УДК 595.796:[591.9+591.5](470.53-924.85)

Фауна и экология муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) Кунгурской лесостепи

Поспелова А. Д. ¹, Гилев А. В. ^{2, 3}

- ¹ Пермский государственный национальный исследовательский университет Пермь, Россия
- ² Институт экологии растений и животных УрО РАН Екатеринбург, Россия gilev@ipae.uran.ru
- ³ Уральский федеральный университет имени Б. Н. Ельцина Екатеринбург, Россия

Распределение видов муравьёв по элементам мезорельефа и влияние абиотических факторов на сообщества муравьёв изучалось мало и обычно не привлекало внимание мирмекологов. Для Кунгурской лесостепи такие исследования практически не проводились. При этом Кунгурская лесостепь является уникальным природным образованием, где отмечено обитание редких и реликтовых видов. В связи с этим было проведено изучение фауны и экологии муравьев Кунгурской лесостепи. Материал был собран в 2019 году в окрестностях города Кунгур, на двух участках: историко-природный комплекс регионального значения «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» (участок 1) и в окрестностях деревни Песчанка (участок 2). Сбор муравьёв проводился по методу Огаты во всех фитоценозах, представленных на участке. В ходе нашего исследования на двух участках Кунгурской лесостепи было обнаружено 18 видов муравьёв из 6 родов и 2 подсемейств, с учётом нового вида - Lasius longiceps (Поспелова, 2020, 2022). Виды муравьёв распределены между изученными участками и учётными площадками неравномерно. Самыми бедными сообществами оказываются те, где доминируют рыжие лесные муравьи. Наиболее богатыми видами оказываются луговые сообщества. Виды муравьев неслучайно распространены по высоте и по растительным условиям. Ряд видов муравьев встречается преимущественно в нижней части склона. Это Formica pratensis, F. rufibarbis, L. alienus, Tetramorium caespitum. Несколько выше, в средней части склона, предпочитает селиться L. longiceps. L. niger, наоборот, предпочитает верхнюю часть склона. M. rubra отдает явное предпочтение лесным местообитаниям, не встречаясь на открытых участках.

Ключевые слова: муравьи, многовидовые сообщества, Средний Урал, Пермский край, Кунгурская лесостепь.

ВВЕДЕНИЕ

Островная Кунгурская лесостепь — уникальное ландшафтное образование востока Европейской части России. Это самый северный участок ковыльных лесостепей в Евразии. Он размещён в полосе хвойно-широколиственных лесов, располагаясь в междуречье рек Сылва и Ирень. В целом территория Кунгурской лесостепи занимает площадь 12 тыс. км² и располагается в пределах Октябрьского, Уинского, Суксунского, Ординского, Кунгурского и Берёзовского районов Пермской области (Овёснов, 1997).

Биота Кунгурской лесостепи во многом носит реликтовый характер. Ее территория не покрывалась плейстоценовыми оледенениями и входила в перигляциальную зону, благодаря чему сохранила свою уникальную флору и фауну (Камелин, Овёснов, 1999; Овёснов, 2009). Считается, что остепненные фитоценозы появились на данной территории в начале плейстоцена (Крашениников, 1951), или даже в конце плиоцена (Камелин, 1998), в сухие эпохи плейстоцена и голоцена происходило обогащение их новыми элементами (преимущественно степного генезиса).

Степные участки встречаются как на плакорах, так и на склонах. Леса главным образом берёзовые, сосновые и осиновые, чередуются с лугово-степными и степными участками. В основном степная флора представлена такими реликтовыми видами, как ковыль перистый, типчак, дрок красильный, гвоздика разноцветная, солнцецвет обыкновенный, мордовник обыкновенный, таволга шестилепестная, шалфей степной, эспарцет песчаный, степными

полынями и астрагалами. Преобладают дерново-подзолистые и серые лесные почвы (Овёснов, 1997; Гридина, 2000).

