

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
"Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы
мониторинга"

А.А.Захаров, Г.М. Длусский, Д.Н.Горюнов, А.В.Гилёв,
В.А.Зрянин, Е.Б.Федосеева, Е.А.Гороховская, А.Г.Радченко

МОНИТОРИНГ МУРАВЬЕВ ФОРМИКА

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ



Москва
2013

А.А.Захаров, Г.М. Длусский, Д.Н.Горюнов, А.В. Гилёв, В.А. Зрянин, Е.Б. Федосеева, Е.А. Гороховская, А.Г. Радченко. МОНИТОРИНГ МУРАВЬЕВ ФОРМИКА. М.: КМК, 2013. 99 с.

Ответственный редактор: А.А. Захаров

ISBN 978-5-87317-909-1

© ИПЭЭ РАН, 2013.
© ООО “КМК”, издание, 2013.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|-----|
| Введение | 5 |
| Цели и задачи | 8 |
| Координация исследований | |
| А. ГНЕЗДА И СОЦИАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ У МУРАВЬЕВ | 11 |
| 1. Гнезда муравьев | |
| 2. Надсемейные структуры у муравьев | |
| 3. Комплекс муравейников | |
| 4. Многовидовые сообщества муравьев | |
| Б. ВЫЯВЛЕНИЕ И ОПИСАНИЕ КОМПЛЕКСОВ МУРАВЕЙНИКОВ | 20 |
| 1. Выявление комплексов муравейников | 20 |
| 1.1. Регулярное обследование территории | |
| 1.2. Поиск от известных комплексов | |
| 1.3. Свидетельства очевидцев | |
| 1.4. Архивные данные | |
| 2. Уровни описания комплексов муравейников | 24 |
| Уровень 1. Регистрационный | |
| Уровень 2. Базовый | |
| Уровень 3. Мониторинговый | |
| 3. Регистрационные материалы | 30 |
| В. МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ ПОСЕЛЕНИЙ МУРАВЬЕВ | 31 |
| 1. Учет и описание гнезд и кормовых участков | 31 |
| 1.1. Типы гнезд и учетные единицы. Размеры пробной площади | |
| 1.2. Учет секционных гнезд | |
| 1.3. Учет гнезд капсул | |
| 1.4. Описание гнезда капсулы | |
| 1.5. Описание кормового участка | |
| 2. Описание комплексов муравейников | |
| 2.1. Инвентаризация комплекса муравейников | |
| 2.2. Оценка размеров, мощности и связности комплекса | |
| Г. МЕТОДЫ СБОРА, ХРАНЕНИЯ И МОРФОМЕТРИИ МУРАВЬЕВ | 49 |
| 1. Сбор проб и ведение коллекций | 49 |
| 1.1. Сбор проб муравьев | |
| 1.2. Первичная обработка и хранение проб | |
| 1.3. Монтировка, этикетирование, ведение коллекции | |
| 2. Техника и правила морфометрии | |
| 2.1. Изготовление препаратов для морфометрии | |
| 2.2. Правила морфометрии и рекомендации | |
| 2.3. Исследование окрасочных морф | |
| ПРИЛОЖЕНИЯ | 59 |
| П.1. Список русских названий муравьев | 59 |
| П.2. Таблицы для определения видов рода <i>Formica</i> | 61 |
| П.3. Краткие видовые очерки муравьев <i>Formica</i> | 73 |
| П.4. Словарь мирмекологических терминов | 96 |
| П.5. Таксы | 105 |
| П.6. Методическая и справочная литература, рекомендации по расселению и охране полезных муравьев | 107 |
| СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ | 109 |

ВВЕДЕНИЕ

Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) играют важную положительную роль в жизни леса. Они являются активными почвообразователями, способствуют расселению и успешному росту растений, эффективно защищают насаждения от многих опасных хвое- и листогрызущих вредителей, обеспечивают увеличение численности других лесных энтомофагов, а также певчих птиц и лесных куриных, способствуют формированию и сохранению биологического разнообразия лесных сообществ. Связи муравьев с лесом многообразны и затрагивают практически все стороны жизнедеятельности растительности и обитающих в лесу самых различных животных — позвоночных и беспозвоночных. Леса во многом обязаны своим благополучием муравьям.

Наиболее заметна в лесу деятельность рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) и других представителей рода *Formica*, имеющих наиболее крупные и устойчивые поселения, которые в благоприятных условиях занимают целые лесные массивы и контролируют все ярусы насаждения. Именно они дают наибольший эффект и как почвообразователи, и как энтомофаги. Важно, что муравьи *Formica* оказывают комплексное положительное воздействие на всё лесное сообщество. Существовая десятилетиями на одном месте, муравейники преобразуют местообитания, создавая благоприятные условия для произрастания деревьев, кустарников и трав, формируя дополнительные ниши для существования других обитателей леса. Совокупный эффект от обитания в лесу этих муравьев выражается в увеличении продуктивности насаждений и росте их биологической устойчивости, сохранении биологического разнообразия в лесу. В каждой природной зоне с лесом связаны свои муравьи, со своими особенностями физиологии, поведения, гнездостроения, питания. Они отличаются по ярусам проживания и фуражировки, характером связи с растениями, формой организации одновидовых и многовидовых сообществ.

Длительное время муравьев использовали для биологической защиты леса от хвое- и листогрызущих вредителей. Однако в последние десятилетия в результате резкого ухудшения общего состояния экологической среды, запущенности лесного хозяйства и увеличения рекреационных нагрузок численность муравьев *Formica* в лесах России стала резко сокращаться и упала в ряде регионов до критического уровня. В первую очередь это касается ценотически наиболее значимых муравьев подродов *Formica* s. str. и *Coptoformica*, для сохранения которых необходимо срочное 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:

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 древесными насаждениями, что ведет к повсеместно возрастающей захламенности и фауности лесов;

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 ходе рубок леса и при рекреационном использовании насаждений, гибель муравейников на лесосеках;

8. регулярное разрушение крупных, 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.

Успешное хозяйственное использование объектов дикой природы всегда связано с их охраной. И такая охрана должна быть обязательной частью всей системы природопользования, предметом постоянной реальной заботы, а не преходящих компаний. Сохранение муравьев *Formica* в наших лесах — это не благотворительность, а одно из важных лесохозяйственных и лесозащитных мероприятий, направленных на восстановление экологического равновесия в природе, на спасение Русского леса. Для этого требуется разработка научных основ и методической базы мероприятий по сохранению полезных лесных муравьев как ценного биологического ресурса повышения продуктивности и биологической устойчивости лесов. Для их реализации необходимы: инвентаризация поселений муравьев *Formica*; анализ причин деградации поселений муравьев в современных условиях; разработка и организация системы мониторинга состояния муравейников и их комплексов, а также использования муравьев для оценки состояния лесных сообществ; разработка методов защиты муравейников и содействия их выживанию в нарушенных лесах.

Учитывая важность и актуальность данной проблемы, XIII Всероссийский мирмекологический симпозиум «Муравьи и защита леса» (Нижний Новгород, 2009) принял решение развернуть скоординированные исследования пространственной структуры и состояния поселений муравьев *Formica* в видовых ареалах как ключевых компонентов лесных сообществ. Для реализации этого решения на 2-м Симпозиуме СНГ по перепончатокрылым насекомым (Санкт Петербург, 2010) был сформирован Совет, состоящий из Рабочей и Редакционной групп для подготовки программы, методических работ и информационной базы, необходимых для проведения инвентаризационных и исследовательских работ, тематически объединяемых общим названием «МОНИТОРИНГ МУРАВЬЕВ ФОРМИКА».

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ПРОГРАММЫ

Целями «Мониторинга муравьев *Formica*» являются:

- Получение информации о наличии и состоянии поселений муравьев *Formica* в различных регионах страны.
- Изучение зонально-региональных и ландшафтно-биотопических аспектов экологии ключевых видов *Formica* и их ценоотической роли.
- Разработка методологических подходов и методов оценки состояния сообществ лесных муравьев (МСМ) и биологических основ их мониторинга в условиях антропогенной трансформации среды.
- Создание информационной базы, необходимой для исследований, мониторинга, рационального использования и сохранения лесных муравьев.

Задачи:

- Выявление и инвентаризация комплексов муравейников и реконструкция схем размещения крупных поселений муравьев в обозримом прошлом.
- Изучение регионального и ландшафтно-биотопического распределения видов.
- Изучение видового состава сообществ муравьев в различных регионах и ландшафтах.
- Инвентаризация модельных комплексов, изучение их пространственно-функциональной структуры и оценка состояния.
- Создание сети модельных комплексов, отражающих зонально-региональную специфику поселений муравьев для их многолетнего мониторинга.
- Изучение общих и региональных характеристик популяционных структур основных видов и оценка их размерных характеристик и состояния
- Изучение зонально-региональных и топических особенностей строения гнезд и структуры территории муравейников.
- Изучение зонально-региональных аспектов взаимодействия муравьев с различными компонентами лесного сообщества.
- Выявление лимитирующих факторов развития поселений разных видов муравьев.
- Выявление ключевых факторов деградации поселений с учетом региональной специфики.
- Импактный мониторинг поселений муравьев в зонах и точках особо опасных антропогенных воздействий.
- Выявление приоритетных зон размещения мирмекологических заказников и других охраняемых объектов для сохранения муравейников.
- Прогноз развития и перспектив сохранения поселений и популяций *Formica*.

Координация исследований

Для координации полевых исследований и обработки полученной информации создается Совет из рабочей и редакционной групп. Для сбора информации и взаимодействия участников Программы готовится специальный Интернет-портал.

1. Рабочая группа (Гилёв А.В., Горюнов Д.Н., Длусский Г.М., Захаров А.А., Зрянин В.А., Малышев Д.С., Чеснокова С.В., Яковлев И.А.)

В обязанности рабочей группы входит:

- Разработка программы работ.
- Подготовка методик и методические консультации, проведение семинаров (школ).
- Координация работ.
- Организация публикации промежуточных и итоговых результатов исследований.

2. Редакционная группа (Бургов Е.В., Горюнов Д.Н., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б.)

В обязанности редакционной группы входит:

- Организация и ведение Интернет-портала «Мониторинг муравьев Формика»
- Разработка базы данных для регистрации информации о комплексах.
- Контроль и прием поступающей информации.

3. Интернет-портал «Мониторинг муравьев формика»

- Адрес в сети: www.mmformica.ru

Портал включает следующие разделы:

- Правила пользования базой данных.
- Информация о зарегистрированных и исследованных комплексах (каталог комплексов с указанием уровня их описания); список авторов, выполнивших эти описания.
- База данных комплексов.
- Методический раздел.
- Форум.
- Хронику и информацию.
- Новинки литературы.

Для координации работ по Программе будут регулярно проводиться специальные семинары на мирмекологических и других тематически близких симпозиумах, совещаниях и школах. Методические материалы будут публиковаться на Интернет-портале «Мониторинг муравьев Формика». Портал будет включать раздел «Форум», на котором участники работ смогут обмениваться информацией и обсуждать различные вопросы, связанные с методическими, организационными и иными возникающими проблемами.

Публикация результатов

Промежуточные результаты и данные детального обследования конкретных комплексов будут публиковаться в материалах мирмекологических симпозиумов, журнальных статьях и, при необходимости, в специальных сборниках.

А. ГНЕЗДА И СОЦИАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ У МУРАВЬЕВ

Захаров А.А., Горюнов Д.Н.

Муравьи — социальные насекомые и живут семьями, которые могут включать от нескольких десятков до нескольких миллионов взрослых особей и обитают в специальных сооружениях — гнездах.

1. ГНЕЗДА МУРАВЬЕВ

Гнездо защищает муравьев от непогоды и врагов. Это место отдыха и основных контактов всех жителей муравейника, место их зимовки. Здесь находятся яйцекладущие самки, и выращивается расплод муравьев. Гнездо является результатом совместной деятельности муравьев, предметом совместных постоянных забот и защиты и, наряду с пищевым потоком, выполняет важнейшую функцию объединения семьи. Гнездо крайне важно для функционирования социума, именно оно является носителем специфического семейного запаха, на основании которого определяется общность обитаю-

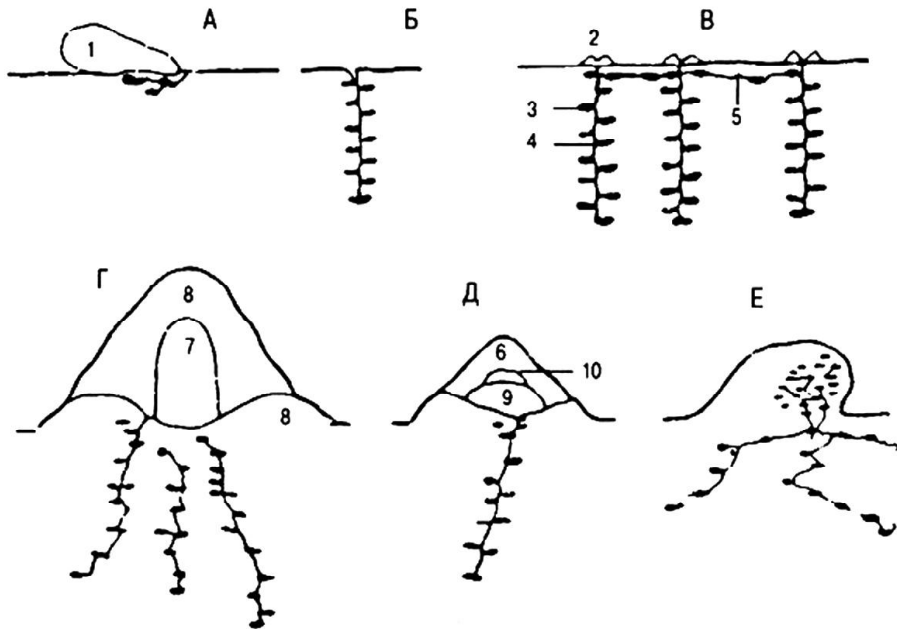


Рис. 1. Типы гнезд у муравьев (по: Захаров, 2004).

А — поверхностное гнездо под камнем. Секционные гнезда: Б — моносекционное; В — полисекционное. Гнезда-капсулы: Г — гнездо с куполом из хвои и веточек (*Formica* s. str.); Д — гнездо с покровным слоем из фрагментов травы (*Coptoformica*); Е — земляная кочка (*Lasius flavus*). 1 — камень; 2 — выход с кратером; 3 — гнездовые камеры; 4 — вертикальный ствол; 5 — поверхностный тоннель; 6 — поверхностный слой купола; 7 — внутренний конус купола из веточек; 8 — гнездовой вал; 9 — земляная подушка; 10 — главная выводковая камера.

щих в нем индивидов. Сооружение и охрана гнезда, поддержание в нем микроклимата, являются важными факторами, объединяющими общину, и стимулируют развитие сложных форм поведения и координации действий у муравьев. Гнезда муравьев различаются по своей конструкции, размерам, месту и субстрату поселения (рис. 1).

Поверхностные гнезда. Самые простое – *поверхностное гнездо* – это одна или несколько камер, расположенных под камнем, деревяшкой, под опавшими листьями или в поверхностном слое почвы (рис. 1а).

Секционные гнезда. Увеличение размеров семьи и непостоянство суточных температур стимулировали переход к устойчивому стереотипу почвенного гнезда, состоящего из одного идущего в глубину хода с поэтажно расположенными вдоль него жилыми камерами – *секционное гнездо*. Такие гнезда могут быть моносекционными (рис. 1б), – у примитивных видов или у начинающих семей, и полисекционными – *ПСМ* (рис. 1в). Секция и численность ее населения стандартны для вида в конкретных условиях (Длусский, 1974, 1981а), поэтому по мере роста семьи муравьи строят дополнительные секции.

Гнезда капсулы. Наиболее значимым для освоения муравьями умеренной зоны оказался переход к сооружению *гнезда-капсулы*, имеющего насыщенный камерами купол из почвы и/или различных растительных материалов (рис. 1г, 1д). Такие гнезда могут варьировать по форме и размерам и не так лимитируют размеры семьи. Именно в них у муравьев появляется возможность активно создавать и поддерживать необходимую для нормального развития расплода температуру. Это достигается сочетанием нескольких форм деятельности муравьев – 1) перестроением формы купола для регуляции количества поступающего в гнездо солнечного тепла [Гринфельд, 1939; Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976]; 2) аккумуляцией солнечного тепла муравьями-теплоносцами [Zahn, 1958]; и 3) выделением физиологического тепла самими муравьями [Длусский, 1980; Мартин, 1980, 1988].

Вспомогательные гнезда, убежища, помещения для колоний тлей. Помимо постоянных жилых гнезд муравьи сооружают на своем кормовом участке и используют в течение вегетационного периода временные гнезда (рис. 2). Эти гнезда могут иметь различное предназначение и соответствующие ему размеры и строение. Наиболее распространенные типы вспомогательных гнезд – *кормовые* и *расплодные гнезда*, отмеченные у большинства наших лесных муравьев. На кормовом участке крупных муравейников имеются также специальные убежища – *павильоны*, используемые для пережидания непогоды, спасения от опасностей и для ночевки. Муравьи сооружают специальные убежища и для находящимися с ними в трофобиозе животных: тлей и других сосущих насекомых.

Строительный материал. Муравьи строят свои гнезда из разных материалов. Для большинства видов основным строительным материалом является почва, хотя почти все муравьи охотно поселяются и в отмершей древесине. Виды *Formica* используют при сооружении наземного купола гнезда древесные или травянистые частицы, соотношение которых оказывается различным при обитании муравьев в разных биотопах, а также в гнездах разного возраста и состояния. Типы гнезд, субстраты мест гнездования и строительный материал, используемый муравьями *Formica* наших лесных, приведены в таблице 1.

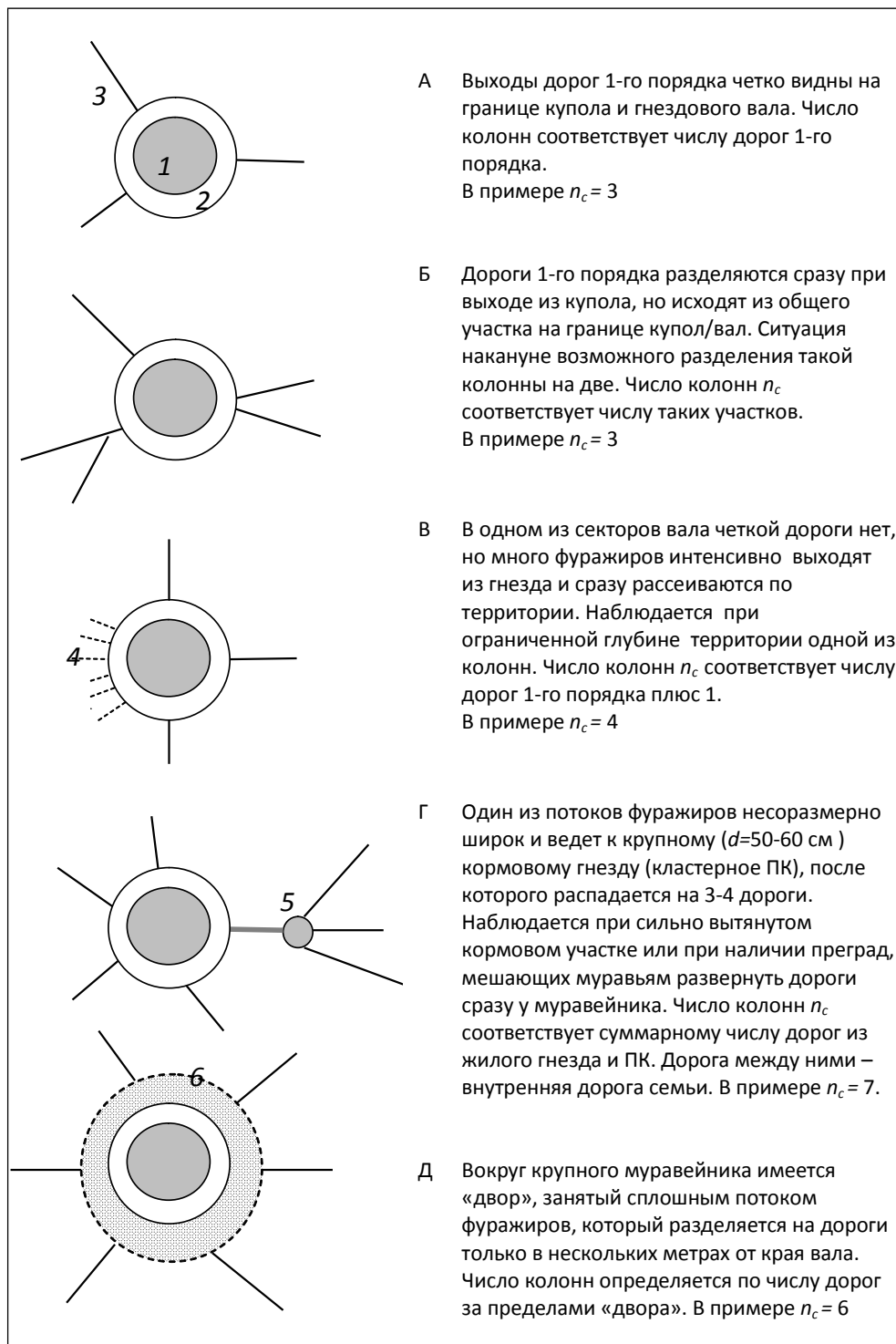


Рис. 2. Жилые и вспомогательные гнезда рыжих лесных муравьев.

Поликалия и полидомия. Одна семья муравьев может одновременно использовать одно (монокалия) или же несколько гнезд (поликалия). **Поликалия (ПЛАК)** – одновременное обитание одной семьи в нескольких различных по своим функциям гнездах. Помимо постоянно обитаемых, жилых гнезд, муравьи строят и временные, вспомогательные гнезда различного назначе-

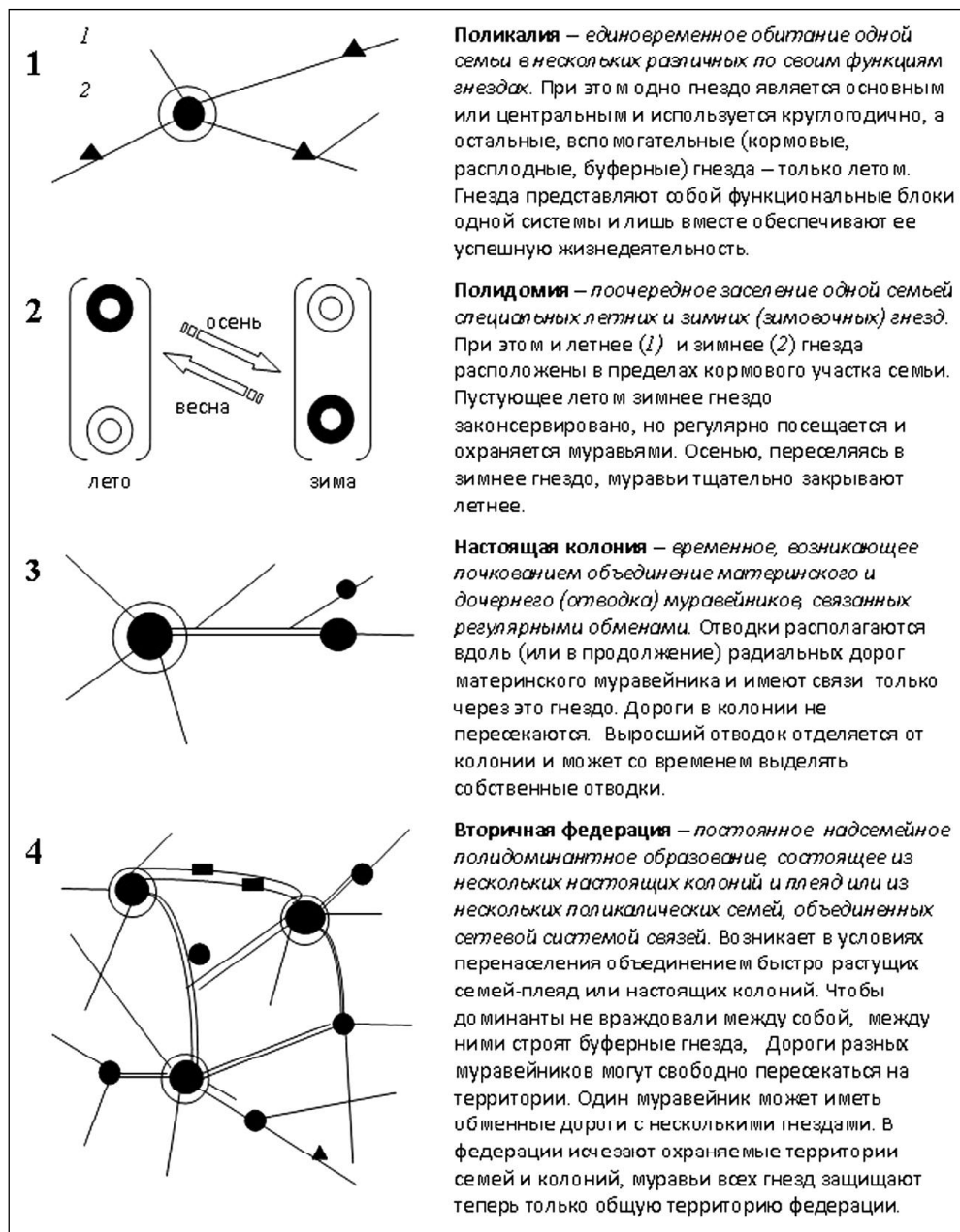


Рис. 3. Поликалия, полидомия и надсемейные структуры.

1 – летнее гнездо; 2 – зимнее (зимовочное) гнездо. Остальные обозначения – по рис. 9.

ния: *кормовые, расплодные, буферные*. При поликалии в системе гнезд одно является основным или центральным, которое используется круглогодично, а остальные небольшие вспомогательные гнезда используются только летом (рис. 31). Под **полидомией** (ПДД) здесь понимается *поочередное заселение одной семьей специальных летних и зимних (зимовочных) гнезд* [Forel, 1928], (рис. 32). Полидомия используется муравьями ряда видов при контрастной мозаичности среды обитания. При этом и зимнее и летнее гнезда расположены в пределах кормового участка семьи. Летом, пустующее зимнее гнездо, законсервировано, но оно регулярно посещается и охраняется муравьями. Осенью, после переселения в зимнее гнездо, муравьи тщательно закрывают летнее. Использование термина «полидомия» в других значениях признается некорректным, поскольку при этом нарушается принцип приоритета.

2. НАДСЕМЕЙНЫЕ СТРУКТУРЫ У МУРАВЬЕВ

Для большинства муравьев *Formica* характерен не только семейный, но и надсемейный уровень организации, т.е. объединение в одной системе нескольких жилых постоянных муравейников. Надсемейные системы у муравьев могут возникать различными путями:

А) В результате саморазвития и социотомии исходных семей, — так формируются **колонии** (КН) — рис. 33 — и **первичные федерации** (ФП).

Б) Объединением в единую систему ранее обособленных семей и колоний, что ведет к формированию **вторичных федераций** (ФВ) — рис. 34.

3. КОМПЛЕКС МУРАВЕЙНИКОВ

Социотомия и формирование надсемейных структур открывают для муравьев возможности быстрой колонизации насаждений и возникновения в благоприятных условиях крупных комплексов муравейников. При расселении вида на территории складываются группировки расположенных неподалеку друг от друга муравейников. *Комплекс муравейников — это группа муравейников одного вида, кормовые участки которых, соприкасаясь, образуют территориальный континуум*. Для функционирования группировки муравейников как единого комплекса важен их физический контакт — путем периодических обменов или территориального взаимодействия.

При инвентаризации в комплекс можно включать все муравейники одного вида, которые имеют реальную физическую возможность вступить в территориальные и обменные отношения хотя бы с одним из муравейников такого территориального континуума (рис. 4).

