

УДК 595.796(477.75)

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ПОБЕРЕЖИЙ ЛИМАНОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КРЫМА

С. В. Стукалюк, В. Г. Радченко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: astmoondey@mail.ru; rvq@izan.kiev.ua

Принято 19 марта 2008

Видовой состав и структура сообществ муравьев (Hymenoptera, Formicidae) побережий лиманов Северо-Западного Крыма. Стукалюк С. В., Радченко В. Г. — На территории фитоценозов береговой линии лиманов северо-западной части Крыма обнаружено 6 видов муравьев. *Myrmica bergi* Ruzsky, 1902 обитает в сообществах солеросов, а также в зоне сообществ пырея удлиненного, где к нему добавляются *Cardiocondyla stambuloffi* Forel, 1892 и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758), в полынных сообществах он присутствует вместе с *Formica imitans* Ruzsky, 1902, *Lasius psammophilus* Seifert, 1992 и *Plagiolepis tauricus* Santschi, 1920. Кормовой участок *M. bergi* занимает 3 различных фитоценоза: сообщества солеросов (внутренняя прибрежная зона) — главный источник корма животного происхождения; сообщества пырея удлиненного (промежуточная зона) с транзитной функцией; и полынные сообщества (внешняя зона) с колониями тлей. Динамическая плотность рабочих падает при переходе от внутренней зоны к внешней. Зоны влияния связаны между собой особями муравьев, мигрирующими из внутренней зоны через промежуточную во внешнюю в утреннее время и в обратном направлении — в вечернее. В промежуточной зоне доминирует *M. bergi*, во внешней появляется кодоминант *L. psammophilus*. Оба вида при максимальных показателях динамической плотности не проникают на территорию соседней семьи другого вида. В промежуточной зоне максимум активности *C. stambuloffi* и *T. caespitum* приходится на минимум у *M. bergi*. Во внешней зоне максимум активности для *P. tauricus* приходится на период минимума для *M. bergi* и *L. psammophilus*.

Ключевые слова: сообщества муравьев, кормовой участок, динамическая плотность.

Species Composition and Structure of Ant Communities (Hymenoptera, Formicidae) at Estuary Shores of North-Western Crimea. Stukalyuk S. V., Radchenko V. G. — 6 species of ants on the territory of coastline phytocoenoses at the estuaries of North-Western Crimea were revealed. *Myrmica bergi* Ruzsky, 1902 dwells in the associations of saltwort, and also in the area of wheat grass associations, in which *Cardiocondyla stambuloffi* Forel, 1892 and *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) joins. In wormwood associations *M. bergi* occurs together with *Formica imitans* Ruzsky, 1902, *Lasius psammophilus* Seifert, 1992 and *Plagiolepis tauricus* Santschi, 1920. Forage area of *M. bergi* occupies 3 different phytocoenoses: saltworts associations (internal coastal area) are a main source of forage of animal origin; wheat grass associations (intermediate area) with a transit function; and wormwood associations (external area) with aphid colonies. The dynamic density of workers diminishes during transition from the internal to external area. The affected zones are interconnected by ant individuals, migrating from the internal to external via the intermediate area at the morning hours, and reverse in the evening. *M. bergi* dominated in the intermediate area, codominant *L. psammophilus* appeared in external area. Both species at the dynamic density maximal indexes do not penetrate on other species neighbouring colony territory. An activity peak of *C. stambuloffi* and *T. caespitum* in the intermediate area accounts for an activity decline of *M. bergi*. In the external area a peak of activity for *P. tauricus* accounts for an activity decline of *M. bergi* and *L. psammophilus*.

Key words: associations of ants, forage area, dynamic density.

Введение

Изучение сообществ муравьев, включающее в себя такие вопросы, как структура кормовых участков (Herbers, Choiniere, 1996; Захаров, 1991) и роль каждого из видов муравьев, входящих в сообщество (Baroni Urbani, 1993), остается актуальным направлением в мирмекологии и в наши дни.

На засоленных участках побережий лиманов формируются специфические сообщества муравьев, не встречающиеся более ни в каких других биотопах (Радченко, Малий, 1990). По исследуемой тематике имеются данные о гнездовании, способах фуражировки, взаимодействию между разными семьями и динамике суточной активности *Myrmica bergi* Ruzsky, 1902, полученные на территории Черноморского биосферного заповедника (Украина, Херсонская обл.) (Бондарь, Русина, 2003), но отсутствуют сведения о взаимоотношениях между видами, населяющими данные сообщества. Для Крымского региона указывается 7 видов муравьев, присутствующих на засоленных участках (Радченко, Малий, 1990).

На исследуемой нами территории, как и по берегам лиманов на территории Черноморского биосферного заповедника (Бондарь, Русина, 2003), обнаружено 6 видов муравьев, приуроченных к различным фитоценозам. Видовой состав муравьев в обоих районах исследований идентичен, что говорит о его постоянстве для данного типа биоценозов, по крайней мере на территории юга Украины. Ниже приведена краткая характеристика каждого из обнаруженных видов.

Myrmica bergi Ruzsky, 1902. Ареал охватывает территорию устья Дуная, юга Украины, Европейской части РФ, Юго-Западной Сибири, Казахстана, Средней Азии, Ирана. В пределах ареала обитает в интразональных, влажных, обычно засоленных биотопах. Распределение носит мозаичный характер. Мезофил. Численность рабочих в семье колеблется от 500 (в одиночных семьях) до 300 000 особей (в случае поликалического поселения). Соответственно размеры кормового участка находятся в пределах 10—350 м².

Lasius psammophilus Seifert, 1992. Ареал охватывает Европу от Испании и Кавказа на юге до Финляндии на севере. Ксерофил, встречающийся на песчаных участках, дюнах. Численность рабочих в семье не превышает 2000 ос. Кормовой участок небольшой — до 10 м².

