

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Институт глобального климата и экологии Федеральной службы
по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды
и Российской академии наук»
(ФГБУ «ИГКЭ Росгидромета и РАН»)

ISSN 0207–2564

**ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
МОНИТОРИНГА И МОДЕЛИРОВАНИЯ
ЭКОСИСТЕМ**

Том XXVI

№ 1

Москва 2015

ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА И МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ

Том XXVI

№1

2015 год

Научный журнал, публикующий статьи о методах и результатах мониторинга загрязнения и состояния окружающей среды, по сопряженным вопросам моделирования. Публикуются также статьи о системах мониторинга и их функционировании, информационные материалы. Издание «Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем» выпускается с 1978 года. Для экологов, климатологов и специалистов в области охраны окружающей среды.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ: С.М. Семенов (главный редактор), О.Н. Булыгина, С.А. Громов, Г.Э. Инсаров, А.С. Комаров, М.Д. Корзухин, А.А. Минин, А.В. Ольчев, В.А. Романенков, А.А. Романовская (заместитель главного редактора), А.А. Тишков, В.М. Хромов, С.Ю. Чайка, В.В. Ясюкевич (заместитель главного редактора), Н.В. Румянцева (ответственный секретарь).

Все статьи рецензируются.

Первичное представление материалов для публикации: РФ, 107258, г. Москва, ул. Глебовская, д. 20Б, ИГКЭ, Семенову С.М.; Semenov@igce.ru

Правила оформления рукописей и их представления для публикации – см. <http://www.igce.ru/>

ISSN 0207-2564

© Оформление издания: ФГБУ «ИГКЭ Росгидромета и РАН», 2015

PROBLEMS OF ECOLOGICAL MONITORING AND ECOSYSTEM MODELLING

Volume XXVI

№1

2015

A scientific journal publishing papers on methodologies and results of monitoring of pollution and state of the environment, as well as on associated modelling issues. Papers on monitoring systems and their functioning, and information materials are also invited. "Problems of Ecological Monitoring and Ecosystem Modelling first appeared in 1978. The journal may be of interest for ecologists, climate scientists and experts in protection of the environment.

EDITORIAL BOARD: S.M. Semenov (Editor-in-Chief), O.N. Bulygina, S.A. Gromov, G.E. Insarov, A.S. Komarov, M.D. Korzukhin, A.A. Minin, A.V. Ol'chev, V.A. Romanenkov, A.A. Romanovskaya (Deputy Editor-in-Chief), A.A. Tishkov, V.M. Khromov, S.Yu. Chaika, V.V. Yasukevich (Deputy Editor-in-Chief), N.V. Rumiantseva (Executive Secretary).

All papers are subject for peer-reviewing.

Primary submission of manuscripts: Semenov S.M., IGCE, Glebovskaya str, 20B, 107258, Moscow, Russian Federation; e-mail: Semenov@igce.ru.

Rules for the preparation and submission of manuscripts are available at <http://www.igce.ru/>

ISSN 0207-2564

© Design: FSBI "IGCE", 2015

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПАРАМЕТРОВ ГНЕЗДА РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В МОНИТОРИНГЕ МУРАВЕЙНИКОВ

А.А. Захаров^{*1)}, Р.А. Захаров^{**1)}, Е.Б. Федосеева²⁾

1) Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33, *ferda@bk.ru; **rzaxarov@inbox.ru.

2) Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Россия, 125009 Москва, ул. Большая Никитская, д. 6, elfedoseeva@rambler.ru.

Реферат. Цель работы – обзор имеющихся возможностей экспресс-оценки состояния поселений рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*, Formicidae) только по внешним характеристикам их гнезд без нанесения им какого-либо ущерба. Специфика строения муравейника и закономерности его изменений в зависимости от размеров и состояния позволяют использовать параметры гнезда для его мониторинга. Используются габитуальные и типологические признаки гнезда, характеристики строительного материала и строительной активности муравьев. Демонстрируется применимость для оценки состояния муравейника структурных характеристик гнезда и семьи – соотношения диаметров внутреннего конуса и купола гнезда, соотношения размеров гнезда и числа колонн, расчетного диаметра гнезда с одной колонной. Использование этой группы признаков позволяет оценить общий потенциал роста семьи, степень восстановления гнезда после поломок, а также определить категорию развития комплекса муравейников.

Ключевые слова: рыжие лесные муравьи, мониторинг, гнездо, купол гнезда, внутренний конус, плеяда, колонна.

THE USE OF NEST PARAMETERS OF THE RED WOOD ANTS IN ANTHILL MONITORING

A.A. Zakharov^{*1)}, R.A. Zakharov^{**1)}, E.B. Fedoseeva²⁾

1) Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 33 Leninsky prospect, 119071 Moscow, Russia, *ferda@bk.ru; **rzaxarov@inbox.ru.

2) Zoological Museum, Moscow State University, 6 Bolshaya Nikitskaya str., 125009 Moscow, Russia, elfedoseeva@rambler.ru.

Summary. The purpose of this paper is to overview opportunities for a harmless express-assessment of red wood ants (*Formica rufa* group, Formicidae) settlements based exclusively on external characteristics of

the anthills. Specificity of anthill structure and its evolution patterns under certain size and state makes possible the use of anthill parameters in monitoring. The nest habitus and typological features, characters of the nest material and ants building activity are employed. The applicability of nest and family structural indices (the ratio of internal nest cone diameter to the nest cupola diameter, the ratio of nest size to the number of columns, calculated diameter of a nest with one column) to an assessment of the anthill state are demonstrated. The use of this group of indicators makes it possible to assess the general growth potential of a family, the degree of the nest restoration after damage. It also makes it possible to determine a category of development of the settlement in general.

Keywords: red wood ants, monitoring, nest, nest cupola, inner cone, pleiad, column.

Введение

Рыжие лесные муравьи (группа *Formica rufa*; Hymenoptera, Formicidae, *Formica*) относятся к числу ключевых компонентов лесных сообществ и являются ценным природным ресурсом повышения продуктивности и биологической устойчивости лесных насаждений (Gösswald, 1990; Стебаев и др., 1993; Захаров, 2004). В настоящее время численность гнезд группы *Formica rufa* и других муравьев рода *Formica* повсеместно быстро сокращается и упала в ряде регионов России до критического уровня. Важно отметить, что данный процесс начался фактически синхронно в комплексах, разделенных многими километрами и находившихся на разных этапах своего развития. Это указывает на общую экзогенную природу депрессии поселений и тотальный характер воздействия негативных факторов на муравьев. В первую очередь это касается ценотически наиболее значимых муравьев подродов *Formica s. str.* и *Coptoformica*, для сохранения которых необходимо безотлагательное проведение комплекса целенаправленных мероприятий. В противном случае лесное хозяйство страны на многие годы утратит муравьев как эффективный биологический ресурс, обеспечивающий здоровье и продуктивность леса, а целые популяции и даже виды муравьев окажутся на грани исчезновения.

