

УДК 574.22 + 591.553 / (595.796 + 595.762.12)

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) С ПОДСТИЛОЧНЫМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ В УСЛОВИЯХ СТЕПНЫХ ЛЕСОВ**

В. В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет

Проаналізовано роль мурах в угрупованнях безхребетних підстилки в умовах заплавлених і арених лісів степової зони України. Встановлено, що окремі трофічні та таксономічні групи герпетобію по різному реагують на зміни чисельності мурах. У найбільшій мірі мурахи впливають на інші групи неспеціалізованих зоофагів (на турунів і павуків), причому таксономічно близькі види по різному реагують на збільшення чисельності мурах. Окремі групи сапрофагів (*Diplopoda*, *Lygaeidae*) стійкі до впливу мурах.

### **Введение**

Конкуренция между консументами в экосистеме обеспечивает максимально полное потребление ресурса. Явление конкуренции универсально, оно известно на различных уровнях организации материи – от молекулярного до биосферного. За десятилетия развития почвенной зоологии накоплен значительный фактический материал по фауне отдельных таксономических групп лесных беспозвоночных в различных географических зонах (Гиляров, 1965; Криволицкий, 1983; Стебаев, 1968; Тишлер, 1971; Топчиев, 1960).

Анализ взаимодействия между зоофагами лесных экосистем показывает, что конкурентные взаимоотношения отдельных групп приводят к созданию четко детерминированной структуры соподчиненных таксонов. Это обеспечивает максимально полное использование ресурсов среды.

Социальная организация у насекомых появилась практически одновременно в разных филогенетических ветвях: возникли семьи у термитов (ортоптероидные отряды) и муравьев из отряда перепончатокрылых (мекоптероидные отряды). Общественный образ жизни создал ряд преимуществ, позволивших общественным перепончатокрылым и термитам занять доминирующее положение в наземных экосистемах.

Муравейник *Formicinae*, населенный десятками тысяч особей, реагирует на внешние раздражители как единое целое, поэтому его биомассу многие исследователи считают единым организмом, сравнимым с крупным позвоночным животным (Захаров, 1991). Как указывают А. Г. Радченко и С. В. Дудка (2002), муравейник является «относительно автономным коадаптивным комплексом, структура которого в первую очередь определяется внутри- и межвидовыми взаимодействиями между самими муравьями».

Роль муравьев в трансформации сообщества наземных зоофагов наглядно видна при сравнении сообществ беспозвоночных агроценозов с фауной исходных

степных экосистем (Тишлер, 1971). Агроценоз – сообщество, остановленное на начальной стадии сукцессии, на определенном этапе восстановления разнообразия, его приближения к климаксному состоянию. Механическое уничтожение сельскохозяйственными орудиями семей муравьев ведет к резкому увеличению биомассы следующей в порядке иерархии группы зоофагов – жужелиц. По нашим данным (Бригадиренко, 1998), а также по результатам многолетних исследований А. В. Пучкова (1990) и А. М. Сумарокова (2001), в составе агроценоза степной зоны присутствует практически такое же количество видов жужелиц, как и в зональных степных сообществах, однако их видовой состав изменен в значительной степени. Причиной этого является не столько прямое уничтожение имагинальных и личиночных стадий развития жужелиц, сколько уничтожение семей их главных конкурентов – муравьев. При прекращении обработки орудиями сельскохозяйственного производства в первые два года на залежи формируется сообщество муравьев, в несколько раз снижающее биомассу жужелиц.

В лесных экосистемах степной зоны роль муравьев в зооценозе исследована недостаточно (Длусский, 1965; Захаров, 1991; Лиховидов, 1972). В дополнительном изучении нуждается косвенное взаимодействие между отдельными группами беспозвоночных герпетобия (Гридина, 1997; Gridina, 1990, 1994).

Цель данной работы – оценить степень воздействия всего комплекса муравьев на отдельные функциональные и таксономические группы подстилочных беспозвоночных пойменных и аренных лесных экосистем степной зоны.

### Материал и методы исследований

Материал собран в пойменных и аренных лесах Присамарского Международного биосферного стационара (окр. с. Андреевка, Новомосковского р-на, Днепропетровской обл.). Детальная геоботаническая характеристика обследованных пробных участков приведена в работах основателя Комплексной экспедиции по изучению степных лесов Днепропетровского университета – А. Л. Бельгарда (1950, 1971). Основные аспекты взаимодействия компонентов лесных биогеоценозов исследованы сотрудниками Комплексной экспедиции А. П. Травлевым (1968 и др.), Л. П. Травлевым (1976), А. А. Дубиной (1985, 1997). Изучение фауны муравьев и отдельных особенностей их биологии на территории степной зоны Украины проведено В. Е. Лиховидовым (1972 и др.).

В обследованных лесных экосистемах долинно-террасного ландшафта доминируют *Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius, 1793, *F. (s. str.) rufa* Linnaeus, 1761, *F. (s. str.) pratensis* Retzius, 1783 и *F. (s. str.) polyclteta* Forster, 1850, *F. (Serviformica) fusca* Linnaeus, 1758, *F. (Coptoformica) exsecta* Nylander, 1846; подчиненное положение занимают *M. rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763), *Lasius umbratus* (Nylander, 1846), *L. platythorax* Seifert, 1991, *L. niger* (Linnaeus, 1758), *L. brunneus* (Latreille, 1798), *L. alienus* (Forster, 1850), *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) и др.

Наблюдение за объектами, приносимыми муравьями в гнездо, не позволяет определить степень воздействия данной группы на другие компоненты зооценоза (Лиховидов, 1972; Захаров, 1991). Косвенные методы (изучение распределения

групп животных с использованием различных статистических методов) дают возможность в первом приближении оценить воздействие одной группы животных на другие (Бригадиренко, 1998, 1999; Бригадиренко, Пархоменко, 2003).

В данной работе мы анализируем данные по 147 выборкам из ловушек Барбера (июнь–июль 2002 г.). Все выборки в зависимости от численности муравьев разделены на 4 группы:

- выборки с низкой численностью или отсутствием муравьев (0,00–0,08 экз./10 лов.-сут.);
- выборки со средней численностью муравьев (0,09–0,80 экз./10 лов.-сут.);
- выборки с высокой численностью муравьев (0,81–8,00 экз./10 лов.-сут.);
- выборки с очень высокой численностью муравьев (8,01–40,00 экз./10 лов.-сут.).