Размеры комплекса могут быть различными. Это зависит от общего числа имеющихся в данном лесном массиве муравейников конкретного вида, дистанций между ними и наличия каких либо непреодолимых для муравьев преград (рек, постоянных ручьев, очень широких дорожных разрывов, полей, непригодных для использования данным видом муравьев биотопов). Большие, включающие сотни муравейников, комплексы обычно состоят из *субкомплексов* с различными тенденциями развития. Население отдельного обособленного комплекса или группы расположенных поблизости комплексов муравейников одного вида (*метакомплекс*) можно рассматривать как

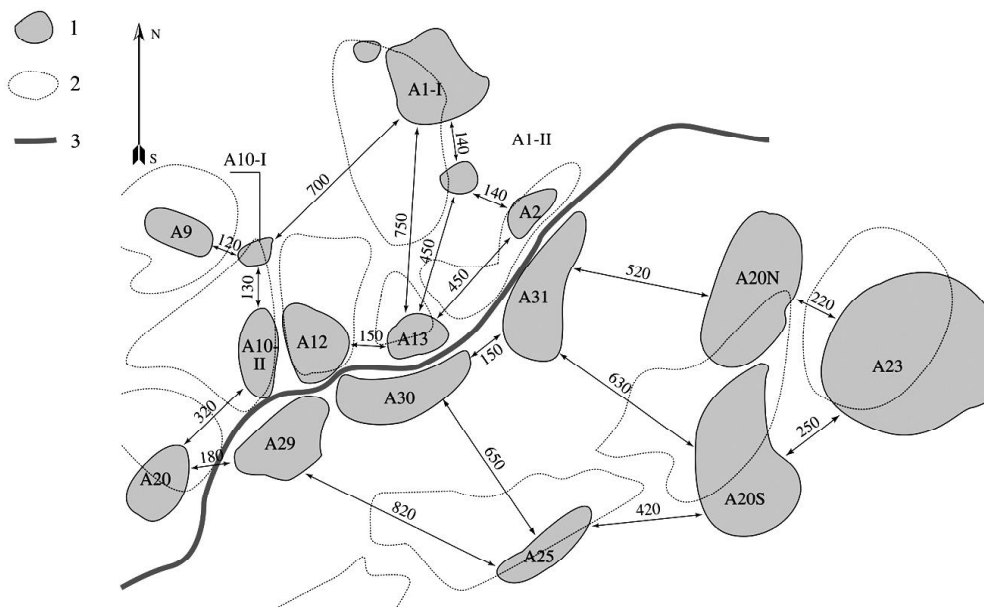


Рис. 4. Комплексы муравейников *Formica aquilonia*. Мирмекологический заказник «Верхняя Клязьма». Московская область. 2000 г.

Комплексы муравейников *Formica aquilonia*: 1 – в 2000 г.; 2 – в 1966 г. 3 – р. Клязьма. На стрелках показаны дистанции между комплексами, м.

локальную популяцию. Комплекс является основным структурным формированием популяционного уровня у муравьев. Поэтому в центре внимания наших исследований находится именно комплекс муравейников.

Комплексы различаются по числу, размерам, возрасту и состоянию гнезд, гнездовой плотности, уровню организации входящих в комплекс муравейников. Комплексы могут состоять только из еще одиночных молодых муравейников, из колоний, только из старых, пришедших в упадок гнезд. Весь комплекс или большая его часть может входить в федерацию.

4. МНОГОВИДОВЫЕ СООБЩЕСТВА МУРАВЬЁВ

На одной территории обычно обитают муравьи разных видов, отдельные семьи и целые комплексы муравейников которых образуют *многовидовое сообщество муравьев (МСМ)*, в котором муравьи разных видов взаимодействуют на территории, следуя при этом вполне определенным правилам. МСМ – это пространственно-функциональное образование семей разных видов на совместно используемой территории. Структурной ячейкой многовидового сообщества муравьев в лесах умеренной зоны является *многовидовая ассоциация муравейников (МАМ)* [Демченко, 1975].

МАМ – это иерархически организованная система муравейников нескольких видов, обитающих на одной территории в едином времени суточной активности. Входящие в нее муравейники разных видов делятся по

своей роли на *доминантные*, *субдоминантные* и *подчиненные (инфлюентные)* виды [Захаров, 1977; Демченко, 1979; Резникова, 1983]. При этом виды-доминанты можно разделить на две группы: *облигатные* и *факультативные*.

Облигатный доминант – вид, который может участвовать в ассоциации только как доминант и исчезает из сообщества, если по своим данным конкретная локальная популяция не в состоянии удержаться в этом качестве. Такие муравьи имеют достаточно крупные семьи и обладают охраняемой территорией на уровне отдельных семей. Облигатными доминантами в лесных МАМ средней полосы обычно являются представители р. *Formica*: рыжие лесные муравьи (группа *Formica rufa*), а также луговой муравей *F. pratensis*, красноголовый муравей *F. truncorum*, тонкоголовый муравей *F. exsecta*, черноголовый муравей *F. uralensis*.

Факультативный доминант – вид, который в полных многовидовых ассоциациях играет роль субдоминанта, но при отсутствии в МАМ облигатного доминанта, занимает его место [Захаров, 1977, 1991]. Каждый из таких видов может существовать в двух или нескольких типах гнезд (секционные или капсулы), при разных размерных уровнях семьи (от нескольких сот до десятков тысяч особей), иметь или не иметь охраняемую территорию. Характерным представителем этой группы является пряткий муравей *Formica cunicularia*.

Особую группу факультативных доминантов составляют виды, одиночные семьи которых не имеют охраняемой территории и входят в МАМ как субдоминанты. Но в оптимальных условиях полигинные семьи таких видов формируют *поликалию с расплодными гнездами* и образуют насчитывающие несколько миллионов особей первичные федерации, территория которых охраняется. При этой форме организации вид становится доминантом в многовидовой ассоциации муравейников. К таким видам относятся серый песчаный муравей *Formica cinerea* и красногрудый песчаный муравей *Formica imitans*.

Субдоминант – вид, занимающий вторую ступень в иерархии конкретной многовидовой ассоциации.

Инфлюент – вид, занимающий подчиненное место по отношению к доминанту и субдоминанту (если таковой есть). В одной МАМ может быть несколько подчиненных (инфлюентных) видов.

Границы ассоциации определяются границами охраняемой территории доминирующего муравейника или группы таких муравейников. Жизнь муравьев в пределах МАМ определяется доминирующим в ней муравейником, который имеет и численное преимущество перед остальными ее членами [Porter, Savignano, 1990; Savolainen, 1990, 1991; Сейма, 2008]. Каждый муравейник в МАМ связан со всеми соседствующими с ним муравейниками других видов, характер влияния которых на него определяются соотношением их статусов. Поэтому при работе с муравейником любого вида муравьев необходимо знать состав ассоциации, в которую данный муравейник входит, или состав МСМ, если объектом исследования является комплекс муравейников. Общие характеристики всех обитающих на территории России видов *Formica* приводятся в Приложении (раздел ПЗ. **Краткие видовые очерки муравьев Формика**). Там приводятся и данные о статусе конкретных видов в составе многовидовых ассоциаций.

<> Многие вопросы, связанные с изучением, мониторингом состояния, использованием в биологической защите леса или же с охраной лесных муравьев, так или иначе, связаны с комплексами их гнезд. Поэтому выделение и инвентаризация комплекса, оценка численности его населения и состояния важны во многих отношениях: при определении его пригодности к использованию в качестве маточного, или же при оценке целесообразности тех или иных мероприятий по его сохранению. Разумеется, наша задача не сводится к нахождению и нанесению на карту точек расположения комплексов муравейников. Но это необходимый этап для выполнения всех задач, сформулированных для «Мониторинга муравьев Формика».

Ведь комплекс — это наиболее заметный объект, который может быть выявлен при беглом осмотре насаждения или маршрутным методом. Зная взаимное размещение комплексов, их привязанность к элементам ландшафта, типам растительности и топическую приуроченность в различных регионах, мы уже получаем информацию и о пространственной структуре популяции и об экологических требованиях видов, и о путях и возможностях их самореализации в различных условиях. Но для всего этого, прежде всего, необходимо выявить комплексы.

Б. ВЫЯВЛЕНИЕ И ОПИСАНИЕ КОМПЛЕКСОВ МУРАВЕЙНИКОВ

1. ВЫЯВЛЕНИЕ КОМПЛЕКСОВ

Гилёв А.В.

Муравейники рыжих лесных муравьёв встречаются практически повсеместно, однако расположены они с разной плотностью. Предлагаемые методики нацелены, прежде всего, на поиск крупных комплексов муравейников и зон их агрегации (рис. 5), которые образуют каркас пространственной структуры вида.

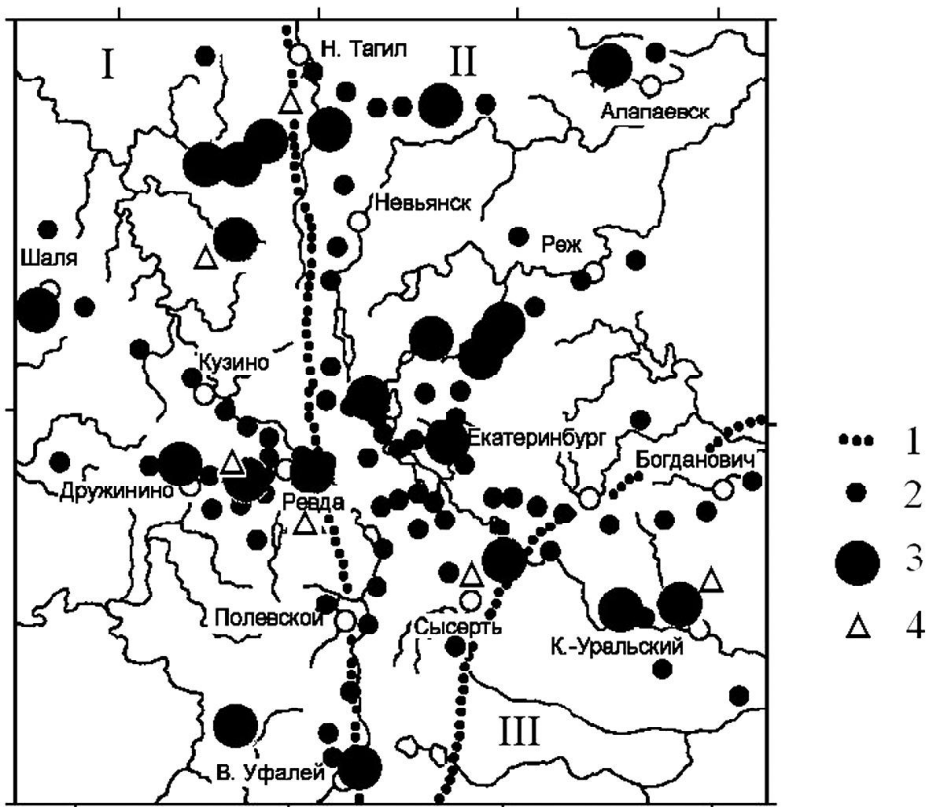


Рис. 5. Пространственная структура поселений рыжих лесных муравьёв на Среднем Урале (по: Гилёв, 2010).

I – границы природно-ландшафтных зон; *2* – одиночные гнезда и небольшие комплексы; *3* – крупные комплексы гнезд; *4* – отдельные особо крупные муравейники; *I* – горная темнохвойная тайга; *II* – южная тайга; *III* – северная лесостепь.

1.1. РЕГУЛЯРНОЕ ОБСЛЕДОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ

Если территория еще никогда не обследовалась с целью выявления комплексов муравейников, то целесообразно провести тот или иной вариант ее регулярного обследования по определенной схеме (рис. 6).

По предварительным данным зоны агрегаций комплексов рыжих лесных муравьев имеют форму полос вытянутых в широтном направлении шириной 10–15 км, расстояние между полосами составляет 100–120 км. Поэтому при поиске таких агрегаций точки обследования следует размещать так, чтобы не упустить ту или иную полосу.

В зависимости от развития транспортной сети и возможностей исследователя пункты следует размещать по всей обследуемой площади, покрывая ее сетью, либо по трансектам, располагая их либо от центра радиально, либо в каком-либо одном направлении параллельно друг другу. Учитывая широтную направленность агрегаций трансекты следует размещать по направлению север-юг.

Нередко большие комплексы муравейников выходят к элементам людской инфраструктуры (железные и автомобильные дороги, линии электропередач, просеки) и на берега рек. В этом случае они могут быть легко обнаружены из транспорта или на пешех маршрутах.

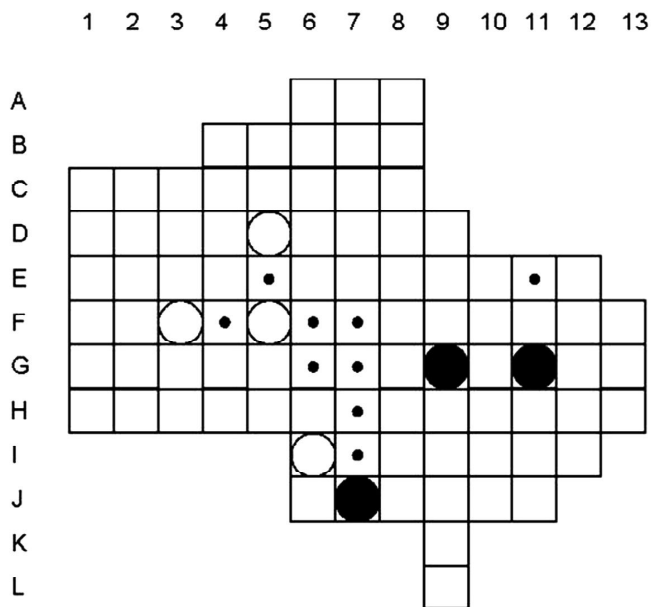


Рис. 6. Бланк-схема региона с местонахождениями муравейников *Formica polyctena* (по: Длуцкий, 1987).

Территория разбита на квадраты 20 x 20 км. Ряды букв и цифр по краям схемы – для обозначения индексов квадратов. Точки – обследованные квадраты, в которых данный вид не обнаружен; белые круги – обнаружены отдельные гнезда и небольшие комплексы; черные круги – найдены крупные комплексы муравейников.

1.2. ПОИСК ОТ ИЗВЕСТНЫХ КОМПЛЕКСОВ

Если большой комплекс уже найден, это существенно облегчает задачу дальнейшего поиска. Во-первых, этот комплекс, скорее всего, расположен в полосе агрегации. Поэтому велика вероятность к востоку и к западу от известного комплекса также встретить и другие многочисленные поселения муравьев. Во-вторых, можно ожидать, что параллельные полосы агрегаций будут находиться на расстоянии примерно 100–120 км к югу и к северу от выявленной. Плотность поселения рыжих лесных муравьев между этими полосами будет заметно ниже.

Поскольку характер взаимного расположения комплексов других видов *Formica* на данный момент не изучен, то целенаправленный поиск их поселений следует вести в биотопах, предпочитаемых конкретными видами (см. Приложения, ПЗ). Например: *F. exsecta* – по опушкам южной экспозиции; *F. uralensis*, *F. forsslundi* (в Европейской части РФ) и *F. picea* – по верховым болотам.

1.3. СВИДЕТЕЛЬСТВА ОЧЕВИДЦЕВ

Это очень важный источник информации, который надо обязательно использовать. Работники лесного хозяйства и охотничьих хозяйств, сотрудники заповедников и других особо охраняемых природных территорий (ООПТ), коллеги – биологи, геологи, археологи и др., туристы, охотники, рыбаки, местные жители, и просто все те, кто бывает на природе – все они обязательно обращают внимание на необычно большое количество муравейников либо на крупные гнезда муравьев. И не надо никого расспрашивать специально – обычно сразу при знакомстве, стоит только сказать, что занимаешься муравьями, слышишь в ответ: «А у нас тут такие муравейники!». Остается только уточнить, где находится данный комплекс. Многие из этих людей со временем становятся постоянными информаторами. Коллеги с удовольствием привозят пробы муравьев из мест, где пока что не было прямых мирмекологических исследований, что значительно повышает эффективность поиска и охват территории.

1.4. АРХИВНЫЕ ДАННЫЕ

Информацию о существовавших (и возможно, уцелевших до сих пор) крупных комплексах муравейников группы *Formica rufa* можно найти в архивах лесохозяйственных предприятий и Управлений лесного хозяйства, а также отделений ВООП. Все они участвовали во Всероссийской операции «Муравей», проводившейся в 1970-е–1980-е годы в большинстве лесных регионов России. В ходе операции «Муравей» были выявлены и частично инвентаризированы тысячи комплексов муравейников. Использование архивной информации помогло бы в поиске сохранившихся комплексов муравейников и выявлении исторических оптимальных зон распространения рыжих лесных муравьев.

2. УРОВНИ ОПИСАНИЯ КОМПЛЕКСОВ МУРАВЕЙНИКОВ

Горюнов Д.Н., Захаров А.А., Зрянин В.А.

Исследовательские программы масштаба «Мониторинга муравьев формика» требуют для своей реализации информацию разного уровня подробности. Ведь с одной стороны, сбор детальной информации по всем имеющимся поселениям муравьев нереализуем в исторической ретроспективе, а для реконструкции некоторых макропопуляционных структур достаточно и общих сведений о ряде поселений. С другой стороны, серьезные исследования биологии и экологии видов в разных частях их ареалов требуют детальных описаний характерных для отдельных регионов и ландшафтов поселений муравьев и углубленного изучения их пространственно-функциональной структуры, особенностей конструкции и роста муравейников, их территориальной стратегии, годового цикла жизни и т.д. Для этого необходимы грамотно описанные модельные комплексы, часть которых потребуются перевести в режим многолетнего мониторинга. В связи с этим предлагаются три уровня детализации описания выявленных комплексов муравейников: регистрационный, базовый и мониторинговый. Каждый из этих уровней направлен на решение своего спектра задач в рамках общей цели исследовательской программы.

Уровень 1. Регистрационный

Цель – получение о существующем комплексе информации, достаточной для внесения его в общий регистр (реестр, информационная база) комплексов муравейников. Предварительное описание.

Необходимые данные:

- 1.1. Регион (Область, Республика, Край).
- 1.2. Адрес: Район. Ближайший населенный пункт и дистанция с направлением от него; Лесничество, Квартал.
- 1.3. Координаты комплекса.
- 1.4. Характер рельефа, элемент ландшафта (плакор, склон, экспозиция, терраса, долина; пойма реки (название) или ручья).
- 1.5. Общая характеристика леса (состав, возраст, полнота, тип леса).
- 1.6. Расположение комплекса в насаждении (внутри древостоя, по опушке, вокруг поляны, у болота и т.п.).
- 1.7. Вид муравьев (желательно взять пробу из 15–20 рабочих с купола наиболее крупного гнезда).
- 1.8. Размеры комплекса: М (малый) – до 10 жилых муравейников; С (средний) – 10–30 жилых муравейников; Б (большой) – более 30 жилых муравейников.
- 1.9. Есть ли крупные гнезда – диаметр основания купола $\geq 1,4$ м; высота гнезда $\geq 1,0$ м, их доля от общего числа жилых гнезд.

- 1.10. Плотность поселения (дистанции между взрослыми жилыми гнездами). Для группы *Formica rufa*: В (высокая) — 5–10 м; У (умеренная) — 15–25 м; Н (низкая) — ≥ 30 м. Для *Coptoformica*, *Serviformica*, *F. sanguinea*: В — ≤ 2 м; У — 3–6 м; Н — ≥ 7 м.
- 1.11. Видны ли брошенные гнезда.
- 1.12. Заполнение регистрационного листа комплекса (форма 1) с датой учета.
- 1.13. Регистрационный номер комплекса (присваивается при регистрации комплекса в базе данных).

Уровень 2. Базовый

Цель — получение о существующем комплексе информации, необходимой для оценки текущего состояния комплекса и тенденций его развития, а также для проведения в нем простых экспериментов и учетов.

Необходимые данные:

- 2.1. Регион (Область, Республика, Край).
- 2.2. Адрес: Район; Ближайший населенный пункт; Лесничество, Квартал.
- 2.3. Координаты комплекса.
- 2.4. Характер рельефа, подробно — элементы ландшафта (плакор, часть склона, экспозиция, террасы, долина; пойма реки [название] или ручья).
- 2.5. Общая характеристика леса (состав, возраст, полнота, тип леса — лесотаксационная формула). Естественный лес или лесные культуры.
- 2.6. Расположение комплекса в насаждении (внутри насаждения, по опушке, вокруг поляны, у болота и т.п.).
- 2.7. Действие негативных факторов:
 - Антропогенных (зоны промышленного или транспортного загрязнения; рекреационные территории; соседство с лесосеками; пожарищами; фрагментация насаждения и т.п.). Дистанции до источников постоянного загрязнения.
 - Других тотальных факторов (затопление, ветровал, низовой или верховой пожар, мощный очаг вредителей и т.п.).
- 2.8. Вид муравьев (проба из 50 рабочих с купола 3 наиболее крупных гнезд).
- 2.9. Наличие поблизости комплексов гнезд других видов *Formica*.
- 2.10. Размер комплекса: М — до 10 жилых муравейников; С — 10–30; Б — 30–100; О (обширный) — >100 жилых муравейников.
- 2.11. Размерная структура комплекса — для категорий М, С — по всем гнездам; для категорий Б — по 1 фрагменту, О — по 2 фрагментам комплекса в измерении не менее 20 жилых гнезд в каждом фрагменте. Измерение и описание гнезд по прилагаемой методике (*d*, *D*, *h*, *H*, тип гнезда, форма купола, зарастание).
- 2.12. Наличие между гнездами обменных дорог.
- 2.13. Составление ведомости учета гнезд в модельных фрагментах (форма 4).
- 2.14. Плотность поселения (дистанции между взрослыми жилыми гнездами): В — 5–10 м; У — 15–25 м; Н — ≥ 30 м.
- 2.15. Общая схема комплекса с размещением в нем модельных фрагментов.

- 2.16. Схема размещения жилых муравейников в пределах модельных фрагментов с указанием размерных классов гнезд (по 1.10). Гнезда нумеруются в природе и на схемах.
- 2.17. Есть ли сильные повреждения гнезд, примерный процент от общего числа жилых гнезд. Процент поврежденных гнезд. Характер поломок. Факторы разрушения: кабан, медведь, лесные куриные, дятлы, браконьеры и т.д.
- 2.18. Наличие брошенных гнезд, соотношение жилых и брошенных гнезд.
- 2.19. Наличие вблизи модельного комплекса поселений муравьев других родов.
- 2.20. Заполнение учетной карточки комплекса (форма 2) с датой учета.
- 2.21. Регистрационный номер комплекса (присваивается при регистрации комплекса в базе данных).

Уровень 3. Мониторинговый

Цель – получение о существующем комплексе информации, необходимой для использования данного комплекса в качестве модельного объекта многолетнего мониторинга.

- <> В качестве модельных целесообразнее брать комплексы, включающие не менее 20–30 жилых муравейников группы *Formica rufa*, 15 – *Coptoformica*, *Serviformica*.
- При выявлении комплексов взаимосвязанных постоянных жилых гнезд *F. pratensis*, *F. truncorum*, *F. uralensis*, *F. sanguinea* рекомендуется включение их в число **модельных объектов уровня 3** независимо от числа жилых гнезд в комплексе.
- При выявлении первичных федераций *F. cinerea* и *F. imitans* рекомендуется включение их в число **модельных объектов уровня 3** независимо от размеров поселения.
- <> Повторное картирование модельных комплексов производится не реже 1 раза в 3–5 лет.

Необходимые данные:

- 3.1. Природная зона, регион (Область, Республика, Край).
- 3.2. Адрес: Район; Ближайший населенный пункт; Лесничество, Квартал.
- 3.3. Координаты комплекса.
- 3.4. Характер рельефа, элемент ландшафта.
- 3.5. Общая характеристика занимаемого комплексом муравейников насаждения (состав, возраст, полнота, тип леса – лесотаксационная формула). Естественный лес или лесные культуры.
- 3.6. Описание структуры насаждения (подрост, подросток, лесной покров).
- 3.7. Расположение комплекса в насаждении (внутри насаждения, по опушке, вокруг поляны, у болота и т.п.).
- 3.8. Действие негативных факторов:
 - Антропогенных (зоны промышленного или транспортного загрязнения; рекреационные территории; соседство с лесосеками; пожарищами; фрагментация насаждения и т.п.). Дистанции до источников постоянного загрязнения.

- Других тотальных (затопление, ветровал, низовой или верховой пожар, мощный очаг вредителей и т.п.).
- 3.9. Видовая принадлежность муравьев в комплексе (пробы – по 50 рабочих с купола каждого пятого крупного гнезда, но всего не менее пяти проб).
- 3.10. Видовой состав других муравьев в пределах комплекса.
- 3.11. Наличие поблизости комплексов гнезд других видов *Formica*. Описание этих комплексов, по уровню 2. Схема взаиморасположения комплексов. Отметить на схеме имеющиеся гнезда *Lasius fuliginosus*, *Camponotus*.
- 3.12. Размер комплекса: число жилых гнезд.
- 3.13. Измерение и описание гнезд по прилагаемой методике (d , D , h , H , тип гнезда, форма купола, зарастание). Размерная структура комплекса. Мощность комплекса (ΣS , м²).
- 3.14. Число колонн (для рыжих лесных муравьев) – выходящих из гнезд дорог (n_c). Суммарное число колонн (Σn_c)
- 3.15. Наличие обменных дорог между муравейниками.
- 3.16. Число вспомогательных гнезд.
- 3.17. Составление ведомости учета муравейников (форма 4).
- 3.18. Процент поврежденных гнезд. Характер и размеры поломок. Причины разрушения или повреждения гнезд (кабан, медведь, лесные курины, дятлы, браконьеры, упавшие деревья и т.д.).
- 3.19. Выявление брошенных гнезд, соотношение жилых и брошенных гнезд.
- 3.20. Полная схема (план) комплекса муравейников по прилагаемой методике – с нанесением постоянных жилых, вспомогательных и брошенных гнезд, обменных и кормовых дорог, элементов рельефа, просек и т.д. Гнезда нумеруются в природе и на схемах.
- 3.21. Заполнение паспорта модельного комплекса (форма 3) с датой обследования.
- 3.22. Регистрационный номер комплекса (присваивается при регистрации комплекса в базе данных).
- <> Уровень описания комплекса муравейников можно повышать при его последующем более детальном обследовании.
- <> При обследовании ансамбля сопряженных комплексов разных видов, каждый из них регистрируется как отдельный комплекс (в соответствии с уровнем описания) с указанием взаимного расположения всех комплексов ансамбля.

3. РЕГИСТРАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Минимальный список документов, необходимых для внесения комплекса в реестр:

Уровень 1 – регистрационный лист (форма 1)

Уровень 2 – регистрационная карточка комплекса (форма 2), схема комплекса, картосхемы модельных фрагментов (рис. 7), ведомости учета гнезд в модельных фрагментах (форма 4).

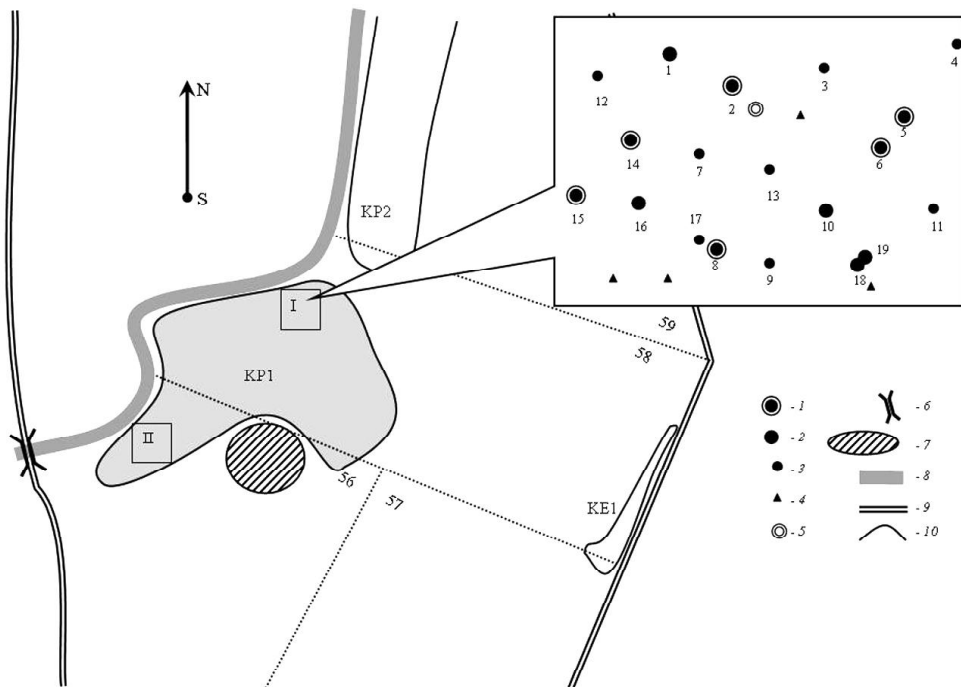


Рис. 7. Картограмма лесного массива с комплексами муравейников (уровень 2). Пунктиром дана квартальная сетка.

Комплексы муравейников: KP1, KP2 – *Formica polyctena*, KE1 – *Formica exsecta*; I, II – фрагменты модельного комплекса для учета муравейников, в выносе фрагмент модельного комплекса KP1 с зарегистрированными муравейниками.

Гнезда: 1 – $d > 120$ см, 2 – $d = 85-120$ см, 3 – $d = 65-80$ см, 4 – $d \leq 60$ см, 5 – брошенные, 6 – мост; 7 – участок сухостоя; 8 – река; 9 – проезжие дороги.

Уровень 3 – паспорт комплекса (форма 3), схема расположения модельного и других комплексов того же или других видов, план комплекса (рис. 7, 8), ведомость учета гнезд модельного комплекса (форма 4), регистрационные листы (или учетные карточки) соседствующих комплексов.

<>Условные обозначения приведены на рис. 9.