Основными факторами снижения численности рыжих лесных муравьев в настоящее время являются (Захаров и др., 2013):

1. резкое сокращение пригодных для благополучного существования муравейников территорий в результате бессистемных хищнических рубок и фрагментации насаждений;
2. последовательное игнорирование экологических критериев и природоохранных технологий при проведении хозяйственной деятельности на лесных территориях;
3. отсутствие ухода за лесом, что ведет к повсеместно возрастающей захламленности и фаутности древостоев;

4. токсикация почвы, воды, пищи и всей среды обитания муравьев выбросами промышленных предприятий и автотранспорта, ядохимикатами, удобрениями и бытовыми отходами;
5. лесные пожары, наносящие огромный ущерб населению муравьев, ведущие к резкому падению видового богатства муравьев и их численности;
6. вызванные вышеназванными причинами резкое ухудшение санитарного состояния и общая деградация лесов как среды обитания;
7. механические разрушения гнезд в рекреационных зонах и рекреационная дигрессия насаждений;
8. регулярное разрушение крупных гнезд, особо ценных для комплексов муравейников интродуцированными и размножившимися при содействии охотничьих хозяйств кабанами;
9. истощение наиболее доступных комплексов муравейников хищническим промыслом куколок, «мурашки» и муравьиного спирта, добываемых браконьерами самыми варварскими способами.

Обоснование и методическое обеспечение действий по сохранению полезных лесных муравьев включают в себя разработку методов диагностики состояния отдельных муравейников и их комплексов и оценки жизнеспособности поселений муравьев в конкретных условиях (Голосова, 2007; Захаров и др., 2013). Диагностика должна опираться на четкие и в то же время простые для регистрации в полевых условиях признаки, отражающие реальное состояние муравейника и перспективы его последующего развития (Марков, 1998). При этом необходима система признаков, позволяющая проводить экспресс-анализ ситуации в данном поселении в различные фенологические сроки.

Гнезда рыжих лесных муравьев относятся к числу наиболее заметных зоогенных структур в лесах умеренной зоны (Дмитриенко, Петренко, 1976; Виноградов, 1984). Их размеры тесно связаны с размерами обитающих в них семей, а форма, соотношение и кондиции структурных элементов гнезда достаточно точно отражают мощность и состояние семьи в реальном времени и в конкретных условиях существования. Поэтому мы можем оценить состояние семьи муравьев по установленному набору внешних характеристик ее гнезда.

Цель данного сообщения – обзор имеющихся в нашем распоряжении возможностей экспресс-оценки состояния поселения рыжих лесных муравьев только по внешним характеристикам их гнезд без нанесения им какого-либо ущерба. Это позволяет проведение на модельных муравейниках не только разовых учетов, но длительного мониторинга без ошибок и допущений, неизбежно возникаю-

щих при экстраполяциях случайных выборочных данных и пространственных описаний во временные ряды.

Материалы и методы

В основе работы данные, полученные на модельных комплексах муравейников *Formica aquilonia* Yagrow, находящихся в режиме ежегодного мониторинга более 40 лет в мирмекологическом заказнике «Верхняя Клязьма» (Солнечногорский р-н Московской обл.). В анализе использованы данные по 19 комплексам муравейников с 1966 по 2000 г. с общей разовой численностью гнезд в учетах по годам от 320 до 545 жилых муравейников. Дополнительные материалы получены также на комплексах муравейников, расположенных в других районах Подмосковья и в заповеднике «Пинежский» Архангельской области.

Использованные в обзоре характеристики относятся как к отдельным муравейникам, так и к комплексам гнезд. Описание муравейника группы *Formica rufa* включает следующие характеристики: 1) тип гнезда и форма купола; 2) размеры гнезда; 3) состояние гнездового материала; 4) зарастание муравейника; 4) повреждения купола; 5) число колонн (исходящих из гнезда дорог).

Тип гнезда и форма купола. По внешним признакам оценивается принадлежность гнезда к одному из трех основных типов: а) со скрытым валом – (СВ); б) с внешним валом – (ВВ); в) погруженные гнезда с внешним валом, «подземные гиганты» – (ПГ). Можно выделить 6 основных типов гнезд рыжих лесных муравьев по форме наземного купола: плоское, усеченно-коническое, коническое, шлемовидное, сферическое и неоформленное.

Измерение размеров гнезд в течение всего периода проводили по единой, принятой в отечественной мирмекологии, методике (Захаров, 1974; Арнольди и др., 1979). Следующие параметры гнезд измеряли по 5-сантиметровой шкале: общая высота гнезда (H , см), высота гнездового купола (h , см), диаметр гнездового вала (D , см), диаметр наземного купола гнезда (d , см). По d определяли площадь основания купола гнезда (S , м²). По d и H определяли объем купола муравейника (по: Длусский, Смирнов, 1968). Диаметр внутреннего конуса гнезда (d' , см) измеряли с точностью до 1 см.

Состояние гнездового материала оценивается по качеству хвои покровного слоя по трехбалльной шкале: **М1** – хвоя свежая, пахнущая смолой и колется при сжимании ее пальцами. Характеризует активное, находящееся в хорошем состоянии, гнездо. **М2** – хвоя залежная, – не пахнет, бледная или потемневшая, мягкая на изгиб. Такая хвоя свидетельствует о низкой строительной активности семьи и, скорее всего, о депопуляции муравейника. **М3** – хвоя старая, – темная, с грибным запахом, крошится. Муравейник находится в критическом состоянии.

Зарастание гнезда. Степень зарастания муравейника травой (K_y) оценивается в долях от высоты купола (h), принимаемой за единицу, по шестибальной шкале: 0; 0,2; 0,4; 0,6; 0,8; 1. При необходимости детального изучения процесса зарастания муравейника травой использовали более дробную шкалу (с интервалом 0,1). Зарастание начинается обычно с северной стороны купола, и трава поднимается там, как правило, выше. При описании можно ставить среднюю величину зарастания или обозначать ее двумя числами через тире, ставя впереди меньшее значение: **$K_y=0,2-0,4$** . Поскольку гнездо всегда зарастает сильнее с северной стороны, специально обозначать стороны света здесь не надо. Для оценки состояния муравейника имеет значение не только степень его зарастания, но и состав поселившихся на гнезде растений, который записывается по преобладающим видам растений.

Число колонн в муравейнике (n_c) определяли по числу исходящих из гнезда дорог 1-го порядка.

Категории состояния муравейников.

По своему состоянию постоянные муравейники можно разделить на 3 категории:

- активные (здоровые) – категория **(А)**;
- ослабленные (депрессивные) – категория **(В)**;
- деградирующие – категория **(С)**.

Состояние муравейников оценивают по следующим основным признакам:

(А) – к числу активных относятся муравейники, растущие или же сохраняющие свои размеры в течение трех предшествующих учету лет. Они имеют при этом коническую форму наземного купола, активные дороги и характеризуются другими признаками (свежая хвоя в покровном слое, сильный запах муравьиной кислоты), соответствующими активному состоянию населяющей гнездо семьи.