Выборки распределились по данным группам следующим образом: с очень высокой численностью муравьев – 8 выборок, с высокой – 18, со средней – 68, с низкой численностью или их отсутствием – 53 выборки. Численность таксономических и трофических групп подстилочных беспозвоночных проанализирована с использованием однофакторного дисперсионного анализа.

### **Воздействие *Formicidae* на численность доминантных таксономических и трофических групп герпетобия**

Муравьи заселяют практически все лесные экосистемы. На тех участках, где муравьи отсутствуют, условия неблагоприятны и для большинства других групп подстилочных беспозвоночных (рис. 1–8).

Крайне неравномерное распределение муравьев (Длусский, 1965) на исследуемой территории вызывает агрегацию других компонентов герпетобия на участках с меньшей численностью *Formicidae*. Кроме горизонтального перемещения элементов подстилки муравьи производят «селекцию» таксономической структуры герпетобия, избирательно истребляя группы, не защищенные мощными наружными покровами, не содержащие ядовитых соединений в гемолимфе и не секретирующие отпугивающих веществ в минуты опасности.

Численность большинства групп фитофагов достоверно снижается на участках с высокой численностью муравьев (рис. 1). Сильнее данная закономерность проявляется у семейств *Scarabaeidae* (*Coleoptera*) и *Noctuidae* (*Lepidoptera*). Имаго двукрылых–фитофагов, не являясь компонентами герпетобия, не подчиняются общей закономерности.

Сильнее снижают численность на участках с повышенной плотностью муравьев подстилочные виды пауков из семейств *Lycosidae*, *Thomisidae*, *Clubionidae* и жужелицы (рис. 2). В градиенте численности муравьев достоверно не изменяется обилие *Staphilinidae*, *Opiliones*, *Lithobiidae*, *Ichneumonidae* (из отряда *Hymenoptera*). Для *Histeridae* и *Forficulidae* оптимальны участки со средней численностью муравьев.

Единственная группа сапрофагов, достоверно повышающая свою численность на участках с высокой численностью муравьев – двупарноногие многоножки (рис. 3). *Isopoda* и *Silphidae* достоверно снижают свою численность при возрастании плотности муравьев. *Dermestidae* переносят среднюю численность

муравьев, а другие таксономические группы подстилочных сапрофагов достоверно не изменяют свою численность под воздействием муравьев.