Первые сведения о муравьях Пермского края, и в том числе Кунгурской лесостепи, приведены в работе М.Д. Рузского (1905). В последующем мирмекофауна этого района была детально изучена пермскими мирмекологами (Сейма, 1969, 2008; Гридина, 2003, 2006). Всего в работах Ф. А. Сеймы (1969, 2008) приведено 26 видов, а Т. И. Гридиной (2003, 2006) – 30 видов муравьев. Можно считать, что мирмекофауна данного района изучена достаточно полно. Гораздо меньше сведений имеется о характере распространения разных видов муравьёв, об их экологических предпочтениях. Практически не изученным остаётся вопрос о разнообразии сообществ муравьёв.

Цель работы – провести изучение фауны муравьев Кунгурской лесостепи с рассмотрением некоторых вопросов их экологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в 2019 году в окрестностях города Кунгур, на двух участках: историко-природный комплекс регионального значения «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» (участок 1) и в окрестностях деревни Песчанка (участок 2) (рис. 1). Участки для обследования выбирались таким образом, чтобы охватить максимальное количество фитоценозов. Участок 1 представляет собой склон южной экспозиции, правый борт каньона реки Сылва, с преобладанием остепненных лугов. Вблизи верхней части склона имеется участок соснового леса. Учетные площадки заложены от нижней части склона к верхней, 4 в луговых биоценозах, 2 – в сосняках (рис. 2). Различия в количестве площадок на лугу и в сосняке обусловлено различием по высоте и типу растительности. Площадка 1.1 расположена у основания склона в лугово-степной растительности. Площадка 1.2 заложена на 20 метров выше от предыдущей площадки в густых зарослях ковыля, 1.3 - на 40 метров выше от площадки 1.2 в низкой луговой растительности, 1.4 – опушка соснового леса со стороны луга. Участок 2 расположен на плакоре, где представлены как остепненные луга, так и участки березовых лесов. Учетные площадки расположены нерегулярно, 1 – на опушке березового леса, 3 – в глубине березовых колков разного размера (рис. 3). Площадки внутри березняка так же выбраны из-за различия по типу растительности. Площадка 2.2 – березняк с приростом липы и сосны, 2.3 - тот же березняк, но с более густым и высоким подлеском, 2.4 лиственнично-берёзовый лес с почти полным отсутствием травяного покрова.

Сбор муравьёв проводился по методу Огата (Ogata, 1996). На каждом участке в течение 30 минут собирались все встреченные фуражиры. Если на пути попадалось гнездо, с него бралось 15 особей для более точного определения вида (Захаров и др., 2013), при этом фуражиры вокруг гнезда уже не учитывались. Все собранные экземпляры были определены до вида (Арнольди, Длусский, 1978, Радченко, 1994). Материал хранится в коллекциях кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ПГНИУ.

Для оценки степени сходства площадок по видовому составу и относительному обилию видов муравьев использовался индекс Чекановского в количественной форме (Песенко, 1982). Индексы сходства были преобразованы в дистанции (единица минус индекс сходства), матрица дистанций обрабатывалась методами многомерного неметрического шкалирования для визуализации различий и выявления наиболее общих закономерностей. Все расчеты проводились в программах Microsoft Excel 2010 и Statistica 8.0 (StatSoft Ink., 1984-2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав. В ходе нашего исследования на двух участках Кунгурской лесостепи было обнаружено 18 видов муравьёв из 6 родов 2 подсемейств (табл. 1). Это составляет 62 % известного по литературным данным (Сейма, 1969; Гридина, 2000, 2003, 2006) списка видов Кунгурской лесостепи. Один вид – $L.\ longiceps$ –, является новым для фауны Пермского края (Поспелова, 2020, 2022).