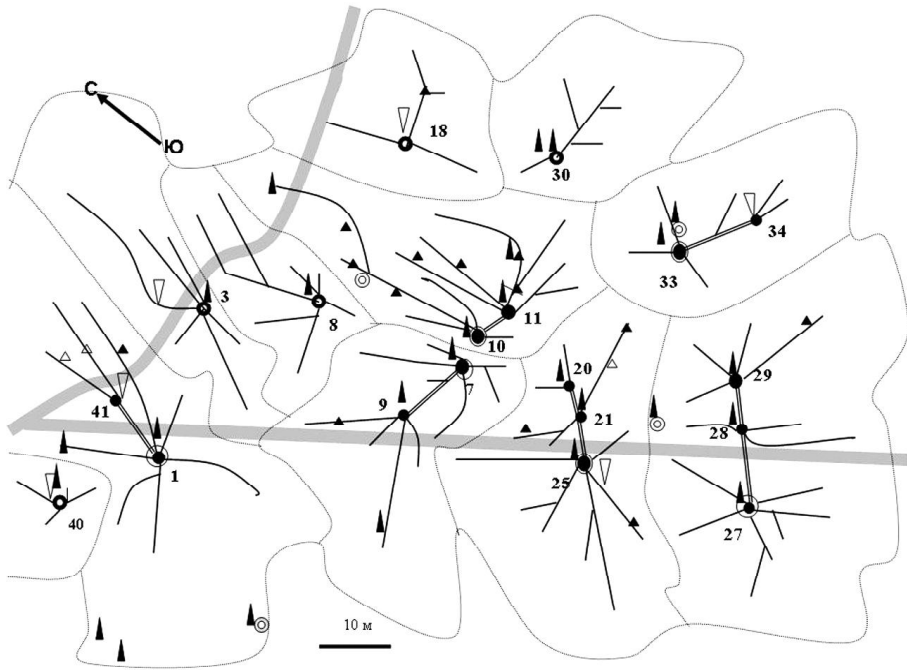
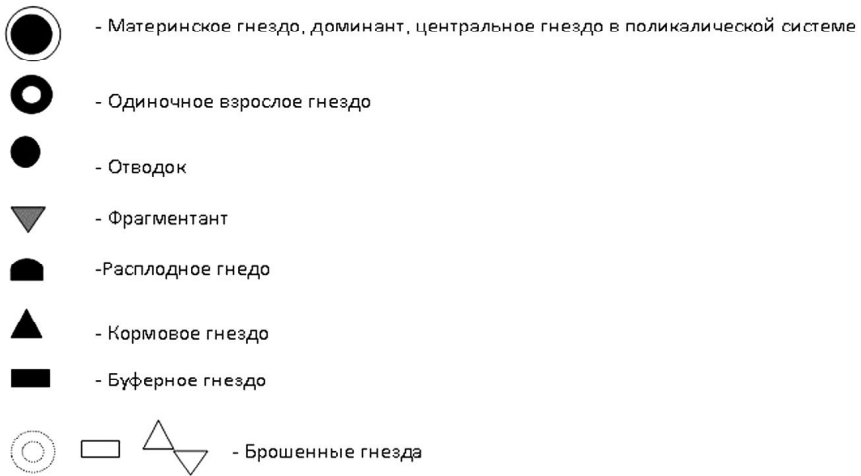


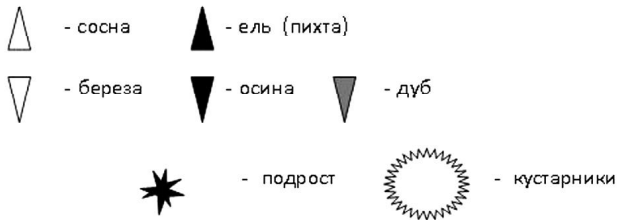
Рис. 8. План комплекса муравейников *Formica lugubris* (уровень 3). Комплекс L1, ситуация 1975 г. Верхне-Клязьминское лесничество, Московская область. Широкие серые полосы — просека и лесная дорога. Остальные условные обозначения — по рис. 9.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ ЖИЛЫЕ И ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ ГНЕЗДА



ДЕРЕВЬЯ НА КОРМОВОМ УЧАСТКЕ

(ДЕРЕВЬЯ-РЕЗИДЕНТЫ, ДЕРЕВЬЯ С КОЛОНИЯМИ ТЛЕЙ)



ДОРОГИ МУРАВЬЕВ, ГРАНИЦЫ ТЕРРИТОРИЙ И КОРМОВЫХ УЧАСТКОВ

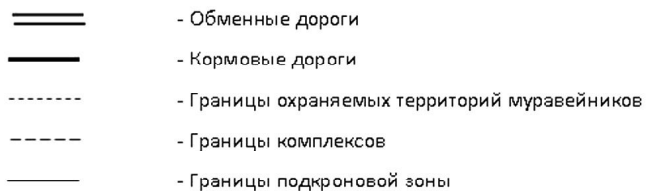


Рис. 9. Условные обозначения.

В. МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ ПОСЕЛЕНИЙ МУРАВЬЕВ

Захаров А.А., Горюнов Д.Н.

1. УЧЕТ И ОПИСАНИЕ ГНЕЗД И КОРМОВЫХ УЧАСТКОВ

- * Данные учетов заносят в ведомость комплекса муравейников или модельного полигона (учетной площади).
- * Все жилые муравейники нумеруются в природе и на схеме (плане).

1.1. Типы гнезд и учетные единицы, размеры учетных площадей

1.1.1. Муравьи *Formica* сооружают гнезда двух основных типов — **секционные** и **капсулы**, методы учета которых существенно отличаются.

Секционные гнезда. Для многих муравьев характерен устойчивый стереотип почвенного гнезда, состоящего из одного идущего в глубину хода с поэтажно расположенными вдоль него жилыми камерами — **секционное гнездо**. Такие гнезда могут быть моносекционными (рис. 1б), — у примитивных видов или у малочисленных семей, и полисекционными (рис. 1в). Секции одного гнезда, как правило, связаны между собой тоннелями. Секция и численность ее населения стандартны для вида в конкретных условиях, поэтому по мере роста семьи муравьи строят дополнительные секции.

Секционные гнезда обычно не имеют развитой наземной части, за исключением кратера выбросов вокруг выхода. Дистанции между секциями одного гнезда в большинстве случаев не более 0,5 м, но могут достигать 1 — 1,5 м и более. В последнем варианте принадлежность секций к одному гнезду требует специальной проверки. Секции стереотипны по конструкции и размерам, а их население сопоставимо по численности и характерно для вида в конкретных условиях. Поэтому для данного типа гнезд **учетная единица** — секция. **Плотность поселения** — число секций на единицу площади, плотность популяции — эта величина, умноженная на среднюю численность населения в 1 секции.

Гнезда капсулы. Гнезда этого типа могут варьировать по форме и размерам и не так лимитируют размеры семьи. Гнезда капсулы могут иметь различные размеры в широком диапазоне доступных конкретному виду величин. **Учетная единица** — локализованное гнездо, имеющее выраженный габитус и определенные размеры, как правило, доступные прямому измерению. **Плотность поселения** — число гнезд на единицу площади.

Гнезда капсулы характерны для *Formica s. str.*, *Coptoformica*, *F. uralensis*, *Lasius flavus*, *L. fuliginosus*, *L. umbratus*, *Camponotus herculeanus*, ряда видов *Myrmica*. Большинство видов *Serviformica* обычно имеют секционные гнезда. Некоторые виды *Serviformica*, *Lasius niger*, *L. alienus*, *Tetramorium caespitum* могут иметь гнезда обоих типов.

1.1.2. **Количественные учеты гнезд** муравьев проводятся только на учетных площадях, размеры и конфигурация которых выбираются в соответствии с размерами кормовых участков взрослых муравейников намеченных для учета видов и уровнем описания комплексов.

Таблица 1. Особенности гнездостроения у муравьев *Formica*

| Виды муравьев | Субстрат гнездования | Тип гнезда | Основной строительный материал | Каркасные элементы | Максим. размеры купола, см | Глубина ходов, м | Активная регуляция T ₀ -режима | Тоннели между гнездами | Тоннели Фуражировочные | Полидомия | Расположение (РГ) и кормовые (ПК) гнезда |
|----------------------------|----------------------|------------------------|--------------------------------|----------------------|----------------------------|------------------|---|------------------------|------------------------|-----------|--|
| 1 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| Группа <i>Formica rufa</i> | Почва | Капсула | Хвоя, почва, древесные частицы | Пень | d = 400 H = 200 | 1,5 – 2,5 | есть | нет | нет | нет | ПК |
| <i>Formica trispicatum</i> | Пни, почва | Капсула | - « - | Пень | d = 160 H = 70 | До 2,0 | есть | есть | есть | есть | РГ, ПК |
| <i>Formica pratensis</i> | Почва | Капсула | - « - | Злаки по краю купола | d = 100 H = 50 | > 2,0 | Факультативно | нет | нет | нет | РГ, ПК |
| <i>Formica uratensis</i> | Почва | Капсула | почва, древесные частицы | Стебли трав | d = 100 H = 50 | До 1,0 | Факультативно | нет | нет | есть | ПК |
| <i>Formica sanguinea</i> | Древесина | Капсула | - « - | Древесина | d = 100 H = 50 | 1,0 | нет | нет | нет | есть | РГ, ПК |
| <i>Formica fusca</i> | Древесина почва | Секционное гнездо | Почва, | Древесина | - | 1,0 | нет | есть | есть | нет | РГ, ПК |
| <i>Formica imitans</i> | Песчаная почва | Секционное гнездо | Почва, | Нет | - | > 2,0 | нет | есть | есть | нет | РГ, ПК |
| <i>Formica singularia</i> | Почва | Секционное или капсула | Почва | Нет | d = 60 H = 40 | 1,5 | нет | нет | нет | нет | РГ, ПК |
| <i>Formica picea</i> | Моховые кочки | Капсула | Мох, хвоя | Стебли мха, Листва | d = 30 h = 10 | 0,4 | нет | нет | нет | нет | РГ |
| <i>Formica exsecta</i> | Почва | Капсула | Частицы травы, почва | Стебли трав | d = 150 H = 70 | 0,7 – 1,2 | Факультативно | нет | нет | нет | РГ, ПК |

* d – диаметр купола; H – общая высота гнезда.

По размерам кормовых участков (у видов, не имеющих охраняемой территории, по дистанции мобилизации; если охраняемая территория меньше кормового участка, — по размерам охраняемой территории, F) можно выделить 4 группы муравьев, для которых рекомендуются следующие размеры учетных площадей (S_p):

Группа I ($F < 25 \text{ м}^2$): *Proformica*, *Lasius mixtus*, *Leptothorax*, *Monomorium*, *Myrmica*, *Temnothorax*, *Tetramorium*. $S_p = 100 \text{ м}^2$ (10 x 10 м) или 25 м^2 (5 x 5 м);

Группа II ($F = 200 - 300 \text{ м}^2$): *Coptoformica*¹, *Serviformica*¹, *Raptiformica*, *Camponotus fallax*, *Lasius*. $S_p = 400 \text{ м}^2$ (20 x 20 м);

Группа III ($F = 500 - 1000 \text{ м}^2$): *Formica pratensis*, *F. truncorum*¹, *Coptoformica*² *Camponotus herculeanus*, *C. vagus*, *Lasius fuliginosus*, *Liometopum*. $S_p = 0,25 \text{ га}$ (50 x 50 м);

Группа IV ($F \geq 2000 \text{ м}^2$): группа *Formica rufa*, *F. truncorum*², *Formica imitans*², *Formica cinerea*². $S_p = 1 \text{ га}$, конфигурация площади может меняться по ситуации.

Учетные площади меньшего размера вкладываются в большие по случайному принципу, но с учетом специфики стенобионтных видов, наличия неудобий, расположения крупных гнезд доминирующих видов и т.п.

1.2. Учет секционных гнезд

1.2.1. Учет секционных гнезд включает подсчет моно- и полисекционных муравейников, определение числа секций в полисекционных муравейниках (ПСМ) и характера размещения всех гнезд на территории.

1.2.3. Подсчет числа секций производится по кратерам выбросов, имеющих вокруг или возле выходов из гнезда, и по траекториям (мобилизационным трекам) фуражиров.

1.2.4. Выявление связей между секциями. Секции, между выходами которых $\leq 0,5 \text{ м}$, как правило, принадлежат к одной гнездовой системе. При большей дистанции между выходами проверяют наличие поверхностных проходов муравьев и/или соединяющих секции тоннелей. Простой способ обнаружения тоннеля — вырезка острым ножом в створе двух гнезд узкой полоски почвы. В поперечном сечении такая полоска — клин шириной на поверхности 2–3 см и уходящий в глубину на 6–8 см. Длина контрольной полоски — 15–30 см. При вынудом из почвы клине тоннель сразу виден на стенках надреза или обнаруживается в течение нескольких минут по появляющимся из него муравьям. После проверки клин аккуратно ставится на прежнее место. Нужно учитывать, что в потрескавшейся почве муравьи часто прокладывают свои тоннели по трещинам.

1.2.5. При попадании на учетную площадь части секций ПСМ, в расчет плотности поселения идут только эти секции данного ПСМ.

1.2.6. По результатам учетов вычисляют соотношение моно- и полисекционных гнезд, среднее число секций в муравейниках данного вида, среднюю дистанцию между муравейниками, плотность поселения.

* — индексы у названий видов: ¹ — одиночные гнезда; ² — надсемейные структуры.

1.3. Учет гнезд капсул

1.3.1. Гнезда выявляют тщательным осмотром учетной площади или территории инвентаризации (лесной выдел, поляна, болото и т.п.) с нанесением на схему участка всех обнаруженных гнезд.

1.3.2. При учете гнезд *Formica* s. str., *Coptoformica*, *Formica uralensis* на схему наносятся как жилые (основные и вспомогательные – рис. 2), так и брошенные гнезда.

1.3.3. Данные учета заносят в учетную ведомость.

1.4. Описание гнезда капсулы

Минимум описания гнезда муравьев включает ряд позиций:

1.4.1. **Местоположение гнезда** – ландшафтный элемент, биотоп, элемент рельефа, дерево-резидент (Е, С, Б, Д, Ос), у комля дерева (1), под кроной (2), в межкроновом пространстве (3), в пне, на кочке и т.п.

1.4.2. **Субстрат гнездования** – комель живого (сухого) дерева, дупло, пень, колода, погребенная древесина, под корой, под камнем, постилка, почва и т.д. Характеризуется состояние древесины – свежая и сухая, пораженная бурой или белой гнилью, трухлявая и т.д. Указывается тип почвы.

1.4.3. **Тип гнезда** – с внешним или скрытым валом, погруженное гнездо (рис. 10).

1.4.4. **Форма и материал купола.** Купол может быть разной формы – конический, сферический, плоский (рис. 11) – и состоять из различного растительного материала. Примеры записи: E_k – конический купол с покровным слоем из еловой хвои; $C_{сф}$ – сферический купол, сосновая хвоя; $B_{пл}$ – плоское гнездо, березовый строительный материал.

1.4.5. **Внешние размеры муравейника с наземным куполом:** диаметр купола (d), диаметр гнездового вала (D), высота купола (h), общая высота гнезда (H). Измерения гнезд производят: *Formica* s. str. и *F. uralensis* – по 5-см шкале; *Coptoformica*, при $d \leq 30$ см – по 1-см шкале, при $d > 30$ см – по 5-см шкале.

1.4.6. **Число колонн** в муравейниках группы *Formica rufa* (n_c) определяют по числу исходящих из гнезда дорог 1-го порядка (рис. 12).

1.4.7. **Зарастание вала и купола** травянистой или кустарниковой растительностью (в долях от H) и состав растительности отдельно на валу и куполе гнезда. Зарастание начинается обычно с северной стороны купола и поднимается там, как правило, выше. При описании зарастания лучше обозначать его двумя числами через тире, ставя впереди меньшее значение (например, $K_y = 0,2-0,4$). Специально обозначать стороны света здесь не надо.

1.4.8. **Повреждения гнезда** – в долях от объема купола у гнезд с большим старым валом и в долях от всего наземного гнезда у молодых муравейников. По характеру повреждения определяется его причина (рис. 13). В записи виновники поломок обозначаются первыми буквами русских названий: кабан – **К**, медведь – **М**, барсук – **Б**, дятлы – **Д**, рябчик – **Р**, человек – **Ч**. Повреждение может быть сверху – (\downarrow), сбоку – (\rightarrow), кольцевым – (\circ).

Примеры общей записи:

1) Кабан сломал все гнездо – $K\downarrow 1,0$.

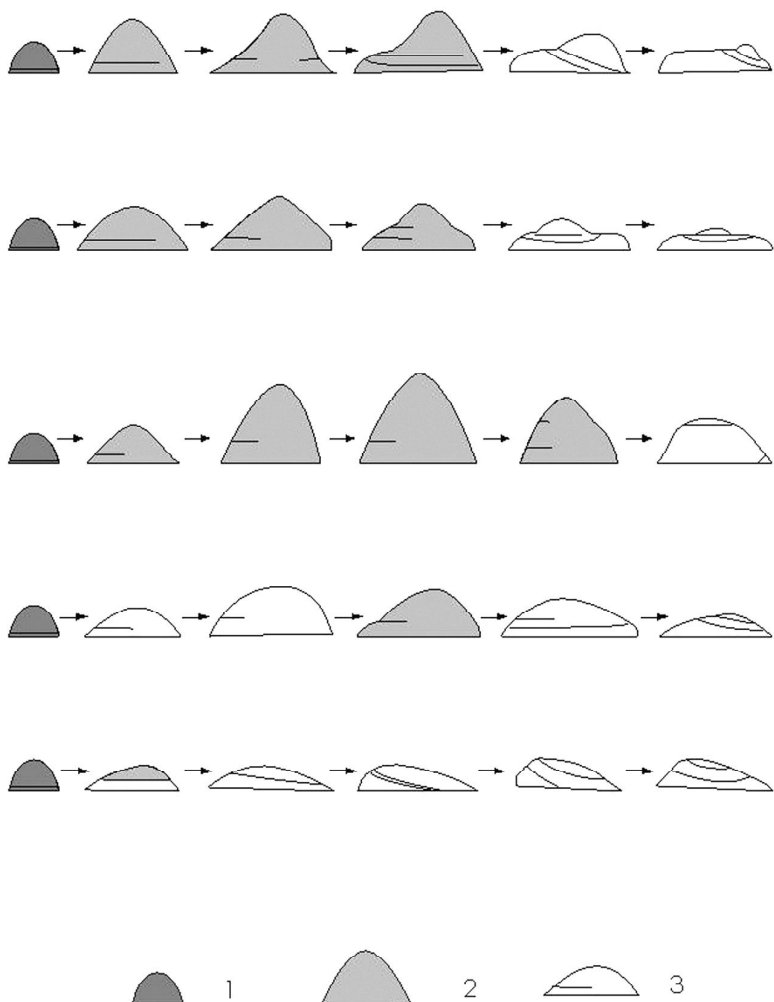


Рис. 10. Варианты изменения наземного купола гнезда рыжих лесных муравьев с возрастом муравейника.

1 – минимальное автономное гнездо (серый); 2 – конический купол (светло-серый); 3 – сферический купол (белый).

2) Дятел повредил гнездо сбоку, нарушив 20% купола – $\Delta \rightarrow 0,2$.

3) Браконьер выгреб внутренний конус гнезда с частью линзы под ним – $\Psi \downarrow 0,7$.

В течение года гнездо может быть повреждено несколько раз. При регистрации нескольких повреждений они суммируются с указанием факторов, размеров и сроков каждого из них. Как последствие повреждения отмечаются следы переселений семьи, фрагментация и сдвиги купола на валу.

1.4.9. Пример общей краткой записи данных муравейника:

A1-16: (10.05.2009), E2, E_{сф}, $d=105$, $D=150$, $h=50$, $H=65$, $n_c = 4$, $K_u = 0,2-0,4$ (злч – зеленчук, злк – злаки), $\Delta \rightarrow 0,2$.

| | | |
|--------------------------------------|--|--|
| Очень сухо ⇐ сухо ⇐ нормально ⇐ сыро | | ГНЕЗДО СО СКРЫТЫМ ВАЛОМ Дно образуемого валом кратера приподнято над уровнем поверхности почвы. Нижняя часть гнезда (высотой до 50-60 см) имеет почти цилиндрическую форму и быстро зарастает. Поверхностных выбросов почвы почти нет. Сырые почвы. |
| | | ГНЕЗДО С ВНЕШНИМ ВАЛОМ Дно образуемого гнездовым валом кратера находится на уровне поверхности почвы. Гнездо имеет выраженный внешний вал из вынесенной на поверхность почвы. Ширина вала у неповрежденных гнезд до 0.5 диаметра купола. К осени на валу и за границей вала широкая кайма свежих выбросов почвы, - муравьи готовят зимовочные камеры. Свежие лесные почвы. |
| | | ГНЕЗДО С ВНЕШНИМ ВАЛОМ Дно образуемого гнездовым валом кратера опущено ниже уровня поверхности почвы. Вал широкий - от 0.5 до 1.0 диаметра купола. Гнездо невысокое. Хорошо прогреваемые почвы |
| | | ПОГРУЖЕННОЕ ГНЕЗДО С ВНЕШНИМ ВАЛОМ Собственно гнездо почти полностью находится под землей. Внутренний конус опущен до глубины 1.0 - 1.5 м. Ширина вала больше диаметра купола. Поверхность внутри валового кольца плоская, с невысоким куполом над внутренним конусом. Сухие песчаные почвы. |

Рис. 11. Конструкция гнезд-капсул рыжих лесных муравьев в различных условиях обитания и способы их измерения.

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

| | |
|--|--|
| | <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> |

Рис. 12. Определение числа колонн у рыжих лесных муравьев.

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

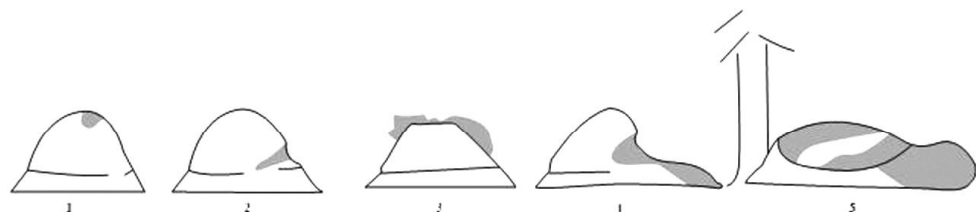


Рис. 13. Характерные поломки муравейников *Formica* позвоночными животными. 1 — повреждение пестрых дятлов сверху; 2 — ход дятла внутрь гнезда; 3 — осенняя поломка купола рябчиком; 4 — выброс внутреннего конуса муравейника барсуком; 5 — «корыто» после ночевки в гнезде кабана.

1.5. Описание кормового участка

Кормовой участок (КУ) — это территория, на которой муравьи добывают пищу. На кормовом участке муравьи охотятся, собирают семена и сок растений, пасут на побегах и корнях растений выделяющих падь насекомых. Детальное описание кормового участка предшествует любому из исследований, направленных на изучение структуры поселения, роли муравьев в биоценозе, мониторинг или охрану муравьев.

1.5.1. Описание КУ включает определение его размеров, структуры и характера (интенсивности) использования и составления схемы или карты в масштабе, обеспечивающем необходимый уровень детализации (рис. 14).

1.5.2. Ориентировочные размеры КУ определяют по дорогам, потокам фуражиров, посещаемым деревьям, кустам и другим растениям с колониями тлей. Фуражиры поднимаются по стволу дерева на стороне, обращенной к гнезду, или к дороге, с которой они пришли. Уточнение границ производят несколькими путями: прямым наблюдением за несущими добычу фуражирами, установкой кормушек, наличием нейтральных (без фуражиров) зон между КУ соседних муравейников.

1.5.3. На схему участка наносят модельное гнездо, описанное по рекомендациям раздела В1, а также находящиеся на его КУ или по соседству гнезда других муравьев. Они также подлежат описанию и измерению. Необходимо определить вид (или взять пробу для такого определения) в каждом из этих гнезд.

1.5.4. Структурные элементы кормового участка — постоянные дороги, тоннели, вспомогательные гнезда, деревья с колониями тлей, брошенные гнезда — наносят на схему КУ.

1.5.5. Дорога может быть временной или постоянной. **Временные дороги** возникают при массовых мобилизациях или при переселении. **Постоянные дороги** ведут к охотничьим угольям, колониям тлей или связывают муравейники, входящие в поликалические и надсемейные структуры. По своему назначению дороги могут быть кормовыми и обменными. Дороги, связывающие два жилых гнезда или секции, считаются **обменными (ОД)**, остальные — **кормовыми (КД)**.

1.5.6. У видов с постоянными дорогами определяют их число, наносят на схему их развилки и измеряют длину (в метрах) и ширину (в см) за пределами гнездового вала или гнездового двора. **Двор** — зона вокруг крупного

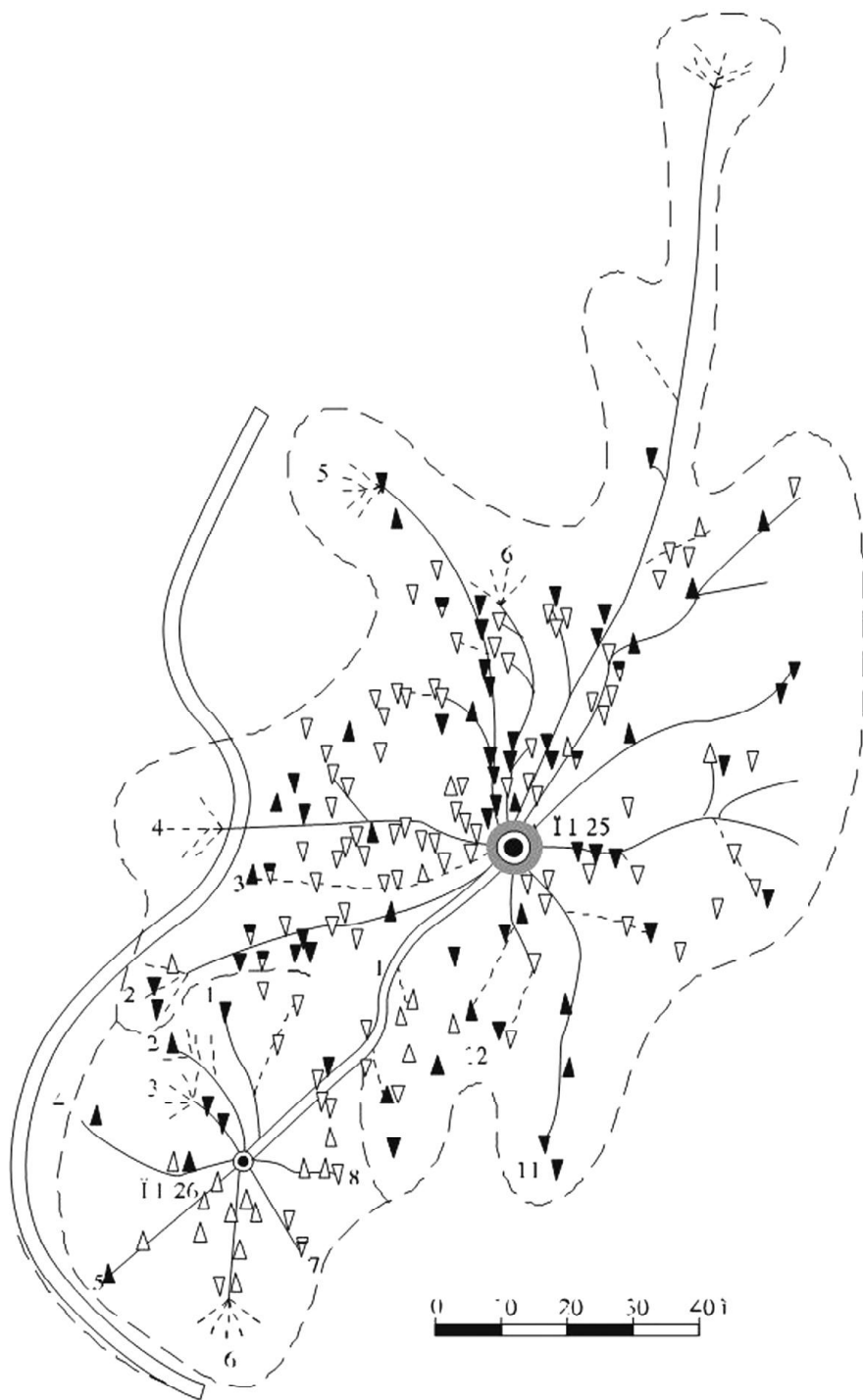


Рис. 14. Схема кормовых участков в колонии *Formica polyctena*. P1-25 — материнский муравейник; P1-26 — отводок. Приокско-Тerrasный заповедник (по: Захаров, 2004). Условные обозначения по рис. 9.

гнезда, в которой сливаются исходящие из гнезда потоки фуражиров (дороги) (рис.12).

2. ОПИСАНИЕ КОМПЛЕКСОВ МУРАВЕЙНИКОВ

2.1. Инвентаризация комплекса муравейников

Комплекс муравейников — это группа муравейников одного вида, кормовые участки которых, соприкасаясь, образуют территориальный континуум (рис. 2, 7, 8). Размеры комплекса могут быть различными. Для функционирования группировки муравейников как единого комплекса важен их физический контакт — путем периодических обменов или территориального взаимодействия.