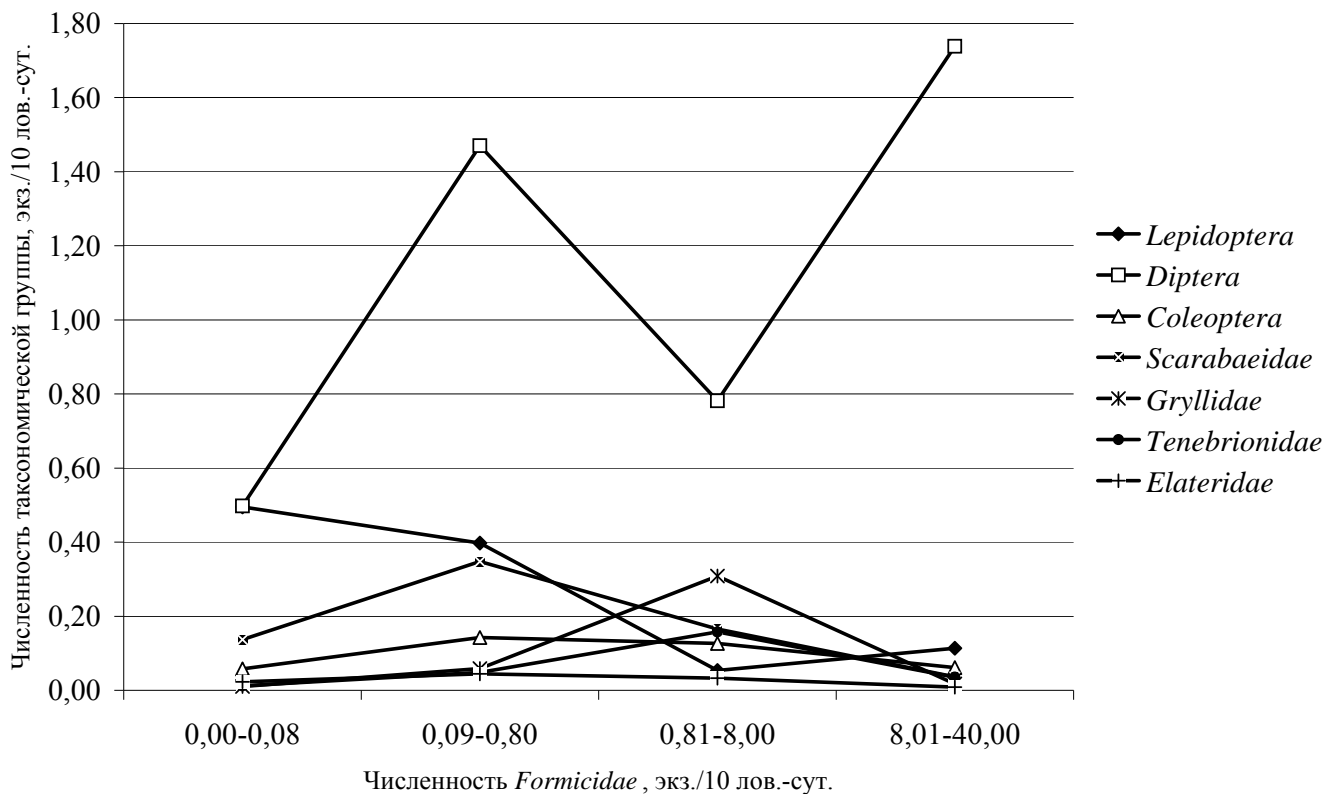


Рис. 1. Воздействие муравьев на отдельные таксономические группы фитофагов

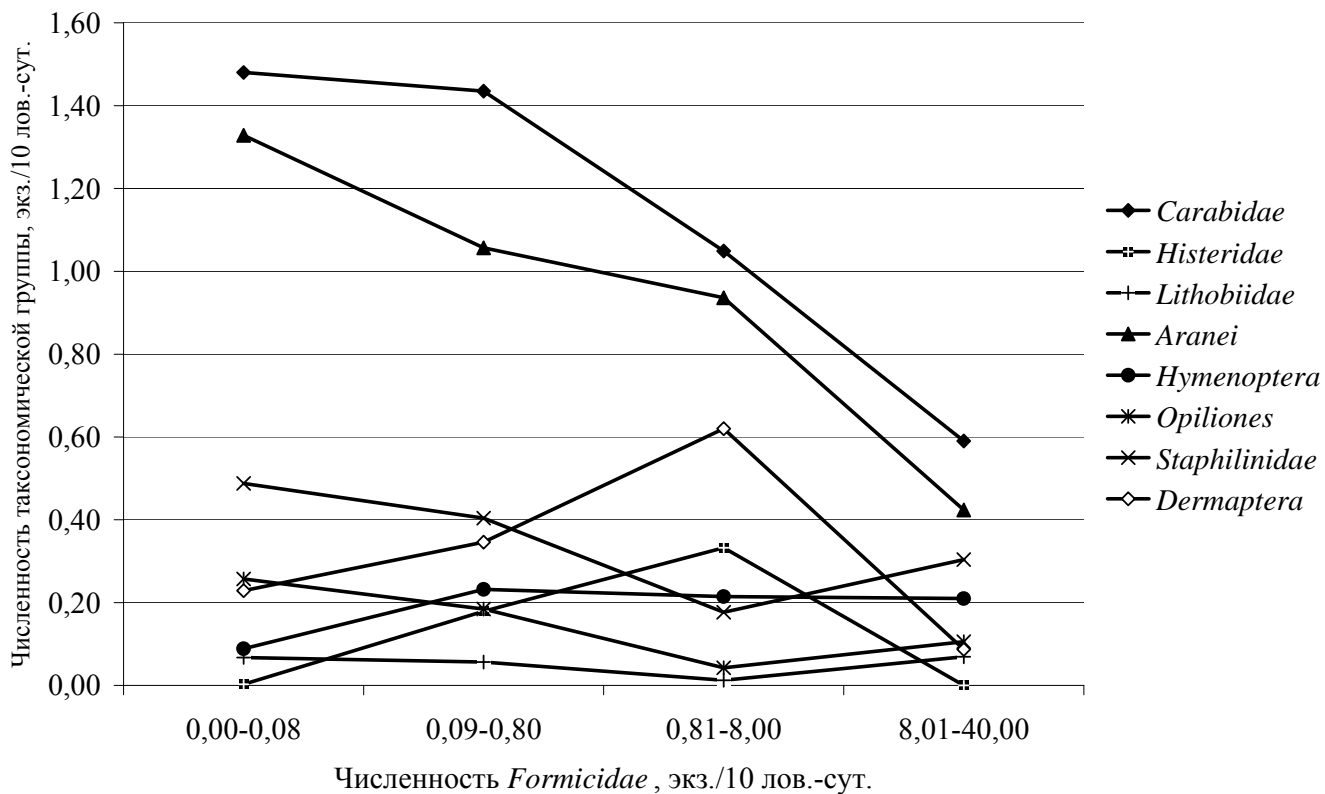


Рис. 2. Воздействие муравьев на отдельные таксономические группы зоофагов

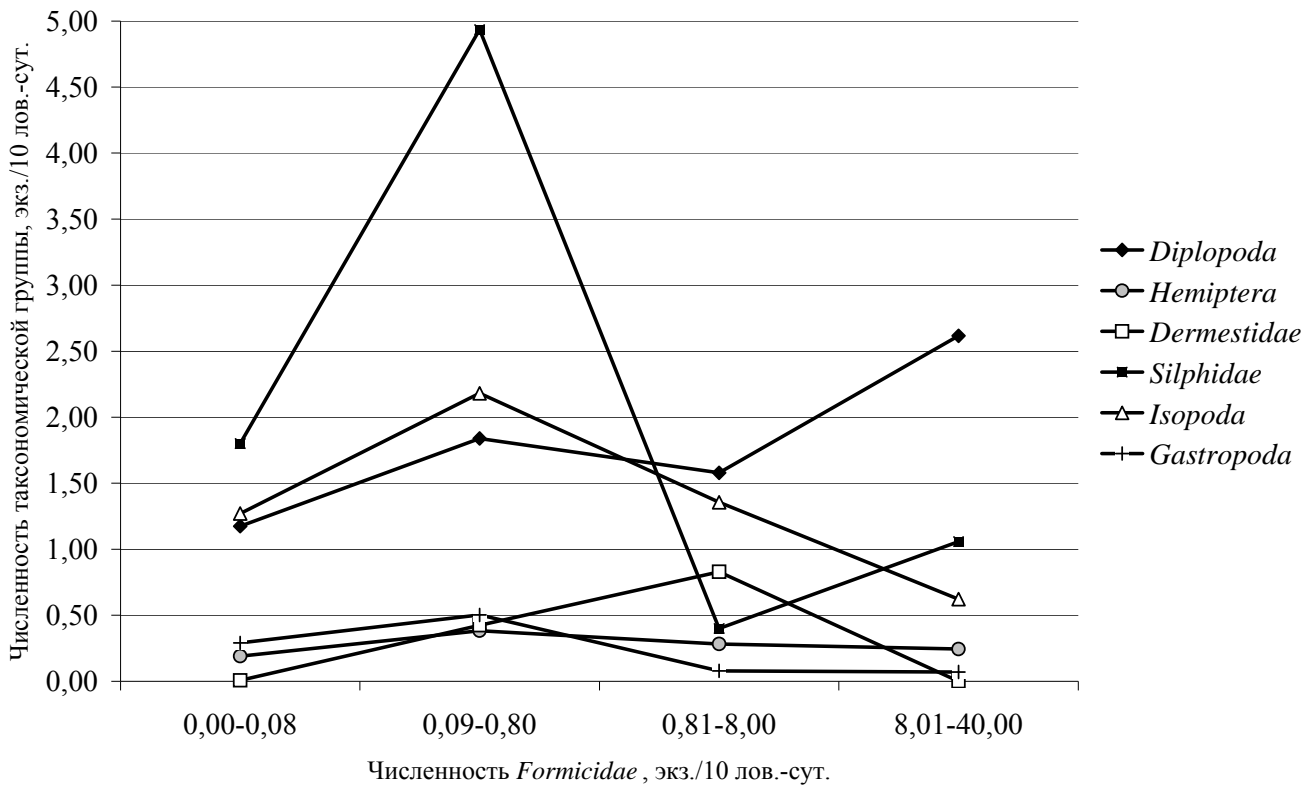


Рис. 3. Воздействие муравьев на отдельные таксономические группы сапрофагов

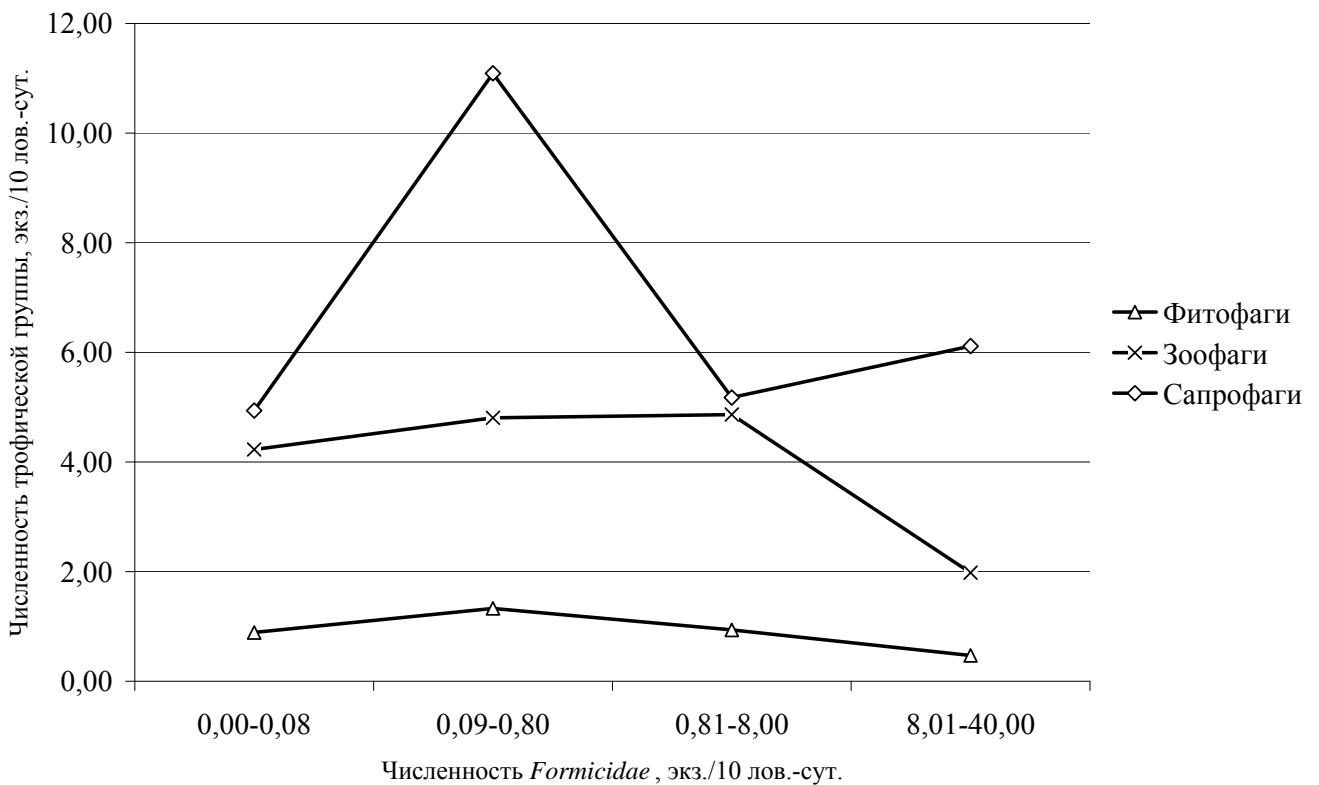


Рис. 4. Воздействие муравьев на функциональные группы герпетобия

Анализируя распределение функциональных групп беспозвоночных в целом (рис. 4) следует отметить, что зоофаги более чем в два раза снижают свою численность в условиях очень высокой плотности муравьев; численность фитофагов снижается на 20–40 %, а для сапрофагов оптимальна низкая численность муравьев.

## Воздействие *Formicidae* на численность отдельных видов жуужелиц

Жужелицы занимают подчиненное положение среди зоофагов герпетобия в лесных экосистемах степной зоны. Большинство видов этого семейства – неспециализированные зоофаги, с высокой миграционной активностью (Крыжановский, 1983).

Степень полифагии при переходе от доминантов первого порядка к субдоминантам и последующим уровням доминирования снижается. Зоофаги с наименьшей биомассой популяции на единицу площади проявляют признаки узкой специализации. Это явление обеспечивает максимально полное использование сообществом организмов ресурсов среды.

Отдельные виды жуужелиц (рис. 5) нормально переносят очень высокую численность муравьев или даже значительно повышают численность вблизи муравейников (*Amara similata*, *Harpalus rufipes*).

Для многих лесных видов жуужелиц характерен максимум численности в условиях высокой плотности *Formicidae*, однако они не посещают участки с плотностью муравьев 8–40 экз./10 лов.-сут. (рис. 6). К этой группе жуужелиц принадлежат виды, обычные в большинстве лесных экосистем степной зоны (*Amara familiaris*, *Poecilus versicolor*, *Panagaeus bipustulatus*, *Carabus cancellatus*, *Harpalus tardus*).

Относительно устойчивы к средней численности муравьев *Panagaeus cruxmajor*, *Patrobus assimilis* и *Oodes gracilis* (рис. 7). Однако высокая численность формицид для них неблагоприятна.

