

УДК 591.563–579.6

НЕОБЫЧНЫЕ ГНЕЗДА РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (*FORMICA*, HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

© 2000 г. А. В. Гилев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620219

Поступила в редакцию 23.06.98 г. После доработки 31.01.2000 г.

По материалам многолетних исследований описаны некоторые типы необычных гнезд рыжих лесных муравьев, их возникновение и дальнейшее развитие. Один из ведущих факторов, определяющих форму и размер гнезд муравьев, – оседание гнезда под действием силы тяжести, т.е. механическая прочность постройки. Для крупных гнезд этот фактор становится более значимым, чем необходимость регуляции микроклимата в гнезде. Оседание гнезда может стать необратимым и привести к распаду семьи. Для многокупольных гнезд определяющую роль может играть усиление теплообмена с внешней средой при отклонении формы гнезда от окружной (в плане). Конструктивные особенности гнезда, таким образом, оказывают влияние на такие аспекты жизнедеятельности семьи муравьев, как ограничение роста численности и деление.

Гнездо рыжих лесных муравьев – сложное архитектурное сооружение, одна из основных функций которого – поддержание оптимального для семьи муравьев микроклимата. Известно, что в разных условиях муравьи строят гнезда различной формы. Так, форма купола определяется условиями освещенности (Длусский, 1967), а характер и степень развития вала – увлажнением почвы (Захаров, 1972). В меняющихся условиях внешней среды муравьи способны быстро перестраивать гнездо, соответствующим образом изменяя его форму (Длусский, 1967). Таким образом, внешнее строение муравейника, его форма и размеры являются оптимальными для данного сочетания факторов и активно регулируются муравьями. Любое изменение внешнего строения гнезда может являться индикатором изменения внешних условий либо внутреннего состояния семьи муравьев. В настоящей работе описываются некоторые типы необычных гнезд рыжих лесных муравьев, их возникновение и развитие, и делаются предположения о факторах, вызывающих такие изменения внешнего строения муравейника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для данной работы был собран в 1985–1999 гг. на Среднем Урале. Район исследований площадью около 400 кв. км включал в себя участки горной темнохвойной тайги (ельники-пихтарники), южнотаежных лесов (сосновые и смешанные леса, с примесью кедра, лиственницы) и северной лесостепи (сосново-осиново-бересковые колки). Всего на данной территории заложено более 90 учетных маршрутов, обследовано 667 гнезд рыжих лесных муравьев пяти видов (*Formica aquilonia* Yarr., *F. lugubris* Zett., *F. polycte-*

na Forst., *F. pratensis* Retz., *F. rufa* L.), что составило менее половины всех встреченных гнезд.

Многолетние наблюдения проводились в пяти многовидовых поселениях муравьев на модельных гнездах. Всего в этих поселениях обнаружено 105 гнезд, в качестве модельных было выбрано 30 гнезд, которые были обследованы ежегодно, обычно в августе–сентябре.

Со всех обследованных гнезд были сняты стандартные промеры (диаметр и высота вала и купола), в необходимых случаях сделаны рисунки гнезд. На модельных гнездах была изучена многолетняя динамика размеров и формы, зафиксированы все случаи изменения внешнего строения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гнезда с массивным валом. Это обычно крупные одиночные гнезда, имеющие массивный вал диаметром до 2 и более метров, высотой до 60 см, с отчетливо выраженной площадкой сверху, диаметр которой составляет 65–75% диаметра вала. Вал имеет, таким образом, форму почти правильного усеченного конуса. Скаты вала могут зарастать, но площадка всегда остается чистой. В центре площадки располагается маленький уплощенный купол, диаметр которого составляет не более 30% диаметра вала, а высота – не более 10 см (рис. 1).

Всего обнаружено 31 гнездо такого типа, что составляет 4,70% от общего числа обследованных гнезд. Они встречаются в зонах южной тайги и северной лесостепи, но не найдены в горной темнохвойной тайге.

