

УДК 591.553:595.796

РАЗМЕРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ И ОРГАНИЗАЦИЯ МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ У МУРАВЬЕВ

© 2007 г. А. В. Гилев, Е. В. Зиновьев, А. В. Нестерков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Рассмотрены морфологические аспекты организации таежной многовидовой ассоциации муравьев. Отмечено, что в ассоциации без участия рыжих лесных муравьев наблюдается четкая размерная дифференциация видов муравьев. Показано, что соотношение размеров рабочих особей разных видов муравьев, входящих в многовидовую ассоциацию, подчиняется правилу Хатчинсона. Установлено, что рыжие лесные муравьи оказывают на таежную ассоциацию значительное воздействие. Полученные результаты обсуждаются в свете концепций экологической ниши, конкуренции и гильдии.

ВВЕДЕНИЕ

Многовидовые ассоциации муравьев изучаются многими исследователями [2, 5, 8, 10 и др.]. В настоящее время описана структура ассоциации, которая состоит из видов-доминантов, субдоминантов и инфлюентов. Проанализированы основные механизмы и общая схема разделения экологических ниш муравьев [6, 8, 10–15]. Однако при изучении организации многовидовой ассоциации муравьев на передний план всегда выходят поведенческие аспекты, поскольку все муравьи, как общественные насекомые, обладают чрезвычайно сложным и интересным поведением. В сообществах муравьев возникают очень интересные типы взаимодействия между видами, такие, как пиратство, межвидовое разделение труда и межвидовой социальный контроль со стороны вида-доминанта [6–9, 16]. Морфологические аспекты организации ассоциаций часто остаются в тени.

Многовидовая ассоциация муравьев, с точки зрения экологии, безусловно, является гильдией – группой видов, использующей ресурс функционально сходным образом [4]. Гильдия может состоять из видов, таксономически близких друг другу, как в случае с муравьями, или из видов разных систематических групп [1]. Гильдия служит ареной наиболее интенсивных межвидовых отношений в сообществе. Сильные конкурентные взаимоотношения, возникающие в гильдии, приводят к разнообразным следствиям, направленным на разделение ниш и снижение конкуренции, что и было показано для ассоциаций муравьев. В то же время одним из наиболее простых и эффективных способов разделения ниш является смещение признаков, т.е. изменение морфологии взаимодействующих видов, в частности, размерная дифференциация. Дифференциация видов муравьев по размерам тела и, соответственно, по размерам предпочитаемых пищевых объектов

описана в ряде работ [5, 12, 17–20], в основном для пустынных муравьев.

Настоящая работа посвящена исследованию морфологических аспектов организации таежного сообщества муравьев. Таежное сообщество вследствие суровых климатических условий устроено более просто. Число видов, входящих в него, заметно меньше, чем в южных регионах. В таком сообществе задействованы лишь некоторые из известных на сегодня механизмов разделения ниш, и основные закономерности его организации видны более отчетливо.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили массовые сборы муравьев, полученные авторами в разное время в течение 1992–2005 гг. в таежных лесах Урала и Западной Сибири, и наблюдения за поведением муравьев в природе. Сборы муравьев осуществлялись различными методами, традиционно используемыми в экологических и мирмекологических исследованиях (прикопки, учеты на стандартных площадках и маршрутах, почвенные ловушки, ручной сбор и т.д.). Всего собрано и определено более 10000 особей муравьев.

У части собранных муравьев измерена длина груди – один из традиционных и наиболее часто используемых показателей в мирмекологии и, на наш взгляд, лучше всего характеризующий размеры муравьев. Измерения проведены при помощи микроскопа МБС-10 с окуляр-микрометром (все размеры приведены в единицах окуляр-микрометра, 1 ед. ок.-микр. = 0.25 мм). Всего измерено более 2500 особей муравьев 14 видов: *Camponotus herculeanus*, *C. saxatilis*, *Formica aquilonia*, *F. lugubris*, *F. lemani*, *F. fusca*, *Lasius niger*, *L. flavus*, *Leptothorax acervorum*, *Myrmica lobicornis*, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis*, *M. sulcinodis*. Резуль-