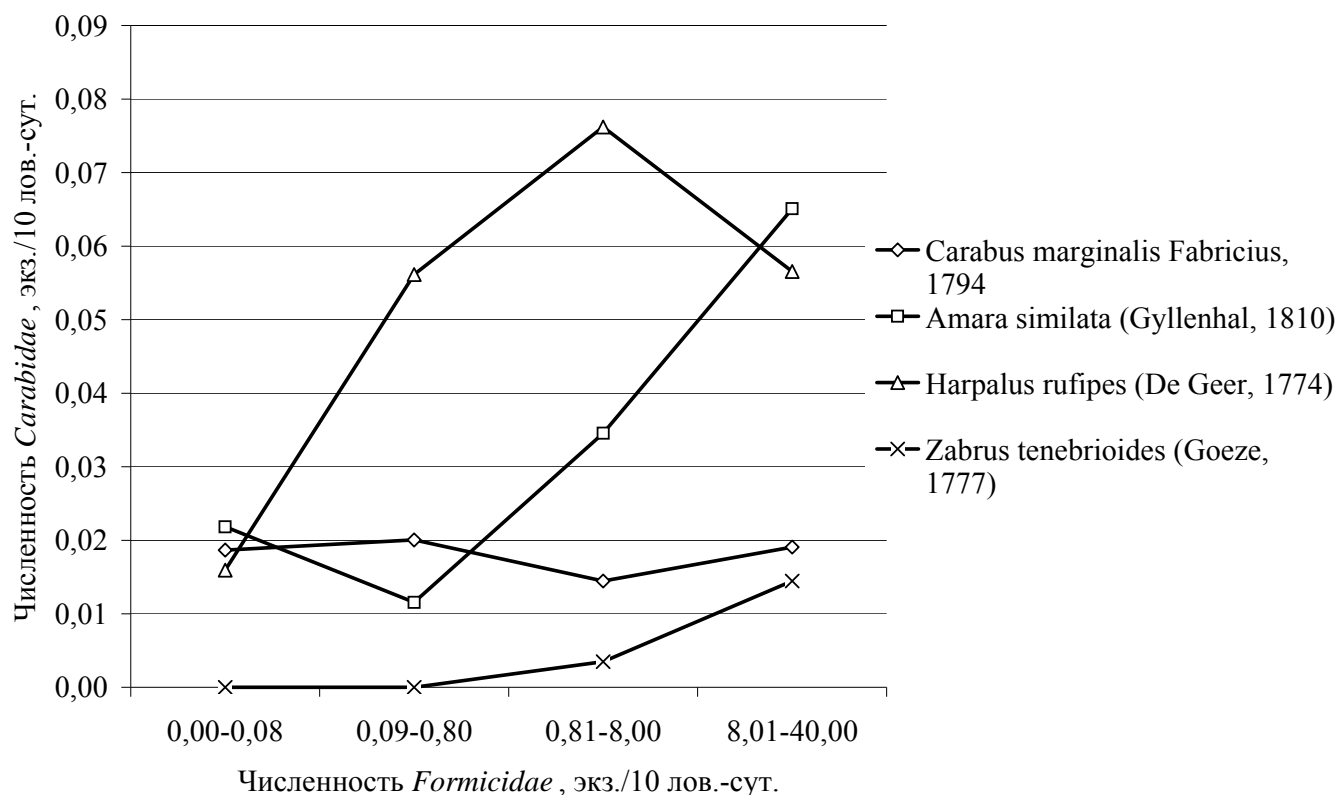


Рис. 5. Отсутствие и слабо выраженная конкуренция за ресурс между муравьями и немногими видами жуужелиц в лесных экосистемах степной зоны

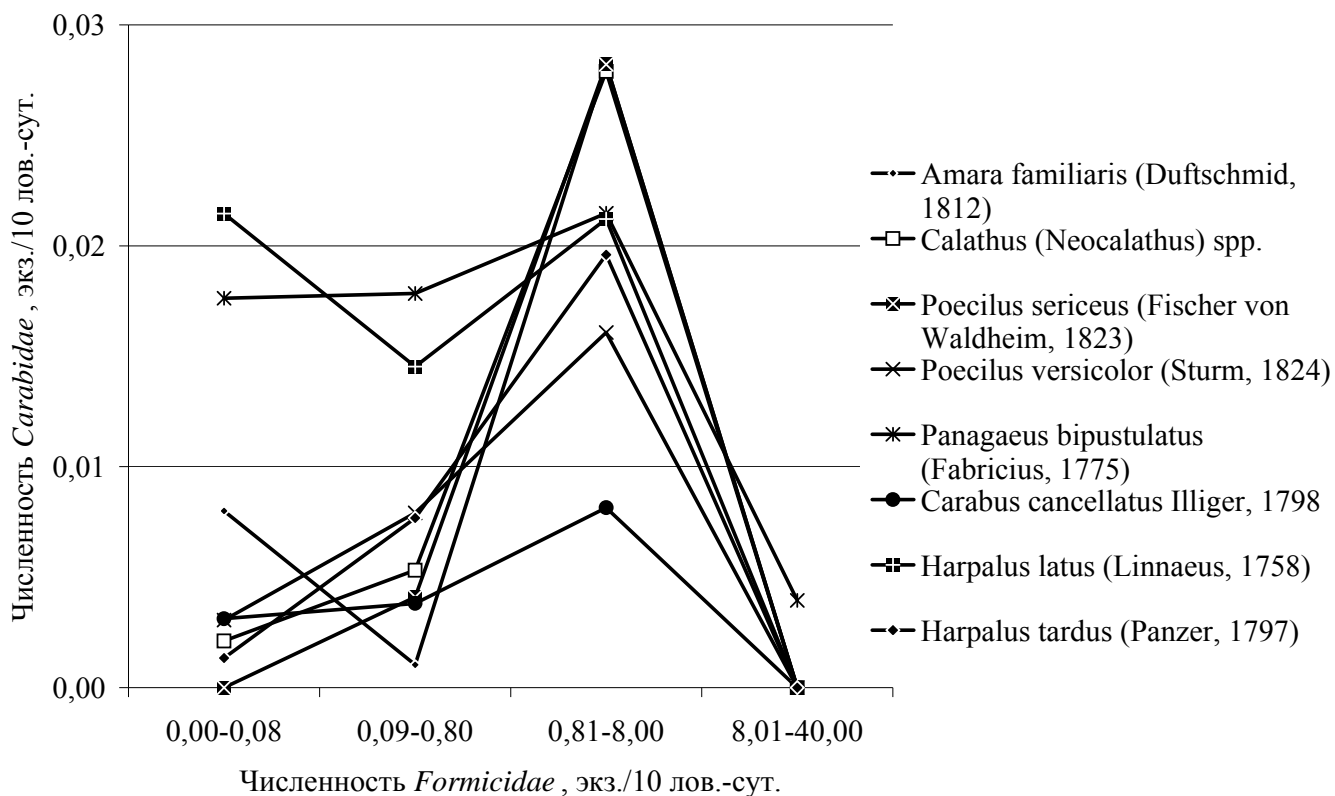


Рис. 6. Снижение численности многих видов жуужелиц в условиях максимальной численности муравьев и оптимальные условия существования в условиях средней численности *Formicidae*