2.1.1. На схему наносят просеки, визиры, лесные дороги, ручьи, контуры полей, болот, опушки и границы выделов леса, элементы рельефа, хорошо заметные ориентиры и т.д.

2.1.2. На схему наносят все жилые, вспомогательные и брошенные гнезда модельного вида. Гнезда других видов наносят на план комплекса, если их наличие важно для существования и развития поселения модельного вида (например, муравейники облигатных доминантов в МСМ).

2.1.3. Муравейники нумеруются в природе и на схеме. Номер включает индекс комплекса и порядковый номер гнезда в комплексе. Например: гнездо № 15 в комплексе *Formica rufa* № 2 — R2-15; гнездо № 27 в комплексе *F. exsecta* № 5 — E5-27. Вспомогательные гнезда нумеруются у каждого основного гнезда отдельно.

2.1.4. Проводится картирование комплекса. В зависимости от расположения самого комплекса и гнезд в нем возможно применение одного или сразу нескольких методов картирования.

1) — на территории комплекса создается система реперных объектов (визиры, квартальные столбы, зарубки, приметные деревья), часть которых привязывается к реальным координатам (с помощью карт или систем глобального позиционирования). С помощью мерной ленты и компаса вычисляют расположение остальных реперных объектов и муравейников (рис. 15а). Метод оптимален для обширных комплексов, расположенных в насаждениях.

2) — Вдоль комплекса (или по нему, не задевая муравейников) протягивается мерная лента. Нулевая точка мерной ленты привязывается к реальным координатам. Для каждого муравейника определяются две координаты: расстояние до мерной ленты (Y) и осевую координату (X) (рис. 15б). Метод оптимален для плотных и/или средних комплексов.

3) — Рядом с одним из краевых гнезд, на некотором расстоянии от выбранного гнезда (1,0–1,5 м) устанавливается (выбирается) ориентир. Выбранное гнездо и ориентир привязываются к реальным координатам. Затем для ближайших гнезд определяется расстояние до выбранного гнезда и ориентира. Для удалённых гнезд определяется 2 расстояния для уже привязанных гнезд (рис. 15в). Метод оптимален для небольших комплексов, расположенных в неудобных для картирования местах.

2.1.5. По координатам гнезд и других объектов готовятся электронные и рабочие полевые карты комплекса (рис. 8).

2.1.6. По дорогам, потокам фуражиров и растениям с колониями тлей ориентировочно определяются границы участков, контролируемых муравьями.

2.1.7. **Принадлежность дороги или тоннеля** можно определить по направлению транспортировки добычи, а также по углу слияния дорог. Острый угол между двумя дорогами всегда указывает на муравейник, которому они принадлежат. При выкладке на участке тоннельного вида сетки корму-

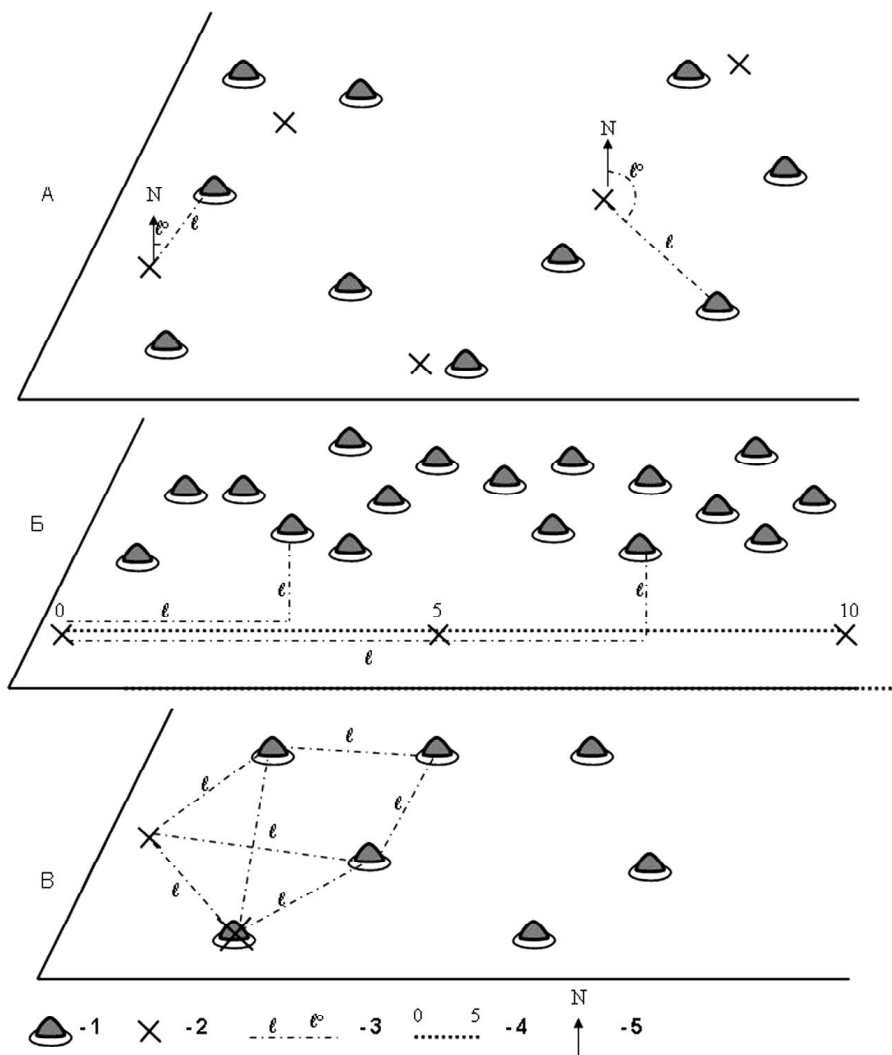


Рис. 15. Способы картирования комплексов муравейников.

А – обширных комплексов, расположенных внутри насаждений. Б – комплексов, вытянутых вдоль просек, трасс, по опушке леса и т.п. В – комплексов, расположенных в неудобных для картирования местах. 1 – гнезда; 2 – ориентиры с реальными координатами; 3 – примеры измерений; 4 – осевая линия (мерная лента); 5 – направление на север.

шек, появляющиеся из выходов тоннеля мобилизационные потоки образуют «елочку» (>>>), указывающую верхушкой на гнездо, которому принадлежит тоннель.

2.1.8. Производится описание и измерение гнезд (см. раздел В1.), характеристики которых заносятся в журнал комплекса и/или в базу данных.

2.1.9. Привязка комплекса производится по квартальной сети насаждения (желательно с указанием выдела), просекам, визирам, линейным техническим (дороги, линии электропередач и т.д.) или природным (реки, опушки леса) объектам. Если таких ориентиров нет, комплекс привязывают к ближайшему населенному пункту или к другому объекту с известными координатами. При возможности предпочтительна привязка комплекса с использованием систем глобального позиционирования (GPS, GLONASS).

2.1.10. Картирование проводят в период полной развертки сложившейся в данном году системы гнезд и кормовых участков (обычно — вторая половина лета).

2.1.11. Повторные картирования при мониторинге поселения желательны проводить ежегодно или, если это технически невозможно, с регулярными интервалами (раз в 3–5 лет). При повторных инвентаризациях картосхема (план) комплекса обновляется.

2.2. Оценка размеров, мощности и связности комплексов муравейников

2.2.1. **Размер комплекса** определяется как общее число в нем учетных единиц (гнезд или секций). Для комплекса секционных гнезд число учетных единиц (секций) характеризует и его **мощность**, т.к. размер секции у муравьев одного вида стереотипен для конкретного места.

2.2.2. Для комплекса гнезд с наземными куполами по их диаметрам вычитывается площадь основания купола каждого жилого гнезда (табл. 2). Сумма площадей оснований будет служить показателем **мощности** этого комплекса. Для более точной оценки сезонных или годовых изменений размеров муравейников (особенно для комплексов, подвергающихся регулярным разрушениям) можно использовать характеристики объема гнезд (табл. 3, рис. 16).

2.2.3. **Мощность** кормовой дороги определяется по интенсивности движения (J , особей/мин.) по ней путем подсчета всех особей, идущих из гнезда или в гнездо за 3–10 минут через поперечное сечение дороги. Результаты пересчитывают на 1 мин. в одном направлении. Учеты проводят в погожий день, при $t = 20–24$ °С, в период максимальной активности семьи на КУ (летом: 11–17 ч.). К осени или в холодное лето нижний t -порог можно понизить до 18 °С, сократив при этом учетный интервал (12 до 16 ч.).

2.2.4. Определение размеров (колонны) семьи по интенсивности движения фуражиров (рис. 17). Можно использовать для всех видов, особенно для тех, размеры гнезд которых обычно трудно измерить (например, *F. truncorum*).

2.2.5. Наличие между гнездами муравьев обменных дорог (OD), тоннелей или регулярных переходов особей, как правило, означает принадлежность этих гнезд к одной **поликалической** или **надсемейной** структуре (рис. 3).

Обменные дороги формируются муравьями большинства видов в периоды социотомии, перераспределения населения внутри одного поселения

Таблица 2. Определение площади основания купола муравейника (S , м) по его диаметру (d , м)

| d | S | d | S | d | S |
|------|------|------|------|------|------|
| 0,20 | 0,03 | 0,95 | 0,71 | 1,70 | 2,27 |
| 0,25 | 0,05 | 1,00 | 0,79 | 1,75 | 2,40 |
| 0,30 | 0,07 | 1,05 | 0,87 | 1,80 | 2,54 |
| 0,35 | 0,10 | 1,10 | 0,95 | 1,85 | 2,68 |
| 0,40 | 0,13 | 1,15 | 1,04 | 1,90 | 2,83 |
| 0,45 | 0,16 | 1,20 | 1,13 | 1,95 | 2,98 |
| 0,50 | 0,20 | 1,25 | 1,23 | 2,00 | 3,14 |
| 0,55 | 0,24 | 1,30 | 1,33 | 2,05 | 3,30 |
| 0,60 | 0,28 | 1,35 | 1,43 | 2,10 | 3,46 |
| 0,65 | 0,33 | 1,40 | 1,54 | 2,15 | 3,63 |
| 0,70 | 0,38 | 1,45 | 1,65 | 2,20 | 3,80 |
| 0,75 | 0,44 | 1,50 | 1,77 | 2,25 | 3,97 |
| 0,80 | 0,50 | 1,55 | 1,89 | 2,30 | 4,15 |
| 0,85 | 0,57 | 1,60 | 2,01 | 2,35 | 4,33 |
| 0,90 | 0,64 | 1,65 | 2,14 | 2,40 | 4,52 |

Таблица 3. Определение объемов гнезд по диаметру и высоте купола, м³

| Диаметр основания купола (м) | Высота купола (м) | | | | | | | | | | |
|------------------------------|-------------------|-------|-------|------|------|------|------|------|---|------|------|
| | 0,2 | 0,3 | 0,4 | 0,5 | 0,6 | 0,7 | 0,8 | 0,9 | 1,0 | 1,25 | 1,50 |
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| 0,2 | 0,007 | | | | | | | | Гнезда слишком малы для взятия искусственных отводков | | |
| 0,3 | 0,011 | 0,024 | | | | | | | | | |
| 0,4 | 0,017 | 0,033 | 0,059 | | | | | | | | |
| 0,5 | 0,024 | 0,044 | 0,073 | 0,11 | | | | | | | |
| 0,6 | 0,032 | 0,057 | 0,090 | 0,14 | 0,20 | | | | | | |
| 0,7 | 0,033 | 0,072 | 0,11 | 0,16 | 0,23 | 0,31 | | | | | |
| 0,8 | 0,054 | 0,090 | 0,13 | 0,19 | 0,26 | 0,36 | | | | | |
| 0,9 | 0,068 | 0,11 | 0,16 | 0,22 | 0,30 | 0,40 | 0,52 | | Отводки можно брать | | |
| 1,0 | 0,083 | 0,13 | 0,19 | 0,26 | 0,35 | 0,45 | 0,58 | | | | |
| 1,1 | 0,099 | 0,16 | 0,22 | 0,30 | 0,40 | 0,51 | 0,65 | | | | |
| 1,2 | 0,12 | 0,18 | 0,26 | 0,35 | 0,45 | 0,58 | 0,72 | 0,89 | | | |
| 1,3 | 0,14 | 0,21 | 0,30 | 0,40 | 0,51 | 0,64 | 0,80 | 1,00 | 1,19 | | |
| 1,4 | 0,16 | 0,25 | 0,33 | 0,45 | 0,57 | 0,71 | 0,88 | 1,08 | 1,29 | | |
| 1,5 | 0,18 | 0,28 | 0,38 | 0,51 | 0,64 | 0,80 | 0,97 | 1,18 | 1,41 | 2,13 | |
| 1,75 | 0,24 | 0,37 | 0,51 | 0,67 | 0,83 | 1,02 | 1,23 | 1,46 | 1,73 | 2,53 | 3,57 |
| 2,0 | 0,32 | 0,49 | 0,66 | 0,85 | 1,06 | 1,28 | 1,52 | 1,80 | 2,09 | 2,99 | 4,12 |
| 2,5 | 0,49 | 0,75 | 1,01 | 1,29 | 1,59 | 1,90 | 2,23 | 2,59 | 2,98 | 4,09 | 4,45 |

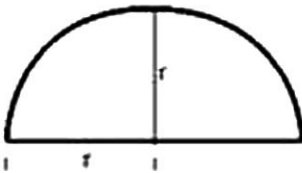


1 Сегмент шара

$$v = 1/6\pi h(3r^2 + h^2)$$

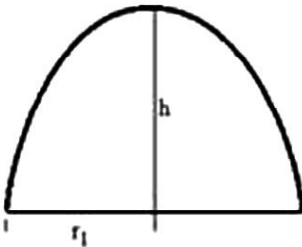
Сегмент эллипсоида

$$v = 1/6\pi h(3r_1 r_2 + h^2)$$



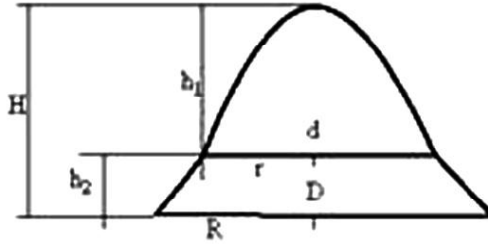
2 Полушар

$$v = 2/3\pi r^3$$



3 Полуэллипсоид

$$v = 2/3\pi r_1 r_2 h$$

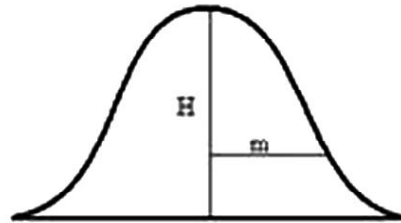


4 Купол параболоид

$$v = 1/2\pi r^2 b_1 \text{ или } v = 1/2\pi r_1 r_2 b_1$$

5 Основание усеченный конус

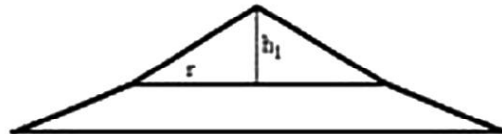
$$v = 1/3\pi b_2 (r^2 + Rr + R^2)$$



6 Колоколовидное гнездо

$$v = \pi m^2 H$$

$$m = r \text{ на высоте } 0,368 H$$



7 Купол конус

$$v = 1/3\pi r^2 h_1$$

$$\text{или } 1/3\pi r_1 r_2 h_1$$

Рис. 16. Определение объема гнезда муравьев *Formica* при различных формах наземного купола (по: Маавара, 1991).

или при передислокации всего поселения. Дальние переселения осуществляют наземным путем и виды, использующие в норме тоннели. В длительно существующих надсемейных структурах связи между муравейниками действуют от нескольких месяцев до нескольких лет (в колониях) и десятилетия (в федерациях). В поликалических системах дороги между центральным и вспомогательными (сезонными) гнездами активны весь срок функционирования системы. Объектами обмена являются репродуктивные особи, внутригнездовые рабочие, куколки, личинки. Яйца муравьи переносят из гнезда в гнездо только в экстренных случаях. У ряда видов муравьев (*Coptoformica*, *Lasius*, *Dolichoderinae*) рабочие переходят из гнезда в гнездо самостоятельно, приводом или по следовым дорогам.

Переносы особей (имаго, личинок, куколок) могут свидетельствовать о различных важных событиях в жизни муравьев — обменах, переселении, выделении отводков или фрагментации муравейника в результате поломки. Поэтому при установлении самого факта переносов особей целесообразно установить, что же именно происходит у муравьев в данном случае.

2.2.6. Общий контроль включает регистрацию **числа и сроков действия связей** (дорог, потоков) между гнездами в поселении, комплексе гнезд. Такой контроль может быть сезонным или многолетним в целях мониторинга данного поселения.

2.2.7. **Оценка интенсивности связей** делается по схеме оценки общей интенсивности движения по дороге (см. п. 2.2.3.). Однако учетными единицами являются только объекты обмена. Учет ведется раздельно в каждую из сторон. Учитываются общая интенсивность переносов в каждую сторону

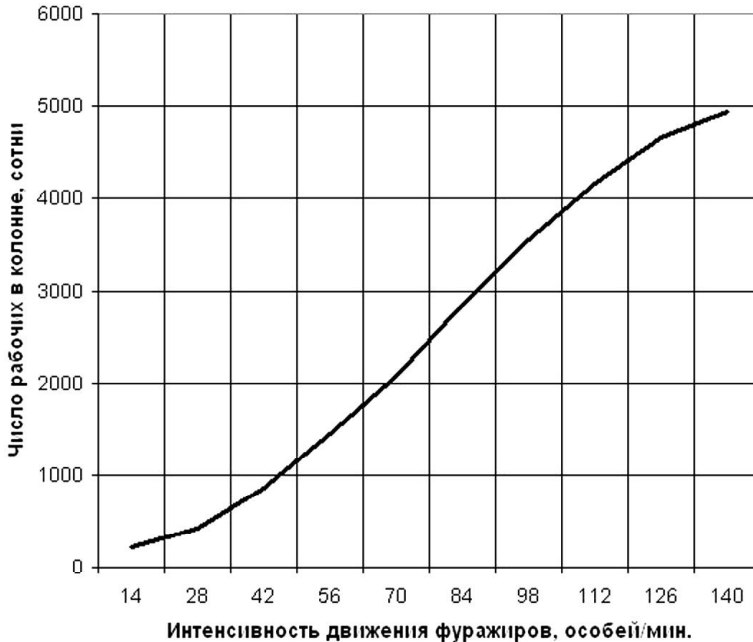


Рис. 17. Номограмма для определения численности колонны по интенсивности движения фуражиров. По оси абсцисс — интенсивность движения фуражиров на дороге или в секторе в пересчете на 1 мин., по оси ординат — число рабочих муравьев (в сотнях) в колонне.

(особей/мин.) и отдельно интенсивность по каждой из категорий (самки, рабочие, куколки, старшие личинки, младшие личинки).

2.2.8. Соотношение интенсивностей переносов служит для выявления характера взаимодействия муравейников, состав объектов переносов отражает наличие в гнездах определенных фаз развития расплода в сроки проведения учета.

2.2.9. Интенсивность переходов рабочих у видов, не использующих носильщиков, определяют проведенными в течение дня ежечасными учетами интенсивности движения (потока) между гнездами с разделением движения по направлениям. По полученным данным на графике строят две кумуляты, разница между которыми дает направление и размер преобладающего перемещения населения гнезд.

Г. МЕТОДЫ СБОРА, ХРАНЕНИЯ И МОРФОМЕТРИИ МУРАВЬЕВ

Гилёв А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б.

1. СБОР ПРОБ И ВЕДЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ

1.1. Сбор проб муравьев

Характер сбора проб муравьев определяется задачами исследования. Общим требованием является присутствие в пробе особей только из одной семьи, что связано с выраженной межсемейной изменчивостью у муравьев. По возможности собираются крылатые (самки, самцы) и рабочие разных размеров (в случаях ди- и полиморфизма), что облегчает определение. В любом случае очень важно свести к минимуму негативное воздействие на семью муравьев во время взятия пробы.

1.1.1. Оптимальные места взятия проб — вершина купола гнезда капсулы, основания дорог, выходы из секций.

1.1.2. Для взятия проб пригодно стандартное *энтомологическое оборудование*: пинцет, эксгаустер, пробирки (сухие и с 96% спиртом). Для мелких форм больше подходит эксгаустер, для крупных — мягкий пинцет. Если собирать муравьев руками, следует надевать тонкие резиновые перчатки для защиты от муравьиной кислоты. Для хранения проб удобны пластиковые пробирки с плоским дном.

1.1.3. Каждая проба должна иметь *индивидуальный номер*, по которому проводится ее дальнейшее этикетирование. Номер пробы можно нанести на саму пробирку или на кусочек бумаги, помещаемый внутрь пробирки. Красители, которыми нанесены номера, должны быть устойчивы к вытиранию и воздействию фиксатора (спирта). Нанесение номеров на пробирки заранее значительно упрощает работу в поле. По номеру делается запись в полевом дневнике (данные о пробе: дата, координаты, высота, биотоп, микро-ростация, номер гнезда для муравейников в закартированном комплексе, характеристики гнезда).

1.1.4. Размер пробы для *определения* видовой принадлежности зависит от внутривидовой и внутрисемейной изменчивости. Для муравьев группы это не менее 10 рабочих с гнезда. Для других видов муравьев размер пробы может быть меньше.

1.1.5. Размер пробы для *морфометрического анализа* — 50–70 рабочих особей с гнезда.

1.1.6. Количество проб при изучении *географической изменчивости* составляет 7–10 в одном географическом пункте для полигинных видов, у которых межсемейная изменчивость сглажена в связи с наличием в семье сотен самок (например, *F. aquilonia*, *F. polystena*). Для моно- и олигогинных видов требуется не менее 10–15 проб.

1.1.7. *Сроки взятия* проб определяются временем активности муравьев и фенологическими сроками. Для многолетнего морфометрического монито-

ринга семей желательно брать пробы в одно и то же время сезона. Оптимальное время сбора — вторая половина лета и начало осени.

1.2. Первичная обработка и хранение проб

Под первичной обработкой понимается камеральная обработка материала перед отправкой на хранение. Её проводят в день взятия проб. Хранение муравьев, как и других насекомых, осуществляется тремя основными способами: 1) в смонтированном виде, 2) в спирте и 3) на ватных матрасиках (слоях).

1.2.1. **Камеральная обработка** начинается с просмотра пробы. Используют глазной пинцет со сточенными и четко сходящимися концами и остро заточенную препаровальную иглу. Для манипуляции с мелкими видами подходит тонкая кисточка.

1.2.2. Пробы обычно хранят **в спирте**. Материал переносят в чистую пробирку с новой порцией 96% спирта, куда помещают этикетку. Полноценная этикетка содержит уникальный номер пробы, фамилию сборщика, регион и другие необходимые данные (см. выше). Она должна легко читаться и не портиться. Для предотвращения выцветания окраски спиртовой материал хранят в темноте, а во избежание его высыхания проводят регулярную доливку спирта (раз в год). Пробирки лучше хранить в коробках, обеспечивающих лёгкий доступ к каждой пробирке.

1.2.3. Пробы также можно хранить **на ватных матрасиках**. В этом случае пробы этикетируются на обложке ватного слоя или на специальной бумажной вкладке. Основное требование — защита от сырости и кожеедов. Это достигается хранением в сухом месте, лучше в деревянной коробке, завернутой в полиэтиленовый пакет. Для защиты от вредителей используют любой инсектицид в твёрдом носителе (например, таблетка для фумигатора). Для оптимизации работы муравьи раскладываются рядами, спиной вверх. В таком положении легче изучать окраску, а при необходимости муравьев легко повернуть препаровальной иглой.

1.3. Монтирование, этикетирование, ведение коллекции

Основная функция коллекции — справочная. В этой связи каждая единица хранения должна отвечать двум требованиям: информативность и оперативность доступа. Это относится ко всем формам хранения проб. Максимально этим требованиям отвечает смонтированный материал.

1.3.1. Монтируют муравьев на **уголки**. Уголки лучше делать из тонкого прозрачного целлулоида, который легко режется ножницами. Для мелких муравьев длина уголка 5 мм, для остальных — до 10 мм, ширина основания 3-5 мм.

1.3.2. Для накалывания уголков следует использовать *энтомологические булавки* №№1 — 3, лучше из нержавеющей стали. При накалывании под уголок подкладывается кусок плотного пенопласта.

1.3.3. **Монтировать материал** лучше под бинокляром. Муравьев из спирта подсушивают на фильтровальной бумаге, с ватного слоя — проводят через эксикатор. При монтаже для расправления пользуются глазным пинцетом и/или препаровальной иглой. В качестве клея подходит прозрачный нитро-

лак. Экземпляр располагают в чашке Петри на правом боку, подводят булавку с уголком и каплей клея левой рукой и приклеивают муравья за средние и задние тазики, правой рукой с пинцетом контролируя процесс. Ноги смонтированного муравья должны быть направлены вниз и не закрывать другие части. Обломившуюся часть (нога, брюшко), по возможности, наклеивают на тот же уголок. На одной булавке можно смонтировать до 3–4 уголков с муравьями.

1.3.4. Каждая булавка в коллекции представляет собой единицу хранения и отдельно этикетуется. **Этикетки** пишут на плотной бумаге тушью или печатают на лазерном принтере. Стандартный размер этикетки 18x8 мм. Постоянные этикетки делятся на топические и определительные:

- На **топической** этикетке указывают регион (страна, область), локалитет, координаты и высоту, дату, фамилию коллектора, номер пробы и гнезда (всего 4 строки);
- На **определяющей** этикетке — научное название вида, кто определил и дату определения (например, *Formica rufa* Linnaeus, 1761. Petrov V. det., 2009).

Сначала подкалывают топическую, затем определительную этикетку. Иногда между ними подкалывают этикетку с экологической информацией и методом сбора.

1.3.5. Смонтированный материал хранят в **энтомологических коробках** с соблюдением мер защиты от сырости и насекомых-вредителей. Периодически проводят контроль состояния коллекции. При необходимости экземпляры чистят под биноклем мягкой кисточкой, смоченной спиртом.

1.3.6. Информация о всех пробах должна храниться в полевых дневниках или специальных журналах. Для оперативной работы с большой коллекцией и первичного анализа информации целесообразно создать каталог или **компьютерную базу данных**. Предпочтительной программной средой для этого является MS Access.

2. ТЕХНИКА И ПРАВИЛА МОРФОМЕТРИИ

Для морфометрического анализа больших серий муравьев изготавливают специальные препараты. Они нужны для точного определения различных морфометрических показателей особей. Морфометрическое исследование требует соблюдения ряда правил.

2.1. Изготовление препаратов для морфометрии

2.1.1. Материал из спирта переносят на вату и высушивают сутки при комнатной температуре, затем — 3–4 часа в сушильном шкафу при температуре 80–100°C.

2.1.2. Готовят порцию предметных стекол с приклеенными к ним липкими этикетками, на которых будут смонтированы экземпляры. Преимуществом липких этикеток является то, что при необходимости можно изменить положение любой части, и в то же время они хорошо удерживают материал на протяжении нескольких лет. Этикетку наклеивают (лучше использовать клей «Момент») липким слоем вверх, не снимая защитной пленки.

2.1.3. Каждый экземпляр по отдельности переносят на «препаровальный столик» (пластина или чашка Петри с приклеенным к ней лейкопластырем), где с помощью препаровальной иглы, глазного пинцета или иного микроинструмента расчленяют объект, отделяя части, которые будут использованы в морфометрии (антенны, голова, мандибулы, грудь, брюшко, петиоль).

2.1.4. Защитную пленку с липких этикеток снимают непосредственно перед монтировкой частей на предметное стекло. Все части каждого экземпляра на липком слое размещают так, чтобы было ясно, что они принадлежат одной особи, и соблюдая общее единообразие для облегчения дальнейших измерений. На одном предметном стекле помещается до 20 экз. рабочих *Formica s. str.* с учетом свободного от липких этикеток места слева и справа.

2.1.5. По окончании монтировки слева пишут тушью или несмываемым маркером уникальный индекс гнезда, из которого взята проба, справа — порядковый номер препарата данной пробы.

2.1.6. Хранят препараты в коробках или на планшетах для предметных стекол.