Подобные гнезда описаны Голосовой (1998) для заболоченных ельников Подмосковья, где

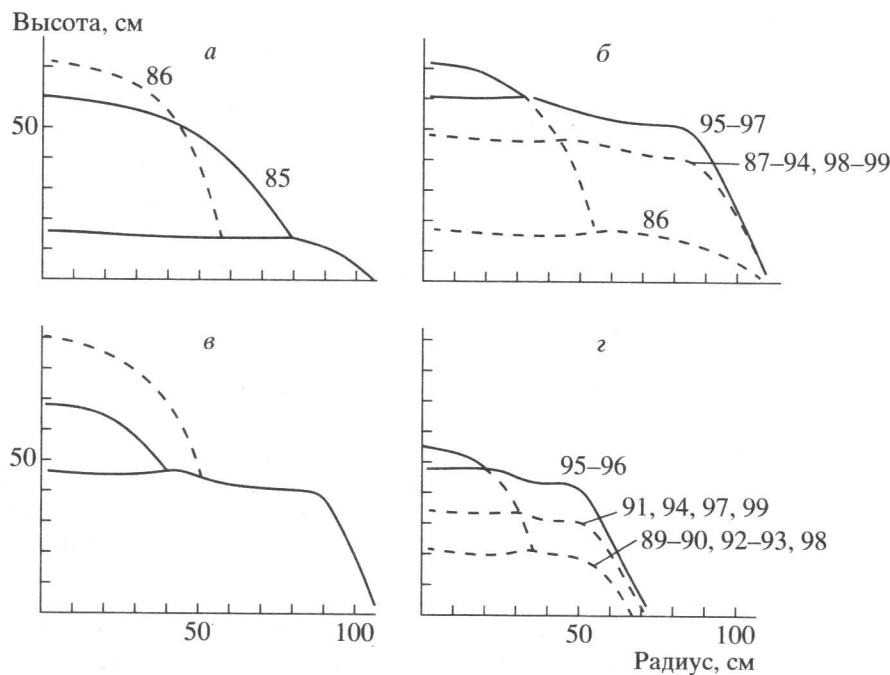


Рис. 1. Возникновение и развитие гнезд с массивным валом. а–б – изменения внешнего строения гнезда 1 (*F. polyctena*); в – вероятное направление дальнейшего развития гнезда 1: гнездо 1 (сплошная линия) и гнездо *F. polyctena*, прошедшее стадию массивного вала; г – изменения внешнего строения гнезда 2 (*F. rufa*). Цифры на рисунке – годы наблюдений.

муравьи строят высокие валы-подклады, спасаясь от подтопления. Однако в условиях Среднего Урала такой четкой связи гнезд этого типа с переувлажнением почвы не обнаружено: только 2 гнезда из 31 расположены в заболоченной пойме ручья, остальные же – на высоких местах. Кроме того, муравьи, обитающие в поймах рек и на торфяных болотах, строят гнезда со скрытым валом, что хорошо согласуется с данными Захарова (1972).

Причины образования таких гнезд могут быть выявлены в ходе многолетних наблюдений за их развитием, особенно если удастся точно зафиксировать начало их формирования. Нам удалось проследить этот процесс в двух комплексах гнезд. В комплексе I (Биостанция Уральского государственного университета, пос. Двуреченск) всего обследовано 38 гнезд, многолетние наблюдения проводились в 1985–1999 гг. на 8 модельных гнездах. Начало образования массивного вала зафиксировано в 1987 г. у трех гнезд (7.89% от общего числа): 1 – *F. rufa*, 2 – *F. polyctena*. Два из них были покинуты муравьями в 1991–1992 гг., и дальнейшие наблюдения проводились на оставшемся гнезде *F. polyctena* (рис. 1а–1в). В комплексе II (Калиновский лесопарк, г. Екатеринбург) обследовано 14 гнезд, многолетние наблюдения проводились в 1989–1999 гг. на пяти, образование массивного вала зафиксировано в 1991 г. у одного гнезда *F. rufa* (7.14%; рис. 1г).

Первые изменения внешнего строения гнезда 1 были впервые зафиксированы на 1 год ранее, в 1986 г. Лето 1986 г. было необычайно дождливое, в июле выпало 2.5–3 среднемесячные нормы осадков, и муравьи перестроили купол, увеличив крутизну скатов (рис. 1а). Возможно, это и послужило толчком для дальнейших изменений. В 1987 г. был построен массивный вал, который к 1995 г. достиг максимальных размеров (рис. 1б). Совмещение контуров муравейника в разные годы наблюдений показывает, что при строительстве массивного вала муравьи засыпают значительную часть купола. При этом не меняются общие размеры наземной постройки, а также, вероятно, и форма купола. Об этом же свидетельствует и произошедшее в 1998 г. оседание вала – он как бы соскользнул вниз, обнажив ранее засыпанную часть купола (рис. 1б).