Formica imitans Ruzsky, 1902. Ареал — Юго-Восток Европы, Кавказ. Мезоксерофил, встречающийся на песчаных участках. Численность рабочих в семье находится в пределах 300—1000 ос. Размер кормового участка — до 15 м².

Plagiolepis tauricus Santschi, 1920. Ареал — Юго-Восток Европы, Кавказ, Казахстан, Средняя Азия. Ксерофил, встречающийся на участках разреженной степной растительности. Численность рабочих в семье — в пределах 200—1100 ос. Размер кормового участка — 5—7 м².

Cardiocondyla stambuloffi Forel, 1892. Понтийский вид. Мезоксерофил. Численность рабочих в семье — от 100 до 400 ос. Размер кормового участка не превышает 2 м².

Tetramorium caespitum (Linnaeus, 1758) — один из наиболее массовых и экологически пластичных видов муравьев Палеарктики. Его ареал охватывает всю Европу (на север проникает в Заполярье), Сибирь, Казахстан, горы Средней и Центральной Азии; в равнинных районах Северной Африки, Передней, Центральной и Средней Азии встречается реже и населяет интразональные, более влажные станции (Радченко, 1992). Мезофил. Численность рабочих в семье колеблется от 300 до 3000 ос. Размер кормового участка до 4 м².

Цель настоящей работы — установить характер межвидовых отношений и ритмику динамической плотности 4 наиболее распространенных видов муравьев на изучаемой нами территории.

Материал и методы

Нами проведены исследования видового состава, стабильности приуроченности, зон влияния, иерархической структуры и плотности семей муравьев, встречающихся на побережьях лиманов северо-западной части Крыма.

Для сбора материала и наблюдений выбраны прибрежные участки оз. Мойнаки, а также оз. Сасык-Сиваш. Основной объект изучения — *M. bergi*, массовый вид муравьев в сообществах солеросов, пырея и прилегающих к нему участках полынных сообществ.

Для выявления видового состава, плотности семей, характера внутривидовых и межвидовых отношений применяли методику, основанную на использовании приманочных лент (Иванов, Стукалюк, 2003). Через исследуемый участок укладывали узкую ленту шириной 3 см и длиной 10 м с разметкой через каждый 1 м, пропитанную сахарным раствором. Исследования проводили в течение июня — августа 2000 г., июня — августа 2005 г. и августа 2007 г. Укладку приманочных лент осуществляли с 9 до 12 и с 16 до 19 ч (здесь и далее указано летнее киевское время). Это самое благоприятное для сбора данных время, так как на него приходится максимумы активности видов муравьев исследуемых сообществ. Спустя 30 мин после закладки регистрировали данные о видовой принадлежности привлеченных муравьев, а также по взаимному расположению групп фуражиров присутствующих видов, дальности и направлении притока и оттока рабочих конкретного вида по отношению к их гнезду, характеру взаимодействий между особями одного и разных видов. Всего выложено 16 лент, из которых 5 приходилось на зону сообществ солеросов, 4 — сообществ пырея удлиненного и 7 лент — на зону полынных сообществ. Максимальное количество выборок, сделанных для полынных сообществ, объясняется присутствием здесь сразу двух видов муравьев-доминантов (*L. psammophilus* и *M. bergi*), для полного выяснения механизмов взаимодействия между которыми было необходимо сделать большее количество выборок. В сообществах пырея, в связи с их небольшими площадями, проведено минимальное количество выборок, тогда как в сообществах солеросов, где присутствует всего один вид (*M. bergi*), такое количество выборок позволило получить достоверные для данной методики результаты.

Для оценки ритмики динамической плотности мы пользовались методом учетных площадок (площадь каждой площадки — 1 м²), расположенных в разных зонах фуражировки *M. bergi*, что позволяло сравнивать данные по динамической плотности указанного вида в этих зонах и его взаимоотношениях с другими видами. Всего заложено по 20 площадок для каждого типа растительных сообществ в течение периода исследований. Во всех учетах регистрировали особей муравьев, находящихся в течение 5 мин внутри площадки. Такие учеты проводили каждые 30 мин в течение светлого времени суток, с 5³⁰ до 20⁰⁰.

Также фиксировали динамическую плотность *M. bergi*, *C. stambuloffi* и *T. caespitum* (с 15 до 17 ч на 30 площадках, каждая площадью 0,3 м²).

Для района исследований типичными являются следующие 3 растительные сообщества.

Сообщества солеросов представлены в основном *Salicornia europea* L., 1753 (солеросом европейским). Занимают участки песчаных грунтов с примесью ила и ракушечника. Часто встречаются по всей территории северо-западного Причерноморья (Войтюк, 2005). Эти, по сути, солончаковые сообщества приурочены к понижениям рельефа, испытывающим частое и длительное затопление солеными водами. Для них характерно небольшое количество видов растений (1–5) с полным доминированием *S. europea*, проективное покрытие которого может составлять от 5–10% до 60–70%, а местами даже до 90%.

Сообщества пырея — *Elytrigia elongata* (Host) Nevski, 1933 (пырей удлиненный). Приурочены к приморской части долин лиманов и рек. Эти сообщества характерны для увлажненных грунтов с умеренным содержанием солей, чаще всего встречаются в приморской зоне, формируя общее проективное покрытие 60–80%.

Сообщества полыни — *Artemisia santonica* Lesson, 1835; *Puccinellia fominii* Bilyk, 1940 (полынь сантонинная, бескильница). Сообщества приурочены к влажным, но периодически пересыхающим ракушечниково-песчаным, умеренно засоленным, несформированным грунтам. Сообщества чаще всего встречаются на микровозвышениях между солончаковыми понижениями. Общее проективное покрытие достигает 40–70%.