Активные растущие – муравейники, имеющие устойчивый рост в течение трех предшествующих учету лет. Купол гнезда конической формы, сложен из свежего строительного материала (М1). Зарастание гнезда травой слабое ($K_y \leq 0,2$). Имеется развитая система фуражировочных дорог. Другие признаки также свидетельствуют об активном состоянии гнезда и его населения.

Активные стабилизировавшиеся муравейники имеют такие же внешние характеристики гнезда, но остановились в росте, сохраняя свои размеры и коническую форму купола в течение трех последних лет.

(В) Для ослабленных муравейников характерна сферическая форма купола, сложенного в основном из старого гнездового материала (М2) с значительным включением почвенных частиц и имеющего едва заметный запах муравьиной кислоты. Такие гнезда

обычно начинают быстро зарастать травой. Фуражировочная активность на кормовом участке падает, кормовые дороги постепенно укорачиваются и утрачивают ответвления, число фуражиров на них сокращается. Прекращаются регулярные обмены особями с другими муравейниками. Все перечисленные признаки отражают депопуляцию гнезда.

(С) Деградивовавшие (пришедшие в упадок) муравейники имеют сферическую или уплощенную форму купола, часто с не выровненной поверхностью. Гнездовой материал старый, потемневший с сильным запахом прелости. Гнездо может совсем зарости травой. Семья теряет контроль над большей частью охраняемой территории, хотя и сохраняет до определенного предела имевшееся ранее число колонн. Как правило, такие муравейники не имеют связей с другими гнездами.

Оценка состояния комплексов муравейников

Категории состояния комплексов. Выделены следующие категории состояния или этапы развития комплексов муравейников (Захаров, 2003): (А) – роста; (А¹) – стабилизации; (В) – депрессии; (С) – дегградации, (D) – полный распад. **Растущий комплекс** (категория А) – комплекс, увеличивающий свою величину и мощность в течение трех предшествующих учету лет. **Стабилизировавшийся комплекс** (А¹) сохраняет свои величину и мощность в ряду лет после периода устойчивого роста. **Депрессивный комплекс** (В) характеризуется прогрессирующим уменьшением мощности комплекса и развитием процесса его фрагментации. **Деградивовавший комплекс** (С) определяется по отсутствию в нем активных и преобладанию угасающих муравейников. Комплекс фрагментирован до уровня мелких групп и отдельных гнезд. **Полный распад комплекса** (D) характеризуется сохранением лишь единичных деградивовавших муравейников, связь между которыми отсутствует. Комплекс накануне гибели.

Из континуума данных ежегодных 35 летних учетов 19 комплексов (1966-2000 гг.) обработаны временные срезы с 4-5-летним интервалом, отражающие структуру и состояние поселений муравьев на разных этапах их развития и в ряду лет. Принадлежность комплекса в определенный период к той или иной категории состояния определялась по 10 параметрам, характеризующим величину, мощность, размерную и функциональную структуру, средние величины ключевых параметров. Используемые в анализе временные срезы распределяются по категориям состояния следующим образом: (А) – 32 среза, (А¹) – 28, (В) – 18, (С) – 13, (D) – 5 срезов (Захаров, 2003).

Из общего числа параметров комплекса для целей настоящей публикации привлечены:

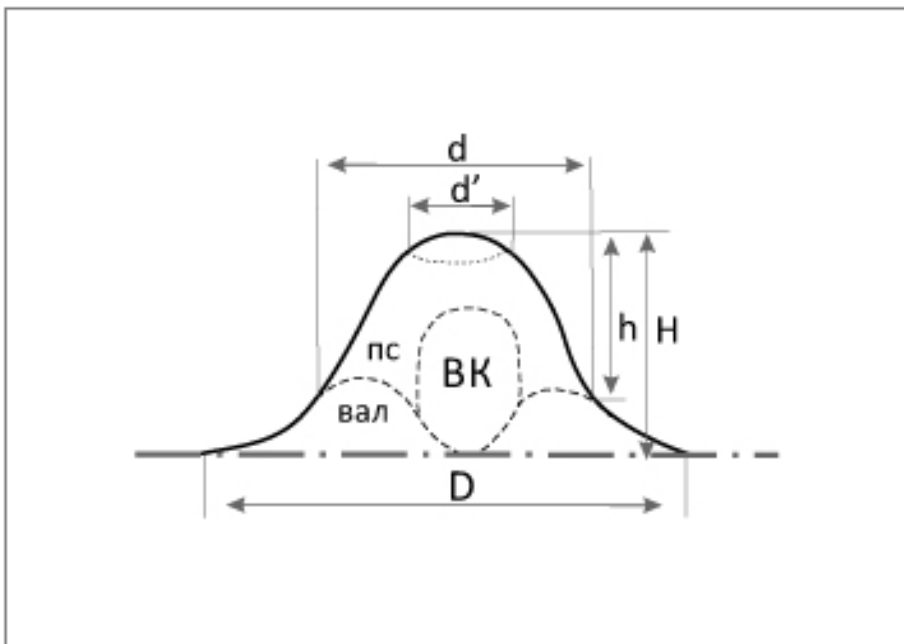
- *величина комплекса*, оцениваемая имеющимся в нем числом жилых муравейников, (N_b);
- *мощность комплекса* (сумма площадей основания купола всех жилых гнезд), m^2 , $S_c = \sum S$;
- *суммарное число колонн* (число мультифункциональных модулей) в комплексе, $N_c = \sum n_c$;
- *средний диаметр купола* жилого муравейника в комплексе, (d_m);
- *среднее для комплекса число колонн в муравейнике*, (N_{cm});
- *расчетный для комплекса диаметр гнезда с 1 колонной*, (d_{1c}).

Результаты и обсуждение

Строение гнезда рыжих лесных муравьев

Жилое гнездо рыжих лесных муравьев (рис. 1) состоит из трех основных частей:

1. наземного купола;
2. подземной части гнезда;
3. гнездового вала.



D – диаметр гнездового вала, d – диаметр наземного купола, d' – диаметр внутреннего конуса, h – высота купола гнезда, H – общая высота гнезда.
 $ПС$ – покровный слой купола, $БК$ – внутренний конус гнезда.

Рисунок 1 – Типовая конструкция взрослого гнезда рыжих лесных муравьев и его основные измеряемые параметры.

Наземный купол гнезда рыжие лесные муравьи сооружают из растительных материалов, скрепленных почвой и смолой. В весовом отношении материал купола на 95% состоит из органического вещества. В целом, ячеистая структура купола имеет общий спиральный план (Бакшт, 2007). Купол муравейника имеет две выраженные части – покровный слой и внутренний конус.