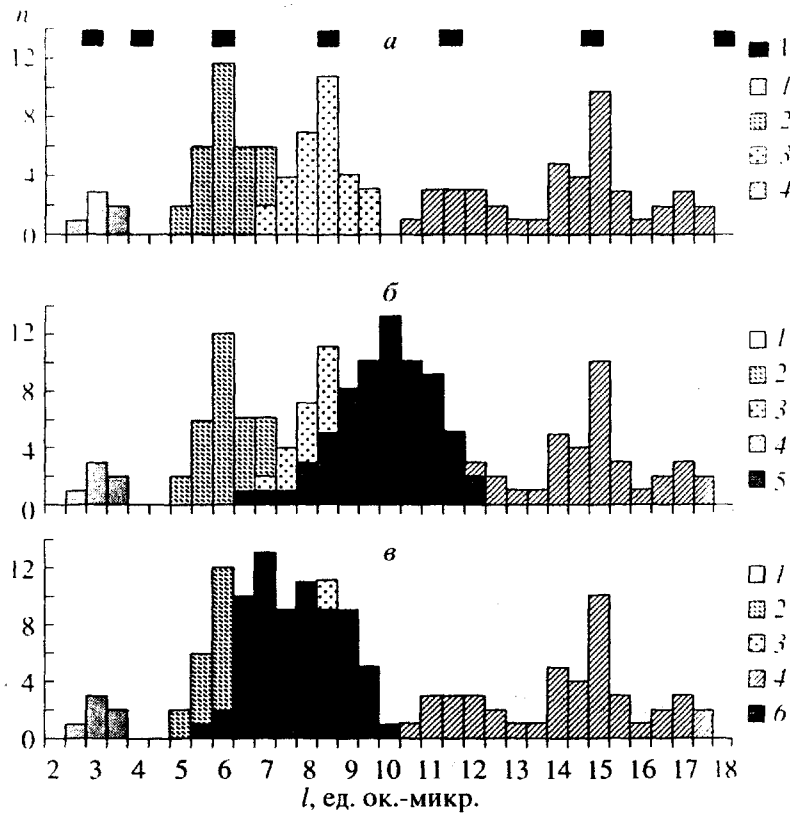


Рис. 1. Перекрывание размеров у видов муравьев, входящих в таежное сообщество: *а* – без *Formica s.str.*, *б* – в присутствии *F. lugubris*, *в* – в присутствии *F. aquilonia*; 1 – *Leptothorax acervorum*, 2 – виды *Mutnica*, 3 – *Formica lemni*, 4 – *Camponotus herculeanus*, 5 – *Formica lugubris*, 6 – *Formica aquilonia*; 1 – ожидаемые пики размерного распределения муравьев в соответствии с правилом Хатчинсона; *n* – число особей, *l* – длина груди.

таты обработаны с использованием программы Microsoft Excel 2002.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таежное сообщество муравьев как гильдия

Таежные ассоциации муравьев в основном включают представителей четырех родов: *Leptothorax*, *Mutnica*, *Formica* и *Camponotus*. При этом рыжие лесные муравьи могут как участвовать в ассоциации, так и не участвовать в ассоциации. Размерные распределения типичных представителей таежной ассоциации приведены на рис. 1. На рис. 1, *а* представлена ассоциация без рыжих лесных муравьев. Хорошо видно, что размерные распределения входящих в нее видов практически не перекрываются. Небольшое перекрывание отмечено лишь для *Mutnica* и *Formica lemni*, при этом вершины распределений четко расходятся. Из чего следует, что между этими видами произошло разделение трофической ниши по размерам. Различия в размерах тела приводят к различиям в размерах потребляемой пищи, что снижает, а часто и совсем исключает конкуренцию и делает возможным сосуществование видов [4, 5 и др.].