В непосредственной близости от воды присутствуют заросли тростника. Сообщества солеросов примыкают к берегу лимана в виде полосы шириной до 25 м. За ними следуют сообщества пырея, занимающие небольшую полосу шириной 3–5 м. Начиная с расстояния 30–35 м от берега лимана, находятся полынные сообщества.

Результаты и обсуждение

Среди обнаруженных на исследуемой территории 6 видов муравьев, лишь *M. bergi* встречался во всех растительных сообществах (табл. 1). *F. imitans* отмечен только на приманочной ленте в сообществах пырея. Рабочие этого вида находились поодиночке между группами рабочих *L. psammophilus* и *M. bergi* и избегали с ними контактов. *P. tauricus* в изучаемых сообществах является хортобионтом. *M. bergi* и *L. psammophilus* встречались как на поверхности земли, так и в травяном ярусе. У *T. caespitum* и *C. stambuloffi* поиски корма привязаны к наземному ярусу.

У *M. bergi* наблюдаются переселения семей от прибрежных участков вглубь территории. По всей видимости, переселения эти имеют сезонный, циклический

Таблица 1. Биотопическое распределение и частота встречаемости видов муравьев
Table 1. Biotopic distribution and occurrence frequency of ant species

Вид	Стациальная приуроченность	Частота встречаемости в сделанных выборках, %	
		Приманочная лента	Учетные площадки
<i>Formica imitans</i>	сообщества пырея	12,5	не встречался
<i>Lasius psammophilus</i>	полынные сообщества	43,75	36,25
<i>Myrmica bergi</i>	сообщества солеросов	100	100
	сообщества пырея	81,25	67,5
	зона полынных сообществ	50	42,5
<i>Tetramorium caespitum</i>	сообщества пырея	6,25	18,75
<i>Plagiolepis tauricus</i>	полынные сообщества	6,25	21,25
<i>Cardiocondyla stambuloffi</i>	сообщества пырея	не встречался	13,75

характер и напрямую связаны с такими же сезонными изменениями уровня воды в лимане.

При пониженном уровне воды гнезда *M. bergi* находятся в непосредственной близости от берега лимана, чаще всего в густых прибрежных зарослях тростника, дающих обильное затенение. В связи с высоким уровнем грунтовых вод главная часть гнезда находится в надземной части, представляющей собой земляной холмик высотой до 40 см, пронизанный сетью ходов и камер с расплодом. Основную часть добычи животного происхождения здесь составляют многочисленные мокрицы и трупы бокоплавов, собираемые муравьями на берегу.

При повышении уровня воды и подтоплении гнезд муравьи переселяются в новые места, расположенные дальше от прежних на 10—15 м в направлении от берега (наблюдала в начале июня 2000 г. при повышении уровня воды в лимане). При этом нами зафиксировано образование постоянных дорог в виде очищенных от сора канавок, по которым к новому гнезду переносится не только добыча, но и расплод, а также имаго из старых гнезд. Обмен зафиксирован также между разными гнездами. Семьи *M. bergi* объединены в поликалические поселения, связанные общим кормовым участком и системой временных дорог, и интенсивный обмен имаго и расплодом способствует уменьшению степени агрессии разных семей друг к другу. Рисунок этих дорог модифицируется на протяжении суток, сохраняя общее направление, но меняя интенсивность «загруженности» в течение дня. Количество рабочих, проходящих по таким дорогам в часы наивысшей активности, может достигать 50 особей/мин. Естественной границей между поликалическими поселениями *M. bergi* является пространство между соседними куртинами тростника вдоль линии берега. Площадь «общего» кормового участка такого поликалического поселения может достигать 350 м².

Три уложенные подряд приманочные ленты (30 м) в пределах внутренней зоны были полностью заполнены рабочими, мобилизованными из разных гнезд и не проявлявшими друг к другу признаков агрессии. На каждые 10 см приманочной ленты, по нашим подсчетам, в среднем приходилось 45—50 рабочих особей, следовательно на 10 м каждой ленты приходилось до 5000 рабочих. Количество рабочих *M. bergi*, привлеченных на приманочные ленты, уменьшалось при удалении от берега (в среднем 4956 рабочих на одну приманочную ленту во внутренней зоне, 1113 рабочих — в промежуточной зоне и 149 — во внешней зоне).

Таким образом, на кормовом участке *M. bergi* мы можем выделить три четко различимых зоны: внутренняя, ограниченная сообществами солеросов, промежуточная, представленная сообществами пырея, и внешняя, включающая полевые сообщества.

M. bergi и *L. psammophilus* проявляют агрессию, атакуя рабочих особей из других семей своего (отмечено для *L. psammophilus*) или других видов, появившихся на территории их кормовых участков, тогда как для остальных видов случаев столкновений не зафиксировано. При этом *L. psammophilus* проявляет агрессию по отношению к *M. bergi*, являясь ее инициатором (рис. 1, А). Для *L. psammophilus* также отмечены случаи столкновений между особями данного вида из разных семей на приманочной ленте (рис. 1, В).