Основные морфометрические признаки

- Размерные характеристики: ширина головы (*ШГ*), длина головы (*ДГ*), длина груди (*ДМ*) (рис. 18), длина скапуса, длина куколок.
- Окраска (раздел Г5).
- Хетотаксия. Обязательна стандартизация зон подсчета. Если их несколько, то хетотаксия каждой записывается в отдельную графу (например: Хпронотума, Хмезонотума, Хпроподеума, Хплевры и др.).
- Форма той или иной части тела. Пример — чешуйка *Formica*, которая имеет разнообразие форм (Рис. 19): с 1 вырезкой, с 2 вырезками, без вырезки, округлая, треугольная, трапециевидная.
- Число зубцов на мандибулах (рис. 20а). У рыжих лесных муравьев обычно 8+8, крайне редки случаи удвоения или выпадения 1–2 зубцов. Чтобы не сбиться, у каждой мандибулы (левой и правой) просматривают все 8 зубцов, записывая соответственно их состояние: 0 (отсутствует), 1 (имеется), 2 (полное раздвоение). Встречаются варианты и частичного раздвоения вершины, и очень слабого развития зубца, которые в зависимости от их выраженности можно отнести к одному из трех базовых вариантов (0, 1, 2). Основная характеристика: *молярная вариация* — цифровая запись состояния 1–8 зубцов мандибулы, начиная счет от ее внешнего края. Для оценки асимметрии зубцов используется *зубная формула* — сочетание молярных вариаций обеих жвал одной особи (Рис. 20б). Запись последовательностей для правой и левой жвал особи проводится одинаково: от 1-го зубца в 8-му.
- Характеристики, нужные для определения асимметрии мерных признаков: длина скапуса левой и правой антенн, дистанции от внутренних краев глаз до осевой линии окуляр-микрометра и др. Для оценки асимметрии счетных признаков — число волосков с левой и правой стороны затылка, с левой и правой сторон груди, число зубцов на левой и правой мандибулах и т.д.

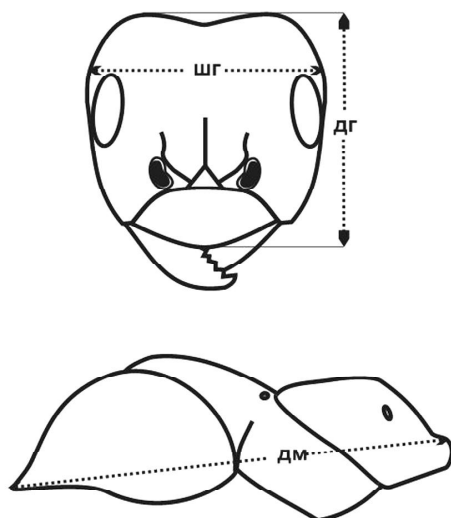


Рис. 18. Стандартные линейные промеры муравья.
шг – ширина головы; **дг** – длина головы; **дм** – длина груди.

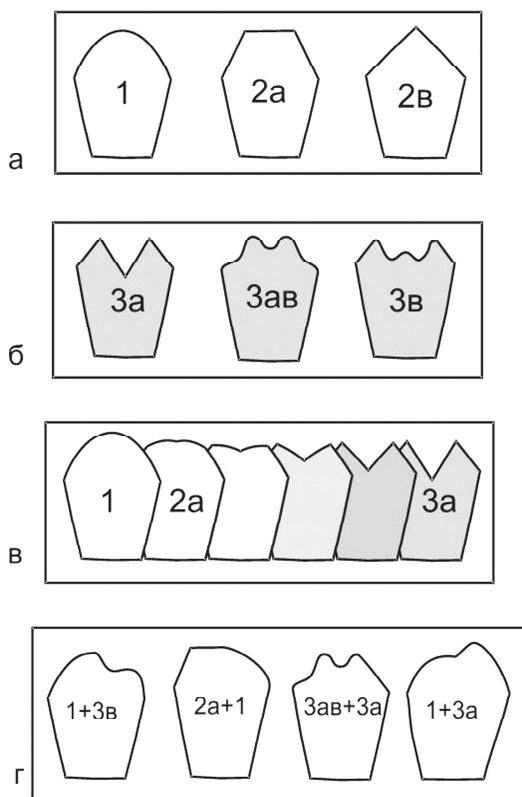


Рис. 19. Разнообразие чешуйки у рабочих *Formica aquilonia* (по: Федосеева, 2010).
 а – простые типы; б – сложные типы; в – один из вариантов переходного ряда между типами;
 г – некоторые комбинативные типы чешуек.

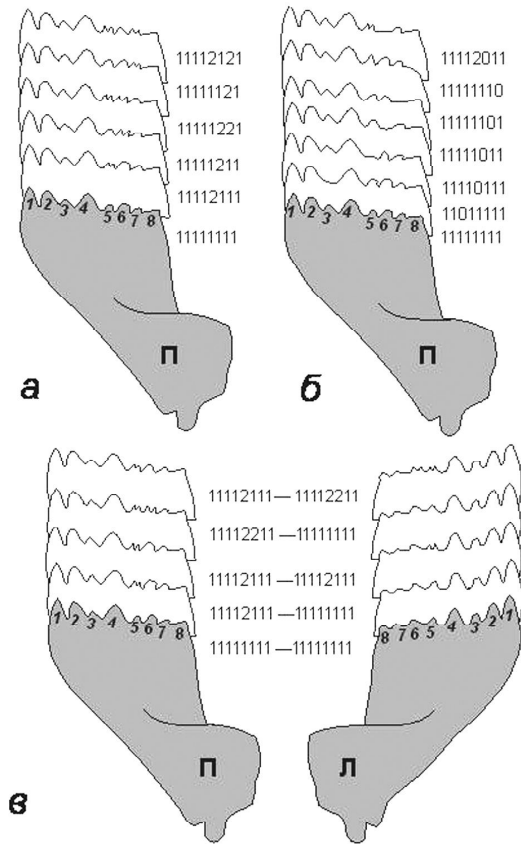


Рис. 20. Изменчивость жевательного края и зубные формулы мандибул рабочих *Formica aquilonia* (по: Федосеева, 2010). *Молярная вариация* – цифровая запись состояния 8 зубцов мандибулы. *a* – врожденные молярные вариации зубцов и их цифровое выражение; *б* – молярные вариации, вызванные прижизненными утратами зубцов; *в* – варианты зубных формул. *Зубная формула* – сочетание молярных вариаций обеих жвал особи.

Жирный курсив – порядковые номера зубцов от внешнего края к внутреннему краю мандибулы. *П, Л* – правая и левая мандибулы; Состояние зубца: с одной вершиной (1), раздвоен (2), отсутствует (0). Запись последовательностей для правой и левой жвал особи проводится одинаково: от 1 зубца к 8.

2.2. Правила морфометрии

2.2.1. До начала морфометрии нужен предварительный просмотр материала для получения представления о вариабельности признаков.

2.2.2. Важное требование при морфометрической обработке – **единообразие**. Чтобы не росла систематическая ошибка измерений, необходимо соблюдать следующее правило: один обработчик, один бинокляр, одно освещение. При участии двух и более человек в измерениях следует проверить, насколько расходятся их показания.

2.2.3. Все линейные промеры выполняются стандартно, по одним и тем же маркерным точкам (рис. 18).

2.2.4. Если в морфометрии используется окраска или форма (например, чешуйки), до начала измерений готовится **эталонный препарат** с экземплярами, имеющими все выделяемые типы окраски (формы), или таблица с типами. С эталонами сопоставляется материал при выполнении морфометрии.

2.2.5. До начала просмотра определяют соответствие одного деления шкалы окуляр-микрометра долям мм при разном увеличении. Это нужно для дальнейшего перевода размерных показателей из единиц окуляр-микрометра в мм. Если неизвестна цена деления шкалы микрометра, можно воспользоваться линейкой. Под бинокляром определяют, какому числу делений соответствует 1 мм линейки при увеличении, соответствующем проводимому измерению.

2.2.6. Перед просмотром материала устанавливают на столике бинокляра **препаратодитель**, в котором закрепляют предметное стекло с материалом. Препаратоводитель ускоряет и облегчает просмотр серийного материала. На станине отечественных бинокляров есть отверстия, соответствующие креплениям отечественных препаратодителей. Если таких отверстий нет, то их просверливают.

2.3. Исследование окрасочных морф

Предлагаемая типизация окраски (рис. 21) разработана на рыжих лесных муравьях, но применима и для других видов *Formica*. Она построена на количестве и расположении пигментных пятен, образующих рисунок на голове и груди рабочих особей. Цвет фона, а также цвет, размер и форма самих пятен не учитываются.

2.3.1. Области расположения пятен: голова (Н), переднеспинка (пронотум – Pn), среднеспинка (мезонотум – Mn) и заднеспинка (эпинотум – En).

2.3.2. Для каждой области выделено от 4-х до 6 типов вариаций. Для их обозначения используется буквенно-цифровая запись, включающая название отдела тела и номер типа окраски. Например, Н1 – Н5; Pn1 – Pn6; Mn1 – Mn6; En1 – En6.

2.3.3. Некоторые из приведенных типов обнаружены только у части видов *Formica*. Например, окрасочные вариации головы Н1 и Н2 отмечены только у *F. truncorum*, а тип Н5 (целиком черная или бурая голова) характерен для *F. uralensis*, а также для одноцветных (бурых или черных) видов *Serviformica*.

2.3.4. Имеются варианты окраски, которые хорошо различимы, но достаточно редки, чтобы их выделять в самостоятельный тип. Их рассматривают в качестве подтипов, т.е. вариаций какого-либо типа. Так например, различия между рисунками пронотума в трех вариантах типа Pn3 сводятся к форме и размеру единственного центрального пятна на пронотуме. В то же время по числу элементов окраски эти варианты отличаются от соседних типов Pn2 (2 пятна) и Pn4 (4 пятна).

2.3.5. Существует зависимость окраски муравьев от их размеров: более крупные рабочие в среднем светлее, чем мелкие. Поэтому, лучше сравнивать частоты окраски по выборкам, не имеющим значимых отличий в рас-

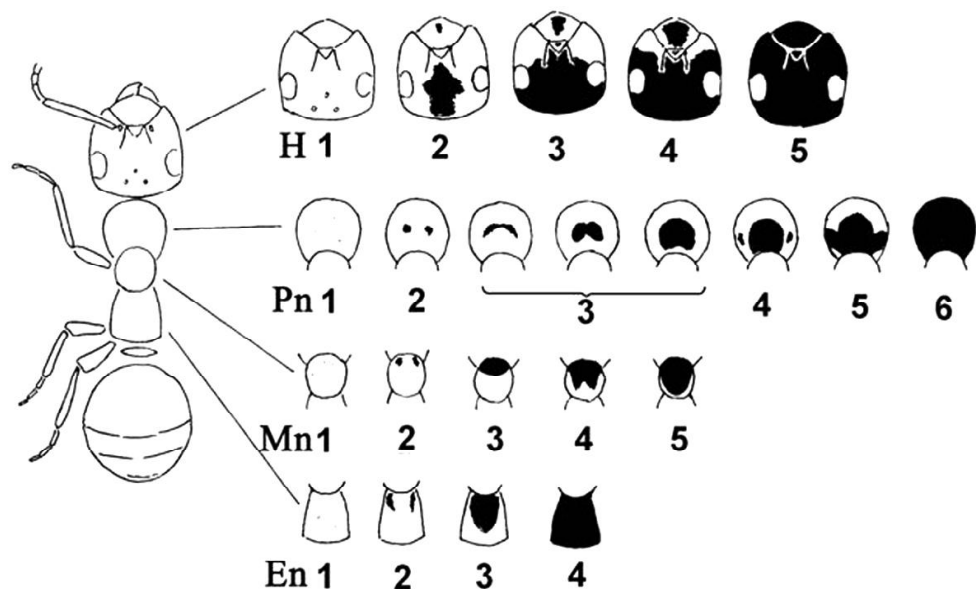


Рис. 21. Дискретные вариации окраски головы и груди рыжих лесных муравьев (по: Гилёв, 2003).

H – голова ; *Pn* – пронотум; *Mn* – мезонотум; *En* – эпинотум. 1–6 – варианты окраски.

пределениях размерных классов рабочих. Прежде всего, это относится к сравнению проб из одиночных муравейников. Чтобы исключить влияние размеров на встречаемость типов окраски, можно провести процедуру выравнивания: Иногда, чтобы исключить влияние размеров особей на встречаемость типов окраски, применяют различные методы, позволяющие искусственно увеличить выборку. Однако лучше этого избегать.

2.3.6. В мирмекологии получил распространение метод формирования «искусственных» выборок, в которых все размерные классы представлены в одинаковых пропорциях. Варианты составления выборок при этом могут быть различны, например, по 50 крупных, мелких и средних рабочих, или 50 крупных, 100 средних, 50 мелких, и т.п. Однако в этом случае теряется информация о реальной размерной структуре рабочих особей в гнездах и, кроме того, приходится брать недопустимо большие выборки, наносящие неоправданный ущерб муравейнику.

ПРИЛОЖЕНИЯ

П.1. СПИСОК РУССКИХ НАЗВАНИЙ МУРАВЬЕВ

Длусский Г.М., Радченко А.Г.

Dolichoderinae, п/сем. – долиходерины

Dolichoderus quadripuctatus – пятнистый муравей

Linepithema humile (= *Iridomyrmex humilis*) – аргентинский муравей

Liometopum microcephalum – малоголовый муравей

Tapinoma erraticum – блуждающий муравей

Dorylinae, п/сем. – африканские муравьи-кочевники, дорилины

Ecitoninae, п/сем. – американские муравьи-кочевники, муравьи-легионеры

Formicinae, п/сем. – формицины

Camponotus, род – кампонотусы, муравьи-древоточцы

Cataglyphis aenescens – бегунки, фазтончики

Formica, род – формики

Formica (Serviformica), подрод – сервиформики

picea (= *candida*, = *transcaucasica*) – черный блестящий муравей

siperea – серый песчаный муравей

sunicularia – прыткий (степной) муравей

fusca – бурый лесной муравей

gagatoides – северный блестящий муравей

imitans – красногрудый песчаный муравей

lemni – северный черный муравей

rufibarbis – краснощекий муравей

uralensis – черноголовый муравей

Formica (Formica s. str.), подрод – формика (в узком смысле)

pratensis – луговой муравей

truncorum – красноголовый муравей

Formica rufa – группа – рыжие лесные муравьи

aquilonia – северный лесной муравей

lugubris – волосистый лесной муравей

polystena – голоспинный лесной муравей

rufa – обыкновенный рыжий лесной муравей

Formica (Coptoformica), подрод – тонкоголовые муравьи

exsecta – обыкновенный тонкоголовый муравей

pressilabris – малый тонкоголовый муравей

Formica (Raptiformica), подрод – муравьи-рабовладельцы

sanguinea – кровавый муравей-рабовладелец

Lasius, род – лязиусы, лязии

alienus – бледноногий садовый муравей

fuliginosus – пахучий (эфирный) муравей-древоточец

flavus – желтый земляной муравей

niger – черный садовый муравей

platythorax – плоскогрудый муравей

umbratus – желтый пахучий муравей
Oecophylla, род – муравьи-портные, экофилла
Plagiolepis, род – муравьи-пигмеи
Polyergus rufescens – муравей-амазонка
Proformica epinotalis – степной медовый муравей
Myrmeciinae, п/сем. – мирмециины, муравьи-бульдоги
Myrmicinae, п/сем. – мирмицины
Atta, Acromyrmex, роды – муравьи-листорезы, зонтичные муравьи
Cardiocondyla elegans – глиностебельчатый муравей
Crematogaster, род – остробрюхие муравьи
scutellaris – европейский остробрюхий муравей
Formicoxenus nitidulus – блестящий муравей-малютка, муравей-вор
Leptothorax, род – лептотораксы
Messor, род – муравьи-жнецы
Monomorium pharaonis – фараонов муравей
Myrmica, род – мирмика
tubra – рыжая мирмика
ruginodis – морщинистая мирмика
tugulosa – луговая мирмика
scabrinodis – моховая мирмика
schencki – мирмика Шенка
lobicornis – северная мирмика
sulcinodis – бореальная мирмика
sabuleti – мирмика Сабулета
gallienii (= *limanica*) – мирмика Галлиена
Pogomyrmex, род – американские муравьи-жнецы
Pheidole, род – феидолия
Solenopsis richteri – черный огненный муравей
Solenopsis invicta (= *wagneri*) – красный огненный муравей
Strongylognatus christophi – сабельный муравей
Tetramorium caespitum – дерновый муравей
Ponerinae, п/сем. – понерины

П.2. ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *FORMICA*

Длусский Г.М., Зрянин В.А.

Определительные таблицы составлены с учетом последних публикаций. Однако в них не включены некоторые виды, отмеченные на территории России. Для упрощения таблиц мы исключили виды, встречающиеся только на границах страны (Кавказ, Южное Приморье, Курильские острова). Полные определительные таблицы имеются в следующих работах: Арнольди, Длусский, 1978 (Европейская часть СССР), Dlussky, 1965 (Азия), Длусский, 1967 (СССР), Dlussky, Pisarski, 1971 (Польша), Купянская, 1980, 1990 (Дальний Восток СССР), Czechowski, Radchenko, Czechowska, 2002 (Польша). Однако следует учитывать, что за последнее время в систематике муравьев произошли некоторые изменения. Были описаны новые виды, часть видов оказались синонимами и их названия изменились, некоторые подвиды были возведены в ранг видов. Современная синонимика видов, найденных на территории России приведена в разделе «Видовые очерки». Там же приведены и данные о географическом распространении этих видов. Последнюю информацию о синонимике муравьев можно найти в интернете на постоянно обновляемом сайте (<http://gap.entclub.org>).

В данной работе мы придерживаемся европейской традиции деления рода *Formica* на четыре подрода, хотя многие авторы отказываются от этого деления. Дело в том, что на территории Палеарктики эти подроды четко различаются. Единственным исключением является *F. uralensis*. По образу жизни этот вид сходен с *Formica s. str.*, но по формальным признакам (матовая лобная площадка, отсутствие волосков на глазах) должен быть помещен в подрод *Serviformica*. В то же время в Северной Америке четкая граница между подродами отсутствует и имеется полный ряд переходных форм между *Formica s. str.*, *Serviformica* и *Raptiformica*.

Обозначения частей тела муравьев, принятые в данной работе приведены на рис. 1–3.

Таблица для определения подродов по рабочим особям

1. Тело одноцветное, черное или бурое (рис. 14–16)
..... подрод *Serviformica* (часть)
– Тело двуцветное: брюшко бурое, грудь полностью или частично красная (рис. 4, 5, 6, 9, 17–21, 33, 34, 38) 2
2. Затылочный край головы с отчетливой выемкой (рис. 33–38)
..... подрод *Coptoformica*
– Затылочный край головы прямой, выпуклый или слабо вогнутый 11
3. Голова целиком черная (рис. 21) *Formica (Serviformica) uralensis*
– Голова частично или полностью красная 4
4. Гнезда всегда с куполами из хвои, веточек и других растительных остатков. Лобная площадка блестящая, хорошо отличается по структуре от остальной головы. Глаза с микроскопическими отстоящими волосками

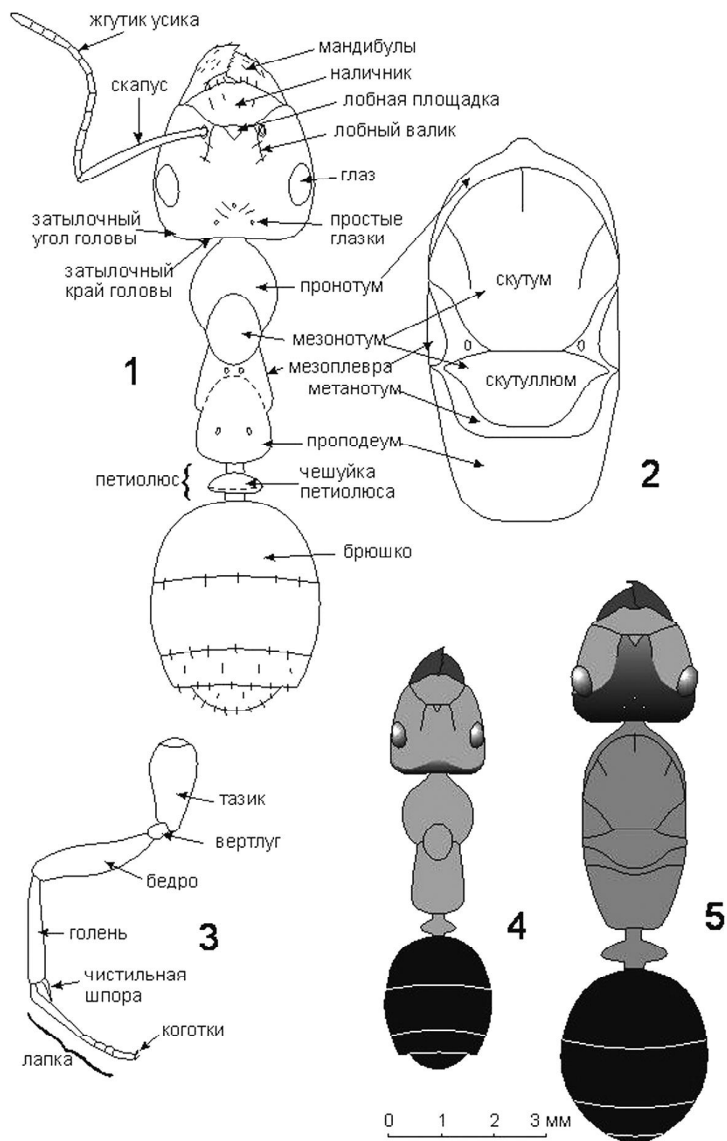


Рис. 1–5. *Formica (Raptiformica) sanguinea*.

Обозначения частей тела муравьев, принятые в данной работе: 1 – рабочий, 2 – грудь самки, 3 – передняя нога рабочего.

Форма тела и типичная окраска: 4 – рабочего, 5 – самки.

- (смотреть при увеличении $\times 60$); у рабочих эти волоски иногда незаметны, но у самцов всегда хорошо видны подрод *Formica* s. str.
- Гнезда в почве или мертвой древесине, иногда с земляными холмиками, редко с небольшими куполами из хвои (*F. sanguinea*) или мха (*F. picea* на торфяных болотах). Лобная площадка матовая, не отличается по структуре от остальной головы. Волоски на глазах отсутствуют у всех каст 5

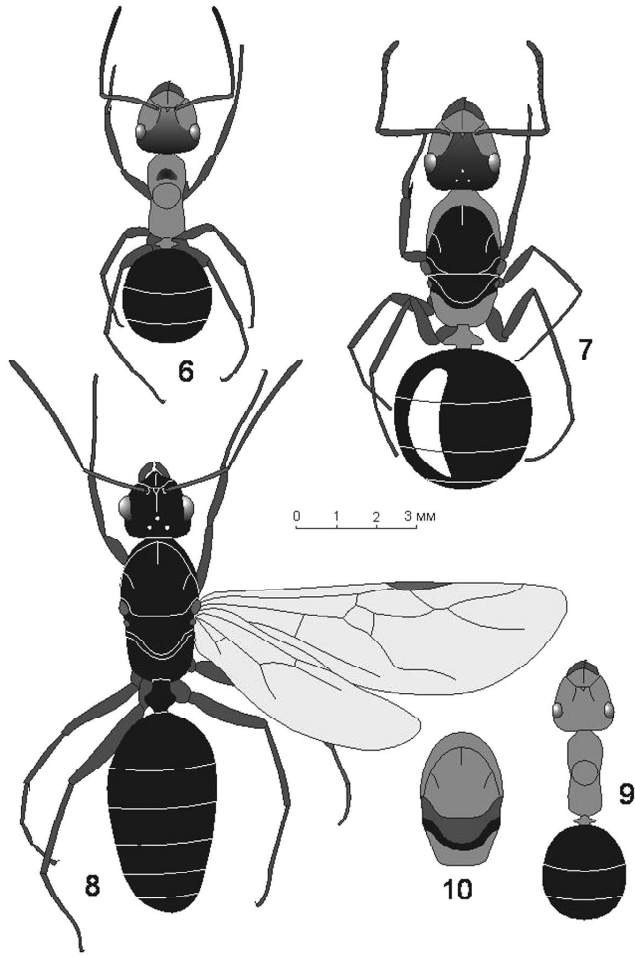


Рис. 6–10. Представители подрода *Formica* s. str.
F. rufa: 6 – рабочий, 7 – самка, 8 – самец; *F. truncorum*: 9 – рабочий, 10 – грудь самки.

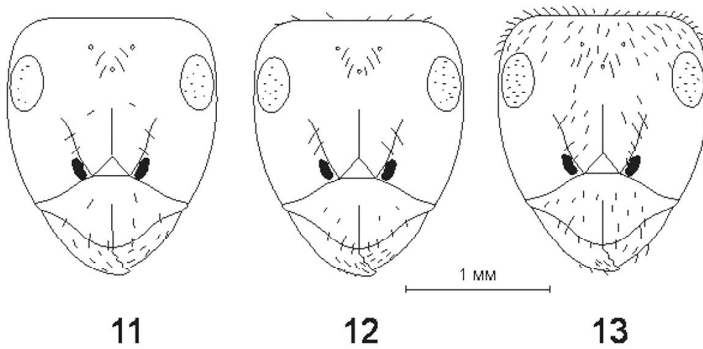


Рис. 11–13. Хетотакия головы *Formica* s. str.
 11 – *F. rufa*, 12 – *F. aquilonia*, 13 – *F. pratensis*.

5. Передний край наличника с вырезкой (рис. 1, 4, 5). Муравьи-рабовладельцы: как правило, в гнезде присутствуют особи *Serviformica*, чаще всего *F. fusca* отличающиеся по окраске от хозяев подрод *Raptiformica*

Единственный вид *F. sanguinea* Latreille

- Передний край наличника без вырезки, округленный или приостренный подрод *Serviformica*

Таблица для определения видов подрода *Formica* s. str. по рабочим особям

1. Затылочный край головы с многочисленными отстоящими волосками (рис. 13). Верхняя сторона груди всегда с многочисленными отстоящими волосками 2
 - Затылочный край головы без отстоящих волосков (рис. 11), либо с немногими очень короткими наклонными волосками в углах головы (рис. 12) 5
2. Голова и грудь крупных рабочих красные (рис. 9). Длина скапуса больше длины головы. Часто скапус с отстоящими волосками 3
 - Лоб и затылок рабочих обычно бурые, щеки красные (рис. 6). На пронотуме имеется темное пятно, часто заходящее на мезонотум. Брюшко рабочих целиком бурое. Длина скапуса меньше длины головы. Скапус без отстоящих волосков 4
3. Голова и грудь рабочих ярко-красные; в основании бурого брюшка обычно имеется красное пятно. Отстоящие волоски золотистого цвета обильно покрывают все тело, в том числе и наружную сторону голеней. Транспалеарктический лесной вид *F. truncorum*
 - Голова и грудь рабочих темно-красные, основание брюшка лишь немного светлее, чем остальное брюшко. Отстоящие волоски на теле более редкие, на наружной стороне голеней они отсутствуют. Юг Приморского края *F. yessensis*
4. Брюшко самок матовое. Черное пятно на пронотуме с резкими границами. Гнезда в открытых биотопах обычно с плоским куполом из почвы и растительных остатков с примесью песка и мелких камешков. Европа, юг Сибири, на восток до Южной Якутии *F. pratensis*
 - Самки с блестящим брюшком. Темное пятно на пронотуме с размытыми границами *F. lugubris*
5. Затылочный край с несколькими короткими наклонными волосками (см. при увеличении х60), расположенными обычно на затылочных углах (рис. 12) 6
 - Затылочный край без наклонных или отстоящих волосков (рис. 11). Брюшко самок блестящее. Европейско-сибирские лесные виды. На восток до Читинской области 7
6. Брюшко самок блестящее. Лоб и затылок рабочих бурые, обычно также имеется бурое пятно на спинной стороне. Транспалеарктический лесной вид *F. aquilonia*
 - Брюшко самок матовое с густым прилежащим опушением. Голова и грудь рабочих целиком буровато-красные или со слабыми бурыми пятнами. Юг Дальнего Востока *F. kuryanskayae*

7. На каждом тергите груди более трех пар отстоящих волосков, они также есть на нижней стороне головы *F. rufa*
 — На каждом тергите груди менее трех пар отстоящих волосков, обычно их нет совсем, как и на нижней стороне головы *F. polyctena*

**Таблица для определения видов подрода *Serviformica*
 по рабочим особям**

В таблицу не включены *F. cinereofusca* (высокогорные области Кавказа) и *F. kozlovi* (высокогорные области Алтая).