Покровный слой (ПС) сложен из мелких растительных частиц, – хвои, кусочков мелких веточек, чешуек, частичек коры и семян и т.п. Покровный слой опирается на гнездовой вал и выполняет две важные для жизни муравейника функции. Во-первых, он защищает гнездо от промокания и механических повреждений. Его многослойная, из аккуратно и плотно уложенных хвоинок корковая зона обеспечивает сток воды с купола и одновременно оберегает от повреждений. Во-вторых, поверхностный слой обеспечивает теплоизоляцию внутренних помещений гнезда, что важно для поддержания в гнезде постоянного гигротермического режима. Покровный слой купола достаточно мощный – в крупных гнездах его толщина составляет до 40 и более см. Его разрушение опасно для муравейника особенно в период выведения расплода, т.к. ведет к выхолаживанию гнезда и замоканию его во время дождей. И то и другое ведет к массовой гибели расплода. Кроме того, длительное намокание гнездового материала становится причиной его загнивания, что делает гнездо непригодным для дальнейшего обитания.

Внутренний конус (ВК) занимает центральную часть купола. Муравьи сооружают его из крупных, до 15 см длиной веточек. Камеры в ВК несколько крупнее, в укреплении их стенок активно используется древесная смола, служащая не только склеиванию растительных частиц, но и как антисептик. Именно в ВК происходит выращивание расплода муравьиной семьи. Именно его защите и поддержанию в нем постоянного температурного режима служит поверхностный слой купола. Рыжие лесные муравьи активно регулируют в своем гнезде температуру, поддерживая ее в течение всего периода выкармливания расплода на уровне около 28°C. Это достигается за счет использования выделяемого муравьями физиологического тепла, а также солнечной радиации. При перегреве гнезда муравьи вентилируют его, открывая большое число дополнительных выходов. Устойчивый температурный режим в своем гнезде муравьи обеспечивают при достижении гнездом размеров 80-90 см в диаметре купола (Длусский, 1980). В активном крупном муравейнике температура около 28°C поддерживается в средней полосе России с апреля до середины – конца августа.

Подземная часть гнезда состоит из уходящих в почву почти вертикальных ходов с расположенными по ним камерами. В поверхностном, до 40 см глубиной слое эти ходы соединены горизонтальными переходами и группами камер, образующими единую подземную гнездовую капсулу (линзу), не имеющую, однако, внеш-

ней оболочки. В подземной части гнезда большую часть года находятся яйцекладущие самки, а также часть внутригнездовых рабочих. Здесь же муравьи зимуют. Глубина проникновения ходов может быть различной, до 2 м и более. Реальная глубина зависит от гранулометрического состава почвы и гидротермического режима биотопа, в котором обитают муравьи.

Гнездовой вал. Прокладывая подземные ходы и камеры, муравьи выносят на поверхность большое количество почвы, из которой вокруг купола и формируется гнездовой вал. Вал образует кратер, на который опирается купол муравейника. Гнездовой вал состоит в основном из почвенных частиц, но включает также и растительные остатки.

Габитуальные характеристики гнезд

Форма купола гнезда и состояние муравейника

Формы купола гнезда рыжих лесных муравьев достаточно разнообразны (Захаров, 1974; Маавара, 1991) но в целом их можно свести к двум основным вариантам – конической и сферической формам.

Коническая форма купола характерна для растущего гнезда. Это объясняется самим способом строительства гнезда у муравьев *Formica*. Купол строится сверху. Строительный материал для внутреннего конуса муравьи приносят на вершину гнезда, и уже оттуда затаскивают внутрь муравейника. Надстроенный внутренний конус муравьи закрывают покровным слоем, поверхность которого при этом выравнивают. Возникает «конус роста», придающий коническую форму всему куполу. В активном муравейнике интенсивное строительство и обновление гнезда идут в течение всего сезона, и соответственно функционирует «конус роста», поэтому коническая форма наземного купола устойчива, пока муравейник сохраняет потенции роста. Высота купола может быть при этом различной и во многом зависит от режима освещенности гнезда.

Сферическая форма купола свидетельствует о снижении относительной численности населения гнезда и приостановке роста муравейника, снижении строительной активности муравьев, вследствие чего у купола такого гнезда уже нет «конуса роста» и он приобретает сферическую форму. Такая форма купола означает, что имеется тенденция к последующему уменьшению населения гнезда (депопуляции). При начавшейся деградации семьи сферический купол сохраняется вплоть до прихода ее в полный упадок. При этом купол постепенно оседает и может стать плоским или же приобретает неоформленный, бугристый вид.

Сам факт приобретения купола гнезда округло-сферической формы еще не означает неизбежность последующего упадка семьи. Уменьшение размеров может быть обратимым. Обновив состав яйцекладущих самок и восполнив потери рабочих муравьев, семья может продолжать успешное существование и свой последующий рост. При этом восстанавливается коническая форма купола.

Форма купола отражает и временные изменения в жизни семьи. Например, потерявшая в результате химических обработок значительную часть своего состава семья начинает поддерживать только центральную часть купола, в результате чего на основном куполе, как на основании, временно возникает дополнительный куполок (фонарь) и гнездо приобретает форму «ступенчатой пирамиды». Дополнительные купола нередки при позднелетних и осенних повреждениях гнезд. Однако они существуют недолго. Если данной семье удастся восстановить свою численность, купол гнезда постепенно вновь приобретет исходную форму.

По данным учетов комплексов муравейников *F. aquilonia* в заказнике «Верхняя Клязьма» (Захаров, 2003; Захаров, Калинин, 2007) и в заповеднике «Пинежский» (Захаров Р., Захаров А., 2012) в растущих комплексах (категория А) гнезда с куполом конической формы составляют $\geq 80\%$, в категории **A¹** – $\geq 60\%$, в **B** – 30-50%, в **C** – до 20% от общего числа жилых муравейников.

Диагностика состояния муравейника по внешним признакам гнезда и активности муравьев

Достаточно точную общую оценку состояния муравейника мы можем дать уже по его внешнему виду (табл. 1). Естественно, что большинство использованных в данной таблице оценок носят экспертный характер. Каждый из приведенных признаков отражает определенный аспект жизни семьи и достаточно жестко сопряжен с состоянием конкретного муравейника в конкретное время. В совокупности эти признаки позволяют надежно диагностировать состояние муравейников и с высокой вероятностью оценивать перспективы их развития на несколько лет вперед.

Использование структурных признаков муравейников

Наряду с габитуальными характеристиками гнезд, в экспресс-анализе состояния муравейников *Formica* s. str. применимы и их структурные данные (Дьяченко, 2005). Использование данной группы признаков позволяет количественно оценивать состояние и потенциал развития муравьиных поселений, а также выполнять их сравнительный анализ на различных уровнях организации (семейные и надсемейные структуры, комплексы муравейников, многовидовые сообщества).

Таблица 1 – Диагностические признаки гнезд для оценки состояния муравейников группы *Formica rufa* (по: Захаров, 2014).