Следует особо отметить, что нами ни разу не отмечено агрессивных взаимодействий между мирмиками, бурыми лесными муравьями и муравьями-древоточцами, хотя на территории они постоянно встречаются вместе. А вот рыжие лесные муравьи постоянно конфликтуют и с бурыми лесными, и с древоточцами, причем *Camponotus* часто выступают в роли инициаторов столкновений. Появление рыжих лесных муравьев сильно изменяет структуру сообщества [3, 24]. Одна из причин этого отчетливо видна на рис. 1, *б*, *в*. Размерные распределения рыжих лесных муравьев, бурых лесных и мирмиков сильно перекрываются. Поэтому между ними возникают тесные взаимодействия, и более сильные рыжие лесные муравьи подавляют конкурентов.

Разные виды рыжих лесных муравьев вследствие различий в размерах должны несколько по-разному воздействовать на структуру многовидовой ассоциации (рис. 1, *б*, *в*). Это отчетливо видно по результатам встречаемости разных видов муравьев в уловах почвенными ловушками (до 90% и более в уловах – это сами *F. aquilonia*, 8% – *Mutnica* и по 1% – *F. lemni* и *Camponotus*). Часто же северный лесной муравей составляет все 100% (рис. 2, *б*). В присутствии *F. lugubris* его собствен-

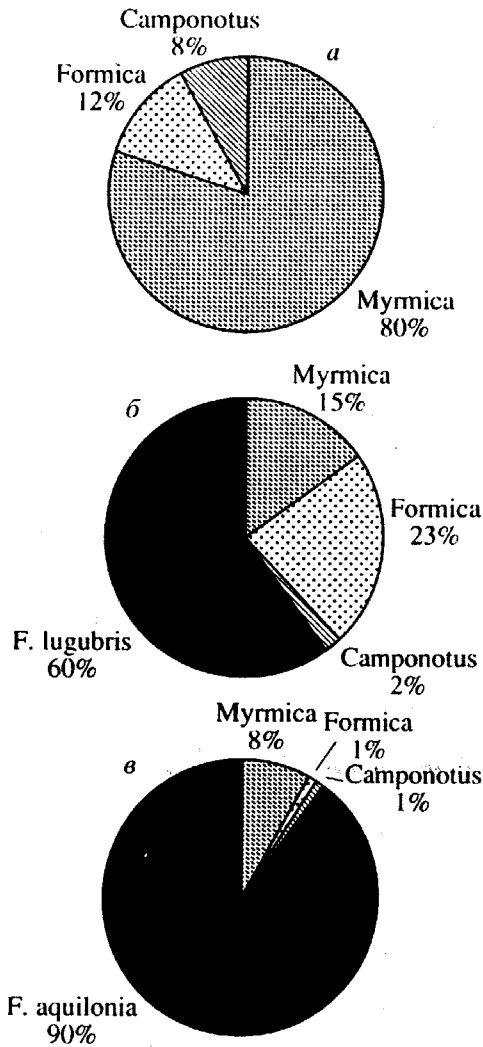


Рис. 2. Соотношение видов муравьев, входящих в таежное сообщество, по результатам учетов почвенными ловушками; а – без *Formica s.str.*, б – в присутствии *F. lugubris*, в – в присутствии *F. aquilonia*.

ная доля составляет ~60–70%, повышается доля *F. lemni* и *Myrmica*, доля *Camponotus* практически не изменяется и составляет 1–2%. Более мелкий северный лесной муравей полностью перекрывает размерное распределение бурых лесных муравьев, и в значительной степени – мирмик, и поэтому оказывает на них более сильное воздействие (рис. 2, в). Размерное распределение более крупного волосистого лесного муравья перекрывается с остальными видами не так сильно, поэтому и воздействие его слабее. Следует отметить, что в присутствии *F. lugubris* на территории значительно снижается доля фуражирующих мелких рабочих *S. herculeanus*, с которыми у волосистого лесного муравья отмечено наиболее сильное перекрывание. На рис. 3 в качестве примера приведены размерные распределения рабочих особей *S. herculeanus* в присутствии и в отсутствие *F. lugubris* в двух сходных местообитаниях в окрестностях