1. Тело рабочих и самок целиком бурое или черное (рис. 14–16) 2
 — Тело рабочих и самок двуцветное. По крайней мере, грудь частично красная (рис. 17–21) 8
2. Отстоящие волоски обильны на всем теле, в том числе по всему затылочному краю у всех каст. На нижней стороне головы (см. в профиль) их всегда более трех пар. Прилежащее опушение на брюшке обильное. Европа *F. cinerea*
 — Затылочный край без отстоящих волосков. На нижней стороне головы не более трех пар отстоящих волосков 3
3. На пронотуме, а также часто на мезонотуме и проподоуме имеется несколько пар волосков, обычно изогнутых (рис. 28). У большинства рабочих на нижней стороне головы (см. в профиль) имеется 1-3 пары отстоящих волосков. Тело блестящее (рис. 16). В большинстве популяций длина прилежащих волосков на 1–2 тергитах брюшка больше расстояния между ними (рис. 32) *F. picea*
 — Волоски на нижней стороне головы отсутствуют. Если на пронотуме более двух пар волосков, то волоски прямые (рис. 27), брюшко матовое и длина прилежащих волосков на тергитах брюшка в несколько раз больше расстояния между ними 4
4. Брюшко матовое. Расстояние между прилежащими волосками на первом тергите брюшка в несколько раз меньше длины (рис. 29) 5
 — Брюшко блестящее. Расстояние между прилежащими волосками на первом тергите брюшка приблизительно равно длине волосков или больше (рис. 30, 31) 7
5. Все тело в густой, мелкой скульптуре, совершенно матовое. Юг Дальнего Востока, Курилы, Сахалин *F. japonica*
 — Бока головы и пронотума блестящие 6
6. Пронотум и средние бедра с 1–2 отстоящими волосками или без них (рис. 48). Очень обычный транспалеарктический вид (рис. 14, 15)
 *F. fusca*
 — На пронотуме несколько пар отстоящих волосков (рис. 27), средние бедра с рядом из 3–4 волосков по внутреннему краю. Север лесной зоны и высокогорные области Палеарктики *F. lemani*
7. Телосложение плотное, проподоум всегда округленный (рис. 25). Юг Европейской части, Кавказ *F. gages*
 — Телосложение стройное, проподоум угловатый (как на рис. 27). Север лесной зоны Палеарктики *F. gagesoides*

8. Голова целиком черная (рис. 21). Гнезда с куполами из растительных остатков. В Европе на торфяных болотах, в Сибири в разнообразных биотопах *F. uralensis*
 — По крайней мере, щеки красные (рис. 17). Гнезда в почве, иногда с наземными земляными куполами 9
9. Отстоящие волоски обильны на всем теле, в том числе по всему затылочному краю у всех каст. На нижней стороне головы (см. в профиль) их всегда более трех пар. Прилежащее опушение на брюшке обильное.

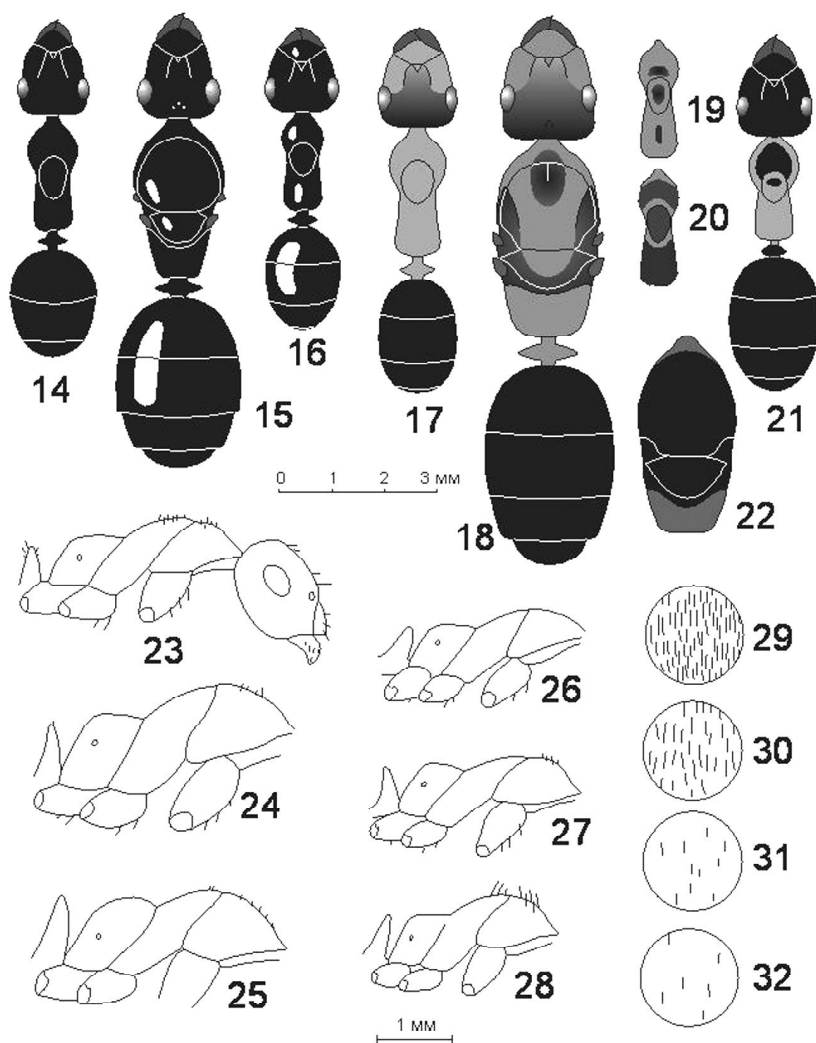


Рис. 14–32. Представители подрода *Serviformica*.

Форма тела и типичная окраска рабочих и самок: 14 – рабочий *F. fusca*, 15 – самка *F. fusca*, 16 – рабочий *F. picea*, 17 – рабочий *F. glauca*, 18 – самка *F. glauca*, 19, 20 – варианты окраски груди рабочих *F. cunicularia*; 21 – рабочий *F. uralensis*, 22 – грудь самки *F. uralensis*. Форма и хетотаксия груди рабочих: 23 – *F. rufibarbis*, 24 – *F. glauca*, 25 – *F. gagates*, 26 – *F. fusca*, 27 – *F. letani*, 28 – *F. picea*. Прилежащие волоски на середине второго тергита брюшка рабочих (диаметр круга – 0, 25 мм): 29 – *F. fusca*, 30 – *F. gagates*, 31 – *F. gagatoides*, 32 – *F. picea*.

- Степная и лесостепная зоны Европейской части РФ ... *F. imitans* Ruzsky
 — Затылочный край без отстоящих волосков 10
10. На нижней стороне головы обычно имеется 1 — 3 пары отстоящих волосков 11
 — На нижней стороне головы отстоящих волосков нет 12
11. Голова и грудь рабочих и самок красные, брюшко бурое. Брюшко самцов буровато-желтое. Юг Нижнего Поволжья, Дагестан
 *F. subpilosa* Ruzsky
 — Затылок и грудь рабочих и самок с бурыми пятнами. Самцы черные. Юг Сибири *F. clarissima*
12. На пронотуме несколько пар отстоящих волосков. На чешуйке несколько отстоящих волосков, направленных вперед и назад (рис. 23). Европа, Западная Сибирь *F. rufibarbis*
 — На пронотуме и чешуйке отстоящие волоски единичны или их нет вообще 13
13. В окраске груди преобладает бурый цвет, иногда только швы остаются красными (рис. 19, 20). На щеках между бурой и красной окраской имеется резкая граница. Телосложение стройное. Лесная зона Европы
 *F. cunicularia*
 — Грудь обычно целиком красная (рис. 17). На пронотуме несколько пар отстоящих волосков. Если на чешуйке имеется несколько отстоящих волосков, то они направлены вверх (рис. 24). Телосложение более плотное. Лесостепная и степная зоны Европейской части РФ, юг Западной Сибири *F. glauca*

Таблица для определения видов подрода *Coptoformica* по самкам и рабочим особям

Надежное определение видов *Coptoformica* возможно только по самкам, поэтому мы приводим здесь раздельные таблицы для самок и рабочих. В таблицу не включены *F. fukaii* Wheeler, обитающая в Японии и найденная на Сахалине (сходна с *F. exsecta*) и *F. fennica* Seifert, 2000, описанная из Финляндии и Северного Кавказа (Шенако, 1200 м н.у.м.). Последнее указание представляется нам весьма сомнительным.

1. Голова с выпуклыми боками и сравнительно неглубокой выемкой на затылочном крае; ее длина у самок равна или меньше, а у рабочих — равна или немного меньше ширины. Чешуйка самки с угловатыми лопастями, вдающимися в бока и угловатой выемкой. Глаза без волосков. Самки одноцветные, коричневато-черные (рис. 37). Северо-запад РФ, Скандинавия *F. suecica*
 — Голова удлинённая, ее длина у самок равна или больше, а у рабочих — больше ширины. Выемка на затылке глубокая (рис. 33–36, 38, 39) 2
2. Самки 3
 — Рабочие 10
3. Тело целиком черное или бурое, либо проподоум буровато-красный (рис. 35–36) 4

- Тело явственно двуцветное; передняя часть головы, пронотум, мезоплекры и пропододеум от буровато-желтого до буровато-красного (рис. 34, 38) 7
- 4. Длина тела 7-10 мм. Тело матовое (рис. 35). Глаза без волосков. Европейская часть РФ *F. nemoralis*
- Длина тела менее 7 мм (рис. 36). Размеры приблизительно равны размерам рабочих 5
- 5. Тело матовое. Глаза с волосками (см. при увеличении х60). Голова удлиненная (рис. 39). Юг Сибири *F. manchu*
- Тело гладкое и блестящее (рис. 36). Глаза без волосков
- 6. Грудь с отстоящими волосками. Сибирь *F. pisarskii*
- Грудь без отстоящих волосков. В Европе на торфяных болотах, на юге Сибири и на Дальнем востоке в лесостепи *F. forsslundi*

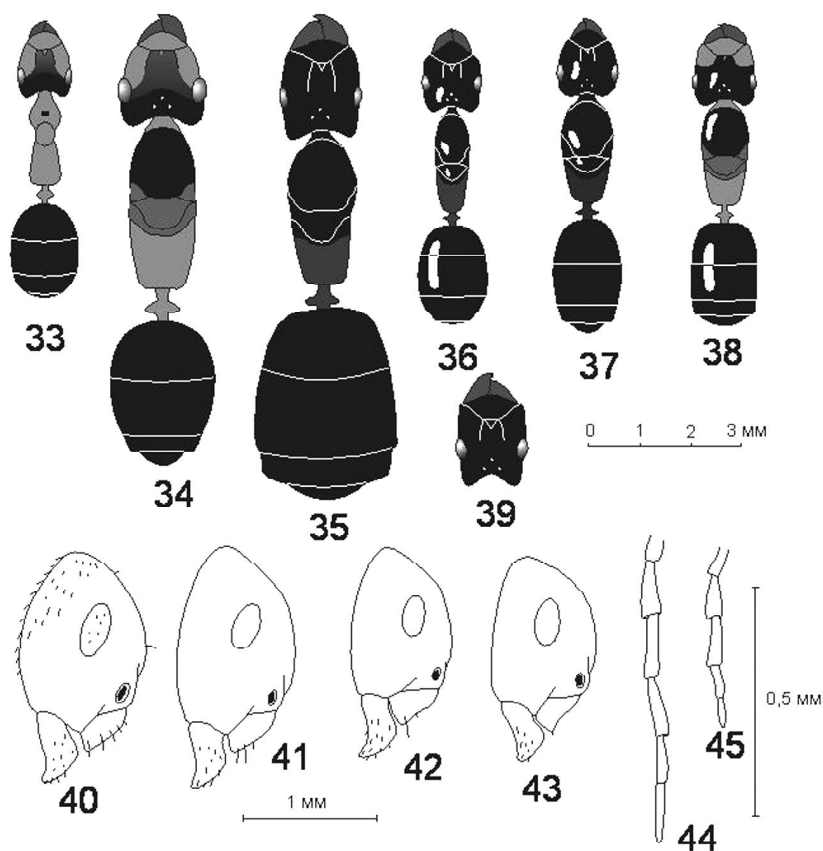


Рис. 33–45. Представители подрода *Coptoformica*.

Форма тела и типичная окраска: 33 – рабочего *F. exsecta*, 34 – самки *F. exsecta*, 35 – *F. nemoralis*, 36 – *F. forsslundi*, 37 – *F. suecica*, 38 – *F. pressilabris*; 39 – голова *F. manchu*. Голова рабочих в профиль: 40 – *F. exsecta*, 41 – *F. nemoralis*, 42 – *F. forsslundi*, 43 – *F. pressilabris*. Нижнечелюстные щупики рабочих: 44 – *F. exsecta*, 45 – *F. pressilabris*.

7. Самки значительно крупнее рабочих (7—10 мм) (рис. 34). Наличник (см. в профиль) выпуклый. Глаза с волосками. Затылочные углы и бока головы над глазами с полуотстоящими волосками (рис. 40). Европа, Сибирь
 *F. exsecta*
 — Самки мелкие (5—6 мм), их размеры приблизительно равны размерам рабочих (рис. 38). Наличник (см. в профиль) с поперечным вдавлением (рис. 43). Отстоящие и полуотстоящие волоски на голове, груди и верхней стороне 1—3 тергитов брюшка отсутствуют. Европа 9
9. Все тело матовое *F. foreli*
 — Голова, грудь, а обычно также и брюшко гладкие и блестящие (рис. 38)
 *F. pressilabris*
10. 1—3 тергиты брюшка, грудь и голова без отстоящих волосков. На тазиках передних ног отстоящие волоски отсутствуют. Нижнечелюстные щупики 5-члениковые, не достигают середины расстояния ото рта до затылочного отверстия (рис. 45). Наличник (см. в профиль) с поперечным вдавлением (рис. 43). Европейские виды 11
 — По крайней мере, на 3 тергите, и обычно на заднем крае 2 тергита брюшка и на передних коксах имеются отстоящие волоски. Нижнечелюстные щупики 6-члениковые (рис. 44), по крайней мере достигают середины расстояния ото рта до затылочного отверстия или заходят за нее 12
11. Прилежащие волоски между простыми глазками (см. при увеличении х60) заметно обильнее, чем на остальной поверхности темени. Редок ...
 *F. foreli*
 — Прилежащие волоски между простыми глазками редкие, как и на остальной поверхности темени. Обычен *F. pressilabris*
12. Глаза с волосками (см. при увеличении х60) 13
 — Глаза без волосков 14
13. Бока головы над глазами и затылочные углы с приподнятыми волосками (рис. 40). Часто имеются отстоящие волоски на пронотуме. Европа, Сибирь. Самый массовый вид подрода *F. exsecta*
 — Бока головы и затылочные углы только с прилежащими волосками. Отстоящие волоски на пронотуме отсутствуют. Юг Сибири *F. manchu*
14. У большинства рабочих особей имеются отстоящие волоски на пронотуме. Отстоящие волоски есть на всех тергитах брюшка. Юг Сибири
 *F. pisarskii*
 — Отстоящие волоски на пронотуме отсутствуют. На первых двух тергитах брюшка отстоящие волоски только по заднему краю; иногда на первом тергите волоски отсутствуют 15
15. Наличник (см. в профиль) без поперечного вдавления (рис. 41). Европейский лесной вид *F. nemoralis*
 — Наличник с поперечным вдавлением (рис. 42). В Европе на торфяных болотах, на юге Сибири и на Дальнем востоке в лесостепи
 *F. forsslundi*

П.3. КРАТКИЕ ВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ МУРАВЬЕВ *FORMICA*

Захаров А.А., Длусский Г.М.

Род *Formica* Linnaeus, 1758

Рабочие особи мономорфные, имеют одноцветную (серую, бурую или черную) или двуцветную окраску. Муравьи *Formica* зимуют без расплода. Гнезда разных типов – поверхностные, секционные и гнезда-капсулы, имеющие подземную и наземную части. При строительстве наземного купола многие виды используют различные растительные материалы (хвою, мелкие веточки, чешуйки, травинки и т.п.). Большинство видов *Formica* являются активными хищниками, эффективно защищающими лес от хвое- и листогрызущих вредителей. Практически все они участвуют в процессе почвообразования, улучшая условия произрастания леса. Виды с многочисленными семьями имеют развитые формы трофобиоза с тлями: муравьи охраняют колонии тлей, а также строят для них специальные убежища (камеры) на побегах и корнях растений. В Палеарктике род подразделяется на четыре подрода (*Formica* s. str., *Serviformica*, *Coptoformica*, *Raptiformica*), представители которых широко распространены в умеренной зоне. Базовые характеристики обычных для наших лесов видов *Formica* приведены в табл. 4.

Основная литература: Рузский, 1905, 1907; Gösswald, 1951, 1978, 1990; Otto, 1962; Длусский, 1967, 1981, 2001; Rosengren, 1969, 1977; Pisarski, 1973; Гримальский, Энтин, 1972, 1980, 1988; Захаров, 1972, 1991, 2003; Дмитриенко, Петренко, 1976; Тарбинский, 1976; Арнольди, Длусский, 1978; Brian (ed.), 1978; Collingwood, 1979; Rosengren R., Vepsäläinen K. Wuorenrinne H. 1979; Pisarski (ed.), 1982; Резникова, 1983; Брайен, 1986; Купянская, 1990; Сейма, 1998, 2008; Seifert, 2000, 2002, 2002a, 2004; Czechowski, Radchenko, Czechowska, 2002; Берман и др., 2007.

Подрод *Formica* s. str. (Linnaeus, 1758) Müller, 1923

Formica pratensis Retzius, 1783

Луговой муравей

Южно-палеарктический вид, распространенный на большей части Европы и в Сибири. На востоке достигает южной Якутии и р. Зей. В Приморье отсутствует; указания о его нахождении на Дальнем Востоке (Karawajew, 1927, 1929; Кузнецов-Угамский, 1928) видимо относятся к *F. kuryanskayae*. В Европейской части России и в Западной Сибири северная граница ареала совпадает с северной границей смешанных лесов, а южная – с южной границей степей. Теплолюбивый вид, предпочитающий сухие, хорошо прогреваемые биотопы. Имеет две экологические расы (экоморфы), обитающие: 1) на открытых местах и в остепненных биотопах (собственно *pratensis*) и 2) в сосновых молодняках, часто под пологом леса (*nigricans*). Значительная часть гнезд *F. pratensis* содержит особей обеих морф.

Гнездо-капсула с наземным куполом, похожее гнезда группы *Formica rufa*, но отличается обычно сглаженным куполом и рядом конструктивных

Таблица 4. Базовые характеристики семей основных видов лесных муравьев *Formica*

| Вид, форма | Число самок в семье | Способ основания семьи | Уровень внутрисемейной структуры | Максимальный зарегистрированный размер семьи, N_f или *секции/**агрегации | Сроки лёта крылатых |
|----------------------------------|---------------------|------------------------|----------------------------------|---|-----------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| <i>F. fusca</i> | МГ-ОГ | С | МК-ПСМ | 1×10^4 | 3/VI – VIII |
| <i>F. picea</i> | ПГ | С | ПЛК | 5×10^3 | VIII – IX |
| <i>F. gagatoides</i> | МГ-ОГ | С | МК | $*1 \times 10^3$ | VIII – IX |
| <i>F. cunicularia</i> | МГ-ОГ | С | МК-ПСМ | $5 \times 10^5; *1 \times 10^3$ | 2/VI – 2/VIII |
| <i>F. cinerea</i> | МГ-ПГ | С | МК-ПСМ | $*1 \times 10^4; **1 \times 10^5$ | VI – VII |
| <i>F. imitans</i> | МГ-ПГ | С | МК-ПСМ | $*1 \times 10^4; **5 \times 10^6$ | VI – VII |
| <i>F. uratensis</i> | МГ-ОГ | ВСЦ, А | МК-ПЛК2-ПСМ | 5×10^4 | VII – VIII |
| <i>F. sanguinea</i> | МГ-ОГ | С | МК-ПЛК2 | 3×10^4 | VI – 2/VIII |
| <i>F. pratensis</i> ¹ | МГ-ОГ | ВСЦ, А | МК-ПЛК2-ПСМ | 8×10^4 | 3/V-2/VI, VIII-IX |
| <i>F. truncorum</i> ¹ | МГ-ПГ | ВСЦ | ПЛК2-ПСМ | 5×10^5 | VI – VIII |
| <i>F. rufa</i> | ПГ | ВСЦ, О | ПСМ | 5×10^6 | 3/VI – 2/VI |
| <i>F. polyctena</i> | ПГ | ВСЦ, О | ПСМ | 1×10^7 | 3/VI – 2/VI, 2/VII – 2/VIII |
| <i>F. lugubris</i> | ПГ | ВСЦ, О | ПСМ | 1×10^7 | 1/VI, 3/VII – 2/VIII |
| <i>F. aquilonia</i> | ПГ | ВСЦ, О | ПСМ | 1×10^7 | 3/VI – 1/VI |
| <i>F. exsecta</i> | МГ | ВСЦ, О | МК-ПЛК | 3×10^4 | 2/VII – 1/IX |
| <i>F. exsecta</i> | ПГ | О | ПСМ | 5×10^3 | 2/VII – 1/IX |
| <i>F. pressilabris</i> | МГ-ОГ | ВСЦ, О | МК-ПСМ | 3×10^4 | VI – 1/IX |

Число самок: МГ – моногиния, ОГ – олигогиния, ПГ – полигиния. **Основание новых семей:** С – самками-основательницами, ВСЦ – путем временного социального паразитизма, А – адаптацией одного из расплодных гнезд молодой олодотворенной самкой, О – образованием отводков или фрагментацией взрослой семьи. Уровень внутрисемейной структуры: МК – монокалия, ПЛК1 – простая поликалия (только с кормовыми гнездами), ПЛК2 – поликалия с расплодными гнездами, ПСМ – полисекционный муравейник (с наземным куполом или без). В колонке 6 римскими цифрами обозначены месяцы, арабскими – декады.

¹ – существуют популяции с организацией и размерами семей по типу рыжих лесных муравьев.

особенностей. Купол имеет состоящий из частиц почвы и крупных растительных частиц покровный слой, опирающийся на высокий гнездовой вал из почвы, который у старых гнезд обильно зарастает травой. Под покровным слоем во внутреннем конусе располагается большая *главная камера*, в которой обычно находится расплод. Под главной камерой находится рыхлая земляная подушка с мелкими камерами. Снизу купол подстилает плотный сцементированный слой почвы с множеством мелких ячеистых камер. Вертикальные ходы с прилегающими к ним камерами, уходят в почву на глубину 1,5–2,2 м. Диаметр купола до 70 см, диаметр вала — до 200 см. Высота гнезда до 50 см. Активной регуляции температуры в гнездах *F. pratensis* нет, поэтому муравьи оптимизируют условия развития расплода, перемещая его вверх-вниз по вертикальному профилю гнезда. Кроме того, *F. pratensis* могут регулировать количество поступающей в гнездо солнечной энергии, изменяя угол наклона поверхности купола. Помимо основных жилых гнезд, семья *F. pratensis* может иметь и вспомогательные — расплодные и кормовые, которые имеют меньшие размеры и лишены развитой подземной части. Эти гнезда располагаются на кормовых дорогах основного гнезда.

Герпетобионт-зоофаг, использующий и развитые формы трофобиоза с тлями. Средний муравейник собирает за сезон до 3 кг пади. Луговой муравей активно охотится на живых насекомых, в том числе на вредителей леса, а также собирает трупы насекомых. В обычных условиях значение *F. pratensis* как фактора защиты леса от вредителей невелико. Кормовой участок — охраняемый. Для организации фуражировки *F. pratensis* используют заглубленные в почву экспресс-дороги, на которых происходит мобилизация фуражиров. Кормовой участок подразделяется на несколько концентрических зон, связанных с определенными отрезками экспресс-дорог, где и происходит мобилизация фуражиров в соответствующую зону. В лесной зоне входит в хорологический комплекс полиарусных видов. Однако степные популяции *F. pratensis* практически не осваивают древесный ярус в случае его появления (например, при создании степных лесополос). Вид является облигатным доминантом в моноговидовых ассоциациях муравейников (ММ).

Молодые семьи моногинные, во взрослых муравейниках может быть несколько самок. Взрослая семья может насчитывать до 80 000 особей (модальный размер 15–20 тысяч). Преобладают одиночные муравейники (уровень одинарной семьи), но нередко поликалия — простая или с расплодными гнездами. В некоторых случаях *F. pratensis* реализует формы организации семьи (семья-плеяда) и тип гнезда, присущие муравьям группы. При такой форме организации муравейники *F. pratensis* по всем параметрам, включая конструкцию и размеры гнезд и структуру кормовых участков, сопоставимы с таковыми этой группы. Они имеют мощные наземные кормовые и обменные дороги, образуют отводки и могут формировать колонии и вторичные федерации. Облигатный доминант в ММ.

Лёт крылатых на большей части ареала происходит дважды: в мае — июне и в августе — сентябре. В Сибири отмечен только июньский лет крылатых особей. Основывает новые семьи путем временного социального паразитизма в муравейниках *Serviformica*, а также путем адаптации расплодных гнезд (при ПЛК₂) оплодотворенными самками.

***Formica truncorum* Fabricius, 1804**
Красноголовый (пневый) муравей

Широко распространенный транспалеарктический бореальный вид, встречающийся в Северной и Средней Европе, в горах Средней Азии, в Сибири, на Дальнем Востоке. На юге Приморского края, в Северной Корее и в Японии замещается сходным *F. yessensis*, отличающимся менее яркой окраской и более редким отстоящим опушением. Обитает в лиственных и смешанных молодняках и средневозрастных низкополотных лесах, по полянам, опушкам, заселяя хорошо прогреваемые биотопы. Гнезда-капсулы *F. truncorum* почти всегда приурочены к старым пням или колодам, из-за чего купол обычно имеет неправильную форму. Для сооружения покровного слоя купола *F. truncorum* использует хвою и другой мелкий растительный материал, камешки и частицы земли. Подземные ходы уходят в почву на глубину до 2 м. Летом муравьи сооружают ряд вспомогательных гнезд, связанных с центральным гнездом тоннелями и наземными дорогами. Для *F. truncorum* характерна полидомия.

Герпетобионт-зоофаг. Активно охотится на различных членистоногих во всех ярусах насаждения. Имеет значение как энтомофаг, защищающий от вредителей молодые насаждения. Использует развитые формы трофобиоза с тлями, живущими на деревьях и на травянистых растениях. Кормовой участок охраняемый. Для фуражировки используется система тоннелей и наземных дорог. На кормовом участке имеется общее вторичное деление территории. Фуражиры используют групповую охоту на крупную добычу и ее групповую транспортировку в гнездо. Размер кормового участка одиночного муравейника может достигать 0,25 га. Красноголовый муравей относится к комплексу полиярусных видов, являясь облигатным доминантом в МАМ. Активно защищает территорию ассоциации, в том числе оберегая гнезда муравьев *Serviformica* от набегов муравьев-рабовладельцев.

Молодые семьи моногинные, во взрослых муравейниках возможно наличие нескольких яйцекладущих самок. Население одиночного муравейника до 20 и более тысяч особей. В наиболее благоприятных условиях размер наиболее крупных семей *F. truncorum* превышает уровень в 100000 имаго. Такие муравейники выделяют отводки и формируют развитые надсемейные структуры.

Лёт крылатых с июня до конца августа. Основание новых семей происходит путем временного социального паразитизма. Молодые самки *F. truncorum* используют для этого небольшие семьи *Serviformica*, преимущественно *F. fusca*. Возможно образование новых муравейников путем почкования.

***Formica yessensis* Wheeler, 1913**

Юг Приморского края, Сахалин, Курильские острова, Северная и Южная Корея, Япония. В Приморье обитает в разреженных лесах, зарослях кустарника, на лесных полянах и опушках. На Корейском полуострове обитает в горах на высоте 100—1260 м н.у.м. на лугах и в разреженных лесах. На о. Кунашир образует плотные поселения (до 180 гнезд/га). Строение гнезд сходно с небольшими гнёздами *F. truncorum*. В гнезде насчитывается до 1000 особей.

Группа *Formica rufa* **Рыжие лесные муравьи**

Наиболее заметные и ценотически значимые лесные муравьи, обитающие по всему поясу умеренных лесов Евразии. В данную группу входят несколько очень близких по облику и биологии видов, заселяющих средневозрастные, приспевающие и спелые насаждения. В различных районах преобладают разные виды этой группы.

Гнездо-капсула, состоит из наземного купола, гнездового вала и подземной части. Купол муравейника сооружается из растительных частиц и включает два структурных элемента: внутренний конус и покровный слой. Внутренний конус состоит из крупных (до 10 см длиной) тонких веточек и может включать в себя источенный ходами пень или крупный древесный обломок. Это место содержания расплода муравейника, в котором в течение всего периода выращивания расплода муравьи поддерживают оптимальный для развития личинок и куколок температурный режим — около 28°C. Покровный слой состоит их хвои, мелких растительных и почвенных частиц. Он защищает гнездо от механических повреждений, промокания и служит теплоизолятором. Во взрослом крупном муравейнике опорная толщина покровного слоя более 30 см. Рыжие лесные муравьи активно регулируют микроклимат во внутреннем конусе купола, изменяя форму купола, выделяя физиологическое тепло и вентилируя гнездо в случае перегрева. Подземная часть гнезда образована множеством соединенных между собой камер и уходящими вглубь почвы (до 2,5–3,0 м) слегка наклонными ходами с прилегающими к ним одиночными камерами. Сюда на время развития личинок удаляются из наземного купола самки. Сооружая крупные, с развитой подземной частью гнезда, рыжие лесные муравьи способствуют улучшению физико-химических свойств почвы и условий произрастания лесных растений. Помимо постоянных жилых муравейников, муравьи группы *Formica rufa* строят вблизи дорог вспомогательные кормовые гнезда, а на территории — различные убежища для фуражиров. Эти муравьи широко используют различные виды корневых тлей, для которых сооружают на корнях деревьев специальные помещения.