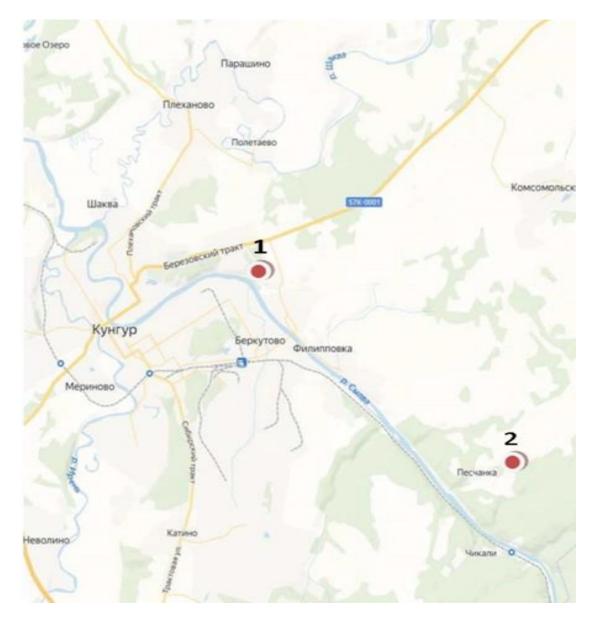


Рис. 1. Расположение участков исследования на территории Кунгурской лесостепи

Таким образом, общий список муравьёв Кунгурской лесостепи по нашим и литературным данным включает 30 видов из 8 родов 2 подсемейств.

Разнообразие сообществ. Виды муравьев неравномерно распределены между изученными участками и учетными площадками (табл. 2). Число видов муравьев, встреченных на одной площадке, колебалось от 2 до 11, обычно же составляя 4–5. Самыми бедными сообществами оказываются те, где доминируют рыжие лесные муравьи. Это неслучайно, поскольку рыжие лесные муравьи являются облигатными поведенческими доминантами, существенно влияя на другие виды муравьев, зачастую подавляя их и снижая их численность (Резникова, 1983; Захаров, 2015). Наиболее богатыми видами оказываются луговые сообщества (табл. 2).

Различия между изученными площадками, полученные в результате преобразования матрицы дистанций методом многомерного шкалирования, представлены на рисунке 4. Хорошо видно два вектора изменений видового состава муравьев на площадках, практически полностью совпадающие с первыми двумя измерениями (dimensions).

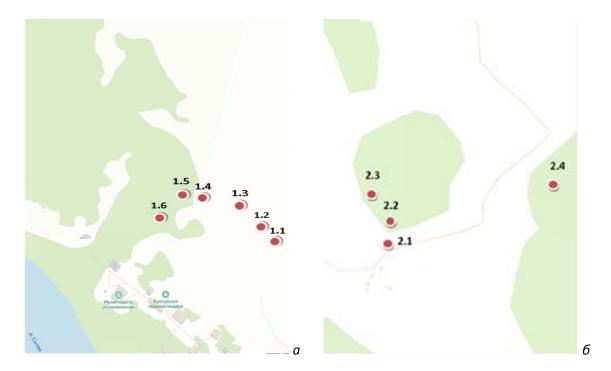


Рис. 2. Расположение учётных площадок на первом (a) и втором (δ) участках исследований

Вдоль первой оси проявляются различия между площадками участков 1 и 2. Интересно отметить, что площадки 1.3 – 1.5, и площадки участка 2, которые и формируют первый вектор изменений, расположены на верхних, плоских участках склонов, где луговые сообщества чередуются с березовыми колками и широко представлены опушечные местообитания. Можно сказать, что первая ось отражает изменения видового разнообразия муравьных сообществ на плакорах. Основные различия в этой группе участков связаны с наличием рыжих лесных муравьев. На площадках 2.2 и 2.3 присутствует *F. rufa*, облигатный доминант, и в целом эти площадки оказываются наиболее бедными видами. Площадка 2.4 также несколько обособляется от остальных, вследствие наличия *F. sanguinea* и повышенной численности *М. ruginodis*. Площадки 1.3 – 1.5 и 2.1, где нет рыжих лесных муравьев, оказываются более сходны между собой, несмотря на то, что на площадке 2.1 отмечено вдвое больше видов, чем на площадках участка 1 (табл. 2).

Вдоль второй оси проявляются различия между площадками, расположенными на склоне Ледяной горы (участок 1). Последовательность участков на рисунке 4 практически совпадает с их расположением на склоне. Площадка 1.1 расположена ниже всех, площадка 1.5 — вблизи вершины. Можно утверждать, что вторая ось отражает изменение видового состава сообществ муравьев в градиенте высоты. Это означает, что виды муравьев, входящие в эти сообщества, распределены в градиенте высоты неслучайно.