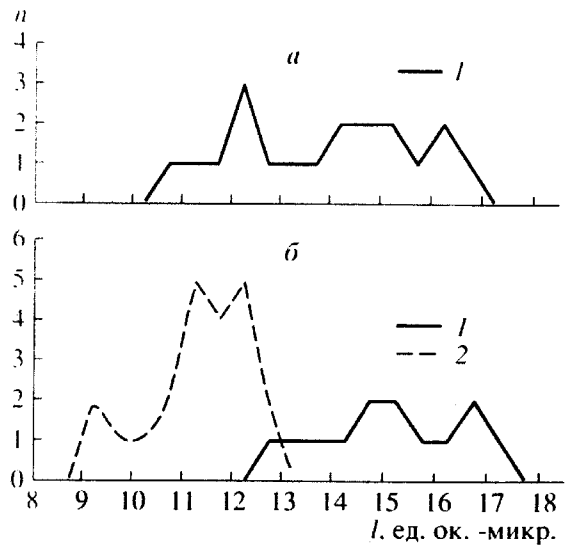


Рис. 3. Размерное распределение рабочих особей *S. herculeanus* в отсутствие (а) и в присутствии (б) *F. lugubris*: 1 – *Camponotus herculeanus*, 2 – *Formica lugubris*. Остальные обозначения см. рис. 1.

г. Нижневартовска по результатам учетов почвенными ловушками (пять линий по 10 ловушек, 50 ловушко/суток в каждом местообитании). Хорошо видно, что в отсутствие рыжих лесных муравьев размерное распределение у *S. herculeanus* заметно шире. Формируется отчетливый пик мелких рабочих (в области 12 ед. ок.-микро, рис. 3, а). В присутствии *F. lugubris* распределение рабочих *S. herculeanus* сокращается, рабочие с длиной груди 10–12 ед. ок.-микро. исчезают с территории, их место занимают рабочие волосистого лесного муравья (рис. 3, б). Без рыжих лесных муравьев доля *F. lemni* и муравьев-древоточцев составляет по 8–10%, а *Myrmica* – около 80% (рис. 2, а).

Полученные результаты позволяют предположить, что таежные ассоциации муравьев складывались не одновременно, и процесс этот в общих чертах завершился до появления на территории Евразии рыжих лесных муравьев. Об этом свидетельствуют различия в размерных распределениях, которые не могли возникнуть быстро. Рыжие лесные муравьи явно не вписываются в этот размерный ряд. Вторгаясь на территорию таежной ассоциации, они вызывают значительные изменения. Фактически мы наблюдаем результаты эксперимента, поставленного Природой. Поскольку морфологической “притирки” видов-вселенцев и резидентов еще не произошло, основными механизмами регуляции структуры ассоциаций становятся поведенческие. Поведенческие механизмы требуют дополнительных затрат энергии на взаимодействия и поэтому уступают в эффективности морфологическим. Мы предполагаем, что будут происходить дальнейшие изменения размерной структуры сообще-

ства, и поведенческие механизмы когда-то сменяются морфологическими.

Таежное сообщество и правило Хатчинсона

Согласно правилу Хатчинсона [4], отношение размеров тела у видов, входящих в одно сообщество и использующих сходный ресурс, составляет от 1.1 до 1.4, в среднем ~1.3. Это правило очень хорошо описывает таежную ассоциацию муравьев (рис. 1, а). Отношение линейных размеров (длины груди) модальных классов распределения *Mymica* и *F. lemami* составляет 1.42, *F. lemami* и мелких рабочих *Camponotus* – 1.35, между разными размерными группами *Camponotus* – 1.20–1.26 (об этом будет сказано особо). Заметно больший разрыв существует между *Leptothorax* и *Mymica* – отношение размеров тела для них составляет 2.00. Нетрудно убедиться, что в этом диапазоне размеров может существовать еще один вид или группа видов ($1.42 \times 1.42 = 2.01$). И такие виды есть – это муравьи рода *Lasius*, *L. niger* и *L. flavus*, которые обычно входят в состав “опушечного” варианта таежной ассоциации, населяя разнообразные открытые местообитания вдоль кромки леса (на рисунке не приведены).

Таким образом, таежная ассоциация муравьев без участия рыжих лесных муравьев, видов вселенцев, которую, вероятно, можно назвать “исходной”, является четырех–пятичленной, с численным доминированием видов *Mymica*. Вопрос о поведенческом, социальном доминировании в такой ассоциации пока остается открытым.