По типу питания это зоофаги, активно использующие все ярусы леса. Все виды этой группы являются активными энтомофагами, наиболее эффективно среди лесных муравьев защищающими лес от хвое- и листогрызущих вредителей. Рыжие лесные муравьи реализуют наиболее развитые среди наших лесных муравьев формы трофобиоза с тлями. Собираемая с колоний тлей падь составляет до 70% всей поступающей в гнездо пищи. Кормовой участок охраняемый. Муравейник имеет развитую систему постоянных кормовых дорог, сохраняющихся в течение многих лет. Для охотников имеется система общего вторичного деления территории, на которой поддерживается высокая динамическая плотность фуражиров (более 1 особи/дм² в минуту), позволяющая привлекать фуражиров к совместным действиям на кормовом участке посредством кинописиса и феромонов тревоги. Используется групповая охота и транспортировка добычи. Муравьи используют трофаллаксис не только в гнезде, но и на дорогах и на кормовом участке. Массовой мобилизации на пищу нет. Рыжие лесные муравьи относятся к хорологическому комплексу полиярусных видов и являются облигатными доми-

нантами в МАМ. Они являются и видами эдификаторами, благоприятно воздействующими на весь комплекс условий произрастания леса.

Модальные размеры семьи 400—600 тыс. имаго, максимальные — $>1 \times 10^7$. Минимальный размер автономного отводка 50—60 тыс. Форма организации муравейника видов группы а — пчьеда, которая может включать 10 и более колонн, но обычно в гнезде с диаметром купола 100-120 см их число равняется трем-пяти. Каждая из колонн имеет свою кормовую дорогу и постоянный сектор в наземном куполе. Поэтому число колонн можно определить по числу сепаратно исходящих из муравейника кормовых дорог. Важной во многих отношениях характеристикой рыжих лесных муравьев является их способность образовывать *смешанные семьи*, состоящие из муравьев разных видов данной группы.

Основные способы образования новых гнезд — почкование и временный социальный паразитизм на *Serviformica*. Для группы характерно образование колоний и поликалических систем, а также постоянных надсемейных структур — вторичных федераций. В поселениях этих муравьев обычны переносы личинок, куколок, взрослых рабочих и самок как внутри одного муравейника, так и между гнездами.

***Formica aquilonia* Yarrow, 1955**

Северный лесной муравей

Транспалеарктический лесной вид. Предпочитает ельники, где образует крупные, включающие сотни муравейников, обычно рассредоточенные комплексы. *F. aquilonia* — наиболее мобильный среди рыжих лесных муравьев, он легко образует колонии, вторичные федерации. Минимальный диаметр купола материнского муравейника — 80 см. Отводки могут удаляться от материнского гнезда на расстояние до 200 м.

Лёт крылатых в конце мае — июне.

***Formica kuryanskayae* Bolton, 1995**

Дальневосточный лесной муравей

= *F. opacus* Kuryanskaya, 1980

Предложенное Купянской название было заменено Болтоном на *F. kuryanskayae*, поскольку ранее уже был описан вид с таким названием.

Встречается на юге Приморского края и в Северной Корее. Хотя он приурочен к лесной зоне (в Корее — к горным лесам), предпочитает открытые местообитания — поляны, опушки или разреженные леса. Гнезда сравнительно небольшие — диаметр купола 80—100 см, высота 60—80 см.

***Formica lugubris* Zetterstedt, 1840**

Волосистый лесной муравей

Транспалеарктический лесной вид. Наиболее холодолюбивый вид из рыжих лесных муравьев, поднимается в высокогорья. Муравейники *F. lugubris* крупнее, чем у *F. aquilonia*, и менее мобильны. Распространена поликалия, федерации формируются достаточно редко. Минимальный размер материнского муравейника — 110 см. Комплексы гнезд *F. lugubris* обычно рассредоточены.

Данный вид может иметь 2 периода лёта крылатых: в конце мая — июне и в августе.

***Formica polyctena* Foerster, 1850**

Голоспинный (малый) лесной муравей

Европейско-сибирский лесной вид. На востоке доходит до Байкала. Обитает в различных по составу насаждениях, образуя соответствующие экологические расы. Наиболее агрессивный и эффективный среди рыжих лесных муравьев как энтомофаг. Гнезда крупные, мобильные. Муравейники *F. polyctena* легко выделяют отводки, образуя сильно агрегированные комплексы и вторичные федерации. Минимальный размер материнского муравейника — 120 см.

Основной лёт крылатых в мае — первой половине июня. Возможен второй лёт крылатых в конце июля — августе.

***Formica rufa* Linnaeus, 1758**

Обыкновенный рыжий лесной муравей

Европейско-сибирский лесной вид. Более обычен в Средней Европе. В северных регионах Европейской России и в Сибири более редок, но доходит до Байкала. Обитает в хвойных и смешанных взрослых насаждениях, как внутри насаждений, так по опушкам. Образует экологические расы, связанные с сосняками, ельниками и лиственными древостоями.

Семьи могут иметь различное число самок — от одной до нескольких сот. Моногинные муравейники одиночные и имеют меньшее число дорог. Полигинные не отличаются по своим свойствам от муравейников других видов группы и могут образовывать крупные комплексы. В сходных условиях обитания гнезда *F. rufa* меньше по размерам таковых *F. polyctena* и имеют меньшую численность населения.

Лёт крылатых в мае — июне.

Подрод *Serviformica* Forel, 1913

***Formica fusca* Linnaeus, 1758**

Бурый лесной муравей

Голарктический лесной вид, имеющий широкое распространение в лесах — от Западной Европы до Приамурья. В северных лесах замещается *F. letani*, а на юге Приморского края — *F. japonica*. Обычен в хвойных и смешанных насаждениях, в молодняках, лесных культурах и на вырубках, по опушкам и полянам. В лесостепи и в степной зоне поселения *F. fusca* приурочены к лесным элементам. Гнезда почвенные или в отмершей древесине с бурой гнилью. Соотношение гнезд, размещенных в почве и в древесине, зависит от гидротермических характеристик биотопов. Почвенные гнезда часто сооружаются в кочках и других микровозвышениях, освещенных солнцем. Преобладают гнезда секционного типа. Гнездовая секция состоит из компактно расположенных поверхностных камер и 1—3 вертикальных ходов с камерами, уходящих на глубину до 1 м. Полисекционное гнездо состоит из нескольких стереотипных секций, размещенных на рас-

стоянии 0,5–2,0 м друг от друга и связанных между собой тоннелями. Расстояние между секциями определяется наличием пригодных для гнезда мест. При дефиците мест поселения или же в достаточно большой оптимальной для поселения точке возможно образование одного общего гнезда-капсулы.

Питание смешанное, жизненная форма – герпетобионт-зоонекрофаг. Муравьи собирают падь тлей, связанных с травянистыми растениями, кустарниками и небольшими деревьями. Кормовой участок не охраняется. В холодных биотопах, кроме связующих гнезда тоннелей, *F. fusca* строят и фуражировочные тоннели длиной до 3–4 м. Преобладают одиночные охотники. Охота преимущественно на поверхности почвы. Входит в горизонтальный хорологический герпетокомплекс, в *многовидовых ассоциациях муравейников*, *F. fusca* обычно в роли подчиненного вида.

Размер семьи: небольшие моногинные семьи имеют численность 500–800 особей. В полигинном муравейнике численность взрослого населения возрастает до нескольких тысяч. Полисекционное гнездо населяет обычно полигинная семья с 1–3 самками в каждой секции.

Расплод с мая по сентябрь. Лет крылатых особей растянут, и происходит в разных гнездах с июня до конца августа. Большая часть молодых самок приступает к основанию нового гнезда только в следующем после оплодотворения году весной. Возможен плеометроз с последующим рассредоточением самок по различным камерам или секциям растущего гнезда. Бурый лесной муравей является одним из основных видов, на семьях которого происходит основание новых семей путем временного социального паразитизма муравьями *Formica* s. str. и *Coptiformica*.

***Formica lemani* Bondroit, 1917**

Северный черный муравей

Транспалеарктический бореальный вид, распространенный от Британских островов до Камчатки. Повсеместно встречается в Прибайкалье. В равнинных частях ареала этот вид сменяет в северных лесах *F. fusca*. В горах Европы обитает в субальпийском поясе, в Сибири выбирает для гнездования редины, опушки, встречается на болотах.

По типу питания и строению гнезд вид сходен с *F. fusca*. В горных условиях использует систему соляриев – размещенных под прогреваемыми солнцем камнями крупных камер, куда в солнечные часы муравьи по тоннелям переносят весь свой расплод. Герпетобионт. Кормовой участок не охраняется. Использует фуражировочные тоннели.

Семьи моногинные и полигинные, насчитывающие до 4–6 тысяч муравьев имаго, обычно это 500–700 особей. В МАМ *F. lemani* являются подчиненным видом.

Расплод с мая по конец августа. Лёт крылатых в июле – августе. Новые семьи создаются самками-основательницами – поодиночке и группами. В плотных поселениях происходит объединение основанных самками микросемей с сохранением в них самок.

***Formica cinereofusca* Karavaiev, 1929**

Высокогорные луга Большого и Малого Кавказа. В РФ – Северная Осетия. Редок. Биология не изучена.

***Formica picea* Nylander, 1846**

Болотный или черный блестящий муравей

= *F. transcaucasica* Nasonov, 1889

= *F. candida* F. Smith, 1878

В литературе этот вид фигурирует под разными названиями. Ярроу (Yarrow, 1954) обнаружил, что ранее под названием *Formica picea* был описан вид, который теперь называется *Camponotus piceus* (Leach, 1825) и предложил для *F. picea* Nylander использовать название *Formica transcaucasica* Nasonov (следующее по времени название, предложенное для этого вида). Впоследствии Болтон (Bolton, 1995) выяснил, что еще ранее этот вид был описан из Китая под названием *Formica candida*. Несмотря на это некоторые авторы продолжали использовать более привычное название *Formica picea* Nylander.

Недавно Зайферт (Seifert, 2004) окончательно восстановил название *F. picea*, но при этом предложил рассматривать как самостоятельные виды *F. picea* (торфяные болота и высокогорные области Европы) и *F. candida* (Сибирь, Приморский край, Китай, Северная Корея, Япония), основываясь на степени развития прилежащего опушения и различиях в некоторых морфометрических показателях. На наш взгляд, этот вывод был сделан им на основании ограниченного материала. По нашим данным, изменчивость разных болотных популяций Европы по степени развития прилежащего опушения перекрывает предложенные им различия, а по морфометрическим признакам наблюдается постепенная географическая изменчивость от Европы до Дальнего Востока. В связи с этим мы считаем *F. picea* и *F. candida* синонимами.

Транспалеарктический вид. В равнинной части зарубежной Европы и в Европейской части России, включая Северный Урал, *F. picea* встречается только на верховых болотах. В горах Европы (включая горы Крыма), на Кавказе, Южном Урале и на Алтае он населяет горные луга. А на территории от Средней Волги до Приморского края — это эвритопный вид, обитающий в самых различных стациях.

Гнезда имеют различную конструкцию в зависимости от характера биотопа. На болотах гнездо сооружается из сухих стеблей сфагнума в высоких моховых кочках и иногда имеет сверху покровный слой из хвои и других мелких растительных остатков. Семьи зимуют в наиболее крупных муравейниках, в камерах, расположенных выше уровня воды, расселяясь на лето и во временные гнезда. В сухих сибирских лесах гнезда в древесных остатках, под камнями и почвенные с небольшими кратерами. На полянах с густым травостоем *F. picea* строит и наземный купол гнезда диаметром до 20 см и высотой до 10 см, используя для этого почву с включениями хвои, стеблей травы и других органических остатков. Подземная часть такого гнезда уходит в почву до глубины 40 см. В степных районах преобладают секционные гнезда, но возможны и гнезда-капсулы с куполом высотой до 5 см и диаметром 15–25 см.

Питание смешанное. Герпетобионт-зоонекрофаг, состоящий также в трофобиозе с тлями, цикадками, щитовками. Кормовой участок семьи не охраняется, фуражиры действуют на территории как одиночные охотники, нередко похищая добычу у фуражиров других видов. *F. picea* принадлежит к горизонтальному хронологическому герпетокомплексу. В МАМ участвует

как подчиненный вид, являясь, в частности, одним из сопутствующих видов облигатного доминанта *F. uralensis*.

Семьи полигинные, насчитывающие на болотах до 3500 особей, в лесных и степных биотопах — в гнездах без наземного купола 100-200, а в гнездах-капсулах около 1000 особей. Число оплодотворенных самок в гнездах летом невелико (1–5), но на зимовку молодые самки собираются и зимуют в одном гнезде, где их число может превышать 120.

В норме одна яйцекладка в конце апреля — первой половине мая. Расплод — с мая по начало сентября. Лет крылатых в августе — сентябре. Самки *F. picea* основывают новые семьи самостоятельно. Данный вид является одним из основных видов-хозяев, используемых муравьями *Formica* s. str., *Coptoformica*, а также черноголовым муравьем *F. uralensis* для основания новых семей путем временного социального паразитизма.

***Formica gagatoides* Ruzsky, 1904**

Полярный муравей

Единственный транспалеарктический приполярный вид в подсемействе Formicinae. На равнине от Британских островов до Камчатки в зоне севернее 60° с. ш., включая лесотундру. На юге Сибири в горах (Алтай, Саяны, Яблоневоый хребет) Кунашир, вершина вулкана Тяти. Горы Японии. Возможно, горные популяции из Южной Сибири, Курильских островов и Японии относятся к близкому виду *F. kozlovi* Dlussky, описанному из Тибета и Монголии. Не исключено, однако, что незначительные различия этих видов — результат слабо изученной географической изменчивости, и *F. kozlovi* — является младшим синонимом *F. gagatoides*.

Обитатель хвойных лесов, в Сибири преимущественно лиственничников, зарастающих вырубков, сфагновых болот. На Алтае — обычный вид в горных тундрах.

Герпетобионт-зоонекрофаг. Собирает также падь тлей. Гнезда в почве без наземных построек, в моховых кочках, пнях и в лежащей мертвой древесине. Полярный муравей использует поверхностные тоннели, а в сырых местах сооружает солярии для расплода. Кормовой участок не охраняется.

Семьи небольшие, до 1000 особей. В *многовидовых ассоциациях муравейников* таежной зоны *F. gagatoides* обычно в роли инфлюента, но в лесотундре, где ассоциация включает лишь 2 вида (*F. gagatoides* и *Leptothorax acervorum*), становится доминирующим видом. Лёт крылатых на Кольском полуострове в августе — сентябре. Оплодотворенные самки самостоятельно основывают новые семьи.

***Formica japonica* Motschoulsky, 1866**

Приморский и Хабаровский края, Сахалин, Курильские острова, Северо-восточный Китай, Корейский полуостров, Япония.

В Приморском крае предпочитает открытые местообитания, поселяясь на лесных опушках и полянах, на лугах и остепненных участках. Гнезда чаще всего с земляными куполами, иногда селится в мертвой древесине. Крупные гнезда имеют земляной купол до 1 м в диаметре, подземные ходы идут на глубину до 1,5 м. Население таких гнезд достигает 9000 особей. Иногда образует небольшие колонии из нескольких гнезд.

Герпетобионт-зоонекрофаг, также собирает падь тлей. Кормовой участок не охраняется.

Лёт крылатых в июле – августе. Самки основывают новые семьи самостоятельно.

***Formica rufibarbis* Fabricius, 1793**

Краснощекий муравей

Европейско-Западносибирский вид. В России он распространен в зоне смешанных лесов, в лесостепной и степной зонах, проникая в Западную Сибирь (до Иртыша). Гнезда по опушкам и на полянах лиственных и смешанных насаждений, приурочены к более влажным биотопам, нежели *F. cunicularia*. Гнезда почвенные, небольшие, обычно без наземного купола, глубиной до 1 м. Вокруг гнездового выхода часто образуется кратер.

Герпетобионт-зоонекрофаг, собирает пищу преимущественно на поверхности почвы. Использует падь тлей, не охраняя их колоний. Кормовой участок не охраняется. Фуражиры одиночные. В МАМ – инфлюент.

Размер семьи до 500 особей. Лёт крылатых в июле – августе. Самки основывают муравейники самостоятельно.

***Formica cunicularia* Latreille, 1798**

Прыткий муравей

Европейский вид, распространенный от Северной Испании до Поволжья, а также в горах Крыма и Кавказа. Гнезда в хорошо прогреваемых местах – на полянах, по опушкам, на вырубках, на склонах южной экспозиции. Гнезда могут быть двух типов: секционные и гнезда-капсулы. Первый тип гнезд преобладает в хорошо прогреваемых местах, второй – в мезофитных стациях. Тип гнезда может меняться и в зависимости от состава многовидовой ассоциации, в которую входит конкретный муравейник. Секционное гнездо *F. cunicularia* не имеет наземной части, его ходы и камеры уходят в почву на глубину до 1,5 м. Гнездо-капсула имеет наземный купол, диаметром до 100 см и высотой до 30 см. Обычно эти размеры составляют 40–60 и 15–20 см соответственно. Купол земляной. В его верхней части находятся 1–3 крупные центральные камеры, в которых в дневные часы муравьи содержат расплод. Они соединены с расположенными ниже камерами и ходами, уходящими в почву до 1,0–1,5 м. Активной терморегуляции в гнезде нет. Муравьи оптимизируют условия развития расплода, перемещая его в пределах гнезда.

Герпетобионт-зоонекрофаг. Активно охотится на живых насекомых. Собирает падь тлей, но в большинстве ситуаций не охраняет их колоний. Кормовой участок секционного гнезда не охраняется, и фуражиры ведут на нем одиночную охоту, хотя вблизи гнезда возможна активация рабочих на крупную добычу или источник углеводной пищи. Семьи, обитающие в гнездах-капсулах, имеют охраняемую территорию с нейтральными зонами между территориями соседних гнезд. Появляется также и вторичное деление территории с индивидуальными поисковыми участками фуражиров. Прыткий муравей входит в состав горизонтального герпетокомплекса и является факультативным доминантом в многовидовых ассоциациях муравейников. В лесостепных и степных ландшафтах Сибири он в качестве

субдоминанта входит в число сопутствующих видов лугового муравья *F. pratensis*.

В секционном гнезде обитает около 500, до 1000 муравьев, семьи моногинные. Население гнезда-капсулы больше — до 5000–7000 особей, возможно наличие нескольких яйцекладущих самок. Надсемейные структуры у *F. cunicularia* не описаны.

Лёт крылатых в различных регионах от середины июля до середины августа. Самки основывают муравейники самостоятельно. Возможна социотомия.

***Formica glauca* Ruzsky, 1896**

Степной муравей

Степной и лесостепной вид, распространенный от Болгарии до Байкала. По биологии, питанию, типам гнезд и роли в многовидовых сообществах муравьев сходен с *F. cunicularia*.

***Formica cinerea* Mayr, 1853**

Серый песчаный муравей

Европейско-Западносибирский вид, связанный в лесной зоне с сухими песчаными почвами. Заселяет сосновые молодняки, опушки, поляны, разреженные древостои. В северных областях Украины переходит в дубравы. Гнезда почвенные, секционные, с развитой системой ходов и камер в поверхностном слое. Гнездовые ходы проникают в почву до 1,0–1,2 м. Отдельные секции связаны между собой тоннелями и заглубленными в почву дорогами. Секции располагаются очень компактно, образуя практически сплошное поселение.

Питание смешанное. Герпетобионт-зоофаг. Серый песчаный муравей — активный хищник, но менее агрессивный, нежели близкий к нему *F. imitans*. Эффективно защищает молодняки и средневозрастные сосняки на песчаных почвах от хвоегрызущих вредителей и способствует повышению биологической устойчивости насаждений. Имеет развитые формы трофобиоза с тлями. Кормовой участок отдельного гнезда не охраняется, но имеется общая охраняемая территория поселения, если оно достаточно мощное. При фуражировке используются система мобилизации и самомобилизация фуражиров. Может формировать постоянные дороги. Размеры кормового участка поселения может достигать нескольких гектар. Вид относится в полиярусному хронологическому комплексу и при обитании в форме первичной федерации является доминантом в МАМ. Малочисленные семьи в односекционных гнездах являются инфлюентами.

Семьи полигинные, население одной секции в среднем около 8000 особей. Развитые семьи переходят к поликалии с расплодными гнездами (ПЛК₂), которые в оптимальных условиях формируют первичные федерации, численность населения которых может достигать 1 млн. особей. В лесах севернее 56° с.ш. этот вид обитает небольшими семьями, часто в односекционных гнездах.

Лёт крылатых в июне — июле. Самки основывают новые семьи самостоятельно.

***Formica imitans* Ruzsky, 1902**

Красногрудый песчаный муравей

Степной вид. Распространен от среднего течения Днепра до р. Урал. Северная граница ареала проходит около 53° с.ш. Характерный обитатель степи, молодых и изреженных сосняков (с полнотой до 0,3–0,4) на песчаных, хорошо прогреваемых, почвах с редким травостоем. Во взрослых насаждениях встречается только по просекам, проложенным с севера на юг. Гнезда сходны с таковыми *F. cinerea*, в отличие от последнего муравья *F. imitans* часто сооружают на своем кормовом участке у комлей сосен небольшие вспомогательные гнезда из сосновой хвои. Возможны небольшие, из нескольких секций гнезда, а также масштабные поселения с сотнями выходов, занимающие до 0,5 га. Активной терморегуляции в гнездах *F. imitans* нет.

Питание смешанное. Герпетобионт. Активный хищник, истребляющий различных насекомых и эффективно защищающий сосновые насаждения от повреждений хвоегрызущими вредителями. Имеет развитые формы трофобиоза с тлями. Семьи *F. imitans* владеют большими кормовыми участками. В крупном поселении кормовой участок охраняется и может охватывать более 10 га леса. Относится к полярусному хорологическому комплексу.

Семьи полигинные, в оптимальных условиях развиваются в ПЛК₂ и образуют первичные федерации, насчитывающие несколько миллионов особей. В этой форме организации *F. imitans* становится доминантом в многовидовой ассоциации муравейников.

Лёт крылатых в июне – июле. Самки основывают новые гнезда самостоятельно, при этом возможно объединение нескольких самок в одном гнезде. Растущая семья принимает новых дополнительных самок.

***Formica subpilosa* Ruzsky, 1902**

Тугайный муравей

Равнинные районы Туркмении, Узбекистана, Южного Казахстана и Северного Афганистана. В РФ вдоль северного и западного побережья Каспийского моря в Астраханской области и Дагестане.

Несмотря на то, что ареал *F. subpilosa* охватывает зону пустынь, в настоящих пустынях этот вид не встречается. Он обитает лишь в тугаях по долинам рек и в старых оазисах. В оазисах тугайный муравей – характерный элемент фауны орошаемых земель, где он встречается в садах, на межах полей и по обочинам дорог. На вновь орошаемых землях *F. subpilosa* поселяется лишь тогда, когда засоленность почвы достигает минимума.

Герпетобионт-зоонекрофаг. В тугаях посещает колонии тлей на ивах, в оазисах – на плодовых деревьях и на верблюжьей колючке. Гнезда подземные, без наземных построек. Лёт крылатых на севере ареала в середине июля, а на юге – в конце мая – начале июня. Самки основывают новые семьи самостоятельно.

***Formica clarissima* Emery, 1925**

= *F. subpilosa ruzskyi* Dlussky, 1965

Юг Сибири и Хабаровский край, Монголия, Тибет, Северный Китай.

В нижнем течении Уссури и на среднем Амуре обитает на песчаных пойменных участках. Гнезда подземные, с многочисленными входами, без наземных построек. В питании преобладают мелкие насекомые с мягкими покровами. Интенсивно посещают колонии тлей. В Хабаровском крае лёт крылатых в июле, в Туве — в конце июля — августе.

***Formica gagates* Latreille, 1798**

Южная и Средняя Европа, в РФ — Ростовская область, Краснодарский край.

Обитает в широколиственный лесах. Гнезда в почве, без наземных построек. Лёт крылатых в Крыму в июне — июле. Самки основывают новые семьи самостоятельно.

***Formica uralensis* Ruzsky, 1895**

Черноголовый муравей

Транспалеарктический вид, распространенный от Северной Европы до Приморья. На равнинах Европы и на севере Урала он встречается почти исключительно на верховых болотах. В Южной Сибири, Северном Казахстане, Северной Монголии и в Приморье — это эвритопный вид, обитающий по опушкам сосняков и лиственничников, в остепненных сосняках и березняках, в степи, изредка на заливных лугах и на влажных торфяниках.

Гнездо *F. uralensis* габитуально похоже на гнезда *Formica* s. str. Оно имеет наземный купол с внутренним конусом и гнездовой вал. Покровный слой купола состоит из сильно измельченного растительного материала. Внутренний конус с крупными камерами для расплода сложен из длинных тонких веточек. Гнезда на болотах из-за близости воды целиком размещаются в кочках и имеют слабо развитый гнездовой вал. В других биотопах подземные ходы и камеры уходят вниз до 50–100 см, а ширина гнездового вала может превышать диаметр купола. Размер гнезд первогодков: $d \approx 30$ см, $h = 15–20$ см. Старые гнезда диаметром 50–70 см и высотой до 30 см. Наиболее крупные гнезда имеют вал диаметром до 200 см и общую высоту около 50 см. Характерна поликалия. Помимо основного гнезда *F. uralensis* сооружают в степях Южной Сибири и летние вспомогательные гнезда, по 2–3 гнезда на один основной муравейник. На торфяных болотах Европы муравьи *F. uralensis* строят на кормовом участке много «микрогнезд» диаметром 8–13 см и высотой 5–7 см. Эти микрогнезда существуют только летом. Обычно каждый год их строят на новых местах, но иногда повторно используются старые микрогнезда.

Особенностью *F. uralensis* является сооружение ими на болотах маленьких зимовочных гнезд, рассредоточенных вокруг основного. Семья зимует в таких гнездах небольшими группами, обычно содержащими самок. После зимовки эти группы вновь объединяются в основном (летнем) гнезде. В лесных биотопах наблюдается и *полигомия* с регулярной сменой крупных летних и зимних гнезд. При этом глубина зимовочных гнезд до 1 м.

Активный герпетобионт-зоофаг. Имеет развитые формы трофобиоза, разводя тлей на небольших деревьях, кустарниках и травянистых растениях. Кормовой участок охраняется. Имеются постоянные поверхностные или слегка заглубленные в почву дороги длиной до 40 м (обычно 10–20 м), веду-

щие к вспомогательным или зимовочным гнездам и к колониям тлей. Вторичное деление территории неполное. Возможна мобилизация с использованием следовых феромонов и приводом небольших групп фуражиров разведчиками. Облигатный доминант в многовидовой ассоциации муравейников. В Европейской части ареала не выдерживает конкуренции других облигатных доминантов (*Formica* s. str.) и, как правило, вытесняется ими на болота

Семьи в большей части ареала полигинные, самки составляют до 4% от общего числа взрослых особей в семье. Муравейники чаще одиночные, но в благоприятных условиях формирует надсемейные структуры. Достоверных данных по размерам семьи нет. Размеры гнезд, сильно различаются в зависимости от региона, топических условий и статуса муравейников. Во взрослом гнезде обитает от нескольких тысяч до нескольких сот тысяч особей.

Лёт крылатых особей в июле – августе. Новые семьи образуются двумя путями: временного социального паразитизма (на *F. picea*) и социтомии.

Подрод *Raptiformica* Forel, 1913

***Formica sanguinea* Latreille, 1798**

Кровавый муравей-рабовладелец

Транспалеарктический вид, распространенный от Западной Европы до Японии и Северной Кореи. Северная граница распространения проходит несколько южнее полярного круга (60° с.ш.). Теплолюбивый вид, заселяющий опушки, редины, прогалины, хорошо освещаемые солнцем и без густого травостоя. Обитающая без помощников семья *F. sanguinea* сооружает гнездо-капсулу с небольшим наземным куполом с использованием мелких растительных частиц. Внутреннего конуса такое гнездо не имеет. Форма и материал наземной части муравейника смешанных семей во многом зависит от вида-помощника. Нередко небольшие гнезда *F. sanguinea* сооружаются на основе частично погруженной в почву отмершей древесины или же под камнями. Для этого вида характерна полидомия: наличие зимнего и летнего гнезд, находящихся в контрастных микробиотопах.

Герпетобионт-зоофаг. Активный энтомофаг, использующий одиночную и групповую формы охоты. Муравьи собирают также трупы насекомых и падь сосущих насекомых. Вид является факультативным «рабовладельцем» и использует в качестве помощников рабочих других видов. Похищая чужих куколок (*куколочный паразитизм*), *F. sanguinea* перераспределяют накопленные другими муравьями ресурсы в свою пользу, что обеспечивает успешное существование семей данного вида при низких уровнях численности. Кормовой участок охраняемый. Постоянных кормовых дорог нет, но имеются постоянные маршруты к колониям тлей. Ради куколок рабочих особей *F. sanguinea* регулярно совершают набеги на гнезда *Serviformica*, но могут нападать с этой же целью на небольшие муравейники рыжих лесных муравьев и муравьев *Coptoformica*. Чаще других в качестве «рабов» используют *F. fusca*, но также отмечены *F. lemani*, *F. japonica*, *F. picea*, *F. rufibarbis* и *F. cunicularia*. Иногда объектами ограбления могут стать и другие, более слабые семьи своего же вида. Используемая муравьями территория включает ближнюю зону собственно фуражировки и зону, в которой рабовладель-

цы добывают только куколок. В результате набегов на чужие гнезда в гнездо *F. sanguinea* поступают не только куколки, из которых впоследствии выходят рабочие-помощники. Фуражиры приносят из разоренных гнезд личинок, убитых рабочих и крылатых особей. Тем не менее, набеги обычно не приводят к гибели подвергнувшихся нападению муравейников, которые через некоторое время восстанавливаются и могут снова стать объектом атаки. В стабильных условиях одна семья *F. sanguinea* имеет определенное число постоянных гнезд-доноров, с которых она периодически собирает «дань».