ПРИЗНАКИ	КАТЕГОРИИ СОСТОЯНИЯ МУРАВЕЙНИКОВ:		
	А, А ¹ . АКТИВНЫЕ	В. ОСЛАБЛЕННЫЕ	С. ПРИШЕДШИЕ В УПАДОК
1. Признаки, значимые в течение всего сезона			
Форма гнездового купола	Коническая	Сферическая	Сферическая, плоская
Поверхность купола	Выровненная	Выровненная	Неровная
Заращение гнезда	≤ 0,2	0,3 – 0,5	> 0,5
Растительность на куполе	Злаки, черника, марьянник, осока	Зеленчук, будра, хвощ, крапива, звездчатка	Кислица, недотрога, зеленчук, мокрица, зеленый мох
Покровный слой	Рыхлый, почвенных частиц мало	Уплотненный, много почвенных частиц	Слежавшийся
Состояние хвои поверхностного слоя	Свежая, упругая, св. бурая	Ломкая, бурая	Мягкая, бледная или т. бурая
Запах гнездового материала муравьиной кислоты	Сильный запах муравьиной кислоты	Слабый запах	Пахнет плесенью
Смола на куполе	Много	Мало	Нет
2. Признаки весеннего периода			
Теплоносцы на куполе	До конца апреля	До середины мая	До середины июня
Лёт крылатых особей	Ежегодно, в основном ♀	Не каждый год,	Нет или только ♂
		♀: ♂ ≈ 1: 1	

**Таблица 1 – Диагностические признаки гнезд для оценки состояния муравейников группы
Formica rufa (по: Захаров, 2014).
 (Продолжение)**

3. Летние и позднелетние признаки			
Зимние механические повреждения купола	К июню полностью исправлены	Остаются неровности купола	Явные следы повреждений видны весь сезон
Крупный строительный материал на поверхности верхней трети купола	Много	Немного	Нет
Разогрев куколок на поверхности купола	Нет	Нет	Есть
Кайма выбросов по краю гнездового вала (сентябрь)	≥ 40 см	10 – 30 см	Нет, <10 см

Размеры гнезд рыжих лесных муравьев весьма жестко связаны с размерами обитающих в них семей, а число и размер составляющих ее колонн достаточно точно отражают мощность и активность семьи в реальном времени и в конкретных условиях существования. Поэтому мы имеем возможность оценки состояния семьи муравьев по сочетанию характеристик ее гнезда и структуры (определить число колонн по числу дорог, продуктивность по соотношению диаметра внутреннего конуса и диаметра купола и т.п.).

Соотношение диаметров внутреннего конуса и купола гнезда и перспективы роста муравейника

Внутренний конус, как расплодный блок гнезда, занимает особое место в жизни муравейника. В соответствии с общим для муравьев принципом размерного соответствия семьи и его гнезда внутренний конус, как включенный блок купола, также сопряжен с размерами всего гнезда. Однако эти размеры связаны не только с современными характеристиками семьи, но и с ее продуктивностью, обеспечивающей определенный тренд ее дальнейшего развития. Чтобы расти, необходимо выводить больше рабочих, для чего нужен объем ВК больший, чем у стабилизировавшегося или теряющего свою продуктивность муравейника.

Доступный измерению параметр – диаметр ВК, d' , см. Как видно из табл. 2, диапазон значений d' достаточно велик, что объясняется различиями в высоте гнезд. Вместе с тем, модальные величины d' для гнезд трех категорий состояния не перекрываются ни в одном из размерных классов гнезд. В стабилизировавшихся муравейниках, которые можно принять в рамках задач мониторинга за основу для нормирования (устойчивое развитие при стабильных размерах), $d' \approx 1/3 d$, точнее – 0,33-0,35 в интервале гнезд диаметром 60-130 см. У растущих муравейников это соотношение возрастает до уровня 0,4 и соответственно снижается до уровня 0,3 у ослабленных. По объемам ВК различия между категориями состояния более существенны: нормированные по A^1 значения объемов ВК для категории **A** лежат в интервале 1,16 – 1,30 и для категории **B** – соответственно 0,54 – 0,84. Однако для задач экспресс-анализа диаметр ВК остается предпочтительнее.

Здесь следует подчеркнуть, что параметр d' стал входить в практику мирмекологии лишь в последние годы, хотя его тестирование мы начали еще в 80 годы прошлого века. Соответственно, для принятия вердикта о принадлежности муравейника или комплекса гнезд к определенной категории состояния он не используется и, таким образом, может рассматриваться как дополнительный параметр для прямой оценки потенциала роста муравейника. При этом, он предельно прост и позволяет делать оценку сразу же в полевых условиях – по отклонению соотношения d'/d в ту или иную сторону от $1/3$, характеризующую стабилизировавшийся муравейник.

Таблица 2 – Характер изменения размеров внутреннего конуса в растущих (А), стабилизировавшихся (А¹) и ослабленных (В) муравейниках *Formica aquilonia*. (Мирмекологический заказник «Верхняя Клязьма», по данным учетов 1982-2005 гг. $\Sigma = 820$ учетов).

Параметры гнезда			Параметры внутреннего конуса (ВК) в гнездах категорий состояния А, А ¹ , В								V ¹ / V, доли
Диаметр купола, d, см	Высота гнезда, H, см	Объем гнезда, V, м ³	А : диаметр ВК, d', см		А ¹ : диаметр ВК, d', см		А ¹ : высота ВК, h' см	А ¹ : объем ВК, V ¹ , м ³	В : диаметр ВК, d', см		
			Мода, М	диапазон	Мода, М	диапазон			Мода, М	диапазон	
60	40	0,09	24	(22 – 25)	20	(18 – 24)	35	0,013	17	(15 – 19)	0,144
70	45	0,14	27	(24 – 29)	23	(20 – 28)	39	0,019	20	(19 – 23)	0,136
80	50	0,19	31	(28 – 32)	27	(24 – 30)	43	0,026	23	(21 – 25)	0,137
90	60	0,28	34	(32 – 37)	31	(28 – 35)	50	0,038	26	(23 – 28)	0,136
100	70	0,45	38	(37 – 42)	34	(30 – 37)	60	0,054	30	(27 – 33)	0,12
110	75	0,58	42	(40 – 44)	37	(33 – 40)	65	0,07	34	(31 – 36)	0,12
120	80	0,72	45	(43 – 47)	40	(37 – 44)	70	0,088	37	(33 – 40)	0,122
130	90	1	49	(46 – 53)	44	(41 – 46)	80	0,122	40	(36 – 43)	0,122
140	95	1,18	55	(52 – 59)	48	(45 – 53)	85	0,154	45	(41 – 48)	0,13
150	100	1,41	59	(55 – 63)	52	(48 – 55)	90	0,191	48	(43 – 52)	0,136
160	110	1,72	65	(61 – 72)	57	(53 – 62)	100	0,255	52	(47 – 56)	0,148

Чем больше такое отклонение, тем значительнее тренд движения муравейника. Стоит отметить, что минимальный зарегистрированный у жилого гнезда $d' = 12$ см.