Соответствие размерных распределений правилу Хатчинсона обычно трактуется как свидетельство расхождения ниш вследствие конкуренции, имевшей место в прошлом [1, 4]. На существенное значение межвидовой конкуренции в организации сообществ у муравьев неоднократно указывалось в литературе [5, 12, 21, 22, 23]. Следует особо подчеркнуть, что это правило, очевидно, справедливо только для зрелых, сложившихся сообществ, в которых уже произошло расхождение видов по размерным нишам и острая конкуренция осталась в прошлом.

Это очень важный аспект, поскольку правило Хатчинсона неоднократно подвергалось острой критике [1, 4]. Лишь в зрелых, сложившихся сообществах, находящихся в равновесии, прошедших определенную эволюцию, имеющих свою длительную историю, следует ожидать выполнения правила Хатчинсона. В нашем случае это таежная ассоциация муравьев без видов *Formica s.str.* В молодых, недавно образованных сообществах, где еще не произошло морфологической “притирки” видов, может наблюдаться любое соотношение размеров, и правило Хатчинсона не будет

справедливым. При этом в молодом сообществе должна наблюдаться конкуренция между видами в той или иной форме. Это ассоциация с участием *Formica s.str.*, где правило Хатчинсона явно нарушается, и где наблюдаются разнообразные взаимодействия рыжих лесных муравьев с другими видами.

Следует особо отметить два момента. Во-первых, воздействие рыжих лесных муравьев достаточно локально и ограничено их охраняемой территорией. Существенные масштабы оно принимает лишь в местах высокой плотности поселения, в крупных комплексах, федерациях. Соответственно, могут меняться степень воздействия и глубина происходящих изменений в ассоциации. Во-вторых, рыжие лесные муравьи могут вписаться в уже существующий размерный ряд, а могут и перестроить сообщество “под себя”, как доминанты. Тогда новое сообщество также может соответствовать правилу Хатчинсона, т.е. отношение размеров будет примерно тем же, однако размеры видов могут быть и другими. Начало такой перестройки сообщества можно наблюдать и сейчас. Например, как уже отмечалось выше, в присутствии *F. lugubris* на территории почти полностью исчезают мелкие рабочие *S. herculeanus*. Этот вопрос в настоящее время изучается.

*Размерный полиморфизм *S. herculeanus* и правило Хатчинсона*

Еще один момент, на котором следует остановиться особо, – это характер размерного распределения рабочих особей *S. herculeanus*, самого крупного вида в таежной ассоциации. Этот вид демонстрирует очень широкий диапазон размеров, значительно больший, чем у остальных видов, и более того, практически такой же, как у всех остальных видов, вместе взятых (рис. 1, а). Размерное распределение у *S. herculeanus* отчетливо трехвершинное. Фактически мы имеем дело с размерным полиморфизмом у этого вида – рабочие муравьи образуют три достаточно четкие размерные группы. Эти группы не обособлены друг от друга, как у других видов с фиксированным полиморфизмом [5], а частично перекрываются.

Как уже упоминалось выше, эти размерные группы также формируются в соответствии с правилом Хатчинсона. Отношение размеров тела у этих групп муравьев (у модальных классов) составляет 1.20–1.26. Это может существенно дополнить схему эволюции полиморфизма у муравьев, предложенную Длусским [5]. Согласно данной схеме, размерный полиморфизм у муравьев возникает тогда, когда рабочие промежуточных размеров начинают работать в неоптимальном режиме, собирая слишком мелкие или слишком

крупные частицы пищи. Этого можно избежать, ликвидировав рабочих промежуточных размеров, что при определенных условиях и происходит в природе. Иными словами, возникает своеобразный аналог конкуренции, даже не на внутривидовом, а на внутрисемейном уровне.

Одно из условий возникновения полиморфизма – вариабельность рабочих особей. Согласно правилу Хатчинсона, полиморфизм может возникнуть, если крайние варианты будут различаться по размерам более чем в 1.3 раза. Если же нет – то, скорее всего, возникнет мономорфизм, и вариабельность рабочих еще более снизится.