Особенности распределения видов. Как уже упоминалось выше, участок 1 представляет собой довольно крутой склон южной экспозиции, с заметным перепадом высот над уровнем моря. Большая часть склона представляет собой остепненный луг, верхнюю часть занимает сосняк. Обнаружено, что на этом участке виды муравьев неслучайно распространены по высоте и по растительным условиям. Для примера на рисунке 5 приведено распространение массовых видов муравьев. Так, ряд видов муравьев встречается преимущественно в нижней части склона (рис. 5a). Это F. pratensis, F. rufibarbis, L. alienus, T. caespitum. Несколько выше, в средней части склона, предпочитает селиться L. longiceps (рис. 56). Черный садовый муравей L. niger, наоборот, предпочитает верхнюю часть склона

Таблица 1 Список видов муравьев Кунгурской лесостепи

Вид	Наши данные	Сейма, 1969	Гридина, 2003, 2006		
	п/сем. Myrmicina	ae			
Myrmica rubra L.	+	+	+		
M. ruginodis Nyl.	+	+	+		
M. sulcinodis Nyl.		+	+		
M. lobicornis Nyl.		+	+		
M. schencki Emery	+	+	+		
M. rugulosa Nyl.	+	+	+		
M. scabrinodis Nyl.		+	+		
Leptothorax acervorum F.	+	+	+		
Tetramorium caespitum L.	+	+	+		
Formicoxenus nitidulus Nyl.	+	+	+		
·	п/сем. Formicina	ie			
Camponotus herculeanus L.		+	+		
C. saxatilis Ruzs.		+	+		
C. vagus Scop.		+	+		
Formica rufa L.	+	+	+		
F. polyctena Forst.		+	+		
F. pratensis Retz.	+	+	+		
F. uralensis Ruzs.			+		
F. fusca L.	+	+	+		
F. gagatoides Ruzs.			+		
F. cinerea Mayr.		+	+		
F. cunicularia Latr.	+	+	+		
F. rufibarbis Fabr.	+	+	+		
F. exsecta Nyl.	+	+	+		
F. pressilabris Nyl.		+	+		
F. sanguinea Latr.	+	+	+		
Lasius fuliginosus Latr.			+		
L. niger L.	+	+	+		
L. alienus Forst.	+	+	+		
L. flavus Fabr.	+	+	+		
L. longiceps Seifert	+				
Всего	18	26	29		

(рис. 5в). Наконец, *М. rubra* встречается только на части склона, предпочитая опушечные местообитания (рис. 5г). Можно предположить, что схожее распределение видов по высоте склонов будет обнаружено и на других участках Кунгурской лесостепи. Это хорошо согласуется с данными Ж. И. Резниковой (1983), показавшей, что разные виды муравьев предпочитают разные участки рельефа, и сообщества террас и склонов речных долин могут существенно отличаться от сообществ плакора.

ОБСУЖДЕНИЕ

Многовидовые сообщества муравьев не являются случайным набором видов, но всегда сложно организованы и характеризуются тесными межвидовыми взаимодействиями (Резникова, 1983; Сейма, 2008; Захаров, 2015 и др.). Вопросы организации многовидовых сообществ муравьев являются одним из основных направлений исследований в современной мирмекологии, однако внимание исследователей всегда привлекали поведенческие

Tаблица 2 Встречаемость рабочих особей муравьев (количество экз.) на изученных участках в окрестностях города Кунгур

	Площадки										
Вид	Участок 1					Участок 2					
	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	2.1	2.2	2.3	2.4	
]	п/сем. М	yrmicina	ie				•	
Myrmica rubra					12	1					
M. ruginodis							4	5	4	16	
M. schencki	2			1	3		9				
M. rugulosa	2										
Leptothorax acervorum							4			2	
Tetramorium caespitum	17	8				23					
Formicoxenus nitidulus							3				
				п/сем. Го	ormicina	e					
Formica rufa								21	13		
F. pratensis	17						3				
F. cunicularia		1					2				
F. rufibarbis	31	1	3	2	1	6	5				
F. fusca				1			2	6		3	
F. exsecta							19				
F. sanguinea	1									6	
Lasius niger	4		12	18	19	11	20			10	
L. alienus	12										
L. longiceps		61	29	7	18	8	9			5	
L. flavus			7								
Всего экз.	86	71	51	29	53	49	80	32	17	42	
Всего видов	8	4	4	5	5	5	11	3	2	6	