В результате столкновений на приманочной ленте между группами муравьев одного или обоих видов появлялось нейтральное пространство, не нарушаемое рабочими противоборствующих сторон. Победившая сторона либо отодвигала границы влияния на приманочной ленте, либо вовсе сгоняла конкурирующую группу рабочих. *L. psammophilus* использует стратегию не массовых столкновений, а нападает на одиночных особей *M. bergi*, также как и на встречающегося

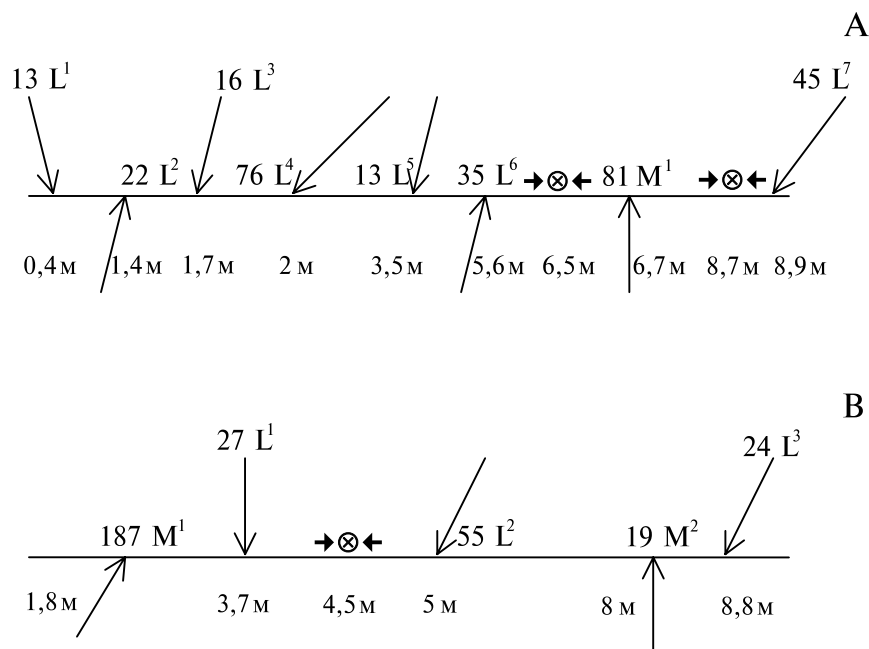


Рис. 1. Распределение рабочих *Lasius psammophilus* и *Myrmica bergi* на приманочных лентах во внешней зоне.

→ — направление прихода групп рабочих, 0,4 м — точки прихода рабочих на приманочную ленту, L — *Lasius psammophilus*, M — *Myrmica bergi*, L¹ — номер семьи, 13 L — количество рабочих в каждой группе, →⊗← — место столкновения между *L. psammophilus* и *M. bergi* (1, A) и между рабочими *L. psammophilus* из разных семей (1, B).

Fig. 1. Allocation of *Lasius psammophilus* and *Myrmica bergi* workers on a lure ribbons.

→ — direction of workers groups arrival, 0,4 m are the points of workers arrival on a lure ribbon, L — *Lasius psammophilus*, M — *Myrmica bergi*, L¹ is the colony number, 13 L is the quantity of workers in every group, →⊗← — the place of collision between *L. psammophilus* and *M. bergi* (1, A) and between the workers of *L. psammophilus* from different colonies (1, B).

здесь *F. imitans*. Для сравнения на рисунке 2 представлены данные по относительной численности рабочих *M. bergi* и *L. psammophilus*, мобилизованных на приманочные ленты во внешней зоне. При высокой концентрации рабочих особей одного из этих видов, количество другого вида минимально. Это свидетельствует о взаимоизбегании двумя видами друг друга, когда между кормовыми участками *L. psammophilus* присутствуют фуражиры *M. bergi*. Но в случае 4-й и 6-й проб (рис. 2), когда численность рабочих обоих видов сопоставима, возможны столкновения за ресурсы (рис. 1). Постоянное присутствие фуражиров *M. bergi* вызывает прямую конкуренцию за пищевые ресурсы, ведущую к агрессии, что и видно на приманочной ленте. В промежуточной зоне *L. psammophilus* отсутствует.

Внутренняя зона кормового участка *M. bergi* представляет собой главный источник животной пищи (в основном, как уже указывалось выше, мокрицы и бокоплав). По нашим наблюдениям, данный вид муравья является активным охотником, использующим групповой способ нападения. Массовый выход рабочих из гнезда начинается (15³⁰—16⁰⁰) в виде одной колонны из 50—70 ос., направляющихся в глубь кормового участка, на расстояние 5—7 м, где происходит их рассеивание. Такой способ фуражировки позволяет создать на нужном участке высокую динамическую плотность фуражиров, которая увеличивает количество добычи, поступающей в гнездо. Примерно в это же время нами отмечен массовый выход мокриц на поверхность земли. По всей видимости,

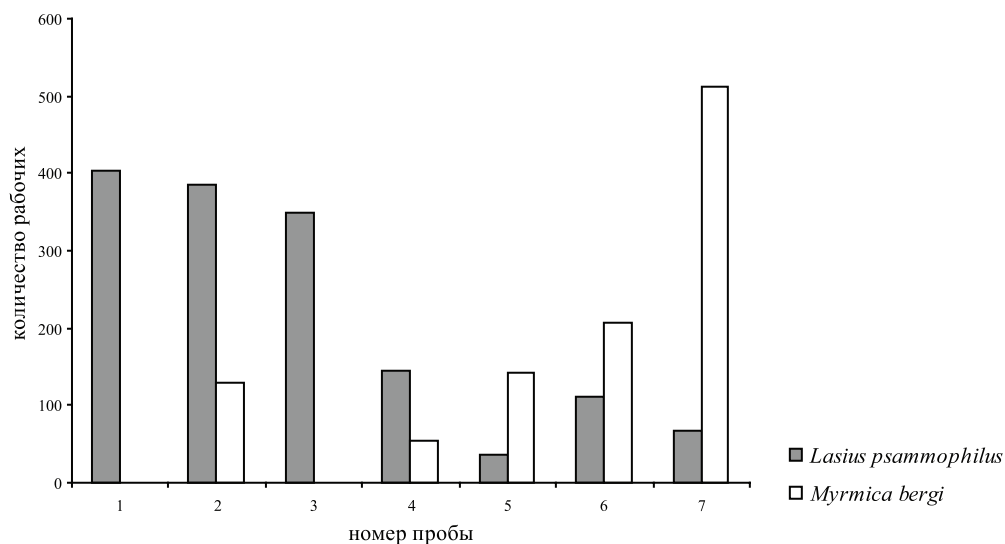


Рис. 2. Взаимозависимость распределения рабочих *Myrmica bergi* и *Lasius psammophilus* на приманочных лентах во внешней зоне.

