-5).

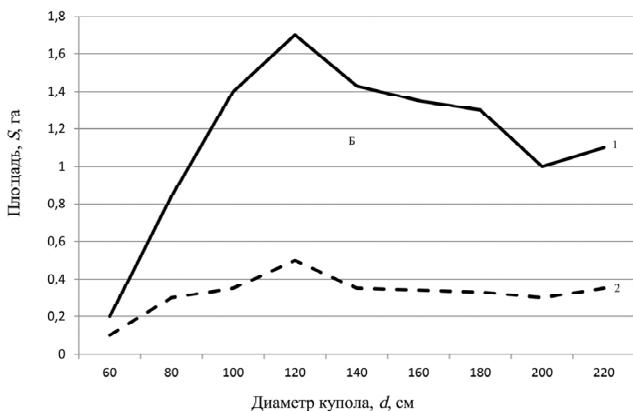
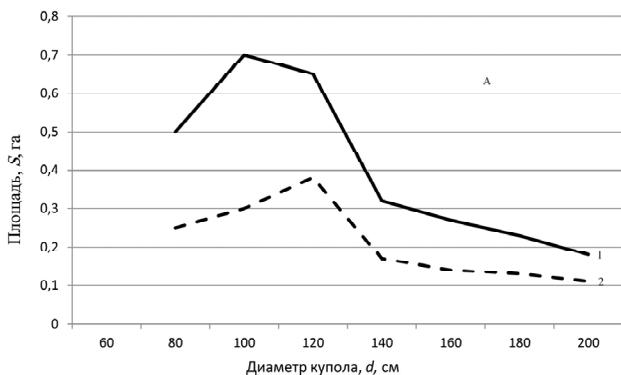


Рис. 6-4. Специфика изменения площади кормового участка семьи *Formica rufa* (А) и *F. polystena* (Б) с ростом муравейника. 1 – Площадь кормового участка; 2 – площадь зоны посещения деревьев.

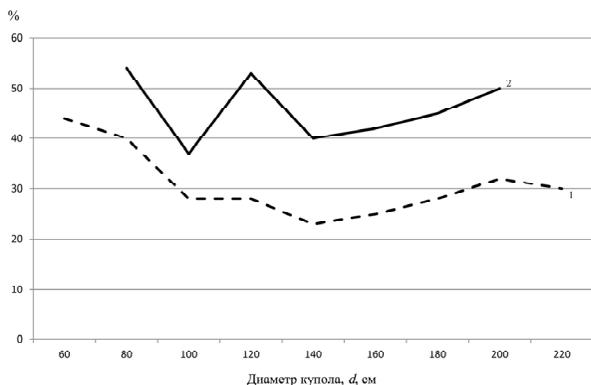


Рис. 6-5. Отношение зоны посещения деревьев к общей площади кормового участка, %. 1 – *F. rufa*; 2 – *F. polystena*.

Таблица 6-4. Изменение радиуса действия муравейников *F. rufa* и *F. polyctena* по сезонам (м)

Сезон	Вид муравьев	Статистические показатели					
		$M \pm m$	σ	V	P	t	t'
Весна	<i>F. rufa</i>	25,0±4,3	±15,0	61,6	17,2	1,6	
	<i>F. polyctena</i>	34±3,8	±12,0	35,6	11,2		
Лето	<i>F. rufa</i>	36,0±1,7	±17,0	47,4	4,7	7,8	2,4
	<i>F. polyctena</i>	54,0±1,5	±15,5	28,7	2,9		4,9
Осень	<i>F. rufa</i>	24,0±4,4	±16,5	68,9	18,3	1,01	2,6
	<i>F. polyctena</i>	30,0±3,6	±16,2	54,0	12,0		6,1

Для *F. rufa* оно составляет 44,7%, *F. polyctena* – 26,4%. В целом у *F. rufa* кормовой участок в большей мере приурочен к деревьям, на которых имеются колонии тлей, поскольку на таких деревьях муравьи не только собирают падь, но и охотятся. По-видимому, можно считать, что при прочих равных условиях *F. rufa* в большей мере связана с древесным ярусом леса, чем *F. polyctena* [Дьяченко, 1991].

Установление границ кормового участка происходит ежегодно после весеннего пробуждения муравьев, и их относительное постоянство сохраняется на протяжении всего периода активной деятельности муравьев. На размер кормового участка оказывают влияние различные факторы (см.: 6.1). Так, при оптимальной температуре воздуха 20–24°C достигается максимальный охват кормового участка. С повышением температуры до 31°C общий радиус действия муравьев снижается на 20–30%. Размеры кормового участка могут меняться в течение суток и обязательно изменяются по сезонам: весной и осенью они составляют 60–70% от летнего максимума. Параллельные исследования, проведенные в 1970–1972 гг. на муравейниках *F. rufa* и *F. polyctena*, показали, что у обоих видов весенний радиус действия фуражиров практически совпадает с таковым в осенний период (табл. 6-4).

В сосняке черничном широта охвата кормового участка муравьями комплекса *F. polyctena* (кв. 689), состоящего из 15 крупных гнезд со средним диаметром купола 2,24 м, также меняется по сезонам и годам и охватывает довольно большую территорию (рис. 6-6). Так, в мае 1971 г. комплекс использовал территорию в 7,9 га, к июлю она увеличилась до 18,5 га, то есть в 2,3 раза, а в сентябре уменьшилась по сравнению с летом почти в 9 раз и составляла всего 2,1 га. То есть, изменчивость радиуса действия муравьев в разные годы незначительна, но охват территории сильно варьирует по сезонам и зависит не только от погодных условий, но, в первую очередь, от внутренних стимулов у муравьев. Как уже отмечалось выше, осенний переход муравьев на запасание пади тлей ограничивает их работу на кормовом участке дорогами, ведущими к колониям тлей.

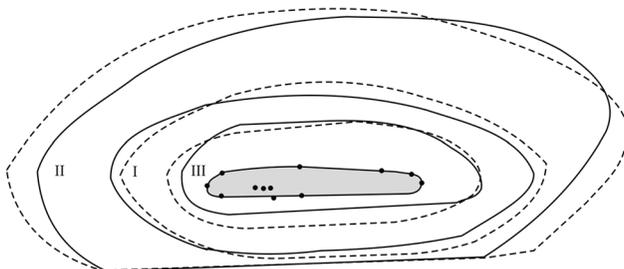


Рис. 6-6. Зоны действия комплекса муравейников *Formica polyctena* (кв. 689) по сезонам. Обозначения: затемненная область – колония муравейников; темный кружок – гнездо; непрерывная линия – граница кормового участка 1971 г.; прерывистая линия – граница кормового участка 1972 г. I – май; II – июль; III – сентябрь.

Для практических целей достаточно учесть величину кормового участка один раз летом в хорошую погоду при оптимальной температуре, когда радиус действия муравьев достигает своего максимума и когда их роль как энтомофагов проявляется наиболее сильно.

6.3. Годичный цикл жизни рыжих лесных муравьев Беловежской пуши

Вся жизнь муравьев в условиях умеренного климата подчинена жесткой годичной цикличности с обязательными этапами: весеннего пробуждения после зимовки, более или менее длительного периода общей активности, подготовки к зиме и собственно зимовки.

Наблюдения за сезонными биоритмами рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* и *F. polyctena*) проводили параллельно с другими мирмекологическими исследованиями с 1969 по 1994 г. Последовательность и сроки реализации основных событий годичного цикла рыжих лесных муравьев Беловежской пуши приведены в табл. 6-5.

Как видно из данной таблицы, весеннее пробуждение муравьев начинается при дневной температуре не ниже +6°C (в Беловежской пуши обычно это происходит в конце марта – первой половине апреля). Причем для начала процесса активной деятельности муравьев на куполе гнезда такая температура воздуха должна продержаться минимум в течение 2–3 дней. Пробуждение муравейников, как правило, совпадает с прилетом гусей.

За весь период наблюдений за муравейниками был зарегистрирован один случай пробуждения муравьев с выходом на поверхность купола в феврале (26.02.1993), а также на несколько дней в январе (12–18.01.1997). Пробуждение муравьев в середине зимы было вызвано резким повышением температуры воздуха до 7–11°C.

Таблица 6-5. Сроки основных событий годового цикла жизнедеятельности муравьев группы *Formica rufa* в Беловежской пушче. По учетам 1969–1997 гг.

Даты	События	Модальные погодные характеристики				Примечание
		Температура воздуха, °С	Давление, мм	Осадки, мм	Погода	
28.II–15.III	Пробуждение муравейника	6,5	749,3	0	ясно	
24.III–08.IV	Образование теплового ядра	9,0	756,2	0	ясно	
24.IV–06.V	Появление куколок крылатых и рабочих особей	5,0	755,4	0	ясно	
03.V–19.V	Первые крылатые особи на гнездах	15,5	754,5	0	пасмурно	
15.V–24.V	Массовый брачный лёт крылатых	17,5	750,5	дождь	пасмурно	иногда преддверие дождя
17.V–04.VI	II фаза массового брачного лёта	25,0	750,6	дождь	пасмурно	иногда преддверие дождя
Далее на протяжении лета выведение рабочих муравьев						
07.IX–12.IX	Прекращение выведения молодежи рабочих	11,0	752,3	дождь	пасмурно	
06.X–05.XI	Прекращение активной деятельности	2,5	753,4	дождь	пасмурно	
02.XI–15.XI	Уход муравьев на зимовку	0,5	749,3		пасмурно	

Вначале пробуждаются муравейники на открытых, хорошо прогреваемых солнцем местах, а затем уже и в глубине лесного массива 28.II–15.III. Вслед за этим муравьи начинают образовывать во внутреннем конусе гнезда «тепловое ядро» и в течение 2–3 дней прогревают муравейник, после чего начинается яйцекладка. В крупных муравейниках (диаметр купола, $d > 100$ см) на начальном этапе разогрева гнезда тепловых ядер может быть несколько, 2–3, привязанных к разным скатам купола. Немногим более чем через три недели (24.IV–8.V) в муравейниках появляются куколки, а в начале мая – первые крылатые репродуктивные особи. Интересно, что, сосредоточившись на продукции репродуктивных особей, исследователи часто как бы не замечают, что одновременно с выходом репродуктивных особей в муравейнике происходит и массовый выплод рабочих муравьев. Массовый брачный лёт (15.V–24.V) проходит при небольшом дожде или в пасмурную теплую погоду. В дождливые годы брачный лёт муравьев обычно бывает растянут или проходит в два этапа – в середине и в конце мая. Подобное явление имеет место и в других регионах [Длусский, 1967].

После окончания брачного лёта в муравейниках группы *Formica rufa* начинается интенсивное выведение поколений новых рабочих особей,

которое продолжается в условиях Беловежской пушчи до конца августа – середины сентября и длится в целом около 4 месяцев. При этом весь этот период наличия в гнезде расплода, в активных муравейниках на глубине ≥ 20 см муравьи поддерживают стабильный температурный режим (в пределах 27–29°C), который оптимален для развития муравьиного расплода [Zahn, 1958; Otto, 1962; Бахем, Лампхерт, 1983 и др.]. Этот же диапазон температур внутри гнезда муравьев группы *Formica rufa* получен в Беловежской пушче и нами [Дьяченко, 1979].

По-видимому, прекращение выращивания рабочих особей связано со снижением численности насекомых – основного компонента белковой пищи муравьев, а также с действием эндогенных стимулов подготовки к зимнему периоду. Обычно в середине октября муравьи прекращают хищническую деятельность и в ноябре уходят на зимовку вглубь муравейника. Конкретные сроки ухода муравьев в подземную часть гнезда зависят от внешних температурных условий конкретного года. Иногда при непродолжительных осенних заморозках они могут уйти вглубь муравейника, а затем с потеплением возобновить активную деятельность вне гнезда.

Все фазы активности муравейников совпадают в среднем у обоих видов во времени, поэтому в табл. 6-5 даны средние сроки для обоих видов. Но муравьи *F. polyctena* обычно опережают *F. rufa* на 3–5 дней. Они раньше пробуждаются весной и позже уходят на зимовку. Существует также разница в сроках наступления всех циклических изменений у слабых и мощных муравейников. Более мощные муравейники раньше начинают сезон активности и позже его заканчивают, имея в целом более длительный период активной жизнедеятельности. В целом, изменчивость сезонных и суточных биоритмов рыжих лесных муравьев зависят от погодных условий и, в первую очередь, от температуры окружающей среды.

У муравьев Беловежской пушчи прослеживается четкая закономерность в смене питания по сезонам. Ранней весной, сразу после пробуждения (обычно конец марта – первая декада апреля) муравьи обоих видов активно питаются березовым соком. В это время скопления муравьев возле трещин и порезов коры, из которых сочится сок, достигают толщины 1–2 см. Постепенно роль березового сока в питании муравьев падает, и они переключаются на падь тлей. С конца весны и до середины лета постоянно возрастает доля насекомых. В начале мая в добыче преобладают комары *Culicidae*, которых муравьи подстерегают на стеблях травянистых растений и ловят живыми. Со второй половины июля в добыче муравейника вновь начинает нарастать доля углеводов. На березах, как и весной, муравьи интенсивно посещают колонии *Symydobius oblongus* (Heyd.), на елях – *Cinara pineicola* Kalt. С начала октября, после прекращения хищнической деятельности и до самого ухода на зимовку

ку (конец октября – первая декада ноября), падь тлей остается единственным источником пищи муравьев. В это время оцепеневшие от холода муравьи остаются на колониях тлей даже ночью [Дьяченко, 1989, 2001].