механизмы, иерархическая организация сообществ (Резникова, 1983; Захаров, 2015). Влияние абиотических факторов изучалось лишь в самых общих чертах, чаще всего в связи с природной зональностью (Арнольди, 1968; Сейма, 2008 и др.). Очевидно, однако, что сообщество муравьев образуют виды со сходными экологическими предпочтениями, и этот фактор может существенно влиять на видовой состав сообщества.

Распределение видов муравьев по элементам мезорельефа обычно не привлекало внимания мирмекологов. Одной из немногих работ, затрагивающих эти вопросы, является монография Ж. И. Резниковой (1983). Однако для муравьев, как и практически для всех насекомых, важны условия микроместообитания (Чернышев, 1996). При наличии выраженного мезорельефа абиотические условия могут существенно изменяться. Даже в пределах одного склона могут быть выражены значительные градиенты увлажнения и инсоляции, что может существенно влиять на муравьёв как непосредственно, так и опосредованно, через характер растительности.

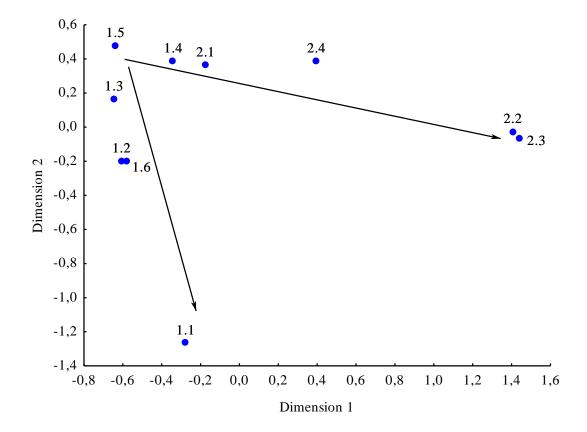


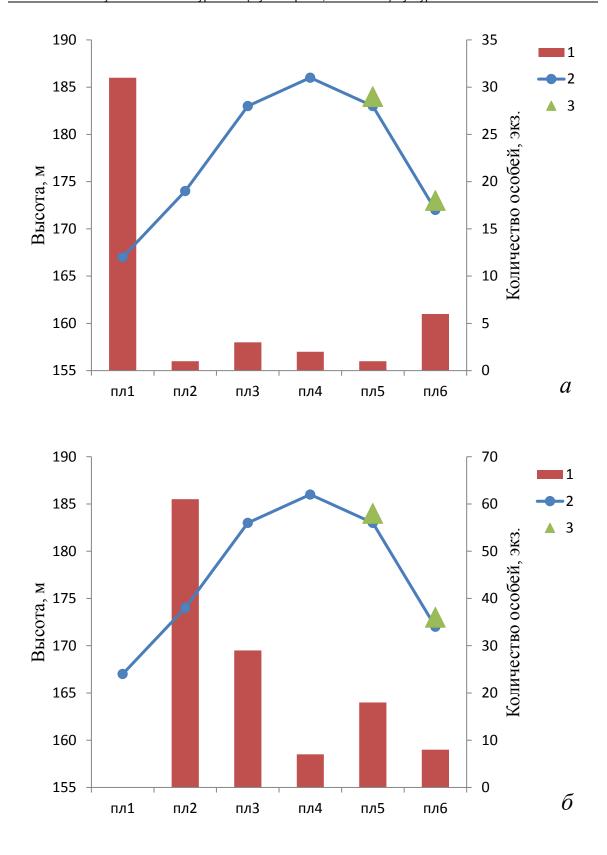
Рис. 4. Дифференциация изученных сообществ муравьев в пространстве первых двух измерений 1.1 — 1.6 — площадки участка 1; 2.1 — 2.4 — площадки участка 2. Нумерация площадок соответствует таковой в таблице 2.