Размеры гнезда и число колонн

Семья рыжих лесных муравьев представляет собой *плеяду* – координационную систему нескольких мультифункциональных группировок особей, занимающих отдельные секторы общего гнезда и способные перейти к самостоятельному существованию (Захаров, 2003). Колонны сопоставимы по размерам и ведут между собой интенсивные обмены особями по принципу «каждая с каждой», что обеспечивает целостность всей системы (Семенов, Захаров, 1987). Прямого обмена пищей между колоннами нет. Каждая из них имеет свой обособленный кормовой участок, структурной основой которого является кормовая дорога, исходящая из принадлежащего данной колонне сектора гнезда.

Число колонн в муравейнике (n_c) определяют по числу исходящих из гнезда дорог 1-го порядка. Например, $n_c = 3$. В некоторых случаях определение n_c оказывается не таким простым делом (табл. 3А).

Мы можем подойти к муравейнику, в котором процесс разделения колонн еще не завершился (табл. 3Б). При определенной конфигурации территории семьи одна из колонн не имеет возможности развернуть дорогу и в ее секторе фуражиры выходят из гнезда на кормовой участок «веером» (табл. 3В). Если ситуация не позволяет дорогам разделиться сразу на валу, муравьи сооружают в нескольких метрах от основного муравейника специальное гнездо – кластерное кормовое гнездо (*кластер-ПК*) с несколькими группировками муравьев, обслуживающими разные дороги, после которого и происходит разделение дорог (табл. 3Г). Наконец, у очень крупных активных муравейников отдельные дороги можно различить только на границе «гнездового двора» (табл. 3Д). Все эти варианты несложно выявляются, но сама возможность встречи с ними требует от исполнителя работы определенного внимания.

С ростом семьи в ней формируются новые колонны, на территории разворачиваются принадлежащие этим колоннам кормовые дороги. Показана достаточно высокая корреляция между числом составляющих семью колонн и модальными размерами (диаметром наземного купола активного муравейника, Md), что достаточно четко прослеживается в интервале $n_c = 1-6$ (Захаров А., 1978, 2003). Дальнейшее увеличение n_c во многом определяется топическими и синэкологическими условиями, хотя, как тенденция, связь роста модальных размеров гнезд и числа составляющих муравейник колонн прослеживается и здесь. Усредненный ряд модальных значений Md при разных n_c по расчетным базам публикаций (Захаров А., 1978, 2003; Захаров, Калинин, 2007) выглядит так (табл. 4):

Таблица 3 – Определение числа колонн у рыжих лесных муравьев (по: Захаров и др., 2013).

	<p>А Выходы дорог 1-го порядка четко видны на границе купола и гнездового вала. Число колонн соответствует числу дорог 1-го порядка. В примере $n_c = 3$</p>
	<p>Б Дороги 1-го порядка разделяются сразу при выходе из купола, но исходят из общего участка на границе купол/вал. Ситуация накануне возможного разделения такой колонны на две. Число колонн n_c соответствует числу таких участков. В примере $n_c = 3$</p>
	<p>В В одном из секторов вала четкой дороги нет, но много фуражиров интенсивно выходят из гнезда и сразу рассеиваются по территории. Наблюдается при ограниченной глубине территории одной из колонн. Число колонн n_c соответствует числу дорог 1-го порядка плюс 1. В примере $n_c = 4$</p>
	<p>Г Один из потоков фуражиров несоразмерно широк и ведет к крупному ($d=50-60$ см) кормовому гнезду (кластерное ПК), после которого распадается на 3-4 дороги. Наблюдается при сильно вытянутом кормовом участке или при наличии преград, мешающих муравьям развернуть дороги сразу у муравейника. Число колонн n_c соответствует суммарному числу дорог из жилого гнезда и ПК. Дорога между ними – внутренняя дорога семьи. В примере $n_c = 7$.</p>
	<p>Д Вокруг крупного муравейника имеется «двор», занятый сплошным потоком фуражиров, который разделяется на дороги только в нескольких метрах от края вала. Число колонн определяется по числу дорог за пределами «двора». В примере $n_c = 6$</p>

Обозначения: 1 – наземный купол гнезда; 2 – гнездовой вал;
3- кормовая дорога; 4 – поток фуражиров без формирования дороги;
5 – вспомогательное гнездо (кластер-ПК);
6 – двор крупного муравейника.

Таблица 4 – Модальные размеры муравейника (диаметр купола, Md), необходимые для формирования в нем определенного числа колонн (n_c).

Параметр	Значение параметра							
	1	2	3	4	5	6	7	8-9
Число колонн (n_c)								
Мода d , см (Md)	≤ 60	75	80-90	100-110	130	140-150	≥ 160	≥ 180

По ряду причин, составляющие семью колонны растут неравномерно. При этом важно, что рост численности семьи (N_f) и числа колонн (n_c) в ней – это дискретные процессы, протекающие в разных режимах. Состав семьи регулярно периодически пополняется в течение летнего сезона (Калинин, 1998), тогда как образование новой колонны – нерегулярное и редкое явление. В результате в растущем муравейнике группы *Formica rufa* рост N_f и d опережают увеличение n_c . Наоборот, при депопуляции гнезда уменьшение n_c в силу инертности социальных структур отстает от уменьшения N_f – колонн оказывается больше модального Md для гнезда данного размера.

Если одна из колонн достигает критического (максимального) размера, происходит ее бинарное деление и соотношение d/n_c оказывается несколько завышенным по отношению к ее оптимальному размеру.

Оценка процесса восстановления поврежденных гнезд.

Одна из задач мониторинга – обоснованно оценить и при разовом осмотре гнезда общий тренд его развития и перспективы сохранения в течение определенного периода времени. Это становится особенно важным при учете муравейников, сломанных или поврежденных в год проведения осмотра или в течение 1-2 лет, предшествующих ему. Об актуальности данного момента говорят реальные масштабы разрушений муравейников. Так, в заповеднике «Пинежский» ежегодно сильно повреждаются почти 90% муравейников, в том числе почти 50% гнезд – медведями (Захаров Р., 2008). В Подмоскowie ежегодному разрушению кабанам подвергаются 30-40% всех взрослых муравейников (Захаров, Суворов, 1988). Зоогенные повреждения приводят к уменьшению размеров гнезд и численности их населения, ухудшению состояния муравейников (Строков, 1966; Рыбалов и др., 2001). Не меньший вред причиняют муравьям и браконьеры (Wuorenrinne, 1978).

Поэтому, оценивая развитие муравейника в ряду лет, мы должны учитывать возможность уменьшения этих размеров в результате разовой поломки гнезда позвоночным животным или браконьером.