Аналогичные процессы происходили и у гнезда 2 (рис. 1г), однако циклы засыпания–оседания там протекали быстрее. Первый цикл был зафиксирован в 1991–1992 гг. Второй был интенсивнее и длился дольше – строительство массивного вала продолжалось в 1994–1995 гг., оседание – в 1997–1998 гг. В 1999 г. отмечено начало нового цикла засыпания.

Известно, что вал образован частицами почвы, вынесенными муравьями на поверхность (Длусский, 1967). Непропорциональный рост вала свидетельствует о том, что строительная деятельность муравьев сосредоточена в подземной

части гнезда. Причиной этого, на наш взгляд, может быть оседание купола под действием собственного веса.

Оседание – постоянно действующий фактор в жизни муравьев. Гнездо оседает зимой, под тяжестью снега, и во время летних дождей, когда вес купола увеличивается от пропитывающей его воды (как уже было отмечено выше, изменения внешнего строения модельных гнезд в комплексе 1 начались после необычайно сильных дождей 1986 г.). Оседание купола может угрожать разрушением подземной части гнезда, поэтому муравьи переключаются на ремонт и укрепление подземных ходов и камер, а на куполе ведут лишь “косметические” работы. Следует отметить, что массивный вал формируется у крупных муравейников, достигших, вероятно, предельных для данных условий размеров и далее не растущих. Вероятно, для таких гнезд угроза оседания в какой-то момент оказывается более значимой, чем регуляция микроклимата, т.е. поддержание оптимальной формы купола. В дальнейшем, после укрепления подземной части гнезда, муравьи могут вновь начать интенсивно строить купол. На рис. 1в изображено модельное гнездо 1 на момент 1999 г. и, для сравнения, сходное по размерам гнездо, явно прошедшее стадию массивного вала и теперь находящееся на стадии строительства купола.

Таким образом, фактор оседания в определенные периоды жизни семьи муравьев может играть более существенную роль, чем микроклиматические факторы. Возможно, что механическая прочность постройки является одним из основных факторов, ограничивающих рост гнезда, а тем самым и рост одиночной семьи муравьев. Следует отметить также, что состояние семьи муравьев в гнездах с массивным валом заметно не ухудшается, вопреки ожиданиям. Размеры кормовой территории, число и длина троп, число деревьев с тлями и активность фуражиров на тропах у модельных гнезд практически не менялись в течение всего периода наблюдений.

Многокупольные гнезда известны давно и в ряде мест являются достаточно распространеными (Klimetzek, 1973). Срок существования такого гнезда может достигать 10 лет и более. В условиях Среднего Урала, однако, многокупольные гнезда встречаются редко: всего обнаружено 8 таких гнезд (1.20%). Все они имели две вершины или два отдельных купола на общем валу. Трехкупольные гнезда и гнезда с большим количеством куполов нами не обнаружены.

Мы зафиксировали следующие причины возникновения таких гнезд: механические повреждения купола; наличие объектов или условий, препятствующих нормальному росту купола (стволы деревьев, камни, рельеф, условия освещенности и т.д.); переселение муравьев (в одном случае за-

фиксирована цепочка из трех соприкасающихся куполов – одного брошенного и двух функционирующих, а следующий год действовал только один, последний в цепочке); выделение отводка (на наш взгляд, незавершенное – дочернее гнездо остается на одном валу с материнским).

Независимо от причин, приводящих к возникновению двухкупольного гнезда, это состояние в условиях Среднего Урала является неустойчивым: такие гнезда, по нашим данным, существуют обычно не более 2–3 лет. Об этом же свидетельствует и их редкость.