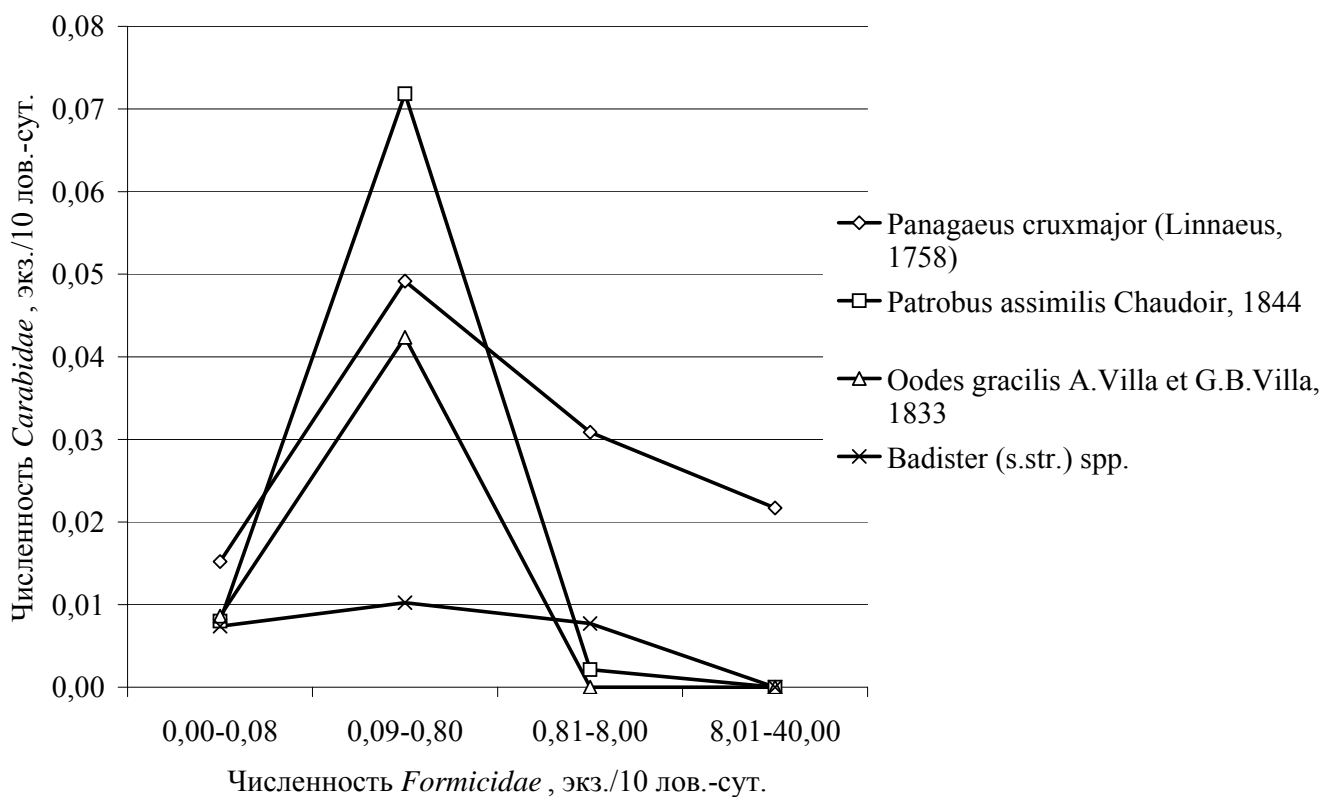


Рис. 7. Оптимальные условия для жуужелиц в условиях низкой численности муравьев

На порядок снижают свою численность или практически полностью исчезают под воздействием *Formicidae* обычные лесные виды жукелиц из родов *Pterostichus* (*P. oblongopunctatus*, *P. niger*, *P. melanarius*, *P. strenuus*, *P. anthracinus*, *P. nigrita*), *Agonum* (*A. fuliginosum*, *A. viduum*), *Platynus krynickii*, *Harpalus amplicollis*, *Calosoma inquisitor*, *Carabus granulatus* (рис. 8).