Оставшийся после такого нападения активным, муравейник начинает восстанавливаться и сохраняет коническую форму купола. Успешность восстановления муравейника можно прогнозировать по сочетанию двух характеристик, форме купола и d восстановленного гнезда в год поломки. Если после поломки крупного гнезда муравьи успевают к концу текущего сезона восстановить на старом валу конический купол диаметром не менее 70 см, сохранив при этом исходное число колонн, данная семья имеет достаточный потенциал для полного восстановления муравейника в течение 1-2 последующих лет. Разумеется, если их гнездо не подвергнется в эти сроки новым разрушениям.

Сопоставление параметров d и n_c дает возможность проверки визуальных оценок состояния муравейников группы *Formica rufa* (Захаров Р., Захаров А., 2012). Соотношение d_i его моде при $n_{c i}$ конкретного гнезда индицирует одну из трех ситуаций. Если $d_i \sim Md_{(n_c i)}$, то измерение выполнено в оптимальных условиях, а муравейник не был разрушен или полностью восстановлен. При $d_i > Md_{(n_c i)}$ измерение выполнено в период низкой активности муравьев вне гнезда (например, при слишком холодной погоде). Если $d_i < Md_{(n_c i)}$, гнездо находится в процессе восстановления и тем дальше отстоит от его завершения, чем больше величина $(Md_{(n_c i)} - d_i)$. Так, в модельном комплексе *Красные горы* (Пинежский заповедник) для всех лет характерен большой процент (15-50%) восстанавливающихся гнезд. При этом у большинства таких гнезд $d_i \ll Md_{(n_c i)}$, что указывает на начальный этап их восстановления после недавних поломок и сохранение в данных гнездах достаточно многочисленного и активного населения. Только в этом случае в разрушенном медведем муравейнике могли бы сохраниться 5-9 колонн (Захаров Р., Захаров А., 2012).

Диагностика состояния комплекса муравейников по расчетному диаметру гнезда с 1 колонной, (d_{1c}).

В растущем муравейнике средний размер колонны соответствует критической величине, при которой возможна социотомия (табл. 4). Процесс депопуляции муравейника означает сокращение размеров гнезда и размеров колонн, причем ухудшение состояния муравейника сопровождается последовательным отдалением среднего размера колонны от критической. Этот процесс хорошо визуализируется применением расчетного диаметра гнезда с 1 колонной (d_{1c} , см), который вычисляется по формуле:

$$d_{1c} = \sqrt{4S_m / \Pi n_{cm}}$$

где: S_m – средняя площадь основания купола гнезда в комплексе;
 n_{cm} – среднее число колонн в нем (рис. 2).

На этом рисунке приводятся значения d_{1c} для модельных комплексов двух видов рыжих лесных муравьев, *F. aquilonia* и *F. lugubris* (Захаров, 2003). В растущих комплексах муравейники *F. lugubris* имеют больше колонн, чем *F. aquilonia* ($N_{cm} = 3,62$ и $2,79$ соответственно). Колонны в гнездах *F. lugubris* достоверно крупнее таковых у *F. aquilonia* в комплексах категории состояния А ($d_{1c} = 73,58$ см и $57,47$ см). Различия в пользу первого вида сохраняются на всех этапах развития комплексов, кроме этапа деградации. Фактическое совпадение величин расчетного гнезда с 1 колонной (d_{1c}) в распавшихся комплексах (категория 5) обоих видов весьма примечательно. Речь идет о муравейниках, пришедших в упадок и находящихся накануне распада на отдельные колонны. Поэтому близость значений d_{1c} в этих условиях показывает, что критические минимальные размеры колонн одинаковы у обоих видов.

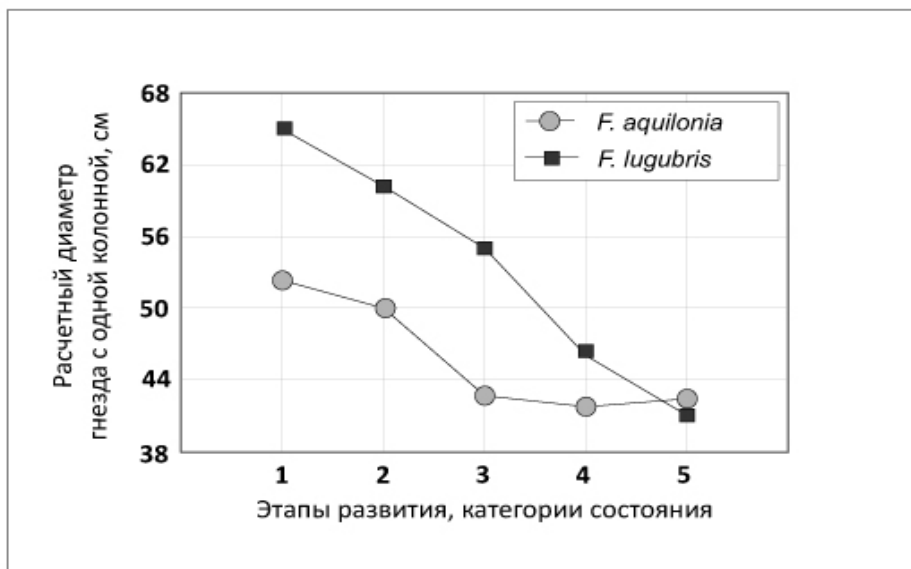


Рисунок 2 – Расчетный диаметр гнезда с одной колонной (d_{1c}) в комплексах муравейников *Formica aquilonia* и *F. lugubris* на разных этапах развития комплексов муравейников. (по: Захаров, 2003). 1-5 – категории состояния комплексов муравейников.

Таким образом, мы можем использовать показатель d_{1c} для весьма точного диагностирования состояния конкретного комплекса гнезд рыжих лесных муравьев.

Критерии категорий состояния комплекса муравейников

В предыдущих разделах данной работы мы рассмотрели возможность применения для оценки состояния как отдельных мура-

вейников, так и комплексов их гнезд, различных признаков. При этом, если для отдельных муравейников мы можем напрямую использовать выбранные параметры гнезда и семьи, то при переходе на уровень комплекса гнезд прогностическую ценность приобретают уже соотношения гнезд с определенными значениями этих параметров (табл. 5).

Таблица 5 – Критерии категорий состояния комплексов муравейников группы *Formica rufa*.

Критерии выделения	Категории состояния комплекса				
	А	А ¹	В	С	Д
	Активный рост	Стабилизация	Депрессия	Деградация	Распад
Доля гнезд с коническим куполом	$\geq 0,8$	$\geq 0,6$	$\leq 0,5$	$\leq 0,2$	0
Материнские гнезда и отводки	Регулярны	Обычно по периферии и комплекса	Единичны	Нет	Нет
Соотношение диаметров ВК и купола гнезда	$\geq 0,35$	$\approx 0,30$	0,25-0,30	$\leq 0,20$	$\leq 0,20$
Заращение куполов, доли от h	0-0,2	$\leq 0,4$	0,3-0,5	$\geq 0,6$	$\geq 0,6$
Расчетный d гнезда с 1 колонной; $d1с$, см	≥ 50	≥ 50	49-45	44-41	~ 40
Доля взаимосвязанных гнезд	0,9-0,8	0,8-0,7	0,6-0,3	0,2-0	0

Важно, что абсолютное большинство привлеченных для анализа признаков относятся к признакам «прямого использования» и не требуют существенных обсчетов или трансформации для интерпретации. Вместе с тем, они легко поддаются различным способам статобработки и моделирования, если в этом есть реальная необходимость.