В целом наши наблюдения показали, что конкретные сроки наступления регулярных событий годового цикла жизни рыжих лесных муравьев зависят от погодных условий и в первую очередь от температуры окружающей среды. В других климатических зонах сезонные биоритмы муравьев *Formica* ограничены теми же температурными и другими абиотическими параметрами [Астафьев, Семенов, 1970; Klark et al., 1972; Скрыльков, 1973; Мариковский, 1979; Плешанов, 1982; Длусский, 2001]. При этом имеются все основания признать, что климатические условия Беловежской пуцци являются благоприятными для данной группы муравьев.

Активная жизнедеятельность рыжих лесных муравьев от их пробуждения весной и до осеннего ухода на зимовку продолжается в условиях Беловежской пуцци 6–7 месяцев в году.

Суточные и сезонные биоритмы рыжих лесных муравьев в условиях Беловежской пуцци в целом близки таковым в Восточной и Центральной Европе [Длусский, 1967; Gösswald, 1971, 1985; Дьяченко, 1989, 2001]. Сама по себе строгая цикличность жизни муравьев Палеарктики входит в число важнейших специфических черт всей жизни муравьев в условиях умеренного климата [Feller, 1989; Heinze, Hölldobler 1994]. Для благополучного развития муравьиных популяций в районе исследования важно наличие достаточно продолжительного вегетационного периода (5–6 месяцев). При этом нами впервые прослежены сезонная динамика активности муравьев на кормовом участке, связанная с динамикой размеров самого кормового участка и зон посещения муравьями деревьев.

ГЛАВА 7.

РОЛЬ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПОВЕДНИКА

Во введении уже упоминалось, что муравьи издавна привлекают внимание специалистов, как важная в хозяйственном плане группа насекомых, доступный объект фаунистических и экологических исследований. Роль рыжих лесных муравьев в лесу весьма значительна и многогранна [Gösswald, 1951, 1976; Wellenstein, 1953, 1965; Гримальский, 1960, 1971; и др.].

7.1. Лесозащитная роль муравьев

Краткий обзор общих сведений о рыжих лесных муравьях биологической защите леса приведен в Главе 3 (раздел 3.1.5). Важно отметить, что большинство относящихся к этой тематике исследований проведены в действующих очагах вредителей во время их массового размножения. В таких ситуациях муравьи четко демонстрируют свою реактивность на пищу и быстро переключаются на ставший массовым вид насекомых [Длусский, 1967]. При этом успешность защиты крон деревьев от объедания зависит, в первую очередь, от достаточной мощности поселения муравьев для очищения насаждения от вредителя.

Специфика наших исследований заключается в том, что они проводились в основном в условиях отсутствия вспышек массового размножения хвое- и листогрызущих вредителей леса. Подобных исследований не так много [Gösswald, Kloft, 1956; Schwenke, 1957; Шарова, 1963], но они необходимы, чтобы понять общие принципы и базовые характеристики охотничьей активности и организации питания муравьев. При этом важно учитывать, что большая часть жизни каждого муравейника протекает именно в таких условиях.

Питание рыжих лесных муравьев в Беловежской пуше изучали с акцентом на их хищническую деятельность. На стационарных площадках в спелых (80–100 лет) сосновых и смешанных насаждениях с ранней весны (конец марта – начало апреля) до поздней осени (конец октября) проводилось изъятие белковой добычи у муравьев-фуражиров на кормовых дорогах. Изъятие добычи проводилось трижды в день по 20 минут на трех дорогах 11 муравейников *F. polyctena* с диаметром купола 106–223 см. Полученные сборы разбирались, и определялась их таксономическая принадлежность. Выбор в качестве основного модельного вида для этих исследований именно *F. polyctena* объясняется тем, что данный вид признан наиболее эффективным хищником среди рыжих лесных муравьев [Смаглюк, 1972; Малышев, 1975; Gösswald, 1981].

Большое значение для определения роли муравьев как энтомофагов имеет величина их *поисковой эффективности* (отношение числа фуражиров с белковой добычей к общему числу вышедших из гнезда фуражиров), которая имеет решающее значение в определении роли муравьев как энтомофагов. Когда массового размножения какого-либо вида насекомых нет, только 1,3% от общего количества вышедших на кормовой участок фуражиров возвращается в муравейник с белковой пищей. Это свидетельствует о том, что, во-первых, за пределами очага или вне периода массового размножения листо-хвоегрызущих вредителей охотничья деятельность муравьев требует значительных усилий, а во-вторых, что потенциальные возможности каждого муравейника гораздо выше, чем полученные нами фактические результаты. Ведь в очагах массового размножения вредителей поисковая эффективность муравьев возрастает многократно за счет их реактивности на пищу и более успешного поиска добычи при повторных выходах фуражиров на деревья с уже выявленным присутствием там большого числа жертв [Малышева, 1963; Schwedtfeger, 1970].

Впрочем, и в наших условиях муравьи собирают богатую добычу. Так, муравейник *F. polystena* с диаметром купола 100 см за один световой день собирает 13–14 тысяч насекомых общим весом 300–400 г. А при диаметре купола 200 см дневная добыча муравейника составляет уже более 18 тысяч или 1,3 кг насекомых. Для сравнения муравейник *F. rufa* с диаметром купола 100 см собирает за день 9–10 тысяч насекомых общим весом 250–300 г. Во всех рассмотренных здесь случаях пересчет собранной муравьями пищи идет на световой день (15 часов).

Поисковая эффективность муравьев зависит от наличия и характера распределения добычи и ее общей доступности, а также от погодных условий. Например, в сосняках муравьи *F. rufa*, приносящие белковую пищу, составляют в ясную погоду 2,0 % от общего числа возвращающихся фуражиров, а в дождливую – только 0,6%. У *F. polystena* эти же показатели в ясную погоду – 1,1%, а в дождливую – 0,75%. Для обоих видов эффективность муравьев в ясную погоду достоверно выше по третьему порогу достоверности.

Результаты таксономического анализа собираемой муравьями добычи приведены в табл. 7-1. Во всех исследованных вариантах основную часть белковой добычи рыжих лесных муравьев составляют насекомые, на долю которых приходится от 73,0% до 91,1% всех жертв. Паукообразные встречаются в добыче муравьев в пределах от 1,3% до 11,1%. Стоит отметить и значительную активность муравьев по сбору семян растений. В нашем случае муравьи собирали семена двух растений мирмекохоров – марьянника лугового (*Melampyrum pratense* L.) и овсяницы овечьей (*Festuca ovina* L.). На участке №6 семена овсяницы составляли 6,3 %, а марьянника – 9,5% всей добычи по числу экземпляров.

Таблица 7-1. Состав приносимых в гнездо компонентов в добыче рыжих лесных муравьев (%) в различных типах леса Беловежской пуши

Группы беспозвоночных	Типы леса					
	Сосняк мшистый		Сосняк черничный		Березняк черничный	Дубово-грабовое насаждение
	1	2	3	4	5	6
Насекомые						
Odonata	-	-	1,2	-	-	-
Coleoptera	23,9	25,9	27,8	20,4	20,6	11,8
Hemiptera	3,3	5,6	6,0	6,9	7,9	10,5
Lepidoptera	6,7	15,2	17,2	29,2	27,3	7,7
Diptera	31,5	25,1	14,8	14,2	17,0	7,6
Homoptera	2,9	3,4	1,1	-	-	0,3
Blattoptera	2,7	0,9	1,5	2,1	0,3	3,5
Hymenoptera	12,0	7,5	10,7	0,8	4,6	4,5
Neuroptera	-	0,5	-	0,2	0,3	0,3
Trichoptera	-	-	-	0,3	0,3	0,7
Raphidioptera	-	0,4	-	-	-	1,4
Dermaptera	-	-	-	-	0,4	-
Прочие насекомые	7,2	6,5	4,0	11,7	12,4	24,7
Всего насекомых:	90,2	91,0	84,3	85,8	91,1	73,0
Arachnoidea	5,4	1,3	2,5	4,6	8,9	11,1
Семена растений	4,4	7,7	13,2	9,6	-	15,9
Всего, %:	100	100	100	100	100	100

Изучение таксономического состава добычи муравьев показало, что в питании муравьев встречаются членистоногие 20–26 семейств семи отрядов из классов насекомых и паукообразных. При этом из отряда жесткокрылых общими для всех или большинства учетных площадок объектами питания являются щелкуны, усачи, божьи коровки, жужелицы, стафилиныды, долгоносики, листоеды (в основном, имаго, реже личинки). Но их роль в питании муравьев невелика и колеблется от 1,2% до 6,9% пищевых сборов. Из отряда Hemiptera обычными в добыче муравьев являются щитники (1,7–5,0%) цикадки до 2,8%. Из перепончатокрылых в добыче постоянно встречаются настоящие пилильщики (около 5%). Двукрылые встречаются в пределах от 7,6% до 31,5%, таракан лапландский – до 3%. Таким образом, при отсутствии массовых размножений листо-хвоегрызущих вредителей в питании муравьев встречаются в равной мере вредные и полезные виды (табл. 7-1).

По соотношению в сборах муравьев представителей различных трофических групп и компонентов (табл. 7-2) наибольшая доля приходится на фитофагов (от 22,0% до 56,0%). Примерно столько же среди приносимых беспозвоночных и хищников (от 17,6% до 56,8%). Однако в это число входят и трупы погибших на участке собственных фуражиров, которых также несут в гнездо и там съедают, ибо все муравьи – каннибалы. Трупы сотоварищей по гнезду составляют в отдельных муравейни-

Таблица 7-2. Соотношение различных компонентов в добыче рыжих лесных муравьев (%) в различных типах леса Беловежской пуши

Трофическая группа	Типы леса					
	Сосняк мшистый	Сосняк черничный	Березняк черничный	Дубово-грабовое насаждение		
Беспозвоночные						
Фитофаги	22,8	43,2	56,0	48,1	46,6	28,8
Хищники	56,8	36,0	24,2	17,6	26,7	25,7
Полифаги	5,0	4,2	1,9	2,5	1,5	3,6
Копрофаги	0,9	0,4	-	-	-	-
Некрофаги	0,4	-	-	-	-	-
Паразиты	1,7	0,4	-	0,4	0,6	-
Прочие, неопределенные	9,0	9,4	7,9	23,2	24,6	28,1
Всего беспозвоночных	96,6	93,6	90,0	91,8	100	86,2
Семена растений						
Овсяница овечья	-	-	-	3,0	-	5,5
Марьяник луговой	3,4	6,4	10,0	5,2	-	8,3

ках от нескольких до 25% от общего количества поступлений, что определяется ситуационной смертностью фуражиров в конкретной части кормового участка к моменту учетов. При исключении погибших собственных фуражиров из состава добычи, вес хищников снижается примерно на четверть. Остальные группы играют незначительную роль (рис. 7-1). Наличие разных трофических групп в питании муравьев, подчеркивает их высокую лабильность, как консументов.

Таким образом, в отсутствие вспышек массового размножения вредных насекомых в питании муравьев наблюдается в целом выровненная полифагия, по которой можно только косвенно судить о положительной роли рыжих лесных муравьев как энтомофагов. При этом, как уже отмечалось другими исследователями, муравьи быстро реагируют на колебания уровней численности отдельных групп в течение сезона увеличением доли этих групп в своей добыче [Шарова, 1963; Otto, 1970].

Сходная картина наблюдалась и в наших исследованиях. Так, на всех учетных участках обычными компонентами питания рыжих лесных муравьев были гусеницы чешуекрылых (сем. Geometridae до 16,8%, сем. Noctuidae до 8,4%) с достаточно выровненным уровнем изъятия от участка к участку. Однако эта картина круто изменилась на участках №4 и №5, где количество гусениц зимней пяденицы (*Operophtera brumata*) в пище муравьев возросло до 50,3%. Этот феномен получил свое объяснение на следующий, 1972 год, когда в упомянутых участках леса началась вспышка массового размножения данного вредителя. Иными словами, муравьи отреагировали уже на начальный этап нарастания чис-

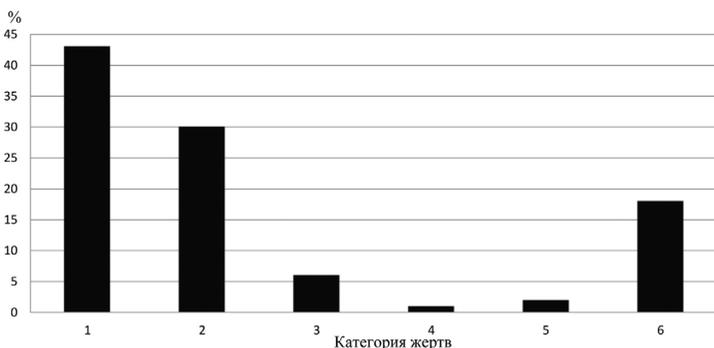


Рис. 7-1. Соотношение различных групп беспозвоночных в добыче рыжих лесных муравьев. Беловежская пуца, 1971–1972 гг. 1 – фитофаги; 2 – хищники; 3 – полифаги; 4 – копрофаги; 5 – паразиты; 6 – разные и неопределенные.

ленности пяденицы. Данные результаты вполне согласуются с точкой зрения Н.А. Смаглюк [1974] о возможности прогнозирования сроков вспышки массового размножения данных вредителей, используя в качестве маркеров количественные соотношения насекомых в добыче муравьев. Так как в лесах Беловежской пуши рыжие лесные муравьи на протяжении многих десятилетий имеют ярко выраженную и весьма устойчивую связь со смешанными и чистыми хвойными древостоями, их применение в борьбе с листогрызущими вредителями в условиях Пуши сомнительно. Более вероятно их использование в прогнозировании массового размножения ряда поднадзорных листогрызущих насекомых.