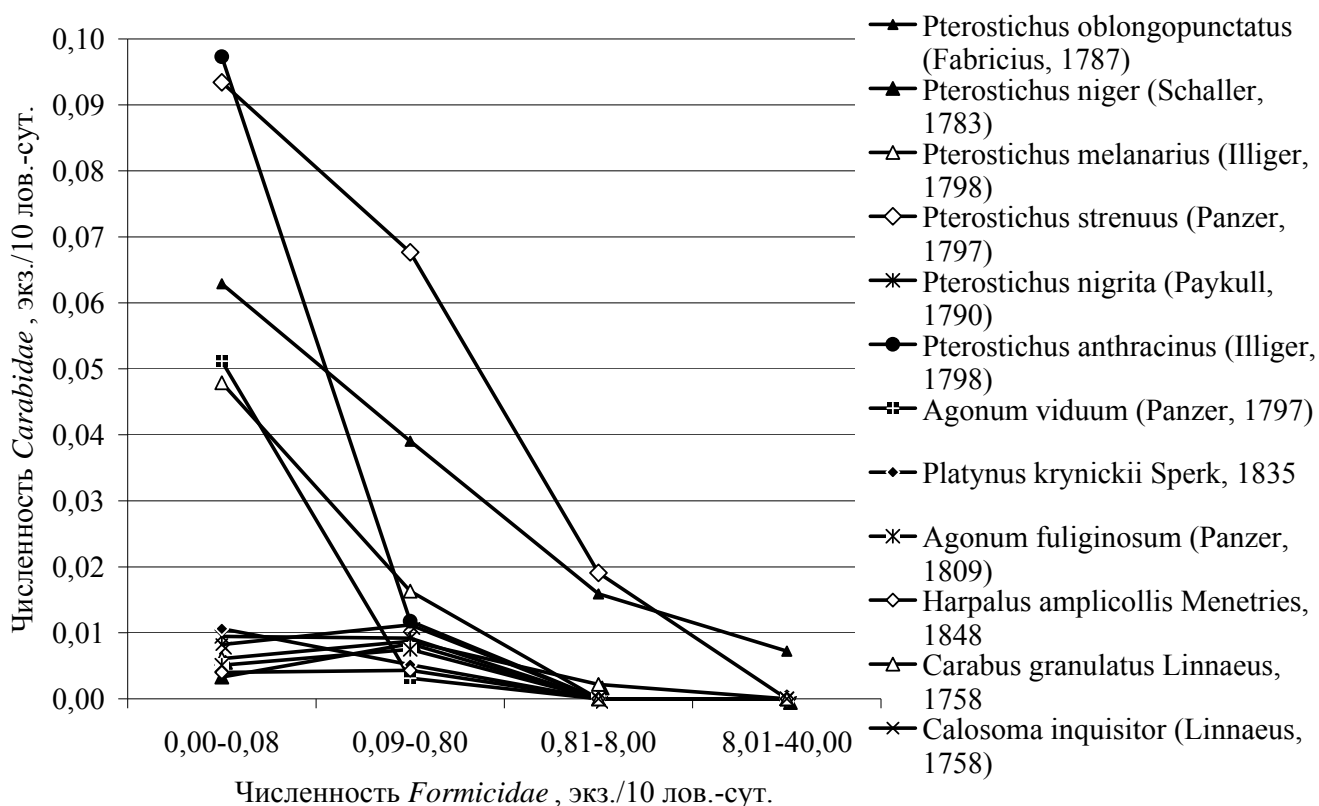


Рис. 8. Виды жукелиц, сильно реагирующие даже на среднюю численность муравьев

Обращает на себя внимание различная степень толерантности по отношению к муравьям у двух близких видов рода *Panagaeus* (*P. bipustulatus*, *P. cruxmajor*) и *Carabus* (*C. granulatus*, *C. marginalis*). Возможно, конкуренция с данной группой социальных зофагов является важным фактором, интенсифицирующим выработку защитных приспособлений и видообразование у *Carabidae*.

Значительная роль муравьев в сообществах наземных беспозвоночных подтверждается данными факторного анализа (рис. 9): координата семейства *Formicidae* минимальна по наиболее значимому из всех факторов, воздействующих на герпетобионтную мезофауну. По результатам данного анализа мы вправе предположить, что именно муравьи и являются тем фактором, который в значительной степени формирует сообщество подстилочных беспозвоночных.

Муравьи, как важнейший компонент лесного биогеоценоза, являются одной из доминантных групп подстилочных зофагов, в значительной степени трансформирующей герпетобий лесных экосистем степной зоны. Наиболее сильному воздействию этой группы подвержены пауки и жукелицы, меньшее снижение численности наблюдается у ухверток и карапузиков. Другие группы подстилочных зофагов не чувствительны к повышению численности *Formicidae*.