Нами прослежена судьба пяти гнезд и отмечено всего два пути их преобразования. В первом варианте гнезда медленно “расходятся”, вероятно, путем их перестройки муравьями, последовательно проходя стадии: двувершинного овально-го в плане гнезда; двух соприкасающихся куполов; двух отдельных куполов на овальном или 8-образном валу; двух самостоятельных гнезд, соприкасающихся валами. Такую эволюцию пертерпело одно гнездо, сильно поврежденное при рубке леса в конце 1985 г. и окончательно разделившееся на два в 1994 г. Во втором варианте семья муравьев вновь объединяется в одном гнезде. Второй купол при этом либо остается брошенным (как в уже упоминавшемся случае переселения), либо исчезает, т.е., вероятно, используется как строительный материал для действующего купола (3 случая наблюдений). На рис. 2в–2е отчетливо видно, как овальный купол в течение двух лет преобразуется в два отдельных круглых в плане купола, а затем меньший купол исчезает (подробнее об изменениях этого гнезда см. следующий раздел).

На наш взгляд, такая неустойчивость и относительная быстротечность многокупольного гнезда объясняется прежде всего воздействием климатических факторов. В условиях резко выраженного континентального климата Среднего Урала отклонение от оптимальной, округлой в плане, формы гнезда, неизбежно приводящее к увеличению теплопотерь, очень неблагоприятно для муравьев. Поэтому муравьи тем или иным способом восстанавливают оптимальную форму гнезда.

Гнезда на кольцевом валу отмечены для *F. pratensis* Мариковским (1979). В условиях Среднего Урала, несмотря на то, что остатки брошенных гнезд в виде кольцевых валов встречаются достаточно часто, гнезда на кольцевых валах редки. Нами обнаружено всего 7 таких гнезд (1.05% от общего числа): 5 – *F. polycrena*, 1 – *F. rufa*, 1 – *F. pratensis*.

П.И. Мариковский отмечает две причины возникновения таких гнезд: поселение самки-основательницы на старом валу и разрушение муравейника (обычно при пожаре) с последующим его восстановлением уцелевшими особями. В послед-

нем случае: на старом валу и вблизи него могут сформироваться несколько мелких гнезд, которые впоследствии объединяются.

Наши наблюдения показывают, что, по крайней мере, часть гнезд на кольцевом валу проходит в своем развитии аналогичную стадию дробления—объединения. Четыре из 7 гнезд (все — *F. polyctena*) имели по два симметрично расположенных купола на кольцевом валу и несколько мелких отводков, связанных обменными тропами. Одно из гнезд распалось вследствие сильного механического повреждения, три других — без видимых причин.

Проследить процесс трансформации муравейника в гнездо на кольцевом валу удалось на одном из модельных гнезд комплекса II (Калиновский лесопарк, г. Екатеринбург). В течение 1989–1993 гг. это было крупное, стабильное гнездо (диаметр вала 285 см, купола — 180 см), сохранившее свою форму и размеры, с тремя крупными отводками (рис. 2 a). В 1994 г. без видимых причин купол осел и деформировался, гнездо приобрело асимметричную форму (рис. 2 b). В 1995 г. сформировались 2 симметрично расположенных купола и, кроме того, 8 небольших гнезд на расстоянии 5–30 м (рис. 2 c). Уже в 1996 г. второй купол исчез, а оставшийся, вследствие сильно вытянутой формы, начал медленно разделяться на 2 (рис. 2 c –2 d). В 1998 г. семья муравьев объединилась в одном гнезде (рис. 2 e). К этому времени у муравейника сформировался новый вал, а старый стал практически неразличим. Вместе с тем гнезда, образовавшиеся вне материнского вала, остались самостоятельными и в настоящее время функционируют как отводки.

Еще два гнезда *F. polyctena* (комплекс III, Юго-Западный лесопарк г. Екатеринбурга) были обнаружены в 1996 г. на стадии двух куполов на кольцевом валу. Диаметр кольцевого вала этих гнезд превышал 300 см, т.е. это также были остатки крупных гнезд. У одного из них функционировал только 1 купол, у другого оба купола были действующие. В 1997 г. у обоих гнезд осталось по одному куполу, а в 1998–1999 гг. практически исчезли следы кольцевого вала. Кроме того, в 1997 г. у каждого из них появилось по три отводка, которые функционируют и в настоящее время.

Вышеописанный процесс трансформации крупных гнезд с выделением нескольких отводков вполне соответствует фрагментации — распаду семьи муравьев на составные части (колонны), описанному Захаровым (1998). Наблюданное время трансформации, а также редкость гнезд на кольцевом валу, особенно двухкупольных, свидетельствует, на наш взгляд, о неустойчивости и скоротечности этой стадии, как это отмечалось и для многокупольных гнезд. По крайней мере, в одном случае фрагментацию вызвало оседание купола.