7.2. Взаимодействие муравьев со стволовыми вредителями (короедами)

По мнению Брунса [Bruns, 1960], муравьи могут косвенно воздействовать на скрытоживущих насекомых, так как вблизи муравейников охотно селятся птицы дуплогнездники, которые активно уничтожают стволовых вредителей. По-видимому, опираясь на подобные предположительные построения, стали появляться не основанные на реальных исследованиях предложения о применении рыжих лесных муравьев для борьбы со скрытоживущими стволовыми вредителями. В частности, Т.П. Садовникова [1984] предложила развешивать феромонные ловушки для привлечения и дезориентации жуков короеда-типографа (*Ips typographus* L.) над муравейниками, чтобы короеды стали для муравьев доступной пищей и последние могли их активно уничтожать. Была даже выпущена соответствующая инструкция, применение которой могло бы принести немалый вред престижу биологическому методу защиты леса. Поэтому данный вопрос потребовал специального изучения.

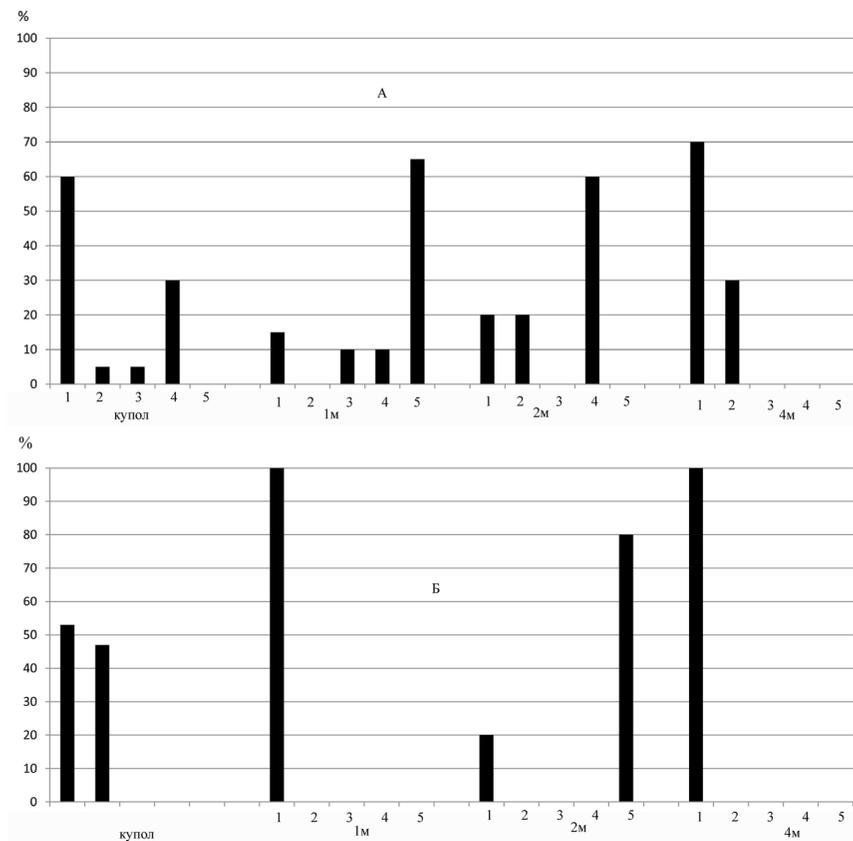


Рис. 7-2. Скорость реакции рыжих лесных муравьев на высаженных на различном расстоянии от гнезда жуков короеда-типографа; А – *F. rufa*; Б – *F. polystena*. 1 – <1 мин.; 2 – 1–3 мин.; 3 – 4–6 мин.; 4 – 7–10 мин.; 5 – >10 мин.

Для проверки возможности использования рыжих лесных муравьев для борьбы с типографом нами на территории Пущи в 1984 г. были проведены параллельные комплексные эксперименты на муравейниках *F. rufa* и *F. polystena*. Жуков типографа группами по 10–50 особей высаживали на поверхность купола муравейника и на кормовые дороги на различном расстоянии от гнезда. При этом регистрировали особенности взаимодействия муравьев с жуками, поведение тех и других, последовательность событий и конечный результат таких взаимодействий. Результаты проведенных экспериментов представлены в табл. 7-3, табл. 7-4 и на рис. 7-2, рис. 7-3.

Развешивание над муравейниками феромонных ловушек показало, что короеды не летят в них. Видимо, запах муравьиной кислоты, хорошо

Таблица 7-3. Скорость реакции рыжих лесных муравьев на жуков типографа на различном расстоянии от гнезда

Скорость реакции на королево	Местоположения выкладки жуков							
	Купол муравейника		1 м от гнезда		2 м от гнезда		4 м от гнезда	
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>
Мгновенная	18 /60,0	16 /53,3	4 /13,3	-	-	5 /16,7	-	-
Через 1-3 мин.	1 /3,3	14 /46,7	-	30 /100,0	6 /20,0	-	20 /66,0	30 /100,0
Через 4-6 мин.	1 /3,3	-	310,0	-	6 /20,0	-	10 /33,3	-
Через 7-10 мин.	10 /33,4	-	3 /10,0	-	-	-	-	-
Отсутствовала	-	-	20 /66,7	-	18 /60,0	25 /83,3	-	-
Экз. %	30 /100	30 /100	30 /100	30 /100	30 /100	30 /100	30 /100	30 /100

Таблица 7-4. Характер реакции рыжих лесных муравьев на жуков типографа на различном расстоянии от гнезда

Реакция муравьев на королево	Местоположения выкладки жуков							
	Купол муравейника		1 м от гнезда		2 м от гнезда		4 м от гнезда	
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyseta</i>
1. Жуков унесли в гнездо	59 /19,7	49 /16,3	-	30 /10,0	-	5 /1,7	-	20 /6,7
2. Жуков вынесли живыми из гнезда, с дороги или спрятали в подстилку	127 /42,3	251 /83,7	32 /10,7	150 /50,0	45 /15,0	-	300 /100,0	265 /83,3
3. Жуки свободно улетели или расплодильсь	114 /38,0	-	268 /89,3	120 /40,0	255 /85,00	295 /98,3	-	15 /5,0
Экз. %	300 /100	300 /100	300 /100	300 /100	300 /100	300 /100	300 /100	300 /100

Примечание: в числителе — фактическое количество жуков, в знаменателе — % от общего количества жуков в одной выкладке.

ощутимый вблизи крупных муравейников, нейтрализует привлекающий эффект аттрактанта. Опыты по заполнению короедом ловушек (30 повторностей) дали однозначно отрицательные результаты. Как правило, в течение получаса муравьи обнаруживали емкость, заполненную живой добычей (50–200 жуков), и затем за 1,5–2,0 ч. всех короедов извлекали из ловушек и выбрасывали в сторону от муравейника.

Обобщение результатов опытов показало, что реакция на короедов у *F. polycтена* была быстрее и компактнее во времени (1–3 мин.), чем у *F. rufa* (табл. 7-3) Такие же выводы правомочны в отношении агрессивности муравьев к жукам, так как при близких процентах оставшихся в живых жуков, среди выживших на муравейниках *F. rufa* превалировали самостоятельно разлетевшиеся, а на гнездах *F. polycтена* – удаленные муравьями короеды. В целом оказалось, что скорость и форма реагирования муравьев обоих видов на жуков слабо связана с удаленностью места их высадки от муравейника.

Характерно, что муравьи обнаруживали жуков лишь через несколько минут высадки последних, причем находили они их, как правило, случайно. После обнаружения муравьями подсаженных жуков события могли развиваться по нескольким сценариям, сходным образом протекавшими у обоих видов (табл. 7-4). Муравьи заносили короедов в гнездо, чтобы вскоре вынести их оттуда. Они относили жуков в сторону от гнезда или дороги и там выпускали живыми. Часть рабочих прятала жуков под листья или в подстилку, чтобы больше к ним не возвращаться. В абсолютном большинстве короеды после всех подобных манипуляций с ними муравьев оставались живыми и невредимыми. В ряде случаев, при высадке жуков в двух-четыре метрах от гнезда, муравьи вообще не проявили никакой реакции на присутствие короедов.

Таким образом, проведенные нами эксперименты с короедом-типографом, показали принципиальную неприемлемость протестированных рекомендаций Т.П. Садовниковой [1984] по использованию рыжих лесных муравьев в борьбе с короедом-типографом. Эти рекомендации не могут быть признаны пригодными к практическому использованию по нескольким причинам.

Во-первых, короеды не летят к крупным муравейникам, а подлетев, не садятся на купол гнезда из-за резкого отпугивающего запаха муравьиной кислоты;

во-вторых, муравьи реагируют на выпущенных на дорожку жуков не сразу, а лишь через 5–7 минут, то есть с опозданием, вполне достаточным для того, чтобы жуки могли разлететься, уползти с муравьиной дороги или спрятаться (рис. 7-2);

в-третьих, короеды являются непривычной и непригодной для муравьев пищей (хитиновый покров защищает от укусов муравьев и от воздействия муравьиной кислоты). Муравьи в абсолютном большинстве

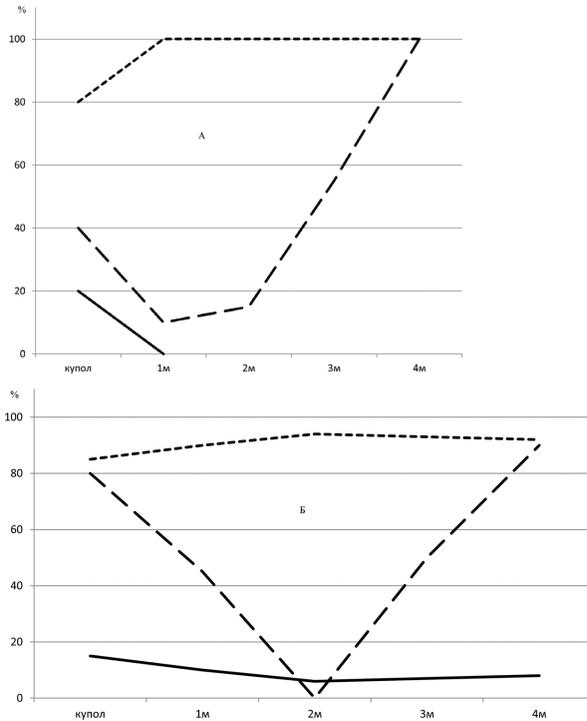


Рис. 7-3. Реакция муравьев на жуков короеда-типографа, выложенных на различном расстоянии от муравейника; А – *F. rufa*; Б – *F. polystena*. Сплошная линия – жуки внесены в гнездо; мелкий пунктир – процент жуков, оставшихся в живых; крупный пунктир – в том числе выброшенных муравьями.

случаев поначалу агрессивно набрасываются на жуков, но лишь выносят их за пределы муравейника или подальше от своего гнезда живыми и невредимыми (рис. 7-3) [Дьяченко, 1990].

7.3. Сбор пади тлей

Изучение вопроса трофобиоза рыжих лесных муравьев с тлями имело вспомогательный характер и имело целью решение двух конкретных задач. Во-первых, важно было оценить получаемый муравьями поток пади в течение сезона, в годичном цикле, что необходимо для общей оценки роли рыжих лесных муравьев в лесных биогеоценозах Беловежской пущи. И, во-вторых, без сравнения специфики связи с тлями муравьев *F. rufa* и *F. polystena*, их сравнительная характеристика как модельных видов нашего исследования останется явно неполной.

В количественном отношении падь Hemiptera занимает в питании рыжих лесных муравьев главенствующее положение, о чем говорят дан-

Таблица 7-5. Интенсивность посещения рыжими лесными муравьями тлей в сосняках мшистом и черничном, $M \pm m$, особей/5 минут

Количество муравьев:	Вид муравьев	Статистические показатели				
		Лето		Осень		
		$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	t^1
Идущих за падью	<i>F. rufa</i>	103±5,49	9,2	15±1,02	3,5	15,8
	<i>F. polyclteta</i>	210±9,60		20±0,79		19,7
Возвращающихся с падью	<i>F. rufa</i>	53±2,75	5,9	10±1,02	5,2	14,7
	<i>F. polyclteta</i>	162±7,80		17±0,92		18,5

Примечание: t – критерий достоверности различия активности разных видов; t^1 – критерий достоверности различия различия активности одного и того же вида летом и осенью одного года.

ные по соотношению различных компонентов в пище муравьев (в течение суток и по сезонам) [Horstmann, 1970, 1974]. Глубокие трофобиотические связи муравьев с выделяющими падь тлями, способствовали развитию поведения муравьев и стабилизации экономики муравейника [Брайен, 1986; Новгородова, 2001]. По мнению ряда авторов, падь, привлекая муравьев к колониям тлей, способствует их хищнической деятельности на тех деревьях, где они доят тлей [Schwenke, 1957; Малышева, 1963; Wellenstein, 1965; Гринфельд, 1978]. Как установил П.И. Мариковский [1971], муравьи поддерживают стабильность численности тлей и их врагов, и в связи с этим предупреждают вредные для лесного и сельского хозяйства катастрофические массовые размножения тлей.

Результаты летних и осенних учетов интенсивности посещения рыжими лесными муравьями колоний тлей *Cinara* летом и осенью приводятся в табл. 7-5. Как и по другим показателям, фуражиры *F. polyclteta* и падь собирают значительно эффективнее, нежели *F. rufa*. У первого вида летом с падью возвращается в гнездо 77,1%, осенью – 85,0% от общего числа сборщиков пади, тогда как у второго – соответственно лишь 51,4% и 66,7%. Если перевести приведенные в табл. 7-5 данные на время сбора пади в течение дня (примерно 10 ч), то получится, что муравьи *F. rufa* летом собирают за месяц с одного дерева 6,5 кг, а осенью – 1,3 кг медвяной росы; а *F. polyclteta* – соответственно 8,6 кг и 1,5 кг медвяной росы. В сосняке черничном у *F. polyclteta* эти цифры значительно и достоверно выше (табл. 7-6) – соответственно 11,6 кг за летний месяц и 6,5 кг пади за осенний месяц. Кроме того, необходимо учесть, что в данной колонии особи каждого муравейника посещали тлей в среднем на трех деревьях. В связи с чем и общие сборы пади значительно больше приведенных в таблице цифр.