Вторым условием будет наличие “свободных мест” в сообществе. *S. heguleanus* – самый крупный вид в таежной ассоциации (“сверху” его никто явно не ограничивает). Его вариабельность возрастает, и формируются три размерные группы, соответствующие трем размерным нишам. Мелкие виды муравьев занимают каждую одну размерную нишу, и вариабельность их размеров ограничена соседями. Вероятно, в неполных сообществах при выпадении какого-либо вида можно будет наблюдать увеличение вариабельности и у них.

Рассмотрение таежной ассоциации муравьев как гильдии открывает широкие перспективы для дальнейшего изучения экологии сообществ муравьев. Из концепции гильдии вытекают разнообразные следствия, которые могут быть обнаружены в исследованиях сообществ муравьев (часть из них отмечена выше). С ней связан и ряд других концепций в экологии, например, концепция лимитирующего сходства [4]. Последняя, кстати, уже была успешно использована при изучении сообществ муравьев [5]. Рассмотрение всех этих вопросов выходит далеко за рамки настоящей статьи.

На основе концепции гильдии возможно также прогнозирование основных направлений преобразования структуры сообществ муравьев, в том числе и под влиянием антропогенных факторов. Кроме того, следует отметить, что процесс расселения видов муравьев продолжается и в наше время. Широкую экспансию осуществляют огненные муравьи рода *Solenopsis* и аргентинские муравьи *Linepithema* (= *Iridomyrmex*) *humile*. Вполне возможно, что процессы, происходящие при этом в различных ассоциациях муравьев, могут быть в какой-то степени схо-

жи с теми, что мы наблюдаем в таежных ассоциациях в присутствии рыжих лесных муравьев.

Выражаем искреннюю признательность рецензенту, сделавшему ряд существенных замечаний.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (коды проектов № 06-04-49118, и РФФИ “Урал” № 04-04-96140).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
2. Демченко А.В. // Муравьи и защита леса. Новосибирск, 1975. С. 77.
3. Демченко А.В. // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 3. С. 370.
4. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
5. Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
6. Захаров А.А. // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1980. Т. 17. С. 132.
7. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 7. С. 1020.
8. Резникова Ж.И. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 208 с.
9. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 7. С. 816.
10. Сейма Ф.А. // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 9. С. 1322.
11. Сейма Ф.А. // Экология. 1987. № 2. С. 77.
12. Сейма Ф.А. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 265.
13. Сейма Ф.А. // Экология. 2002. № 4. С. 291.
14. Сейма Ф.А. // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 267.
15. Тарбинский Ю.С. // Муравьи и защита леса. Новосибирск, 1987. С. 115.
16. Carroll J.F. // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1988. V. 90. № 4. P. 495.
17. Chew A., Chew R.M. // Insect Societies. 1980. V. 27. № 3. P. 189.
18. Davidson D.W. // Ecology. 1977. V. 58. P. 725.
19. Davidson D.W. // Ecology. 1977. V. 58. P. 711.
20. Davidson D.W. // American Naturalist. 1978. V. 112. № 985. P. 523.
21. Galle L. // Entomol. Gen. 1986. V. 11. № 3–4. P. 197.
22. Kaczmarek W. // Ecol. pol. 1953. V. 1. № 2. P. 69.
23. Pisarski B., Vepsäläinen K. // Ann. Zool. 1989. V. 42. № 13–17. P. 321.
24. Savolainen R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. // Oecologia. 1989. V. 81. № 4. P. 481.

Size Differentiation of Species and Organization of Multispecies Ant Communities

A. V. Gilev, E. V. Zinov'ev, A. V. Nesterkov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

Some morphological aspects of the organization of taiga multispecies ant communities (without participation of wood red ants) were characterized by the morphological differentiation of niches according to the size of ant workers. The correlation of sizes of ants composing a multispecies community followed the Hutchinson's rule. Wood red ants affected greatly the ant of other species with similar sizes. The results obtained are discussed from the standpoints of ecological niche, competition and guild.