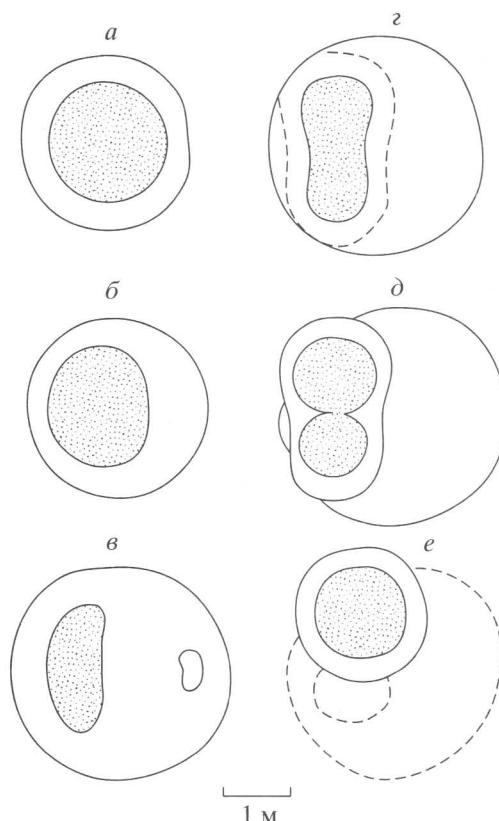


Рис. 2. Изменение внешнего строения гнезда *F. polyctena*: a — стабильная стадия, 1989–1993 гг.; b — деформация купола, 1994 г.; c — образование гнезда на кольцевом валу, 1995 г.; d — двувершинное гнездо, 1996 г.; e — двухкупольное гнездо, 1997 г.; e — слияние семьи, стабильная стадия, 1998–1999 гг.

Вероятно, при оседании крупных гнезд (диаметр вала более 300 см, купола — более 150 см) муравьи оказываются не в состоянии укрепить подземную часть, и возникающие при этом повреждения приводят к распаду семьи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что наряду с факторами микроклимата на форму и размер гнезда влияют также и конструктивные особенности самого гнезда, в частности механическая прочность постройки. Более того, эти особенности могут оказывать существенное влияние и на жизнь семьи муравьев (вплоть до распада и слияния). Оптимальные размеры муравейника (Захаров, 1975) могут быть связаны, таким образом, именно с фактором механической прочности постройки. Гнезда оптимальных размеров отличаются высокой стабильностью. Более крупные гнезда становятся неустойчивыми к резким изменениям условий внешней среды, которые и могут вызвать трансформации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность рецензенту, сделавшему ряд существенных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голосова М.А.*, 1998. Изменение состояния комплексов северного лесного муравья (*Formica aquilonia*) в подмосковных ельниках // Успехи совр. биол. Т. 118. № 3. С. 306–312.
- Длусский Г.М.*, 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. С. 1–236.
- Захаров А.А.*, 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. С. 1–216. – 1975. Оптимальный размер муравейника *Formica aquilonia* // Муравьи и защита леса. М.: Наука. С. 136–140. – 1998. Фрагментация семей и ее роль в жизни поселений рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. М.: Наука. С. 45–48.
- Мариковский П.И.*, 1979. Муравьи пустынь Семиречья. Алма-Ата: Наука. С. 1–264.
- Klimetzek D.*, 1973. Die Variabilitat der Standortansprüche hugelbauender Waldameisen der *Formica rufa* – Gruppe (Hymenoptera, Formicidae) // Mitt. Badisch. Landesver. Naturk. und Naturschutz. 11. 1. P. 9–25.

UNUSUAL NESTS OF RED WOOD ANTS (*FORMICA*, HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

A. V. Gilev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ekaterinburg 620219, Russia

Some unusual nests of red wood ants were described, their origin and development were studied. One of the factors responsible for the shape and size of ant nests in subsidence under their own weight. This factor is more significant than regulation of microclimatic conditions within nest. These nests stop growing and start changing. The constructive characteristics of nests influence the activity of ant families, their numbers and division of colonies.