Из общих моментов здесь, безусловно, интересен тот факт, что при общем для обоих видов муравьев осеннем сокращении абсолютного количества действующих сборщиков пади, осенью процент муравьев, возвращающихся в гнездо с падью, возрастает по сравнению с летом.

Таблица 7-6. Интенсивность посещения тлей муравьями комплекса муравейников *F. polystena* в сосняке черничном, $M \pm m$, особей/ 5 минут.

Количество муравьев	лето	осень	t'
	$M \pm m$	$M \pm m$	
Идущих за падью	233±18,8	118±11,4	5,5
Возвращающихся с падью	135±8,73	77±6,08	5,4

7.4. Воздействие на лесной растительный покров и почву

Благоприятное воздействие лесных муравьев на почву известно давно. В частности, показано, что роющая деятельность муравьев способствует доступу воздуха к корням растений [Нефедов, 1930; Димо, 1955]. По наблюдениям Длусского Г.М. с соавторами, муравьи в пустыне выполняют ту же роль по механическому перемешиванию почвы, что дождевые черви в других климатических зонах. Кроме того, они являются индикатором почвенных условий в пустыне [Длусский и др., 1989]. Муравьи положительно влияют на химический состав почвы. В частности, они обогащают почву углеродом и азотом [Соколов, 1957; Гримальский, 1960; Малоземова, 1970; Павлова, 1977; Зрянин, 1998]. Под воздействием муравьев изменяется pH почвы от кислой до слабощелочной [Крупенников, 1951; Jakubczyk et al., 1972; Хавкина, Купянская, 1972; Малоземова, Корума, 1973]. В каштановых и солонцово-солончаковых почвах юго-восточного Забайкалья муравьи усиливают процессы рассоления и в нижней границе способствуют накоплению карбонатов [Жигульская, 1966].

Как показали проведенные в Беловежской пушке учеты гнезд рыжих лесных муравьев, оба модельных вида явно тяготеют к вырубкам, опушкам, просекам, где в растительных сообществах много сорняков и растений опушечно-полянной свиты [Дьяченко, 1989]. В целом флористический состав окружающего гнездо фитоценоза таких биотопов почти не отличается от такового возле муравейников.

Но и здесь в общей массе встречаются растения, которые обнаруживают определенное тяготение к муравейникам. В Беловежской пушке к гнездам рыжих лесных муравьев тяготеет 31 вид цветковых растений, в основном нитрофилы из родов *Viola*, *Rubus*, *Urtica*, *Polygonum* и др. К муравейникам тяготеют общие для нескольких типов леса виды растений: раkitник русский, перловник поникший, ожика волосистая, марьяник луговой, полевица обыкновенная, полевица белая, осока мохнатая, щавелек малый, горец вьюнковый и овсяница красная. Другая группа растений обильна вблизи муравейников лишь в отдельных типах леса, как например, облигатные нитрофилы – крапива двудомная, малина, иванчай, горец птичий и др. – и факультативные нитрофилы – золотая розга, льнянка обыкновенная, пастушья сумка, вьюнок полевой и др. К мура-

Таблица 7-7. Растения, тяготеющие к муравейникам (+) или избегающие (-) их в разных типах леса в Беловежской пушке

Виды растений	Сосняк черничный	Сосняк брусничный	Сосняк вересковый	Сосняк кисличный
Лесные растения				
Черника <i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-		-
Ракитник русский <i>Cytisus ruthenicus</i>	+	+	+	
Овсяница овечья <i>Festuca ovina</i>			+	
Костяника <i>Rubus saxatilis</i>	+			
Перловник поникший <i>Melica nutans</i>	+	+	+	
Ожика волосистая <i>Luzula pilosa</i>	+	+	+	+
Фиалка <i>Viola canina</i> , <i>V. riviniana</i> , <i>V. mirabilis</i>	+		+	+
Золотая розга <i>Solidago virgaurea</i>			+	
Ястребинка волосистая <i>Hieracium pilocella</i>	-	-		
Марьянник луговой <i>Melampyrum pratense</i>	+	+		
Малина <i>Rubus idaeus</i>	+			
Осока пальчатая <i>Carex digitata</i>				+
Осока удлиненная <i>Carex elognata</i>				+
Растения вырубок и опушечно-полянной свиты				
Подмаренник мягкий <i>Galium mollugo</i>	+			
Иван-чай <i>Chamaenerion angustifolium</i>	+			
Мятлик узколистный <i>Poa angustifolia</i>	+	+		
Полевица обыкновенная <i>Agrostis vulgaris</i>	+	+	+	+
Мятлик луговой <i>Poa pratensis</i>				+
Крапива двулистная <i>Urtica dioica</i>	+			
Осока мохнатая <i>Carex hirta</i>	+	+		+
Осока заячья <i>Carex leporina</i>				+
Сорные растения				
Льнянка обыкновенная <i>Linaria vulgaris</i>	+		+	
Щавелек малый <i>Rumex acetosella</i>	+	+	+	+
Пырей ползучий <i>Agropyron repens</i>	+			
Горец вьюнковый <i>Polygonum convolvulus</i>	+	+		
Горец птичий <i>Polygonum aviculare</i>				+
Вьюнок полевой <i>Convolvulus arvensis</i>				+
Пастушья сумка <i>Capsella bursa-pastoris</i>				+
Мокрица <i>Stellaria media</i>				+
Всего: 33 вида				

вейникам приурочены фиалки, подмаренник мягкий, мятлики луговой и узколистный и др. (табл. 7-7).

Некоторые из выделенных в учетах виды встречаются исключительно вблизи муравейников и отсутствуют в окружающем растительном сообществе, например, осока удлиненная и фиалка удивительная. Во многих случаях подобным способом распространены малина, крапива, иван-чай и сорняки: горец вьюнковый, пастушья сумка.

Несколько удивляет распределение черники *Vaccinium myrtillus* L. В черничных типах сосняков и в чернично-кисличной ассоциации, где черники много, возле муравейников ее встречается относительно меньше. В сосняках брусничных и вересковых, где этот вид менее обилен, он встречается возле муравейников в тех же количествах, что и в фоне. А в березняке черничном муравейники становятся местами наиболее обильного произрастания этого кустарничка. Создается впечатление, что *Vaccinium myrtillus* распределена в зонах действия муравейников в регулируемых муравьями количествах.

Рыхлость почвы на краю гнездового вала в 2–3 раза превышает таковую в контроле, что благоприятствует прорастанию попавших на земляной вал муравейника семян растений. При этом вал молодых растущих муравейников чаще всего зарастает злаками, а на валах старых, долго существующих на одном месте гнезд преобладают нитрофилы [Дьяченко, 1989; Дьяченко, Русакова, 1996].

Химический анализ почвы вблизи муравейников объясняет приуроченность к ним растений нитрофилов: гумусовый слой под гнездом и вблизи муравейника имеет толщину 12–15 см, а на расстоянии 1 м от гнезда – всего 3–4 см. Содержание азота на гумусовых пятнах составляет 0,5–0,8 мг/ на пробу, в фоновой почве 0,1–0,2 мг/на пробу. На краю земляного вала муравейника зольность лесной подстилки достигает 45,2%, а в метре от края вала – всего лишь 15,2%.

К.А. Куркин [1976] установил, что продолжительная деятельность муравьев оказывает влияние на смену растений вблизи муравейников. Так, вначале на муравейнике доминируют злаки, которые постепенно меняются нитрофиллами, при этом растительность вблизи муравейников становится резко отличной от окружающего фона. Данная особенность успешно используется при картировании гнезд рыжих лесных муравьев [Длусский 1967]. В Пуще нами произведено описание растительности на 97 муравейниках обоих модельных видов (в т. ч. 68 гнезд – *F. polyctena*, 29 – *F. rufa*). Оказалось, что на земляном валу и в непосредственной близости от гнезда у молодых муравейников с $d = 50–80$ см (35 гнезд или 36,1% от общего числа гнезд в учете) произрастают злаки. На 18 муравейниках (18,5%) с $d = 85–100$ см преобладает смешанная растительность, состоящая из злаков и нитрофилов. На более крупных муравейниках с $d = 105–180$ см (44 гнезда, 45,4%) преобладают нитрофилы. То есть, по составу растительности на муравейнике можно косвенно судить и о его возрасте.

R. Sernander [1906] сообщает в своей монографии, что в Европе муравьи распространяют семена более 800 растений. В литературе имеются сведения, что у семян, распространяемых муравьями, имеются специальные выросты «мюллеровы тельца» или «элайосомы», которые содержат питательные вещества, привлекающие муравьев. Муравьи приносят семена в муравейник, отгрызают элайосомы, а семена выбрасывают [Sernander, 1906; Stanger, 1933, Горб, Горб, 1998]. В наших учетах приносимые в муравейники добычи семена растений-мирмекохоров также занимают заметное место в рационе обоих видов рыжих лесных муравьев (см. 7.1.).

По нашим данным, на территории Беловежской пуши не наблюдается различий в приуроченности растительности между муравейниками *F. rufa* и *F. polyctena*.

7.5. Использование муравьев позвоночными животными и защита муравейников

По мнению многих авторов, муравьи играют значительную роль в питании ряда позвоночных [Строков, 1966; Булахов, 1975; Лиховидов, Отугов, 1975]. Муравьи становятся пищей для многих лесных птиц, которые часто склевывают муравьев прямо с дорог и на ветвях деревьев (синицы, скворцы, дятлы). Рядом авторов было доказано, что муравьиные куколки являются неотъемлемым пищевым компонентом молодняка тетеревиных птиц [Никульцев, 1963; Рыковский, 1964]. Учеты муравейников рыжих лесных муравьев на трех глухариных токах в старовозрастных сосняках черничных (*Pinetum myrtillosum*) и осоково-сфагновых (*Pinetum caricoso-sphagnosum*) Беловежской пуши показали, что их плотность на глухариных токах и в прилегающих к ним участках является оптимальной для обитания глухаря. Зимой 1972 г. в Пуше отмечен единственный случай повреждения муравейника куницей.

В Беловежской пуше основными врагами рыжих лесных муравьев являются дятлы и кабаны, тогда как в антропогенных ландшафтах 55–90% всех разорений муравейников происходит по вине людей [Длусский, 1967; Малоземова, Малоземов, 1988; Wuorenrinne, 1989].

Постоянные наблюдения за муравейниками, систематически в той или иной степени разрушаемыми этими видами животных, проводились нами в течение 15 лет. Регулярные весенние и осенние осмотры 150–200 муравейников показали, что этими животными систематически повреждаются все гнезда с диаметром купола 90–400 см – это около 65% всех муравейников, встречающихся в данном лесном массиве. Дятлы питаются муравьями в зимнее время и, добираясь до них, проделывают в гнездах глубокие ходы. Кабаны регулярно разрушают муравейники поздней осенью и ранней весной, когда муравьи малоподвижны из-за низких температур. Зимой они устраивают в муравейниках лежки. Тем не менее, численность муравейников на протяжении 3-х десятилетий (ранее никаких исследований по муравьям в Пуше не проводилось) держится на довольно стабильном уровне.

Установлено, что крупные муравейники в большинстве случаев быстро оправляются после разовых даже сильных повреждений, нанесенных дятлами и даже крупными животными [Гримальский, Этин, 1980; Захаров, 1998]. Однако в Беловежской пуше, равно как и в других регулярно исследуемых на этот предмет лесных массивах, происходят систематические повреждения муравейников позвоночными. Все крупные муравейники с диаметром купола 120–400 см (85% наблюдаемых гнезд) осенью или весной систематически повреждаются дятлами и кабанами (последние часто почти полностью разрушают купол). Вследствие таких разрушений муравейники претерпевают одну из трех метаморфоз:

1) Муравьи отстраивают гнездо на прежнем месте и в прежних размерах; 2) Гнездо строится на новом месте в 3–10 м от прежнего местонахождения; 3) Полностью разрушенный муравейник служит основой для нового (вторичного) гнезда [Дьяченко, 1999а, 1999б].

При восстановлении гнезда на прежнем месте оба вида тратят в 3–5 раз больше времени на восстановление муравейника после поломки его кабанями, чем дятлами. При этом муравьи *F. polyctena* любые повреждения устраняют в среднем в 2 раза быстрее, чем *F. rufa*. Пока муравейник активный и имеет многочисленное население, восстановление вторичного гнезда на исходном валу происходит быстро, а семья остается на III–IV этапах своего развития. Восстановление при этом начинается сразу после пробуждения всего муравейника. При осенних разрушениях вторичные гнезда отрождаются только на следующее лето, а иногда и год спустя. Полностью по следам ежегодной поломки гибнет немногим более 1% муравьиных гнезд.

В ходе многолетних наблюдений за поведением муравьиных семей в условиях регулярных поломок крупных гнезд кабанями сформулирована **гипотеза о защитной роли погруженных гнезд**. Гипотеза основывается на нескольких фактах: С одной стороны, кабаны не трогают погруженные гнезда. По своим условиям Беловежская пуца – регион, оптимальный для сооружения рыжими лесными муравьями погруженных гнезд, – высокая встречаемость (более 12,0%) погруженных гнезд является характерной особенностью рыжих лесных муравьев Беловежской пуцы. Здесь важно отметить, что это происходит в условиях, когда дятлы и кабаны ежегодно повреждают более 80% крупных муравейников, чаще всего с диаметром купола $d > 90$ см. В то же время, это минимальный размер, при котором рыжие лесные муравьи начинают строить погруженные гнезда.