Fig. 2. Interdependency of *Myrmica bergi* and *Lasius psammophilus* workers distribution on lure ribbons in the external area.

именно с ним сопряжено повышение активности рабочих *M. bergi*, для которых мокрицы являются основным объектом охоты.

Во внешней зоне все потоки фуражиров *M. bergi*, присутствующих на лентах, происходили из внутренней зоны. Внешняя и промежуточная зоны используются как источник пади тлей, колонии которых *M. bergi* содержат на корнях полыни и пырея. Однако в связи с небольшими площадями зоны сообществ пырея она выполняет преимущественно транзитную функцию (перемещение масс рабочих из внешней зоны во внутреннюю и наоборот) между сообществами солеросов и полыни, имеющими максимальные площади. В кустиках полыни находятся сделанные этим видом муравьев небольшие сооружения в виде земляных надстроек с подземной частью, где и содержатся колонии тлей.

С внутренней зоной внешняя и промежуточная зоны связаны дорогами, на которых максимальная активность наблюдается в утреннее и вечернее время и уменьшается днем почти до нуля. Во внутренней зоне присутствует только *M. bergi*, а другие виды практически отсутствуют (единичная встреча *C. stambulofii* имеет случайный характер).

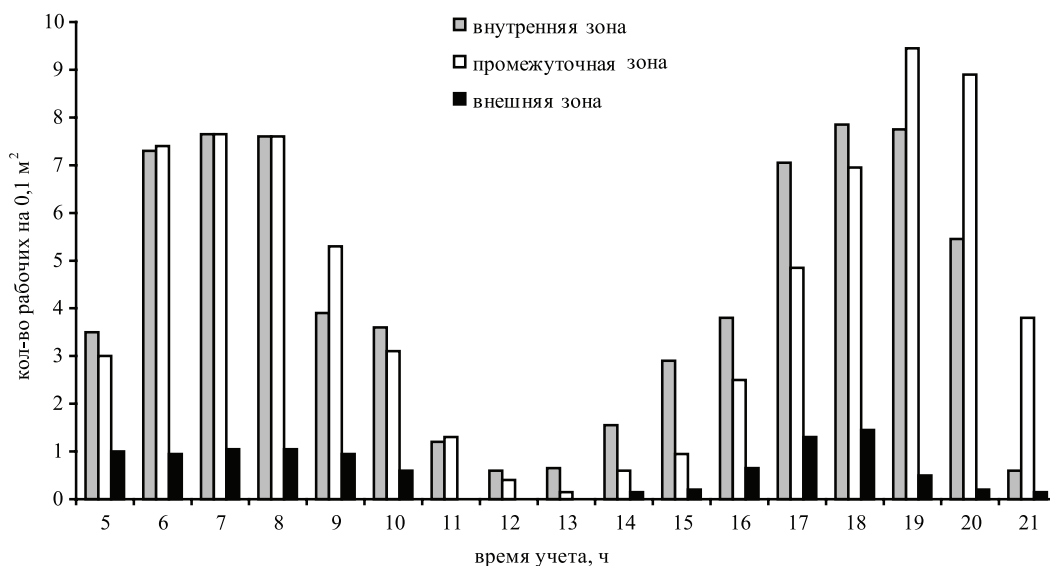
Во внешней зоне происходит смена численных показателей фуражиров — количество *M. bergi* здесь падает на порядок, тогда как численность особей *L. psammophilus* превышает таковую для *M. bergi* (в среднем 149 рабочих *M. bergi* и 209 рабочих *L. psammophilus* на 1 приманочную ленту). Такая смена численности во многом предопределена распределением гнезд с семьями по разным зонам (табл. 2).

Ритмика динамической плотности *M. bergi* напрямую связана с предпочтением определенных зон в разное время суток, хотя во всех трех зонах максимум активности приходится на 5—8 и 17—19 ч (рис. 3).

Активность *M. bergi* в разных зонах кормового участка можно представить следующим образом. Во внутренней зоне начинающийся в 5 ч и длящийся до 8 ч пик численности сопряжен с двумя процессами — фуражировки в ней и перемещения фуражиров в промежуточную и внешнюю зоны.

Таблица 2. Среднее количество семей *Myrmica bergi* и *Lasius psammophilus*, особи из которых приходятся на одну приманочную лентуTable 2. Average quantity of *Myrmica bergi* and *Lasius psammophilus* colonies, workers from which account for one lure ribbon

Зона	Среднее количество семей	
	<i>Myrmica bergi</i>	<i>Lasius psammophilus</i>
Внутренняя	7,3	—
Промежуточная	4	—
Внешняя	—	4,5

Рис. 3. Ритмика динамической плотности *Myrmica bergi* во внутренней, промежуточной и внешней зонах (усредненные данные по всем учетам).Fig. 3. Rhythmics of dynamic density of *Myrmica bergi* in the internal, intermediate and external areas (average data under all accounts).

Следствием утреннего пика численности во внутренней зоне являются пики в промежуточной и внешней зонах, куда направляется часть фуражиров. При сравнении активности *M. bergi* во внутренней и промежуточной зонах отмечен менее резкий спад численности рабочих до минимума с 11 до 14 ч для внутренней зоны. Вследствие увлажнения водами лимана, находящегося в непосредственной близости, во внутренней зоне максимальные значения температуры почвы в дневное время ниже (рис. 4), что позволяет части фуражиров продолжать поиски корма.