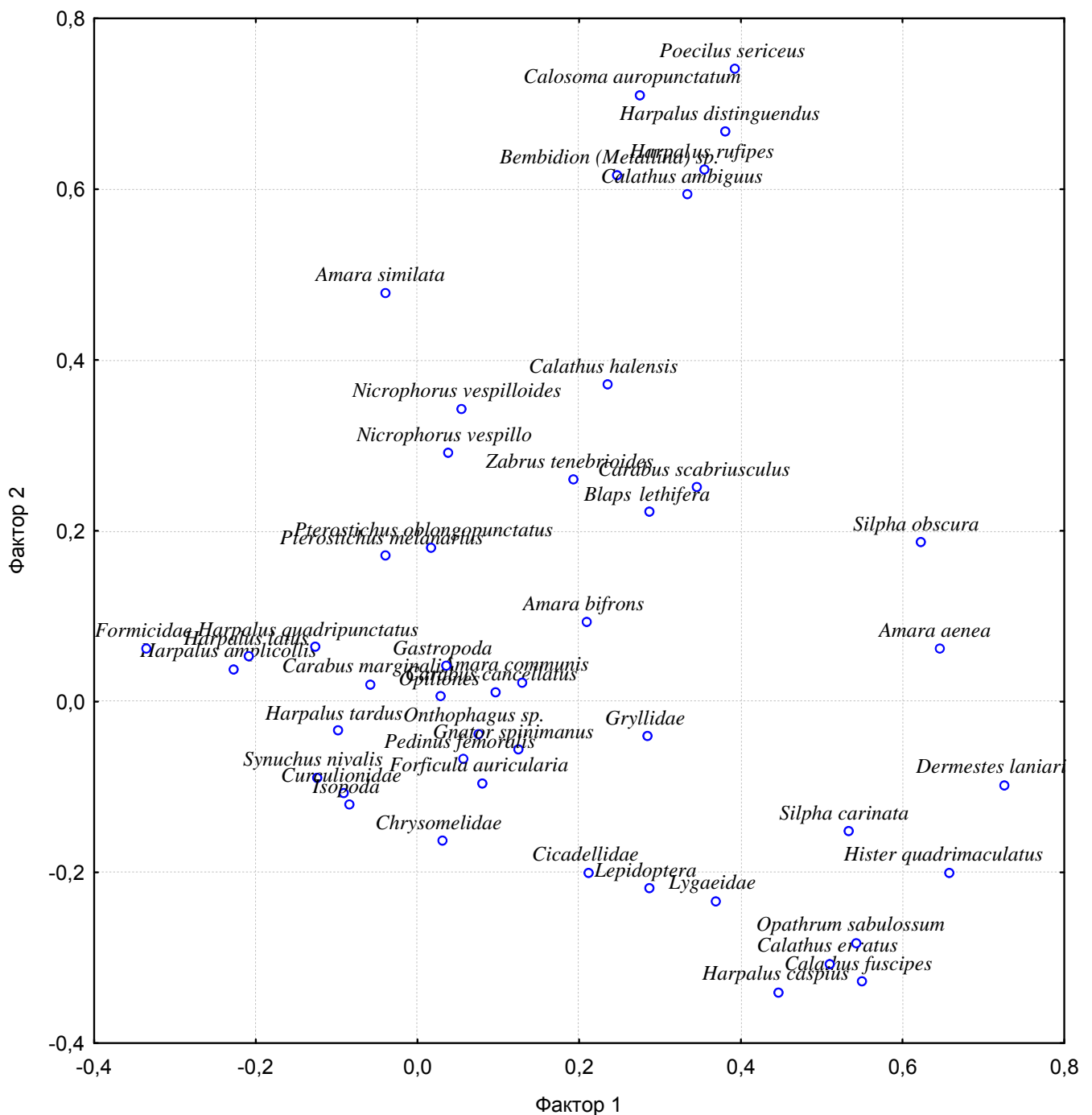


Рис. 9. Результаты факторного анализа распределения отдельных групп подстилочных беспозвоночных в пойменных и аренных лесных экосистемах Присамарья Днепроовского

### Выводы

С возрастанием численности муравьев подстилочные сапрофаги и фитофаги снижают свою численность, наблюдаются заметные изменения в структуре доминирования отдельных таксономических групп. В условиях повышенной плотности муравьев возрастает численность групп, имеющих отпугивающие железы (*Diplopoda*, *Lygaeidae*).

Большинство видов жукелиц значительно снижают численность в условиях высокой плотности муравьев. Исключением являются *Amara similata*, *Carabus*

*marginalis* и *Harpalus rufipes*. Возможно, конкуренция с муравьями является важным фактором дифференциации экологических ниш у *Carabidae* родов *Panagaeus* (*P. bipustulatus*, *P. cruxmajor*) и *Carabus* (*C. granulatus*, *C. marginalis*).

Изучение распределения беспозвоночных в тесной взаимосвязи с факторами окружающей среды позволит установить механизмы устойчивости и саморегуляции в лесных экосистемах степной зоны Украины.

### Библиографические ссылки

- Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.
- Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
- Бригадиренко В. В.** Экология *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в пойменных и аренных лесах степной зоны // Придніпровський науковий вісник. – 1998. – № 113 (280). – С. 85-91.
- Бригадиренко В. В.** Закономерности распределения жуужелиц трибы Pterostichini (Coleoptera, Carabidae) пойменных и аренных экосистем Самарского бора // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1999. – Т. 7, № 1. – С. 72-74.
- Бригадиренко В. В., Пархоменко А. В.** Экологические взаимосвязи и распределение мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) пойменных и аренных экосистем Самарского бора // Питання степового лісознавства. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 176-185.
- Гиляров М. С.** Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965. – 278 с.
- Гридина Т. И.** Роль рыжих лесных муравьев в сообществе хищных герпетобионтных членистоногих в лесах Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1997. – 21 с.
- Длусский Г. М.** Охраняемая территория у муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Журнал общей биологии. – 1965. – Т. 26, № 4. – С. 479-489.
- Дубина А. А.** О функциональных взаимосвязях подстилки с другими компонентами естественного лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. – Вып. 16. – Д.: ДГУ, 1985. – С. 70-75.
- Дубина А. А.** Мониторинговые исследования лесной подстилки естественных биогеоценозов Присамарья // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Вып. 1. – Д.: ДГУ, 1997. – С. 113-115.
- Захаров А. А.** Организация сообществ у муравьев. – М.: Наука, 1991. – 277 с.
- Криволуцкий Д. А.** Радиоэкология сообществ наземных животных. – М.: Энергоатомиздат, 1983. – 87 с.
- Крыжановский О. Л.** Жуки подотряда Adepaga: сем. Rhysopidae, Trachypachydae; сем. Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР). – Л.: Наука, 1983. – 341 с.
- Лиховидов В. Е.** О питании муравьев в период депрессии численности массовых видов вредителей в лесах Присамарья // Вопросы степного лесоведения. – Вып. 3. – Днепропетровск: ДГУ, 1972. – С. 84-87.
- Пучков А. В.** Жесткокрылые (Coleoptera) пшеничного поля юго-запада степной зоны Европейской части СССР // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 538-549.
- Пучков А. В.** Обзор карабидофауны (Coleoptera, Carabidae) Украины и перспективы ее изучения // Вестник зоологии. – 1998. – Отд. вып. № 9. – С. 151-154.
- Радченко О. Г., Дудка С. В.** Мурашки (Hymenoptera: Formicidae) Канівського заповідника // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2001. – Т. 9, № 1-2. – С. 123-143.
- Стебаев И. В.** Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 5. – С. 661-675.
- Сумароков А. М.** Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) посевов озимой пшеницы северной части степной зоны Украины // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2001. – Т. 9, № 1-2. – С. 216-233.

- Тишлер В.** Сельскохозяйственная экология. – М.: Колос, 1971. – 455 с.
- Топчиев А. Г.** Животное население мертвого покрова в искусственных лесах степной зоны Украины // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: изд-во ХГУ, 1960. – С. 341-367.
- Травлеев А. П.** Некоторые черты разложения органического опада древесных пород и взаимодействие продуктов их разложения с почвой // Вопросы степного лесоведения. – Вып. 1. – Д.: ДГУ, 1968. – С. 15-29.
- Травлеев Л. П.** Водно-физические свойства лесных подстилок Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Вып. 6. – Д.: ДГУ, 1976. – С. 50-59.
- Gridina T. I.** Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the distribution of predatory arthropods in forest ecosystems // Ecology and Importance of Ants in Forest Ecosystems. Proc. Int. Symposium of IUSSEI, 11–16 Sept., 1989. – Memorabilia Zoologica. – 1990. – Vol. 44. – P. 21–36.
- Gridina T. I.** Ethological aspects of interrelation between *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) and spiders and carabids // Memorabilia zoologica. – 1994. – Vol. 48. – P. 91–97.

Надійшла до редколегії 15.04.2004