Учитывая, что муравейники с диаметром купола 90 см и более разрушаются кабанями и дятлами чаще всего, можно предположить, что в оптимальных для поселения биотопах муравьи наиболее часто строят именно погруженные гнезда с целью защиты их от разрушения, а одной из основных причин строительства погруженных гнезд в условиях Пуцы и является защита муравейников от поломок их кабанями.

В Беловежской пуце прежде всего необходимо защитить муравейники от кабанов, так как плотность популяции этих животных здесь достаточно высокая (по данным охотничьего отдела, около 16,5 особей на 1 тыс. га). При этом важным моментом всей защитной компании был подбор подходящей для наших целей конструкции защитной ограды.

Для защиты муравейников в наших лесах применяются деревянные изгороди трех типов: 1) жердяной забор; 2) штакетный забор; 3) изгородь типа шалашика. Всего в Беловежской пуце было огорожено около 1000 муравейников. При этом эффект от установки ограждений разных типов оказался различным.

Наименее пригодной оказалась изгородь-шалашик. Почти повсеместно, где гнезда были огорожены таким способом, муравьи выходили за пределы ограды или покрывали ее собственным строением сверху. Сходная ситуация наблюдалась и со штакетным забором, одну из сторон которого муравьи обычно встраивают в свое гнездо.

Там, где муравейники (особенно небольших размеров) защищены заборчиками из жердей, такие явления не наблюдаются. Этот тип изгороди можно считать единственно правильным. При том, что он не менее надежен чем штакетный, он редко стимулирует муравьев к смещению гнезда внутри ограды, а также экономически выгоднее, так как требует меньше времени и строительного материала на строительство.

Жердяной забор в целом надежно защищает муравейники от поломок их кабанями. Но изредка встречаются поврежденные гнезда и среди огороженных таким способом (в среднем, около 5–6%). Такие явления наблюдаются преимущественно в малоснежные зимы и при низком расположении заборчиков. В обоих случаях кабаны имеют возможность забираться во внутрь ограды через верх. Покидая муравейник, кабаны часто разламывают ограду изнутри, независимо от ее конструкции.

Многолетние наблюдения (на примере 1000 огороженных муравейников) показали, что изгородь выполняет защитную функцию при условии, если располагать ее в 3–4 жерди на высоту до 90 см и на расстоянии 80–100 см со всех сторон от земляного вала. При огораживании небольших растущих муравейников (с $d = 40–60$ см) изгородь надо периодически менять и увеличивать, чтобы не препятствовать естественному росту гнезда, иначе муравейник переместится за пределы изгороди.

Заключение

Данная книга – результат тридцатилетних исследований экологии рыжих лесных муравьев, впервые проведенных в регионе, где у муравьев сохранились естественные, исторически сложившиеся связи со всеми компонентами лесных биогеоценозов.

В семи главах данной книги рассмотрены различные аспекты экологии модельных видов муравьев в лесах Беловежской пуши. Сюда относятся: состав муравьев *Formica* и особенности ландшафтно-биотопического распределения модельных видов – *F. rufa* и *F. polystena*, связь поселений этих видов с лесными формациями и типами леса, возрастом и полнотой древостоев. К числу базовых популяционных характеристик муравьев относятся размерная и функциональная структура поселений, этапы их развития и биологические ритмы (суточные и сезонные циклы) активности. И, наконец, проработаны некоторые существенные моменты, связанные с ролью рыжих лесных муравьев в жизни лесного сообщества. В частности, представляется принципиально важным исследование специфики взаимодействия рыжих лесных муравьев с жуками короеда-типографа, позволившее избежать реализации прожектов, безответственных и необоснованных по сути, которые могли бы причинить значительный ущерб репутации биологического метода защиты растений и рыжих лесных муравьев как энтомофагу в лесозащите.

В результате проведенных многолетних исследований показано, что популяции рыжих лесных муравьев Беловежской пуши характеризуются:

- высоким процентом активных и наиболее жизнеспособных муравейников, размерной структурой популяций с преобладанием муравейников наиболее активных и быстро растущих размерных классов (этапов развития);
- хорошими потенциальными возможностями воспроизводства популяции и расселения муравьев в насаждениях, на что указывает высокий процент успешно развивающихся отводков-первогодков по всему Национальному парку;
- сбалансированными естественными связями между муравьями и их жертвами, а также и между муравьями и позвоночными – традиционными потребителями муравьев, что позволяет муравьям успешно существовать и во время вспышек массового размножения насекомых-жертв, и в периоды, когда таких вспышек нет.

Все это указывает на длительную и устойчивую положительную связь муравьев с лесными сообществами Беловежской пуши, а также подтверждает пространственно-временную устойчивость фитоценозов данного лесного массива. При этом мы вправе оценивать сложившуюся в Пуще размерно-функциональную структуру муравьиных поселений, как ре-

зультат длительного существования этих поселений в условиях заповедного леса с крупными участками высоковозрастных насаждений, в которых десятилетиями шло саморазвитие комплексов муравейников. И тогда такие феномены, как регулярно встречающиеся по всему массиву муравейники-гиганты и необычно большое число погруженных гнезд, могут оказаться не какими-то исключениями, а вполне закономерными этапами длительного саморазвития отдельных муравейников и их локальных группировок в определенных условиях.

Еще одним важным результатом проведенных исследований является получение сравнительных рядов данных по двум модельным видам рыжих лесных муравьев – *F. rufa* и *F. polyctena*. Столь детального сопоставления двух близких видов по большому числу сравниваемых параметров и в течение тридцати лет в настоящее время в мирмекологической литературе нет. Данный аспект затрагивается в каждой главе книги, вырисовывая черты сходства и различия этих видов. При определенных размерных индивидуальных преимуществах рабочих особей *F. rufa*, этот вид проигрывает практически по всем характеристикам на уровне семьи или комплекса муравейников. Гнезда *F. rufa* оказываются мельче таковых у *F. polyctena*, населения в них меньше, активность ниже. Соответственно гигантские муравейники отмечены почти исключительно у *F. polyctena*, у этого же вида часты группировки гнезд, тогда как у *F. rufa* преобладают одиночные гнезда. Но при этом оказалось, что у *F. rufa* значительно прочнее связи с древесным ярусом леса и с колониями тлей в этом ярусе.

Когда речь идет об изучении объектов, подобных рыжим лесным муравьям с их сложной биологией, многолетними муравейниками, сетью дорог, десятками посещаемых деревьев и системами взаимосвязанных гнезд, очень трудно поставить точку. Всегда остаются какие-то недостаточно изученные вопросы, возникают новые проблемы и задачи. Со временем происходит постепенная смена наиболее актуальных тем и выявляется недостаточная глубина ранее полученных знаний, возникают и выходят на первый план новые научные и научно-прикладные задачи. Можно лишь надеяться, что созданный в ходе выполненных нами работ задел будет полезен и интересен для новых исследователей и когда-нибудь он сможет послужить основой для организации новых исследований муравьев в заповедных лесах Беловежской пуши.

ЛИТЕРАТУРА

- Анциферов В.М. 1973. Биотопическое распределение муравьев северного склона Заильского Алатау // Труды зап-ка. Алма-Ата. Вып.3. С. 22–34.
- Апостолов Л.Г., Лиховидов В.Е. 1973. Влияние рыжих лесных муравьев на куколок зеленой дубовой листовертки в условиях Юго-Восточной Украины // Экология. №2. С.106–107.
- Апостолов Л.Г., Лиховидов В.Е., Отюгов Б.В. 1975. Снижение рыжими лесными муравьями численности дубовой зеленой листовертки на юго-востоке УССР // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.14–17.
- Арнольд Н.М. 1902. Каталог насекомых Могилевской губернии. СПб. 150 с.
- Арнольди К.В. 1937. Жизненные формы у муравьев // ДАН СССР. Т.16. №6. С.343–345.
- Арнольди К.В. 1968. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины // Зоол. журнал. Т.47. №8. С.1155–1178.
- Арнольди К.В., Гримальский В.И., Демченко А.В., Дмитриенко В.К., Захаров А.А., Кипятков В.Е., Кулянская А.Н., Резникова Ж.И. 1979. Изучение экологии муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы VI Всес. мирмекологического симпозиума. Тарту. С.156–171.
- Арнольди К.В., Длусский Г.М. 1978. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука. Т.3. ч.1. С.519–556.
- Астафьев В.М., Семенова В.С. 1970. Суточный и сезонный ритм активности муравьев *Formica rufa* L. и *Lasius alienus* F. в условиях Среднего Поволжья // Материалы по генетике, селекции, энтомологии. Ученые записки Куйбышевского пед. инта. Куйбышев. Вып.80. С.58–67.
- Блинов В.В. 1984. Новые для фауны Белоруссии виды муравьев // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. Минск. № 5. С.113–115.
- Блинов В.В. 1985. Муравьи юга Белоруссии // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. Минск. № 6.
- Брайен М. 1986. Общественные насекомые. Экология и поведение. М.: Мир. 400 с.
- Булахов В.Л. 1975. Роль муравьев в питании позвоночных животных в лесных биогеоценозах степной зоны Украины // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.62–66.
- Василевич В.И., Рубинштейн В.З. 1974. О связях муравьев рода *Formica* с характером растительного покрова // Экология. №4. С.61–68.
- Гельтман В.С., Романовский В.П. 1971. Положение Беловежской пушчи в системе геоботанического и лесорастительного районирования территории Белоруссии и Польши // Беловежская пушча. Исследования. – Минск: Ураджай. Вып.4. С.3–9.
- Голосова М.А. 1981. Видовой состав муравьев и их стациальное распределение в Свердловском лесничестве Щелковского учебно-опытного лесхоза // Научные труды МЛТИ. Вып.137. С.147–152.
- Голосова М.А. 1998. Изменение состояния комплексов северного лесного муравья (*Formica aquilonia*) в подмосковных ельниках // Успехи соврем. биологии. Т.118. №3. С.306–312.
- Голосова М.А., Захаров А.А. 1974. Эффективность воздействия муравьев *Formica rufa* на дубовую зеленую листовертку // Лесоведение. №1. С.37–42.

- Горб Е.В., Горб С.Н. 1998. Мирмекохория в широколиственном лесу: влияние муравьев на изъятие семян // Муравьи и защита леса. Материалы X Всеросс. мирмекологического симпозиума. М. С.25–27.
- Гримальский В.И. 1960. О роли рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*) в лесных биоценозах на Левобережном полесье Украины // Зоол. журнал. Т.39. №3. С.394–398.
- Гримальский В.И. 1971. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М.: Лесная промышленность. 136 с.
- Гримальский В.И. и др. 1972. Распространение и эффективность лесных муравьев в Белоруссии // Лесохозяйственная наука и практика. Минск. Вып.22. С.78–85.
- Гримальский В.И. 1975. Роль малого лесного муравья в снижении численности соснового шелкопряда // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.22–26.
- Гримальский В.И. 1975а. Сравнительное действие муравьев и антибиоза сосны на динамику численности соснового шелкопряда // Лесохоз. науч. и практика. Минск. С.136–142.
- Гримальский В.И. 1975б. Влияние медведей на муравьев рода *Formica* в Березинском заповеднике // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.74–77.
- Гримальский В.И., Лозинский В.А. 1979. Муравьи как энтомофаги листоедов и божьих коровок // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. Тарту. С.12–14.
- Гримальский В.И., Малий Л.П. 1971. Эффективность уничтожения звездчатого пилильщика-ткача различными видами муравьев // Тр. Бел.НИИЛХ. Вып.21. С.123–126.
- Гримальский В.И., Малышева М.С. 1972. Рыжие лесные муравьи в лесах Крыма // Республ. Міжвід темат. наук. С.43–44.
- Гримальский В.И., Малышева М.С. 1975. О влиянии муравьев на антибиоз сосны // Экология. №2. С.80–82.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И. 1988. Роль муравьев в комплексной системе профилактических мероприятий по лесозащите в Белоруссии // Биол. основы использования полезных насекомых. М. С.14–16.
- Гринфельд Э.К. 1939. Экология муравьев заповедника «Лес на Ворскле» // Уч. зап. Ленинградского ун-та. Сер. биол. Т.28. №7. С.207–257.
- Гринфельд Э.К. 1941. Воздействие муравьев на реакцию почвы // Зоол. журнал. Т.20. №1. С.100.
- Гринфельд Э.К. 1961. Возникновение симбиоза у муравьев и тлей // Вестник ЛГУ. Сер. биол. Т.15. №3. С.73–84.
- Гринфельд Э.К. 1969. К методике исследования пади тлей, собираемой муравьями // Вестник ЛГУ. Сер. биол. Т.9. №2. С.23–27.
- Гринфельд Э.К. 1978. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. 204 с.
- Димо Н.А. 1955. Из наблюдений за муравьями // Наблюдения и исследования по фауне почв. Кишинев. С.5–16.
- Длусский Г.М. 1963. Задачи дальнейшего изучения муравьев в целях использования их для борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства // Симп. по использованию муравьев. Тез. докладов. М. С.4–6.
- Длусский Г.М. 1964. Муравьи подрода *Coptoformica* рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) СССР // Зоол. журнал. Т.43. №7. С.1026–1040.
- Длусский Г.М. 1965. Методы количественного учета почвообитающих муравьев // Зоол. журнал. Т.44. №5. С.716–728..

- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 237 с.
- Длусский Г.М. 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica* // Физиол. и популяцион. экология животных. Саратов. №6/8. С.13–36.
- Длусский Г.М. 1987. Региональное фаунистическое картирование // Муравьи и защита леса. Материалы VIII Всеросс. мирмекологического симпозиума. Новосибирск. С.78–81.
- Длусский Г.М. 2001. Сезонная динамика развития семей *Formica candida* в изолированной болотой популяции // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.69–71.
- Длусский Г.М., Ивлиев Л.А., Кащеев М.А. 1971. Роль северного лесного муравья (*Formica aquilonia*) в приморских очагах размножения пихтовой листовертки-толстушки (*Choristoneura murinana* Hb.) // Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск. С. 43–45.
- Длусский Г.М., Купянская А.Н. 1972. Численность и биомасса муравьев как показатель их значения в лесах Приморья // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. №7 (110). С.20–23.
- Длусский Г.М., Смирнов Б.В. 1968. Рекомендации по использованию муравьев с вредителями леса. М.: Лесная промышленность. 24 с.
- Длусский Г.М., Союнов О.С., Забелин С.И. 1989. Муравьи Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 122 с.
- Дмитриенко В.К. 1964. Распределение муравьев по типам леса в сосняках юго-западного Приангарья // Исслед. методов борьбы с вредителями сельск. и лесн. х-ва. – Новосибирск. С.133–141.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 219 с.
- Дмитриенко В.К., Дрянных Н.М., Петренко Е.С. 1975. Последствия контактов муравьев с личинками насекомых // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.26–31.
- Дьяченко Н.Г. 1972. Муравьи рода *Formica* в лесах Беловежской пуши // Беловежская пуца. Исследования. Минск. Вып.6. С.142–145.
- Дьяченко Н.Г. 1973. Состав корма муравьев рода *Formica* в лесах Беловежской пуши // Беловежская пуца. Исследования. Минск. Вып.7. С.201–210.
- Дьяченко Н.Г. 1975. О видовом составе муравьев Беловежской пуши // Беловежская пуца. Исследования. Минск. Вып.9. С.164–167.
- Дьяченко Н.Г. 1989. Муравьи рода *Formica* Беловежской пуши и их роль в экосистемах // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Воронеж: ВЛТИ. 24 с.
- Дьяченко Н.Г. 1990. Типы гнезд рыжих лесных муравьев *F. rufa* и *F. polyctena* в Беловежской пуше // Мат. научн.-практ. Конф., посв. 50-летию регулярных исследов. в Беловежской пуше. Минск. С.180–181.
- Дьяченко Н.Г. 1990а. Отношение рыжих лесных муравьев к кородеу-типографу (*Ips typographyus*) как пищевому объекту // Успехи энтомологии в СССР. Насекомые: перепончатокр. и чешуекрыл. Л. С.42–43.
- Дьяченко Н.Г. 1990б. Оптимальные станции обитания рыжих лесных муравьев в Беловежской пуше // Тез. докладов регион. семинара. Ужгород. С.121–124.
- Дьяченко Н.Г. 1990в. Размер муравейника *Formica polyctena* Foerst. как показатель его жизнеспособности // Заповедники СССР, их настоящее и будущее. Ч. III. Тез. докладов Всес. конференции. Новгород. С.49–52.
- Дьяченко Н.Г. 1990г. Типы гнезд рыжих лесных муравьев *F. rufa* и *F. polyctena* в Беловежской пуше // Материалы науч.-практ. конф., посвященной 50-летию регулярных исслед. в Бел. Пуше. Минск. С.180–181.

- Дьяченко Н.Г. 1991 Использование кормового участка рыжими лесными муравьями // Муравьи и защита леса. Материалы IX Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.8–10.
- Дьяченко Н.Г. 1994. Биотопическое распределение рыжих лесных муравьев в лесах Беловежской пуши // Пробл. изуч., сохр. и исполыз. биол. разнообраз. животн. мира. Тез. докл. VII зоол. конференции. Минск. С.169–170.
- Дьяченко Н.Г. 1997. Рыжие лесные муравьи (*Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Foerst.) как индикаторы устойчивости лесных экосистем на примере Беловежской пуши // ВТИ – Лесная наука на рубеже XXI века. Сб. научн. тр. ин-та леса НАН Беларуси. Гомель VL № 46. С.211–213.
- Дьяченко Н.Г. 1997а. Устойчивость популяции рыжих лесных муравьев в биоценозах Беловежской пуши // Материалы Междунар. коллоков. по обществ. насекомым. СПб. Вып.3–4. С.131–136.
- Дьяченко Н.Г. 1997б. Особенности биотопического распределения рыжих лесных муравьев в лесах Беловежской пуши // Материалы Междунар. коллоков. по обществ. насекомым. СПб. Вып. 3–4. С.137–142.
- Дьяченко Н.Г. 1997в. Видовой состав муравьев Беловежской пуши // Материалы Междунар. коллоков. по обществ. насекомым. СПб. Вып.3–4. С.143–146.
- Дьяченко Н.Г. 1998. Размеры отводков первого года рыжих лесных муравьев, как показатель потенциальных возможностей их роста и развития // Муравьи и защита леса. Материалы X Всеросс. мирмекологического симпозиума. М. С.25–27.
- Дьяченко Н.Г. 1999. Видовой состав муравьев рода *Formica* L. Беловежской Пуши и особенности их экологии // Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody. Vol.18. No.3. P. 81–90.
- Дьяченко Н.Г. 1999а. Рыжие лесные муравьи в трофических цепях экосистем Беловежской пуши // Биологическое разнообразие Нац. парка “Припятский” и других особо охраняемых Территорий // Сборник научных трудов Национального парка «Припятский». Туров – Мозырь. С.319–321.
- Дьяченко Н.Г. 1999б. Взаимодействие рыжих лесных муравьев с их потребителями в лесах Беловежской пуши // Тез. докладов 5-го Междунар. коллоков. по обществ. насекомым. СПб. Вып.5. С.131–136.
- Дьяченко Н.Г. 1999в. Сезонный цикл жизнедеятельности муравьев пдр. *Formica* s. str. в лесах Беловежской пуши // Биологические ритмы. Тез. Междунар. научно-практич. конференции. Брест. С.148.
- Дьяченко Н.Г. 2001. Размеры, количество колонн и интенсивность движения в семьях рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.72–75.
- Дьяченко Н.Г. 2001а. Суточные и сезонные биоритмы муравьев *Formica* s. str. в Беловежской пуше // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь С.25–27.
- Дьяченко Н.Г. 2005. Методика экспрессивного определения основных параметров муравейников рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы XII Всеросс. мирмекологического симпозиума. Новосибирск. С.298–300.
- Дьяченко Н.Г., Кирста Л.В. 1980. Энтомологические исследования // Беловежская пуша. Минск. С.142–151.
- Дьяченко Н.Г., Русакова Н.Н. 1996. Роль рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Först.) в экосистемах Беловежской пуши // Охрана биол. разнообраз. лесов Беловежской пуши. Минск. С.191–201.
- Жизульская З.А. 1966. Муравьи *Formica picea* как фактор почвообразования в каштановых и солонцово-солончаковых почвах юго-восточного Забайкалья // Проблемы почв. зоол. М.: Наука. С.54–55.

- Захаров А.А. 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А. 1974. Рекомендации по искусственному расселению рыжих лесных муравьев. М.: Гослесхоз СССР. 72 с.
- Захаров А.А. 1975. Учет муравейников и термитников // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. С.86–99.
- Захаров А.А. 1975а. Оптимальный размер муравейника *Formica aquilonia* // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.136–139.
- Захаров А.А. 1977. Оптимальный размер муравейников и его адаптивное значение // Механизмы адаптации живых организмов на влияние факторов среды. Л.: С.45–46.
- Захаров А.А. 1977. Адаптации семьи муравьев к условиям обитания // Адаптации почвенных животных к условиям среды. М.: Наука. С.61–81.
- Захаров А. А. 1978. Оценка численности населения комплекса муравейников // Зоол. журнал. Т.57. №11. С.1656–1662.
- Захаров А.А. 1983. Методические рекомендации по проведению операции “Муравей” в 1981–1985 гг. (2-е издание). М.: ЦС ВООП. 26 с.
- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 278 с.
- Захаров А.А. 1998. Фрагментация семей и ее роль в жизни поселений рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы X Всеросс. мирмекологического симпозиума. М. С.45–48.
- Захаров А.А. 2001. Стратегия муравьев на ранних этапах развития семьи // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.61–64.
- Захаров А.А., Длусский Г.М. 1963. Эффективность полезной деятельности муравьев в разных тип леса // Симп. по использованию муравьев. Тез. докладов. М. С.6–7.
- Захаров А.А., Саблин-Яворский А.Д. 1998. Муравьи в изучении биологического разнообразия // Успехи соврем. биологии. Т.118. №3. С.246–263.
- Зрянин В.А. 1998. Влияние некоторых видов муравьев на содержание органогенных элементов в почве // Муравьи и защита леса. Материалы X Всеросс. мирмекологического симпозиума. М. С.85–88.
- Караваев В.А. 1929. Матеріали до фауни мурашок лісів в околицях Брянська // Тр. фіз.-мат. відз. Т.13. Вып.1, С. 59–63.
- Караваев В.А. 1936. Фауна родины. Formicidae. Мурашки України. Київ. Т.2. 316 с.
- Кобзева С.Г. 1978. Муравьи *Formica* разновозрастных дубрав Шипова леса // Проблемы почвенной зоологии. Тез. Всес. совещания. Минск. С.114–115.
- Козулько Г.А., Жуков В.П. 1999. Государственный национальный парк «Беловежская пушта» – старейший заповедник в Европе // Материалы науч.-практ. Конференции к 60-летию ГЗ «Беловежская пушта». Минск. С. 16–33.
- Короткевич В. 1973. Беловежская пушта. Минск: Изд-во «Беларусь».
- Крупенников Н.А.1951. Наблюдения над влиянием насекомых на почву // Бюлл. МОИП. Т.56. №1. С.45–48.
- Куркин К.А. 1976. Жизнедеятельность землероящих муравьев и ее влияние на луговые почвы и ценозы // Системные исследования динамики лугов. М. С. 71–77.
- Леонтьев Н.Л. 1961. Техника статистических вычислений. М.-Л. 230 с.
- Лиховидов В.Е., Отыгов Б.В. 1975. Трофические связи муравьев и амфибий Присамарья // Муравьи и защита леса, Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.97–101.
- Маавара В.Ю. 1979. Причины неудач при искусственном переселении рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы VI Всес. мирмекологического симпозиума. Тарту. С.32–36.

- Малоземова Л.А. 1970. О взаимоотношениях муравьев с растениями // Экология. №2. С.101–103.
- Малоземова Л.А. 1971. Трофобиоз муравьев с тлями // Муравьи и защита леса. Материалы IV Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.56–57.
- Малоземова Л.А., Корума Н.П. 1973. О влиянии муравьев на почву // Экология. №5. С.98–101.
- Малоземова Л.А., Малоземов Ю.А. 1988. Антропогенное влияние на муравьев // Биологические основы использования полезных насекомых. М. С. 43–45.
- Мальшиев Д.С. 1975. Сравнение агрессивности охотников *Formica rufa* и *F. polystena* // Муравьи и защита леса. Материалы V Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.149–152.
- Мальшиева М.С. 1963. Значение лесных муравьев в уничтожении хвоегрызущих насекомых // Зоол. журнал. Т.42. №1. С.62–69.
- Мальшиева М.С., Гримальский В.И., Смаглюк Н.А. 1968. Рыжие лесные муравьи (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журнал. Т.47, №3. С. 468–470.
- Мариковский П.И. 1971. О некоторых особенностях симбиоза муравьев с тлями // Муравьи и защита леса. Материалы IV Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.57–58.
- Мариковский П.И. 1979. Муравьи пустынь Семиречья. Алма-Ата: Наука. 264 с.
- Мартин А.-И., Мянд М.Ю., Маавара В.Ю. 1988. Влияние искусственного подогревания муравейника на жизнедеятельность семьи северного лесного муравья // Биологические основы использования полезных муравьев. М.: ИЭМЭЖ – ВООП. С. 84–86.
- Милованова Г.А. 1971. Итоги работ по изучению муравьев на юге Московской области // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. М. Вып.5. С.50–66.
- Нефедов И.И. 1930. Муравьи Троицкого лесостепного заповедника и их распределение по элементам ландшафта // Известия Биол. НИИ. Пермь. Т.7. Вып.5. С.259–291.
- Новиков В.П. 1939. Диаспоры, распространяемые муравьями // Уч. записки Ленингр. Пед. Ин-та. Т.XXV.
- Новгородова Т.А. 2001. Стратегии поведения, используемые муравьями разных видов на колониях тлей при сборе пади // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.110–112.
- Павлова З.Ф. 1977. Земляные кочки, заселенные муравьями, как узловыи микроструктуры биогеоценозов побережий озер // Экология. №5. С.62–71.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Плешанов А.С. 1982. Насекомые – дефолианты лиственных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 209 с.
- Проект организации и развития Государственного заповедно-охотничьего хозяйства “Беловежская пуца” на 1982 – 1992 гг. 1983 г.
- Радченко А.Г. 1998. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Палеарктики (эволюция, систематика, фауногенез). Автореф. дисс. д-ра биол. наук. Киев: Ин-т зоол. НАНУ. 47 с.
- Радченко А.Г. 2016. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев: Ин-т зоол. НАНУ 480 с.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 206 с.
- Рубцов Т.А. 1972. Муравьи в защите лесов в Болгарии // Защита растений. №11. 44–45.
- Рузский М.Д. 1905. Муравьи России. Т.1. Казань. 798 с.
- Рузский М.Д. 1907. Список муравьев Минской губернии, собранных экспедицией Московского студенческого кружка // Тр. студенческого кружка для исследования Русской природы, состоящего при Московском университете. М. Кн.3. С.99–103.