Минимальные показатели динамической плотности муравьев в дневное время (с 11 до 16 ч) сопряжены с максимальными значениями температур. В то же время отличия показателей значений динамической плотности по трем зонам связаны с отличиями в температурном режиме. Наиболее резкие колебания отмечены для внешней зоны. Хотя промежуточную зону, как уже указывалось, большая часть рабочих использует как транзитную, некоторые из них остаются здесь для фуражировки.

Во внешней зоне с 9 ч идет спад численности фуражиров, которые возвращаются во внутреннюю зону через промежуточную. В это же время за счет миграции количество фуражиров в промежуточной зоне выше, чем во внутренней и внешней. Во внешней зоне часть фуражиров уходит в прикорневые

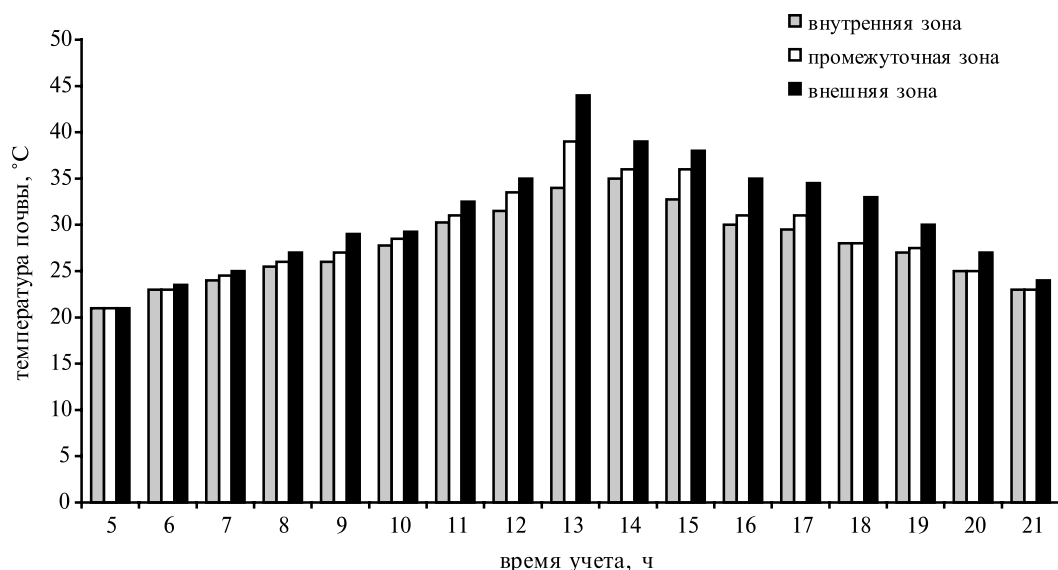


Рис. 4. Значения температуры почвы во внутренней, промежуточной и внешней зонах.

Fig. 4. Values of soil temperature in the internal, intermediate and external areas.

укрытия для тлей, поэтому с 11 до 13 ч активность муравьев на поверхности здесь отсутствует. В 10⁰⁰ большая часть мигрирующих особей уже находится во внутренней зоне, но миграция из внешней и промежуточной зон продолжается до 13⁰⁰. В то же время, в 10⁰⁰ из внешней зоны уходит последняя группа рабочих, что вызывает вторую волну миграции через промежуточную зону в 11⁰⁰. Начиная с 12 до 13 ч, во внутренней зоне остаются только фуражирующие особи. С 14 до 18 ч идет обратная волна миграции из внутренней зоны. Сначала возрастает поток фуражиров, мигрирующих из внутренней зоны. Часть из них остается во внутренней зоне, охотясь за различными беспозвоночными. Возрастание миграции в промежуточной зоне проходит с отставанием по сравнению с внутренней зоной. Мы объясняем это постепенным переходом фуражиров из внутренней зоны в промежуточную. С 16⁰⁰ во внешнюю зону прибывают фуражиры из внутренней и промежуточной зон, за счет чего в первой также происходит возрастание численности муравьев. Вместе с тем здесь появляются и те рабочие особи, которые находились в укрытиях для тлей. Максимум численности во внешней зоне сохраняется до 18⁰⁰. С 19⁰⁰ во всех трех зонах численность фуражиров падает и начинается отток из внешней зоны через промежуточную во внутреннюю. Отток фуражиров с 19 до 21 ч максимален в промежуточной зоне, где опять происходит запаздывание по сравнению с внутренней зоной. Здесь отмечено наложение двух процессов: возвращение фуражиров из внешней зоны и возвращение из промежуточной зоны. Во внутренней зоне возможно наличие ночного пика с 21⁰⁰, связанного с возвращением фуражиров из промежуточной зоны, но этот вопрос пока остается неизученным. Во внутренней зоне с 20⁰⁰ наблюдается резкий спад численности фуражиров, что объясняется их оттоком в гнезда. Во внешней зоне часть фуражиров остается на ночь в укрытиях с тлями.