Заключение

Учитывая специфику муравьев, как объекта исследования, авторы публикации сочли необходимым в первую очередь дать обоснование применения тех или иных параметров для целей мониторинга лесных муравьев.

Используя приведенные в работе параметры (табл. 1, табл. 5), мы получаем инструментарий для оперативной оценки состояния обитающих в лесном массиве муравьев. Одновременно мы получаем возможность оценивать через состояние муравейников и степень пригодности для обитания муравьев самого насаждения, т.е. экологического мониторинга леса.

Перспективность использования этологических и социометрических признаков животных для целей мониторинга во многом определяется возможностью получения объективных оценок состояния выбранных тест-объектов (Израэль и др., 1981). При этом всегда технически ограничено как число модельных групп животных, так и возможности регулярного слежения за ними (Дмитриенко, 1988). Этими обстоятельствами определяются и требования к самим модельным объектам. Они должны быть представительными в контрольных условиях, хорошо изучены, пригодны для эквивалентных учетов в различные фенологические сроки, доступны для визуальных и инструментальных, не нарушающих объект методов оценки и тестирования. Такими свойствами обладают немногие группы беспозвоночных животных: муравьи и некоторые крупные почвенные беспозвоночные (Голосова, 2007; Захаров и др., 2013).

Необходимо найти место и методические возможности использования муравьев в мониторинге лесных сообществ и общем экологическом мониторинге среды. Понятно, что лесные муравьи – это лишь малая толика в пуле проблем, связанных с сохранением природных ресурсов в современной России. Но они служат чутким индикатором драматической ситуации, сложившейся в лесном хозяйстве.

Список литературы

- Арнольди К.В., Гримальский В.И., Демченко А.В. и др. 1979. Изучение экологии муравьев. Матер. VI Всес. симп. «Муравьи и защита леса». Тарту, с. 156-171.
- Бакшт Ф.Б. 2007. Муравейник как геологический объект. Успехи современной биологии. Т. 127, № 3, с. 310-315.
- Виноградов Б.В. 1984. Аэрокосмический мониторинг экосистем. – М.: Наука, 320 с.
- Голосова М.А. 2007. Муравьи в лесных экосистемах. (Морфология, экология видов, инвентаризация и картирование
-

комплексов. Организация мирмекологического мониторинга). – М.: Изд-во МГУЛ, 66 с.

Длусский Г.М. 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica*. Физиол. и популяцион. экол. животных. Саратов, № 6/8, с. 13-36.

Длусский Г.М., Смирнов Б.А. 1968. Рекомендации по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса. – М.: Лесная промышленность, 24 с.

Дмитриенко В.К. 1988. Муравьи как биоиндикатор нарушений природной среды. Тезисы докл. Всесоюз. симп. «Биол. основы использования полезных насекомых», – М., с. 38-40.

Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таежных лесов Сибири. Новосибирск, Наука, 220 с.

Дьяченко Н.Г. 2005. Методика экспрессивного определения основных параметров муравейников рыжих лесных муравьев. Матер. XII Всерос. симп. «Муравьи и защита леса». Новосибирск, с. 228-300.

Захаров А.А. 1974. Рекомендации по искусственному переселению рыжих лесных муравьев. – М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 72 с.

Захаров А.А. 1978. Оценка численности населения комплекса муравейников. Зоол. журн. Т. 57, № 11, с. 1656-1662.

Захаров А.А. 2003. Видовая специфика внутривидовых структур у рыжих лесных муравьев. Успехи современной биологии. Т. 123, № 3, с. 257-266.

Захаров А.А. 2004. Муравьи: жизнь в лесу. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XX. – М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 54-82.

Захаров А.А. 2014. Муравьи в экологическом мониторинге леса. Лесной вестник. – М.: Изд-во МГУЛ, (в печати).

Захаров А.А., Калинин Д.А. 2007. Реструктуризация и сохранение жизнеспособности комплекса муравейников *Formica aquilonia* в критических условиях. Успехи современной биологии. Т. 127, № 2, с. 190-202.

Захаров А.А., Суворов А.А. 1988. Влияние кабанов на рост и развитие муравейников. Тезисы докл. Всесоюз. симп. «Биол. основы использования полезных насекомых». – М.: с. 40-42.

Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н. и др. 2013. Мониторинг муравьев *Formica*. Информационно-методическое пособие. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 99 с.

Захаров Р.А. 2008. Муравьи *Formica* (Formicidae). Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий европейского севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск, с. 261-272.

Захаров Р.А., Захаров А.А. 2012. Мониторинг комплекса гнезд рыжих лесных муравьев «Красные горы». Тр. заповедника «Пинежский». Архангельск, с. 78-85.

Израэль Ю.А., Филиппова Л.М., Инсаров Г.Э., Семевский Ф.Н., Семенов С.М. 1981. Экологический мониторинг и регулирование состояния природной среды. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоиздат. Т. IV, с. 6-19.

Калинин Д.А. 1998. Выплод рабочих у *Formica aquilonia* и метод его оценки. Материалы X Всерос. симп. «Муравьи и защита леса». – М.: с. 28-31.

Маавара В.Ю. 1991. Определение объема гнезд у рыжих лесных муравьев. Материалы IX Всес. симп. «Муравьи и защита леса». – М.: с. 11-14.

Марков В.А. 1998. Мирмекологический мониторинг – метод индикации состояния лесных экосистем. Материалы IX Всерос. симп. «Муравьи и защита леса». – М.: с. 89-90.

Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Воробьева И.Г. 2001. Муравьи, медведи, жужелицы: некоторые аспекты взаимоотношений в енисейской тайге. Материалы XI Всерос. симп. «Муравьи и защита леса». Пермь, с. 49-51.

Семенов С.М., Захаров А.А. 1987. Обмены особями как механизм поддержания целостности поселений муравьев. Зоол. журн. Т. 66, № 6, с. 868-876.

Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. 1993. Биogeосистемы лесов и вод России. Новосибирск, Наука, 348 с.

Строков В.В. 1966. Позвоночные-мирмекофаги и их значение в жизни колоний муравьев рода *Formica*. Зоол. журнал. Т. 45, № 12, с. 1835-1842.

Gösswald K. 1990. Die Waldameise. Band 2. Die Waldameise in Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Wiesbaden: Aula-Verlag. 510 s.

Wuorenrinne H. 1978. The influence of collection of ant pupas upon ant populations in Finland. Notulae entomol. V. 58, № 1, pp. 5-11.