- Садовникова Т.П. 1983. Временные методические указания по применению феромонов для надзора и защиты еловых насаждений от короёда-типографа. М. 3 с.
- Седов А.М. 1979. Условия существования рыжих лесных муравьев в рекреационных лесах // Муравьи и защита леса. Материалы VI Всес. мирмекологического симпозиума. Тарту. С.45–47.
- Сейма Ф.А. 1967. Строение наземного купола гнезда рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса, Материалы IV Всес. мирмекологического симпозиума. М. С.39–40.
- Сейма Ф.А. 1987. Соотношение механизмов пространственно-временного взаимодействия видов в таежных ассоциациях муравьев // Экология. №2. С.77–80.
- Сейма Ф.А. 1998. Уровни организации и регуляторные возможности таежных ассоциаций муравьев // Успехи соврем. биологии. Т.118. №3. С.265–282.
- Сейма Ф.А. 2001. Комплементарность сезонных циклов в ассоциациях таежных видов муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.87–89.
- Скрыльков А.И. 1973. Рыжие лесные муравьи Челябинского бора // Вопросы зоологии. Челябинск. Вып.3. С.38–41.
- Смаглюк Н.А. 1972. Особенности питания рыжих лесных муравьев в дубравах Прикарпатья // Лесоводственные исследования и производственный опыт в Карпатах. Ужгород: Изд-во Карпаты. С.199–203.
- Смаглюк Н.А. 1974. Рыжие лесные муравьи – активные истребители зимней пяденицы // Защита растений. № 1. С.46–51.
- Смаглюк Н.А. 1975. Влияние *Formica polyctena* на численность дубовой зеленой листовёртки и зимней пяденицы // Муравьи и защита леса. Материалы V Всеросс. мирмекологического симпозиума. М. С.53–56.
- Смеян Н.И. 1974. Почвенно-климатические условия и агрохимическая характеристика почв Белорусской ССР / Н.И. Смеян, И.Н. Соловей // Справочник агрохимика. Минск, 1974. С.5–28.
- Смирнов Б.А. 1962. Значение муравьев в защите леса // Защита растений. №9. С.29.
- Смирнов Б.А. 1963. Опыт искусственного переселения муравьев // Симп. по использованию муравьев. Тез. докладов. М. С.21–23.
- Соколов Д.Ф. 1957. О значении муравьев и кивсяков в трансформации органического вещества под лесными насаждениями в условиях сухой степи // Бюлл. МОИП. Т.62. № 2. С.57–76.
- Строков В.В. 1966. Позвоночные-мирмекофаги и их значение в жизни колоний муравьев рода *Formica* // Зоол. журнал. Т.45. №12. С.1835–1842.
- Толкач В.Н., Кочановский С.Б. 1971. Характеристика климата в районе Беловежской пуши // Беловежская пуца. Исследования. Минск: Ураджай. Вып.9. С. 3–35.
- Трубы Заповедно-охотничьего хозяйства Беловежская пуца 1980. Беловежская пуца. Минск.
- Хавкина Н.В., Кулянская А.Н. 1972. Влияние муравьев на реакцию среды и содержание гумуса в искусственных гнездах и почве // Тр. Биологич.-почв. ин-та ДНЦ АН СССР. Т.7. С.16–19.
- Хотько Э.И., Чумаков Л.С., Матвеевко А.А., Дьяченко Н.Г., Блинов В.В., Тарасевич Ю.Л. 1984. Беспозвоночные различных биогеоценозов, заповедников и заказников Белоруссии // IX съезд ВЭО. Тез. Докладов. С. 224.
- Цюбик М.М. 1980. Охраняемая территория, используемая муравьями *Formica rufa* в Карпатских лесах // 2-й Съезд УкрЭО. Киев. С.134.
- Шарова И.Х. 1963. Состав пищи *Formica rufa* L. и его динамика // Симп. по использованию муравьев. Тез. докладов. М. С.26–27.

- Шкляр А.Х. 1973. Климатические ресурсы Белоруссии и использование их в сельском хозяйстве. – Минск: Высшая школа – 430 с.
- Щебланов В.Ю. 1962. Рекомендации по использованию муравьев для защиты леса от вредителей. Волгоград. 8 с.
- Arnold N. 1881. Paxilloma, Cremieri, Brebisson // Hor. Soc. Entomol. Ros. Vol.16. P.146–149.
- Bruns H. 1960. Über die Beziehungen zwischen Waldvögel und Waldameisen // Entomophaga. Bd.5. H.1. S. 77–80.
- Burzynski I. 1968. Mrowka rudnica i wrowka cmarwa (*Formica rufa* L. i *Formica polyctena* Först), ich liczebności i // Sylwan. T.113. №2. C. 65–70.
- Buttner K. 1972. Der Einfluss beuteabhängiger, abiotischer und endogener Faktoren auf den Erbeutungsvorgang bei Waldameisen (*Formica polyctena*). Würzburg. 143 S.
- Czechowski W., Radchenko A.G., Czechowska W. 2002. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Warsaw. MIZ 200 p.
- Dlussky G., Pisarski B. 1971. Rewizija polskich gatunkow mrowek (Hymenoptera, Formicidae) z rodzaju *Formica* // Fragm. Faun. Warszawa. T.16. № 12. C. 145–224.
- Djaczenco N. G. 1979. Związki troficzne mrowek rodzaju *Formica* (podrodzaj *Formica*) w biocenosach Puszczy Bialowieskiej // Entomologia gospodarka narodowa. S.73–77.
- Djachenko N.G. 1996. Peculiarities of habitat distribution of red wood ants in the forests of Belovezhskaya Pushcha National Park // IV Intern. Colloquium on Social Insects. Programme-Abstracts. SPb. P.18–19.
- Djachenko N.G. 1999. Interrelations between red wood ants and their consumers in the forest of Belovezhskaya Pushcha // 5-й Междунар. коллоквиум по обществ. насекомым. Москва, 4–8 октября 1999 г. Сб. тезисов. М. С.23–25.
- Feller J.H. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants // Oecologia. Vol.78. P. 69–76.
- Forel A. 1930. The social world of the ants compared with that of man. 2 vols. L.; N.-Y.: Putnam's Pp. Xxx+551; 445. 24 plates. 738 text-figures.
- Gösswald K 1951. Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Lüneburg: Kinau-Verlag. 160 S.
- Gösswald K. 1965. Stellung der Waldameisen (Gattung *Formica*) in der Lebensgemeinschaft des Waldes // Roma: Collana Verde. Bd. №16. S.117–132.
- Gösswald K. 1971. Über den Schutz von Nestern der Waldameisen // Waldhygiene. Bd.9. No.1–2. S.1–24.
- Gösswald K. 1971a. Waldameisen-Vermehrung durch Bildung von Ablegern // Waldhygiene. Bd.9. Nr.4. S.1–16.
- Gösswald K. 1979. Ergebnisse mit kleinen Waldameise *Formica polyctena* Först. in der Waldhygiene // Bull. SROP. Varenna. II-3. P.89–92.
- Gösswald K. 1981. Biotechnik der Waldameisenhege // Frost- und Holzwirt. Bd.36. H.20. S.500–504.
- Gösswald K. 1984. Übersiedlung der Gebirgswaldameise *Formica lugubris* Zett. // Z. angew. Zool. Bd.71. H.1. S.81–121; H.2. S.193–213.
- Gösswald K. 1985. Organisation und Leben der Ameisen. Stuttgart. 356 S.
- Gösswald K. 1985a. Die Waldameise als Bioindikator der Waldverderbnis mit besondere Berücksichtigung der Könnigenmassenzucht // Z. angew. Zool. Bd.72. H.3. S.349–378.
- Gösswald K., Kloft W. 1956. Der Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.) als Beute der Mittleren und Kleinen Rote Waldameisen // Waldhygiene. Bd.1. No.7. S.205–215.
- Heinze J., Hölldobler B. 1994. Ants in the cold // Memorabilia zool. Vol.48. P.99–108.
- Horstmann K. 1970. Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameise (*Formica polyctena* Förster) im Eichenwald, Teil 1 // Oecologia. Vol.5. P.138–157.

- Horstmann K. 1974. Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Först.) im Eichenwald. III. Jahresbilanz // Oecologia. Bd.15. Nr.2. S.187–204.
- Horstmann K. 1977. Waldameisen (*Formica polyctena*) als Abundanzfaktoren für den Massenwechsel des Eichenwicklers *Tortrix viridana* L. // Z. angew. Entomol. Bd.82. H.2. S.421–435.
- Horstmann K. 1984. Der Abtransport von leeren Verpuppungskokons aus Waldameisen-Nestern (*Formica polyctena*) // Waldhygiene. Bd.15. S.95–102.
- Huber H., 1965. Untersuchungen zur “Repräsentanz” und “Einstellung der Waldameisen (Formicidae)” // Collana Verde. Vol.16. P.175–186.
- Jagadinska Z. 1931. Mrowki okolic Grodna // Prace T-wa Pprzyciociol nauk w Wilne? Wydzial nauk matematycznych. Vol.7. P. 273–288.
- Jakubczyk H., Czerwinski Zb., Petał J. 1972. Ants as agents of the soil habitats changes // Ekol. Pol. Vol.20. No.16. P.153–161.
- Karpinski J. 1956. Mrowki w biocenozie Bialowieskiego Parku Narodowego // Roczniki Nauk Lesnych. Warszawa. T.14. C. 201–221.
- Kloft W. 1959. Zur Nestbautätigkeit der Roten Waldameise // Waldhygiene. Bd.3. H.3/4. S. 94–98.
- Koehler W. 1976 (1977). Ogniskowo-kompleksowa metoda ochrony lasu // Folia forest. Pol. A. No.22. P.29–38.
- Kolbe W. 1968. Der Einfluss der Waldameise auf die Verbreitung von Käfern in der Bodenstreu eines Eichen-Birken-Waldes // Natur und Heimat. (BRD). Bd.28. No.3. S. 120–124.
- Lange R. 1959. Zur Trennung von *Formica rufa* L. und *Formica polyctena* Först. Der artspezifische Duft // Z. angew. Entomol. Bd.45. S.188–197.
- Leńkova Ř. 1959. W sprawie ochrony mrowisk leśnych // Chrońmy przyr. ojcr. Vol. 15. No.3. P.20–26.
- Merihein A. 1960. Metsakuklane aitab vältida putukkahjurite rüüstein // Eesti Loodus. V.5. P.275–280.
- Otto D. 1962. Die roten Waldameisen. Wittenberg. 152 S.
- Otto D. 1968. Bericht über die vom Institut für Forstwissenschaften Eberswalde von 1955 bis 1964 durchgeführten künstlichen Ansiedlungen von Roten Waldameisen in Kiefern und Eichenbeständen // Waldhygiene. Bd.7. No.5. S.133–156.
- Otto D. 1970. Der grundsätzliche Feststellungen zur Einsatzmöglichkeit von *Formica polyctena* Först. im Forstschutz // Taugungsber. Dtsch. Asad. Landwirtschaftswiss. Berlin. No. 110. S. 87–107.
- Pavan M. 1979. Significance of ants of the *Formica rufa* group in Italy in ecological forestry regulation // Bull. SROP. Varenna. II-3. P.89–92.
- Pisarski B. 1962. Materiały do znajomości mrówek (Formicidae, Hymenoptera) Polski // Müll. Fragm. Faun. Warszawa. Vol.10. P.125–136.
- Pisarski B. 1982. Structure et organisation des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. // Memorabilia zool. Vol.38. P.273–280.
- Pisarski B., Czechowski W. 1978. Influence de la pression urbaine sur la myrmecofaune // Memorabilia. zool. Vol.29. P.109–128.
- Radchenko A.G. 2011. Zonal and zoogeographic characteristic of the ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) of Ukraine // Vestnik Zoologii. Vol.45 No.6. P. 513–522.
- Schrotter H. 1959. Der Einfluss der Kleinen Roten Waldameise // Forst und Jagd. Bd. 9. S. 40–41.

- Schwenke W. 1957. Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. und *F. nigricans* Em. Ausserhalb einer Insekten-Massenvermehrung // Beitr. Entomol, Bd. 7. H. 3/4/ S. 226–246.
- Schwerdtfeger F. 1962. Über den Einsatz von Ameisen zur Niederhaltung forstlicher Dauerschädlinge, insbesondere von *Tortrix viridana* L. und *Pristiphora abietina* Christ // Agron. Glasnik. Bd. 12. H. 5/7. S. 529–537.
- Schwerdtfeger F. 1970. Untersuchungen über die Wirkung von der Ameisen-Ansiedlungen auf die Dichte der Kleinen Fichtenblattwespe // Z. angew. Entomol. Bd.66. No.2. S.187–206.
- Sernander R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren // Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps akad. handlingar. Bd.41. S.1–140.
- Stäger H. 1933. Fütterungsversuche mit unseren einheimischen Ameisenarten // Rev. Suisse Zool. Bd.40. H. 25. S. 349–363.
- Wellenstein G. 1952. Zur Ernährungsbiologie der Rote Waldameise (*Formica rufa* L.) // Z. Pflanzenkrankh. Bd.59. S.430–451.
- Wellenstein G. 1953. Ergebnisse 25-jähriger Grundlagenforschung zur forstlichen Bedeutung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) // Mitt. Biol. Zentralanst. Land und Forstwirtschaften. Bd.75. S.125–133.
- Wellenstein G. 1965. Die Einwirkung der Waldameisen (*Formica rufa*-Gruppe) auf die Biozönose. Methoden und Ergebnisse // Roma: Collana Verde. Bd. 16. P.369–392.
- Wellenstein G. 1973. The development of artificially founded colonies of hill-bolding red wood ants of the *Formica rufa*-group in South-Western Germany // Bull. OEPP. No.9. P.23–34.
- Wengrisowna J. 1933. Mrowki okolic Trok i Wilna // Prace T-wa Pprzyjaciol nauk w Wilne. Wydzial nauk matematycznych. V. 7. P. 387–408.
- Wiśniewski J. 1969. Inwentaryzacja mrowisk z grupy *Formica rufa* w Borach Nievodlinskiach // Prace Komis nauk rol. i nauk lesn. Vol.28. 383–397.
- Wuorenrinne H. 1978. The influence of collection of ant pupas upon ant populations in Finland // Notulae entomol. Vol.58. No.1. P.5–11.
- Wuorenrinne H. 1994. Some interesting features of Finnish wood ant mounds // Memorabilia zool. Vol.48. P.261–265.
- Zahn M. 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der Rote Waldameise *Formica rufa* L. // Zool. Beitr., N.F. Bd.3. S.127–194.