Сопоставление полученных нами результатов по изменению градиента динамической плотности *M. bergi* в течение дня с данными С. С. Бондарь и Л. Ю. Русиной (2003) показало их хорошее соответствие. В условиях сырого луга с высоким проективным покрытием, *M. bergi* продолжал фуражировку и в период максимальных температур (12–16 ч). На открытых воздействию солнца

степных и прибрежных участках в это время муравьи отсутствовали. Общие максимумы приходились на 9 и 18 ч, за исключением прибрежных участков, где муравьи наиболее активно фуражировали в 6 и в 17 ч. Кроме того, в работе С. С. Бондарь и Л. Ю. Русиной (2003) показано взаимодействие между несколькими семьями *M. bergi*, находящимися по соседству. Каждая из них имеет свой кормовой участок, на котором потоки фуражиров направлены противоположно потокам на участке соседней семьи, что уменьшает вероятность столкновений

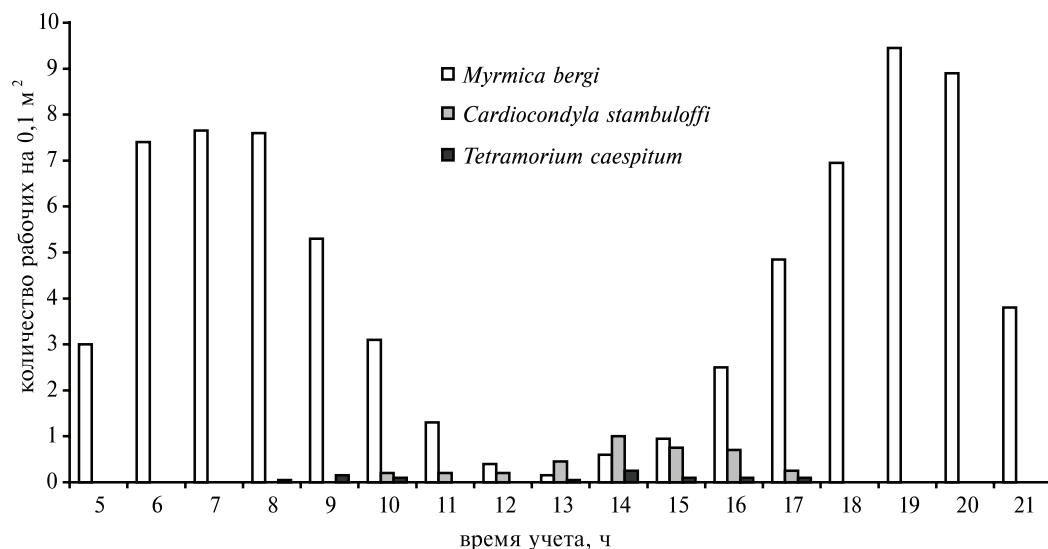


Рис. 5. Ритмика динамической плотности *Myrmica bergi*, *Cardiocondyla stambuloffi* и *Tetramorium caespitum* в промежуточной зоне.

Fig. 5. Rhythmicity of dynamic density of *Myrmica bergi*, *Cardiocondyla stambuloffi* and *Tetramorium caespitum* in an intermediate area.

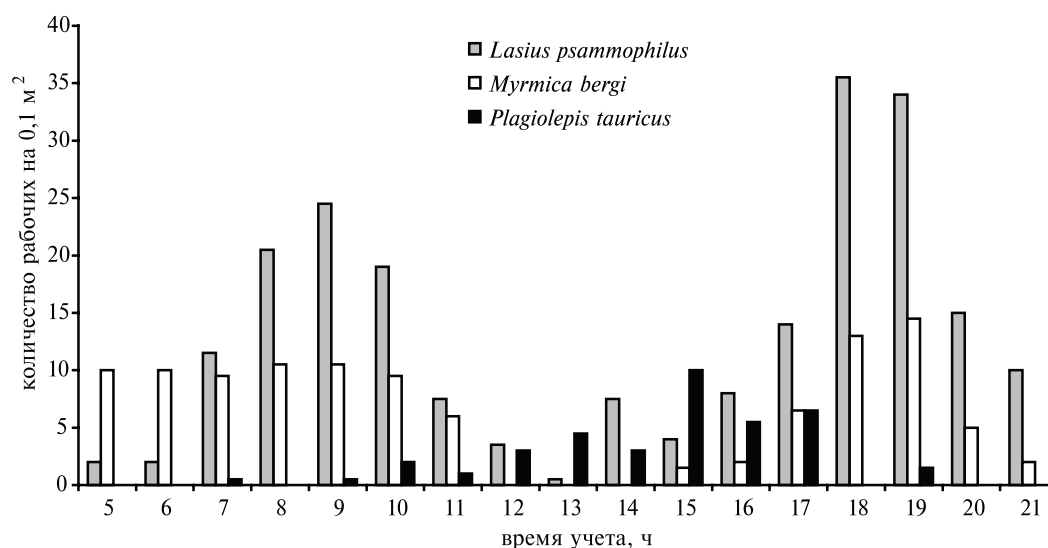


Рис. 6. Ритмика динамической плотности *Lasius psammophilus*, *Myrmica bergi* и *Plagiolepis tauricus* во внешней зоне.

Fig. 6. Rhythmicity of dynamic density of *Lasius psammophilus*, *Myrmica bergi* and *Plagiolepis tauricus* in an external area.

между разными семьями. В случае взаимосвязанности семей (поликалическое поселение) потоки фуражиров могут иметь встречную направленность.

В наших исследованиях активность других видов муравьев связана с активностью *M. bergi* обратной зависимостью (рис. 5, 6). На рисунке 5 показано, что *C. stambuloffi* и *T. caespitum* фуражируют в те часы, когда активность *M. bergi* спадает до минимума.

Однако в вечернее время активность *C. stambuloffi* снижается менее резко, чем у *T. caespitum* и имеет большие показатели по сравнению с утренним временем активности. Проведенные нами учеты плотности (15^{00} — 17^{00}) на 30 площадках (каждая площадью $0,3 \text{ м}^2$) для *M. bergi*, *C. stambuloffi* и *T. caespitum* показали, что имеется положительная корреляция ($r = 0,49$) между динамической плотностью *M. bergi* и *C. stambuloffi*.

Рабочие *C. stambuloffi*, по нашим наблюдениям, растаскивали трупы погибших *M. bergi*, ориентируясь на места наибольшей концентрации последних, т. е. на дороги. *M. bergi* не проявлял каких-либо признаков агрессии к *C. stambuloffi*, в то же время по отношению к *T. caespitum* агрессия зафиксирована. Вечером активность *T. caespitum* лимитируется возрастающей динамической плотностью *M. bergi*. *C. stambuloffi* встречен только в зоне пырейных сообществ. В полынном сообществе он сменяется *P. tauricus*.