Обнаруженные нами особенности распространения видов муравьев на склоне Ледяной горы могут быть как раз связаны с такими градиентами абиотических условий. Весьма вероятно, что сходные закономерности будут выявлены и в других районах Кунгурской лесостепи. Дальнейшее изучение этого вопроса позволит лучше понять основные факторы, влияющие на биоразнообразие видов и сообществ муравьев Пермского края.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе нашего исследования было обнаружено 18 видов муравьёв из 6 родов и 2 подсемейств. Один из которых — *Lasius longiceps*, является новым для фауны Пермского края. Таким образом, с учетом предыдущих исследований (Сейма, 1969; Гридина 2003, 2006), общее число видов Кунгурской лесостепи составляет 31 вид.

Виды муравьев распределены не равномерно в различных биотопах. Наибольшее видовое богатство муравьёв представлено в луговых сообществах. Так же неравномерно представлены виды муравьёв на различных высотах. Ряд видов встречается преимущественно в нижней части склона. Это *F. pratensis*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *T. caespitum*. Несколько выше, в средней части склона, предпочитает селиться *L. longiceps*. *L. niger* предпочитает верхнюю часть склона. *М. rubra* отдает явное предпочтение лесным местообитаниям, не встречаясь на открытых участках.



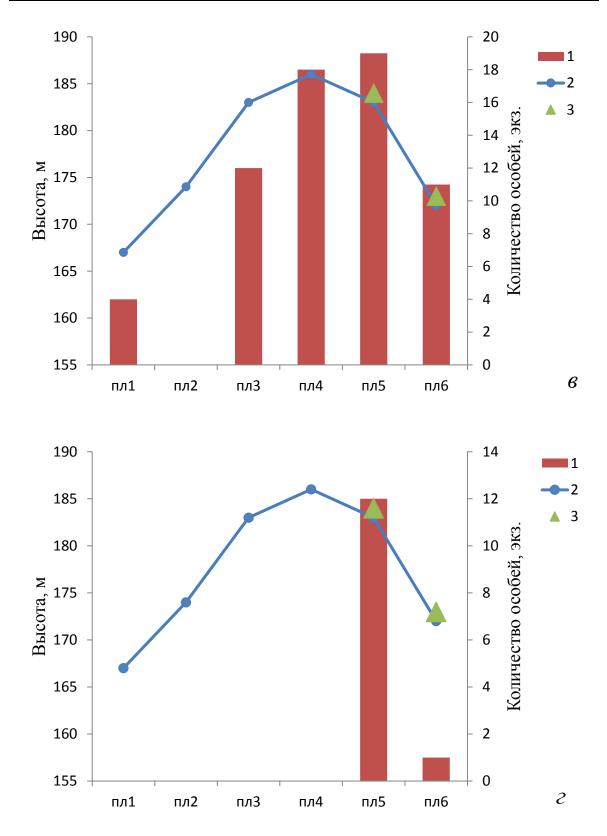


Рис. 5. Распределение некоторых видов муравьев по высоте склона 1 – численность рабочих, 2 – профиль высоты, 3 – лесные местообитания; a – Formica rufibarbis, δ – Lasius longiceps, θ – L. niger, ε – Myrmica rubra.

Благодарности. Авторы выражают благодарность доктору биологических наук, профессору С. Л. Есюнину за помощь в написании статьи.

Список литературы

Арнольди К .В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьёв Русской равнины // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 8. – С. 1155–1178.

Арнольди К. В., Длусский Γ . М. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. – 1978. – Т. 3, Ч. 1. – С. 519–556.

Гридина Т. И. Обзор фауны муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) заказника «Предуралье» // Заказник «Предуралье». Вестник ПГУ. – Пермь, 2000. – С. 64.

Гридина Т. И. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи современной биологии. -2003. - T. 123, № 3. - C. 289–298.

Гридина Т. И. Географический анализ фауны муравьёв Пермской области // Географический вестник. — 2006. — № 1. — С. 145—148.

Захаров А. А., Длусский Г. М., Горюнов Д. Н., Гилёв А. В., Зрянин В. А., Федосеева Е. Б., Гороховская Е. А., Радченко А. Г. Мониторинг муравьёв Формика. – М.: КМК, 2013. – 99 с.