ОБ АВТОРЕ

Наталья Георгиевна ДЬЯЧЕНКО (1946–2005)

Вся жизнь и научная деятельность Натальи Георгиевны Дьяченко (1945 – 2005) была связана с заповедной землей «Беловежская пуца». Более 35 лет, начиная с 1969 и до конца своей жизни она верно служила Пуше, отдавая все силы изучению и сохранению ее природы и популяризации знаний об этом уникальном крае. Она стала автором и соавтором нескольких популярных книг о «Беловежской пуце». Настоящим делом жизни Натальи Георгиевны стала мирмекология – изучению муравьев она отдала более 30 лет.

Именно здесь в полной мере проявились талант экспериментатора и обстоятельность и чуткость полевика-наблюдателя, которые позволили Наталье Георгиевне выполнить целый ряд оригинальных мирмекологических разработок. В основе всех этих работ огромные по своим масштабам инвентаризация и 30-летний мониторинг состава, структуры и состояния поселений рыжих лесных муравьев Беловежской пуцы. Это не имеющий аналогов по детальности в истории мирмекологии сравнительный анализ экологии двух основных видов муравьев Пуцы – *Formica polyctena* и *Formica rufa* и особенностей их как энтомофагов. Это параллельно выполненные совершенно оригинальные исследования функциональной структуры кормового участка с анализом сезонной и многолетней динамики радиусов общего действия и посещения деревьев. И выявленная вроде бы простая связь между формой отводка и его жизнеспособностью или мастерски уловленный краткосрочный спад температуры муравейника во время утреннего массового ухода из гнезда легионов фуражиров. Наталья Георгиевна – автор более 40 публикаций и практически в каждой из них имеется изюминка, свежий взгляд на жизнь муравьев и леса, в котором они обитают. Она была активным участником V–XI Всесоюзных и Всероссийских мирмекологических симпозиумов «Муравьи и защита леса», заинтересовывая своими докладами участников симпозиумов и щедро делясь своими знаниями и опытом с молодыми коллегами.

Живя и работая в лесу, Наталья Георгиевна не только знала и понимала жизнь леса, но умела пользоваться его дарами, его силой на благо людям. Потомственная народная целительница, травница, она имела государственную лицензию и персональный кабинет в больнице для приема пациентов.

Рассказ об авторе данной книги останется неполным, если не вспомнить и о том, что она владела не только словом научной логики, но силой поэтического образа. Ведь Наталья Дьяченко была еще и поэтессой.

Она является автором сборника стихов «Души живая тень». Стихотворением из этого сборника и хотелось бы завершить этот короткий рассказ об авторе данной книги – исследовательнице, целительнице, поэтессе.

Исповедь

Пусть я не в Пуще родилась,
Она со мною до рожденья,
И надо мною ее власть
Была в космическом виденье.
Ее судьбы могучий перст,
Несущий радости и беды,
Всех испытаний тяжкий крест
И все удачи, и победы.
Все испытанья бытия,
Его изменчивая сущность,
Во всем, кто есть сегодня я,
Вина, как и заслуга, Пущи.
И, пока будет ее свет
Над головой моею литься,
Я буду здесь нести ответ
Перед божественной десницей.
А когда грянет судный день,
В мир отойти, как пишут, лучший,
Пускай души живая тень
Навечно растворится в Пуще.

СПИСОК НАУЧНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ НАТАЛЬИ ГЕОРГИЕВНЫ ДЬЯЧЕНКО

- Гримальский В.И., Крушев Л.Т., Анищенко Б.И., Альшаков О.С., Дьяченко Н.Г. 1972. Распространение и эффективность лесных муравьев в Белоруссии // Лесохозяйственная наука и практика. Минск. VL, № 22. С.79–84.
- Дьяченко Н.Г. 1972. Муравьи подрода *Formica* s. str. в лесах Беловежской пуши // Беловежская пуша. Т.6. С.142–145.
- Дьяченко Н.Г. 1973. Состав корма муравьев рода *Formica* в лесах Беловежской пуши // Беловежская пуша. Т.7. С.201–210.
- Дьяченко Н.Г. 1975. О видовом составе муравьев Беловежской пуши // Беловежская пуша. Т.9. С.164–166.
- Дьяченко Н.Г. 1975. Враги муравьев рода *Formica* и охрана муравейников в Беловежской пуше // Минск: Ураджай. Вып.9. С.167–170.
- Дьяченко Н.Г. 1975. Насекомые Беловежской пуши. Минск: Ураджай. 77 с.
- Дьяченко Н.Г. 1975. Муравьи рода *Formica* в биоценозах Беловежской пуши // УП Съезд ВЭО. Тез. докладов. Л.: ЗИН. С.33.
- Дьяченко Н.Г. 1976. Связь муравьев с растениями в биоценозах Беловежской пуши // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. Тез. докладов IV зоолог. конф. БССР. Минск. С.161–162.
- Дьяченко Н.Г. 1979. К методике количественного учета пади тлей, собираемой муравьями // Фауна и экология насекомых Белоруссии. Минск. С.50–52.
- Дьяченко Н.Г. 1979. Суточный и сезонный циклы активности муравьев в Беловежской пуше // Муравьи и защита леса. Материалы VI Всес. мирмекологического симпозиума. Тарту. С.93–95.
- Djaczenco N. 1979. Związki troficzne mrowek rodzaju *Formica* (podrodzaj *Formica*) w biocenozach puszczy Białowiejskiej // Entomologia a gospodarka narodowa. P.73–77.
- Дьяченко Н.Г., Кирста Л.В. 1980. Энтомологические исследования // Беловежская пуша. Т.14. С.142–151.
- Савицкий Б.П., Околув Ч., Дьяченко Н.Г. 1982. Фоновые виды насекомых Беловежской пуши // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: III итог. научн. конф. Тез. докладов. Гомель. С.49–52.
- Дьяченко Н.Г., Гончар М.Н. 1983. Материалы к изучению муравьев Гомельской области // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: IV итог. научн. конф. Тез. докладов. Гомель. С.60.
- Хотько Э.И., Чумаков Л.С., Матвиенко А.А., Дьяченко Н.Г., Блинов В.В., Тарасевич Ю.Л., Селявко Т.М. 1984. Полезные беспозвоночные различных биогеоценозов заповедников и заказников Белоруссии // IX Съезд ВЭО. Тез. докладов. Киев. Часть 2. С.203.
- Хотько Э.И., Чумаков Л.С., Матвиенко А.А., Дьяченко Н.Г., Блинов В.В., Тарасевич Ю.Л., Селявко Т.М. 1986. Полезные беспозвоночные различных биогеоценозов заповедников и заказников Белоруссии // Общая Энтомология. Труды ВЭО. Л.: ЗИН. Т.68. С.37–40.
- Дьяченко Н.Г. 1986. Инструкция для определения биомассы населения муравейника *Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Först. по размерам купола. Гомель: УНПО “Фауна Полесья”. 6 с.

- Дьяченко Н.Г. 1989. Муравьи рода *Formica* Беловежской пуши и их роль в экосистемах. Автореферат Дисс. канд. биолог. наук. Воронеж: ВЛТИ. 24 с.
- Дьяченко Н.Г. 1990. Отношение рыжих лесных муравьев к кородеу-типографу (*Ips typographus*) как пищевому объекту // Успехи энтомологии в СССР: Насекомые перепончатокрылые и чешуекрылые. Л.: ЗИН. С.42–43.
- Дьяченко Н.Г. 1990. Оптимальные стадии обитания рыжих лесных муравьев в Беловежской пуше // Тез. докладов регион. семинара. Ужгород. С.121–124.
- Дьяченко Н.Г. 1990. Размер муравейника *Formica polyctena* Först., как показатель его жизнестенности // Заповедники СССР, их настоящее и будущее. Ч. III. Тез. докладов Всес. конференции. Новгород. С.49–52.
- Дьяченко Н.Г. 1990. Типы гнезд рыжих лесных муравьев *F. rufa* и *F. polyctena* в Беловежской пуше // Материалы науч.-практ. конф., посвященной 50-летию регулярных исследований в Беловежской пуше. Минск. С.180–181.
- Дьяченко Н.Г. 1991. Использование кормового участка рыжими лесными муравьями // Муравьи и защита леса. Материалы IX Всес. мирмекологического симпозиума. М. С. 8–10.
- Дьяченко Н.Г. 1994. Биотопическое распределение рыжих лесных муравьев в лесах Беловежской пуши // Пробл. изуч., сохр. и испол. биол. разнообраз. животн. мира. Тез. докладов VII Зоол. конференции. Минск. С.169–170.
- Дьяченко Н.Г., Русакова Н.Н. 1996. Роль рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Först.) в экосистемах Беловежской пуши // Охрана биологического разнообразия лесов Беловежской пуши. Минск. С.191–201.
- Diachenko N. 1996. Peculiarities of habitat distribution of red wood ants in the forests of Belovezhskaya Pushcha National Park // IV Intern. Colloquium on Social Insect. Programme-Abstracts. SPb. P.18–19.
- Дьяченко Н.Г. 1997. Рыжие лесные муравьи (*Formica rufa* L. и *Formica polyctena* Först.) как индикаторы устойчивости лесных экосистем на примере Беловежской пуши // ВТИ – Лесная наука на рубеже XXI века. Сб. научн. трудов Ин-та леса НАН Беларуси. Гомель VL. № 46. С.211–213.
- Дьяченко Н.Г. 1997. Видовой состав муравьев Беловежской пуши // Материалы Междунар. коллоквиумов по обществ. насекомым. СПб. Вып.3–4. С.143–146.
- Дьяченко Н.Г. 1997. Особенности биотопического распределения рыжих лесных муравьев в лесах Беловежской пуши // Материалы Междунар. коллоквиумов по обществ. насекомым. СПб. Вып. 3–4. С.137–142.
- Дьяченко Н.Г. 1997. Устойчивость популяции рыжих лесных муравьев в биоценозах Беловежской пуши // Материалы Междунар. коллоквиумов по обществ. насекомым. СПб. Вып.3–4. С.131–136.
- Дьяченко Н.Г. 1998. Размеры отводков у рыжих лесных муравьев как показатель потенциальных возможностей их роста и развития // Муравьи и защита леса. Материалы X Всеросс. мирмекологического симпозиума. М. С.25–27.
- Дьяченко Н.Г. 1998. Динамика развития короедных очагов (*Ips typographus* L.) в лесах Беловежской пуши // Стан і маніторынг лясоу на мяжы XXI стагоддзя. Минск. С.301–302.
- Дьяченко Н.Г. 1999. Рыжие лесные муравьи в трофических цепях экосистем Беловежской пуши // Биологическое разнообразие Национального парка «Припятский» и других особо охраняемых территорий // Сборник научных трудов Национального парка «Припятский». Туров – Мозырь. С.319–321.

- Дьяченко Н.Г. 1999. Видовой состав муравьев рода *Formica* L. Беловежской Пуши и особенности их экологии // Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody. Vol.18. No.3. P.81–90.
- Дьяченко Н.Г. 1999. Взаимодействие рыжих лесных муравьев с их потребителями в лесах Беловежской пуши // Материалы 5-го Междунар. коллоквиума по обществ. насекомым. СПб. Вып.5. С.131–136.
- Diachenko N.G. 1999. Interrelations between red forest ants and their consumers in the forest of Belovezhskaya Pushcha// Материалы 5-го Междунар. коллоквиума по обществ. насекомым. Москва, 4-8 октября 1999 г. М. С.23–25.
- Дьяченко Н.Г. 1999. Сезонный цикл жизнедеятельности муравьев пдр. *Formica* s. str. в лесах Беловежской пуши // Биологические ритмы. Материалы Междунар. научно-практич. конференции. Брест. С.148.
- Дьяченко Н.Г. 2000. Влияние сетей троп и дорог на распределение рыжих лесных муравьев // Фауна и флора Прибужья и сопредельных территорий на рубеже XXI столетия. Материалы Международной научн.-практ. Конференции. Брест. С. 96.
- Дьяченко Н.Г. 2001. Размеры, количество колонн и интенсивность движения в семьях рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.72–75.
- Дьяченко Н.Г. 2001. Суточные и сезонные биоритмы муравьев *Formica* s. str. в Беловежской пуше // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всеросс. мирмекологического симпозиума. Пермь. С.25–27.
- Дьяченко Н.Г. 2005. Методика экспрессивного определения основных параметров муравейников рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы XII Всеросс. мирмекологического симпозиума. Новосибирск. С.298–300.