На рисунке 6 представлен график суточной активности для совместно обитающих во внешней зоне *M. bergi*, *L. psammophilus* и *P. tauricus*.

P. tauricus, также как и *C. stambuloffi*, имеет максимум активности в период спада таковой у доминанта, хотя в данном случае идет ориентация на убывание численности не одного вида (*M. bergi*), как у *C. stambuloffi*, а двух, т. е. *M. bergi* и *L. psammophilus*.

M. bergi — единственный вид муравьев, встречающийся во внутренней зоне, где он имеет наибольшую плотность рабочих на единицу площади по сравнению с другими зонами. В промежуточной зоне плотность рабочих *M. bergi* на единицу площади менее значительна по сравнению с показателями внутренней зоны. Это позволяет сосуществовать нескольким видам муравьев, хотя *M. bergi* является доминантом. Во внешней зоне также доминирует *L. psammophilus*, проявляющий агрессивность по отношению к *M. bergi* в случае взаимных претензий на добычу. Другие виды занимают подчиненное положение.

Выводы

1. В трех растительных сообществах, типичных для побережий лиманов северо-западной части Крыма, обитает 6 видов муравьев. Ассоциацию солеросов, развитую во внутренней, прилегающей к берегу лимана зоне, населяет *M. bergi*. В ассоциации пырея удлиненного, расположенного в промежуточной зоне, к нему добавляются виды *C. stambuloffi* и *T. caespitum*. В ассоциации полыни, представленной во внешней зоне, которая наиболее удалена от береговой полосы, муравьи *M. bergi* встречаются наряду с *F. imitans*, *L. psammophilus* и *P. tauricus*.

2. Семьи *M. bergi* способны объединяться в поликалические поселения и совместно контролировать кормовой участок, не проявляя признаков агрессии. Уменьшению агрессии способствует обмен расплодом и имаго между разными гнездами.

3. Кормовой участок поликалического поселения *M. bergi* занимает все 3 зоны и имеет площадь до 350 м^2 . Во внутренней зоне находится главный источник корма животного происхождения, тогда как во внешней зоне располагаются колонии тлей, служащих для получения пади. В промежуточной зоне, выполняющей главным образом транзитную функцию, также имеются колонии тлей.

Динамическая плотность рабочих падает при переходе от внутренней зоны к внешней.

4. Пики суточной активности *M. bergi* приходятся на 5—8 и 17—19 ч. Минимальные показатели динамической плотности муравьев в дневное время (с 11 до 16 ч) сопряжены с максимальными значениями температуры почвы. Различия в температурном режиме обуславливают различия в показателях динамической плотности для *M. bergi* во всех зонах. Все 3 зоны кормового поликалического поселения *M. bergi* сообщаются между собой путем миграции особей из внутренней зоны через промежуточную во внешнюю в утреннее время и в обратном направлении — в вечернее.

5. Во внутренней зоне *M. bergi* является единственным присутствующим видом муравьев, в промежуточной зоне этот вид — единственный доминант, а во внешней также доминирует и *L. psammophilus*. Эти оба доминирующих вида даже при максимальных показателях динамической плотности, как правило, не проникали на кормовой участок соседней семьи другого вида. Столкновения наблюдались лишь при взаимной претензии на добычу на окраинах кормового участка.

6. В промежуточной зоне максимум активности *C. stambuloffi* и *T. caespitum* приходится на 13—16 ч, когда наблюдается минимум активности *M. bergi*. В 15—17 ч *C. stambuloffi* собирает трупы погибших рабочих *M. bergi*, концентрируясь в местах его наивысшей плотности, чему способствует отсутствие агрессивной реакции со стороны *M. bergi*. Во внешней зоне максимум активности для *P. tauricus* приходится на период минимума (11—16 ч) для *M. bergi* и *L. psammophilus*.

Авторы выражают благодарность С. П. Иванову за помощь в организации полевых исследований, А. Г. Радченко за помощь в определении материала по муравьям и ценные критические замечания, Ю. С. Еремизину за помощь в сборе материала.

- Бондарь С. С., Русина Л. Ю. *Mugnica bergi* (Hymenoptera: Formicidae) в Черноморском заповеднике // Успехи современной биологии. — 2003. — 123, № 3. — С. 243—248.
- Войтюк Б. Ю. Рослинність засоленних ґрунтів Північно-Західного Причорномор'я. — К. : Фітосоціоцентр, 2005. — 224 с.
- Захаров А. А. Организация сообществ у муравьев. — М. : Наука, 1991. — 280 с.
- Иванов С. П., Стукалюк С. В. Новая методика изучения видового состава, пространственной структуры и иерархических отношений в сообществах муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Фальцфейнівські читання. — 2003. — С. 119—123.
- Радченко А. Г., Малий Е. Н. Зоогеографическая характеристика мирмекофауны Крыма: Экология и таксономия насекомых Украины. — Одесса : Вища шк., 1990. — С. 105—113.
- Радченко А. Г. Муравьи рода *Tetramorium* (Hymenoptera, Formicidae) фауны СССР. Сообщение 2 // Зоол. журн. — 1992. — 71, № 8. — С. 50—58.
- Baroni Urbani C. The diversity and evolution of recruitment behaviour in ants, with a discussion of usefulness of parsimony criteria in the reconstruction of evolutionary histories // Insectes Soc. — 1993. — 40. — P. 233—260.
- Herbers J. M., Choiniere E. Foraging behaviour and colony structure in ants // Anim. Behav. — 1996. — 51. — P. 141—153.