Захаров А. А. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. - 404 с.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии: (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. – 239 с.

Камелин Р. В., Овёснов С. А. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. – Пермь: Изд-во Перм. унта. 1999. – 83 с.

Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Географические работы. М.: Географгиз, 1951. – С. 214–262.

Овёснов С. А. Конспект флоры Пермской области. – Пермь: Изд.-во Перм. ун.-та, 1997. – 252 с.

Овёснов С. А. Кунгурская лесостепь: феномен или фантом? // Ботанические исследования на Урале: материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посв. памяти П. Л. Горчаковского. Пермь, 2009. – С. 270–275

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М., Наука, 1982. - 287 с.

Поспелова А. Д. Муравьи Кунгурской лесостепи. Симбиоз-Россия 2020: сборник статей XII Всероссийского конгресса молодых учёных-биологов с международным участием (Пермь, 28–30 сентября 2020 г.) // Пермский государственный национальный исследовательский университет. Пермь, 2020. – С. 217–219.

Поспелова А. Д. Состав сообществ муравьёв Кунгурской лесостепи: предварительные данные. Муравьи и защита леса // Материалы XVI Всероссийского мирмекологического симпозиума (Москва, 27 – 31 августа 2022 г.). Москва, 2022. – С. 152–156.

Радченко А. Г. Определительная таблица муравьёв рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73 (7, 8). – С. 130–145.

Резникова Ж. И. Межвидовые отношения муравьёв. – Новосибирск: Наука, 1983. – 207 с.

Рузский М. Д. Муравьи России. Т. 1 // Труды Казанского общества естествоиспытателей. -1905. - T. 38, № 5-7. - C. 3-798.

Сейма Ф. А. Муравьи центральной и южной части Пермской области // Ученые записки Пермского педагогического института. – Пермь, 1969. – С. 117–132.

Сейма Ф. А. Структура населения муравьёв тайги. – Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 2008. – 166 с.

Чернышев В. Б. Экология насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.

Ogata K. Measuring biodiversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) // 20 International Congress of Entomology, Firenze, Aug. 25-31, 1996. – Proc. Firenze, 1996. – P. 96.

Seifert B. A revision of the European species of the ant subgenus Chthonolasius // Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden. – 1988. – Vol. 51, N 8. – P. 143–180.

Pospelova A. D., Gilev A. V. Fauna and ecology of ants (Hymenoptera, Formicidae) in the surroundings of Kungur forest-steppe // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 132–142.

The distribution of ant species over mesorelief elements and the influence of abiotic factors on ant communities have been little studied and usually did not attract the attention of myrmecologists. Such studies were practically not carried out for the Kungur forest-steppe. However, the Kungur forest-steppe is a unique formation inhabited by rare and relict species. For this reason, the purpose of the research was to study the fauna and ecology of ants in the Kungur forest-steppe. The material was collected in 2019 in the vicinity of Kungur, at two sites: historical and natural complex "Ice Mountain and Kungur Ice Cave" (section 1) and in the vicinity of the village of Peschanka (section 2). Ants were collected using the Ogata method in all the phytocenoses represented at the site. During the research, 18 species of ants from 6 genera of 2 subfamilies, taking into account the new species – *Lasius longiceps*, were found in two sections of the Kungur forest-steppe. Ant species were not evenly distributed among the study sections and survey sites. The poorest communities are those dominated by ants of the Formica subgenus (Formica s. str.). Meadow communities are the most abundant in species. Ant species are not randomly distributed by elevation and by vegetation zones. A number of ant species are found predominantly in the lower part of the slope. These are *Formica pratensis*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *Tetramorium caespitum*. In the middle part of the slope, *L. longiceps* prefers to settle. *L. niger*, on the contrary, prefers the upper part of the slope. *M. rubra* has a clear preference for forest habitats, not occurring in open areas.

Key words: ants, multispecies communities, Middle Ural, Perm region, Kungur forest-steppe.

Поступила в редакцию 01.10.22 Принята к печати 18.10.22