Размер семьи с рабочими-помощниками обычно невелик. В подросших семьях, обитающих уже без помощников, может быть более 7–8 тысяч особей, максимальная оценка — до 20000. Для таких семей отмечены случаи социотомии и формирования колоний.

Лёт крылатых с середины июня до конца июля. Молодые самки основывают свои семьи самостоятельно, выводя рабочих *минимов*, которые обеспечивают новую семью пищей. Набеги на гнезда других видов *F. sanguinea* начинаются только после появления в их муравейнике достаточного числа рабочих нормального размера.

Подрод *Coptoformica* Müller, 1923

Тонкоголовые муравьи

Наиболее мелкие представители рода. Рабочие двуцветные с характерно суженной сверху головой и вогнутым затылочным краем. Эти муравьи вырезают фрагменты стеблей и листьев злаков, других травянистых растений, талломов лишайников и используют их в качестве строительного материала, что является спецификой данного подрода. Тоннели и постоянные дороги на кормовых участках *Coptoformica*, как правило, отсутствуют, что также отличает этих муравьёв от других *Formica*. Муравьи *Coptoformica* — обитатели опушек, полей, лугов, болот, где нередко образуют крупные компактные поселения. На юге ареала они смещаются в менее прогреваемые биотопы — под полог леса и на опушки северной экспозиции.

***Formica exsecta* Nylander, 1846**

Обыкновенный тонкоголовый муравей

Транспалеарктический бореальный вид. Указания на нахождение в Приморском крае (Кузнецов-Угамский, 1928; Длусский, 1967) следует относить к другим видам. В Японии *F. exsecta* замещается близким *F. fukaii* Wheeler, 1914. Возможно нахождение этого вида на Курильских островах и на Сахалине.

Гнездо-капсула. Основу наземной части гнезда составляет кратер из плотной почвы, вынесенной наружу при рытье подземных ходов и камер. Внешняя сторона кратера образует гнездовой вал, размер которого увеличивается с возрастом муравейника. Сверху купол защищен мягким покровным слоем из мелких растительных частиц. Помимо фрагментов стеблей злаков и осоки, также используются хвоя, измельченные лишайники, мелкие камешки и другой материал. Под покровным слоем купола располагаются одна или несколько больших расплодных камер с мягкой выстилкой, на которой содержатся личинки и куколки. Подземная часть гнезда состоит из несколь-

ких почти вертикальных ходов с прилегающими к ним камерами, уходящими в почву до глубины 1,2–1,5 м. Максимальные размеры купола: диаметр — до 150 см, высота гнезда — до 70 см; средние размеры — соответственно, 60 и 30 см.

Герпетобионт-зоофаг. Активно охотится на различных беспозвоночных с применением групповых форм овладения и транспортировки добычи. Реализует развитые формы трофобиоза с тлями, обитающими на деревьях, кустарниках и травах. Тли зимуют в гнездах муравьев. Кормовой участок охраняемый. В комплексах *F. exsecta* происходит четкое разделение территории на области гнездования и фуражировки. В крупных комплексах из области гнездования формируются мощные потоки фуражиров, направленные на периферию кормового участка.

Молодые одиночные муравейники *F. exsecta* моногинные с населением до 5000 имаго. Растущие семьи и семьи, оставшиеся без самки, могут принимать дополнительных оплодотворенных самок, после чего муравейник становится полигинным (вторичная полигиния). Размер семьи при этом возрастает в десятки раз (>100000), появляется возможность социотомии — почкования и фрагментации. При полигинии *F. exsecta* формирует федерированные комплексы, включающие до 200 и более жилых гнезд. Летом сооружается также большое число мелких вспомогательных гнезд, часть которых впоследствии может быть преобразована в жилые гнезда. Облигатный доминант в МАМ, *F. exsecta* относится к комплексу полиарусных видов.

Лёт крылатых с середины июля до начала сентября. Новые семьи — путем временного социального паразитизма на *Serviformica*, а также социотомией полигинных семей.

***Formica pressilabris* Nylander, 1846**

Малый тонкоголовый муравей

= *F. rufomaculata* Ruzsky, 1902

Данный вид, как он понимается современными авторами (Seifert, 2002; Czechowski et al., 2002), имеет разорванный ареал — Центральная и Восточная Европа до Южного Урала и юг Дальнего Востока. Скорее всего, дальневосточные популяции относятся к самостоятельному виду, ранее определяемому как *F. rufomaculata* Ruzsky (Длусский, 1967; Купянская, 1990).

В Европе *F. pressilabris* обитает в южной тайге, смешанных лесах и в лесостепи, а в Приморском крае — на полянах и опушках широколиственных лесов. Гнездо-капсула, почвенное с покровным слоем из мелких травянистых частиц, напоминающее гнездо *F. exsecta*, но обычно меньших размеров. Диаметр гнезд не превышает 40 см, подземные ходы до 110 см.

Герпетобионт-зоофаг. Охотится на различных мелких насекомых. Имеет развитые формы трофобиоза с тлями. Кормовой участок небольшой, но охраняемый.

Семьи, как правило, моногинные. Численность одиночной семьи до 3000 особей. Обычны одиночные гнезда, но встречаются и колонии полигинных семей.

Лёт крылатых в июне на юге ареала и с конца июля по начало сентября в северной его части в Европе и в Приморском крае.

***Formica foreli* Emery, 1909**

Средняя и Южная Европа, Кавказ. Морфологически и по образу жизни вид сходен с *F. pressilabris*. Гнездо-капсула с диаметром купола до 80 см. Обычны одиночные гнезда, но отмечены колонии из 10–30 гнёзд с общей охраняемой территорией.

Лёт крылатых в конце июля – начале августа.

***Formica forsslundi* Lohmander, 1949**

= *F. brunneonitida* Dlussky, 1964

Транспалеарктический вид. В Сибири, Приморском крае и в Монголии приурочен к степным и лесостепным местообитаниям. В Европе обитает исключительно на верховых болотах вместе с *F. picea* и *F. uralensis*. На болотах строит гнезда на моховых кочках. Гнездо – капсула, с округлым куполом диаметром до 70 см. В качестве строительного материала муравьи активно используют частицы мха.

Герпетобионт-зоофаг. Охотится на различных мелких насекомых. Имеет развитые формы трофобиоза с тлями. Кормовой участок частично охраняется. Является облигатным доминантом в МАМ.

Размер семьи до 15000 особей. На болотах образует разреженные поселения из одиночных муравейников. Лёт крылатых в июле – августе.

***Formica nemoralis* Dlussky, 1964**

Вид был описан по самцам и рабочим из трех семей, найденных в Воронежском заповеднике (Длусский, 1964). Внешне рабочие особи и гнезда *F. nemoralis* очень похожи на *F. exsecta*, но эти виды надежно отличаются по половым особям. Самцы *F. nemoralis* значительно меньше (длина груди 2,1 – 2,4 мм, тогда как у *F. exsecta* 2,3 – 3,1 мм) и не имеют отстоящих волосков на глазах.

***Formica pisarskii* Dlussky, 1964**

Монголия, Юг Якутии, Читинская область. Поселяется на опушках, лесных полянах и по обочинам лесных дорог, а также в остепненных участках. Гнезда-капсула, земляное, уплощенное, с покровным слоем из мелкого растительного материала. Диаметр гнездового вала до 3 м, высота купола до 10 см. Глубина проникновения ходов и камер – 50–60 см.

Герпетобионт-зоофаг. Имеет развитые формы трофобиоза с тлями. Кормовой участок частично охраняется.

Семьи моногинные и полигинные. Преобладают одиночные гнезда, но отмечены и агрегации муравейников с расстоянием между гнездами 0,5–2,0 м.

Лёт крылатых особей в августе.

***Formica manchu* Wheeler, 1929**

= *F. longiceps* Dlussky, 1964

= *F. dluskyi* Bolton, 1995

Юг Восточной Сибири и Дальнего Востока, Монголия, Северный Китай.

В Хабаровском крае и Амурской области обитает на открытых полянах с густой травой. Гнезда с небольшими (диаметр 50 см, высота 30 см) куполами из растительных частиц, часто располагаются группами. Охотятся на различных насекомых и посещают колонии тлей. Крылатых особей находили в гнездах в конце августа.

***Formica suecica* Adlerz, 1902**

Фенноскандия, Эстония и Северо-запад европейской части России.

Экология этого вида слабо изучена. Гнезда диаметром купола до 90 см, обычно располагаются у пней, упавших стволов деревьев или камней. Отличаются от *F. exsecta* тем, что материал куполов уложен более рыхло. Лёт крылатых в июле, августе.

П.4. СЛОВАРЬ МИРМЕКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Захаров А.А., Гороховская Е.А.

Агрегация гнездовая — локальная группировка гнезд, образующих общий *гнездовой вал*.

Активация фуражиров — общая активизация фуражировочной деятельности *семьи* или части ее фуражиров при поступлении в гнездо информации о наличии на кормовом участке крупной (массовой) добычи или же при угрозе муравейнику.

Бинарное деление — форма *социотомии*, при которой *семья* или ее часть (*клан, колонна*) делятся на две примерно равные части, которые после разделения могут быстро обособиться.

Вид-мишень — вид (обычно вредитель), являющийся непосредственным объектом контролирующих воздействий (борьбы) со стороны человека.

Вид-хозяин — вид муравьев, *семьи* которого используются другими видами муравьев-социальных паразитов для основания *семьи* или для постоянного обитания.

Вид-доминант — вид, *семьи* которого контролируют территорию *многовидовой ассоциации муравейников (МММ)*, определяют пространственное распределение, численность и режим активности подчиненных видов.

Вид-инфлюент — вид, занимающий подчиненное место в *многовидовой ассоциации муравейников*.

Вид-субдоминант — вид, занимающий вторую ступень в иерархии конкретной *многовидовой ассоциации муравейников*.

Внутренний конус гнезда (муравейника) — центральная часть купола гнезда рыжих лесных муравьев из крупного строительного материала, место поддержания стабильного температурного режима в период выращивания расплода.

Вторичное деление территории — разделение *кормового участка* муравейника на индивидуальные (элементарные) поисковые участки, обслуживаемые отдельными фуражиром или их небольшими группами.

Гнезда муравьев

— **буферные** — *вспомогательные гнезда*, сооружаемые между *муравейниками-доминантами* при формировании *вторичных федераций*.

— **вспомогательные** — небольшие временные гнезда, служащие для использования *кормового участка (павильоны, кормовые почки)* или поддержания связей между муравейниками (*буферные гнезда*).

— **жилые (основные)** — гнезда с постоянным населением, обычно многолетние.

— **зимние** — гнезда, используемые только для зимовки (при *полидомии*).

— **кормовые (кормовые почки, ПК)** — временные (сезонные) или многолетние гнезда, местонахождение *кланов рабочих*, преимущественно фуражиров, не содержащие яйцекладущих самок и расплода и используемые при *поликалии* для обеспечения *семьи* пищей.

— **летние** — гнезда, используемые *семьей* муравьев только летом (при *полидомии*).

- **расплодные** — гнезда, в которых выращивается основной расплод *семьи* (при *поликалии с расплодными гнездами*).
- **фрагментанты** — вторичные гнезда, сооружаемые муравьями при *фрагментации муравейника*.
- Гнездо-капсула** — гнездо, частично или целиком локализованное в наземном куполе или в капсуле в кроне или в полости внутри ствола дерева.
- Гнездо секционное (кластерное гнездо, модульное гнездо)** — гнездо, состоящее из повторяющихся модулей — секций, имеющих стереотипные конструкцию и размеры.
- Гнездо центральное** — при *поликалии* — основное, более крупное гнездо, в котором содержатся яйцекладущие самки, яйца и личинки.
- Гнездовой вал** — часть гнезда, имеющего наземный купол, которая служит основанием купола и окружает его. Состоит в основном из поднятых на поверхность при рытье подземных ходов и камер частиц почвы. Может быть с жилыми камерами и без них.
- Гнездовой двор** — прилегающая в гнезду территория, на которой у крупных муравейников происходит формирование потоков фуражиров (дорог). Обычно лишен растительности.
- Гнездовой запах (запах семьи)** — специфический запах гнезда, служащий основой для разделения особей одного вида на «своих» и «чужих».
- Гнездовой кратер** — оформленный в виде кратера различных размеров и пропорций выход из *жилого гнезда* (секции), не имеющего наземного купола.
- Гнездовой купол** — наземный купол гнезда.
- Диада (ДД)** — два синхронно растущих муравейника, связанных устойчивыми в ряду лет интенсивными обменами.
- Динамическая плотность особей** — интенсивность посещения муравьями единицы площади в единицу времени (особь/ дм² × мин.).
- Доминант облигатный** — вид, который может участвовать в *многовидовой ассоциации муравейников (МММ)* только как доминант и исчезает из сообщества, если по своим данным его конкретная локальная популяция не в состоянии удержаться в этом качестве.
- Доминант факультативный** — вид, который играет роль субдоминанта в полных *многовидовых ассоциациях муравейников с облигатным доминантом*, но при отсутствии такого, занимает его место.
- Дороги муравьев**
 - **кормовые** (фуражировочные) — постоянные или временные дороги, ведущие к источникам пищи.
 - **мобилизационные** — разовые маршруты, по которым производится мобилизация фуражиров в конкретное место (направляющие дороги) или зону фуражировки (векторные дороги).
 - **обменные** — дороги в поликалических и в надсемейных структурах, связывающие гнезда, входящие в одну систему.
 - **обменно-кормовые** — используются как для обменов, так и для организации фуражировки.
 - **экспресс-дороги** (магистральные) — поверхностные или заглубленные в почву дороги, служащие для ускоренной мобилизации и организации эстафетной транспортировки добычи.

- Дочерняя семья (дочерний муравейник)** — семья, образованная почкованием материнской семьи.
- Заказник мирмекологический** — заказник, созданный для охраны муравьев.
- Иерархия видов** — деление разных видов, входящих в *многовидовую ассоциацию муравейников на доминантов, субдоминантов и инфлюэнтов*.
- Искусственный отводок** — часть муравейника (*семьи*), взятая для переселения.
- Камера для тлей (трофобионтов)** — специальное помещение, сооружаемое муравьями для содержания колоний тлей или других трофобионтов на побегах и корнях растений.
- Квазиколония (ККН)** — временная надсемейная структура, возникающая при *фрагментации семей-плеяд*. ККН прекращает свое существование по завершении процесса реинтеграции *фрагментантов*.
- Квазифедерация** — кратковременное (от нескольких недель до 2–3 месяцев) объединение нескольких взрослых муравейников, спонтанно возникающее в периоды максимальной миграционной активности муравьев.
- Клан** — иерархически организованная группировка индивидуального взаимодействия рабочих, занятых в *сфере обеспечения*.
- Колония** — временное надсемейное образование, возникающее в процессе *социотомии материнской семьи*.
- **настоящая (КН)** — возникает путем *почкования* объединения *материнской* и *дочерних семей*, которые поддерживают лояльные отношения регулярными обменами.
 - **эфемерная (КЭ)** — возникает в процессе *бинарного деления одиантной семьи*. Такая колония всегда включает лишь два муравейника: первичный и вторичный.
- Колонна** — система, состоящая из нескольких пространственно разобщенных кланов рабочих с общей *репродуктивной сферой* и занимающая в гнезде отдельный *сектор* или отдельную *секцию*.
- Комплекс муравейников (гнезд)** — группа муравейников одного вида, *кормовые участки* которых, соприкасаясь, образуют территориальный континуум.
- Кормовой участок** — участок, используемый муравьями для добычи пищи.
- Материнская семья (материнский муравейник)** — семья, выделившаяся из своего состава *дочернюю семью*.
- Метапопуляция/метакомплекс** — агрегация комплексов муравейников одного вида, между которыми может происходить периодический обмен генетическим материалом.
- Мирмекология** — наука, посвященная изучению муравьев.
- Мирмекофаги** — животные, специализирующиеся на питании муравьями.
- Мирмекофауна** — фауна муравьев.
- Мирмекофилы** — беспозвоночные, облигатно или факультативно обитающие в муравейниках, сожители муравьев.
- Мирмекофиты** (мирмекофитные растения) — растения, используемые муравьями в качестве гнезд и/или как источник корма.
- Мирмекохоры** — растения, семенные зачатки (диаспоры) которых переносятся муравьями.

- Многовидовая ассоциация муравейников (МММ)** — территориальная иерархическая группировка муравейников разных видов, обладающая устойчивой пространственно-функциональной структурой. Структурная ячейка МСМ.
- Многовидовое сообщество муравьев (МСМ)** — семьи разных видов, обитающие на совместно используемой территории, которые связаны пространственно-функциональными отношениями.
- Моногиния** — наличие в семье одной яйцекладущей самки.
- Монокалия** — постоянное обитание семьи в одном гнезде.
- Муравейник** — гнездо муравьев вместе с его обитателями.
- **материнский (материнская семья)** — муравейник, выделившийся путем почкования *отводок* (дочернюю семью).
- **маточный** — муравейник, из которого взят искусственный *отводок*.
- Муравейник-доминант** — наиболее крупный муравейник, выполняющий регуляторные функции в пределах всей надсемейной структуры (монодоминантность) или ее части (полидоминантность). Может быть основателем надсемейной структуры (первичный доминант) или стать доминантом в ходе ее развития (вторичный доминант).
- Муравьи-теплоносцы** — рабочие, греющиеся и аккумулирующие солнечное тепло на поверхности купола гнезда в период весеннего разогрева гнезд или при похолоданиях.
- Нейтральная зона** — зона между охраняемыми территориями семей или федераций, не посещаемая фуражирами из этих конкурирующих семей (федераций).
- Номосоциальные насекомые** (номосоциальная стадия) — насекомые, семьи которых характеризуются полным разделением репродуктивной сферы и сферы обеспечения и непрерывным развитием без этапов распада и ресоциализации; существование их семьи не ограничено сроками жизни репродуктивных особей.
- Носильщики** — внегнездовые рабочие, занятые переносом расплода, внутригнездовых рабочих или самок между муравейниками.
- Обмены** — форма организованной миграции особей внутри поселения муравьев, в результате которой происходит перемещение расплода и/или имаго между муравейниками или колоннами одного муравейника.
- Одинарная семья (семья-колонна)** — семья с единой репродуктивной сферой и сферой обеспечения, разделенной на несколько кланов рабочих.
- Отводок (дочерний муравейник)** — гнездо, в котором обитает *дочерняя семья*.
- **кооперативный** — отводок, основанный в федерации совместными усилиями нескольких родственных семей.
- Охраняемая территория** (особи, семьи, сообщества) — участок обитания, активно защищаемый от посещения чужими особями своего вида или видов-конкурентов.
- Павильоны** — небольшие готовые или сооружаемые муравьями временные убежища на *кормовой* участке.
- Падь** (медвяная роса) — содержащие сахар экскреты тлей и других сосущих насекомых, находящихся в *трофобиозе* с муравьями.
- Плеометроз** — совместное основание новой семьи несколькими оплодотворенными самками одного вида.

- Плотность видовая муравьев** — число видов муравьев, отмеченных на площади 1 ар.
- Плотность населения гнезда** — среднее число особей на единицу объема гнезда (особь/дм³).
- Плотность поселения** — среднее число гнезд (секций) на единицу площади.
- Плотность территориальная** — среднее число муравьев на единицу территории, используемой муравейником, колонией, комплексом муравейников или многовидовой ассоциацией муравейников (суммарная плотность населения в МАМ).
- Плотность популяции** — среднее число особей на единицу площади.
- Покровный слой** — поверхностный слой купола муравейника *Formica* s. str., *F. uralensis* или *Coptoformica*, служащий для механической защиты и теплоизоляции гнезда.
- Полигиния** — наличие в семье нескольких яйцекладущих самок.
- Полидомия** — поочередное обитание одной семьи муравьев в одном из нескольких гнезд (например, в специальных «летнем» или «зимнем» гнездах).
- Поликалия** — одновременное обитание семьи муравьев (*формикария*) в нескольких гнездах, различающихся по своим функциям. См.: *центральное гнездо, расплодное гнездо, кормовое гнездо*.
- **простая (ПЛК)** — тип поликалии, при котором имеются *центральное* и обычно временные *кормовые гнезда*. Весь расплод семьи сосредоточен в центральном гнезде.
 - **с расплодными гнездами (ПЛК)** — тип поликалии с гнездами трех категорий: *центральным, расплодными и кормовыми*.
- Полиморфизм** — наличие в семье дискретных, морфологически отличных групп (каст) рабочих особей.
- Полисекционный муравейник (ПСМ)** — гнездо, состоящее из нескольких стереотипных секций.
- Полиэтизм** — выполнение особью в течение какого-то времени определенных функций; возрастной полиэтизм — при последовательной смене этих функций с возрастом, постоянный полиэтизм — при выполнении одной функции большую часть имагинальной жизни.
- Почкование** — образование нового социума насекомых с выделением из гнезда небольшой части общины. Приводит к *поликалии* или возникновению *настоящей колонии*.
- Разведчики** — *активные фуражиры*, занятые поиском источников пищи (полей созревших семян, крупной добычи, колоний тлей и т.п.), и мобилизующие на них *пассивных фуражиров*.
- Расплодные гнезда** — вспомогательные гнезда, используемые муравьями для выращивания молоди (при *поликалии ПЛК₂*).
- Реактивность муравьев на пищу** — способность муравьев переключаться на ставший массовым объект охоты (например, на определенный вид листогрызущих насекомых).
- Ресоциальные насекомые** (ресоциальная стадия) — зусоциальные насекомые, семьи которых характеризуется неполным разделением *репродуктивной сферы* и *сферы обеспечения*, ограничением срока существования семьи жизнью одного поколения репродуктивных особей и цикли-

- ческим повторением одиночной и семейной фаз существования вида (например, шмели, осы полисты).
- Самка-основательница** — молодая оплодотворенная самка, основывающая самостоятельно или в группе таких же самок (см. *плеометроз*) новую семью.
- Сборщики пади** — функциональная группа *пассивных фуражиров*, собирающих и доставляющих в муравейник *падь* сосущих насекомых, находящихся в *трофобиозе* с муравьями. В крупных семьях муравьев *Formica* сборщики дифференцируются на специализированные группы пастухов и носильщиков пади («транспортников»).
- Сектор гнездовой** — часть гнезда (купола) у муравьев *Formica* s. str., занимаемый одной колонной.
- Семья** — основная организационная форма существования эусоциальных насекомых. Состоит из репродуктивных (самки, самцы) и функционально бесплодных особей (рабочие).
- Семья-клан** — семья, *сфера обеспечения* которой состоит лишь из одного клана рабочих.
- Семья-плеяда (плеяда)** — координационная система колонн, обитающая в *полисекционном муравейнике (ПСМ)*. В плеяде полностью разделены *репродуктивная сфера* и *сфера обеспечения*, и поэтому колонны являются вполне жизнеспособными образованиями, способные к самостоятельному существованию.
- Смешанные семьи** — семьи, состоящие из особей двух и более видов муравьев.
- Социальный паразитизм у муравьев** — различные формы использования *семей* или рабочих особей других видов у муравьев. Имеет формы «куколочного» паразитизма у муравьев-«рабовладельцев», временного социального паразитизма у видов, самки которых не способны основывать новые семьи самостоятельно. Обязатно паразитические виды постоянно обитают в муравейниках *видов-хозяев*.
- Социотомия** — деление социальной структуры с сохранением или с формированием после деления в каждом из социумов прежнего уровня организации.
- Субдоминант** — вид, занимающий вторую иерархическую ступень в конкретной *многовидовой ассоциации муравейников*.
- Субсоциальные насекомые** (субсоциальный уровень) — насекомые, характеризующиеся развитыми формами заботы о потомстве и кооперацией, но без разделения функций репродукции и обеспечения.
- Суперколония** (supercolony) — см. *федерация*.
- Сфера обеспечения** — функциональная сфера *семьи* эусоциальных насекомых, связанная с снабжением семьи пищей, строительством гнезда, защитой гнезда и *кормового участка* и т. п. Включает социализированных рабочих разных функциональных групп.
- Сфера репродуктивная** — функциональная сфера *семьи* эусоциальных насекомых, непосредственно связанная с воспроизводством особей, включает яйцекладущих самок, расплод, муравьев свиты, няnek и несоциализированных молодых рабочих.
- Сферы функционирования** — две функционально выраженные *сферы* (*репродуктивная* и *обеспечения*), появляющиеся при переходе насекомых к

эусоциальности. Полное разделение сфер происходит у *номосоциальных насекомых*.

Трофаллаксис — обмен жидкой пищей между особями у социальных насекомых.

Трофобиоз — взаимовыгодные отношения между муравьями и выделяющими им падь насекомыми (тлями, щитовками, цикадками и др.).

Трофобионты — виды, участвующие в *трофобиозе*. Например: муравей-трофобионт *Lasius niger* и тля-трофобионт *Lachnus roboris*.

Федерация — постоянное полидоминантное надсемейное образование, состоящее из нескольких *настоящих колоний (КН)* и *плеяг* или из нескольких поликалических *семей (ПЛК₂)*, объединенных сетевой системой связей.

— **первичная (ФП)** — федерация, формирующаяся в процессе саморазвития *одинарной семьи*. Развитие ФП идет по схеме: монокалический муравейник → поликалическая система (ПЛК₁→ПЛК₂) → первичная федерация.

— **вторичная (ФВ)** — федерация, возникающая путем объединения уже имеющихся поликалических *одинарных семей* с расплодными гнездами — (ФВ). Или *настоящих колоний* и *плеяг* — (ФВ₂). Формируется в условиях перенаселения.

Фрагментация комплекса муравейников — распадение *комплекса муравейников* на изолированные друг от друга части. Происходит в процессе депрессии комплекса или в результате воздействия экзогенных факторов.

Фрагментация семьи — дезинтеграция *семьи* на части, соответствующие уже имеющимся в ней подсистемам (*колоннам*), которые сохраняют в процессе социотомии свою организованность и целостность.

Фуражиры — муравьи, занятые снабжением семьи пищей и/или строительным материалом для гнезда.

— **активные** — муравьи, ведущие самостоятельный поиск добычи. Могут мобилизовывать *фуражиров пассивных*.

— **пассивные** — муравьи, не способные к самостоятельному поиску добычи. Мобилизуются на нее *фуражирами активными*.

Эусоциальные насекомые — насекомые, сообщества которых характеризуются: совместным проживанием особей нескольких поколений, совместным выращиванием потомства и дифференцированным участием в производстве.

П.5. ТАКСЫ ДЛЯ ИСЧИСЛЕНИЯ РАЗМЕРА ВЗЫСКАНИЙ ЗА УЩЕРБ, ПРИЧИНЕННЫЙ ЛЕСНОМУ ФОНДУ И НЕ ВХОДЯЩИМ В ЛЕСНОЙ ФОНД ЛЕСАМ НАРУШЕНИЕМ ЛЕСНОГО ЗАКОНОДАТЕЛЬСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Таблица 5. Приложение к Постановлению Правительства Российской Федерации от 21 мая 2001 г. № 388

| Вид нарушения | Размер взысканий | |
|--|---|-------------|
| 14. Уничтожение или повреждение муравейников | За каждый уничтоженный или поврежденный муравейник – ставка лесных податей за 1 куб. метр деловой древесины средней категории крупности наиболее ценной основной хвойной лесообразующей породы в субъекте Российской Федерации, умноженная на коэффициент, установленный в зависимости от диаметра уничтоженного или поврежденного муравейника: | |
| | диаметр | коэффициент |
| | до 0,7 м | 1 |
| | 0,8 м – 1,0 м | 1,5 |
| | 1,1 м – 1,3 м | 2,5 |
| | 1,4 м – 1,6 м | 4 |
| | 1,7 м – 1,9 м | 6 |
| | 2 м и более | 7 |

Публикации: «Собрание законодательства РФ», 28.05.2001, № 22, ст. 2236; «Российская Бизнес-газета», № 23, 09.06.2001 (Таксы); «Российская газета», № 110, 09.06.2001 (Текст Постановления).

Примечания:

1. Настоящие таксы применяются для исчисления размера взысканий с граждан и юридических лиц за причиненный ими ущерб лесному фонду и не входящим в лесной фонд лесам нарушением лесного законодательства Российской Федерации.

2. При исчислении размера взысканий за ущерб, причиненный нарушением лесного законодательства Российской Федерации, по ставкам лесных податей за древесину, отпускаемую на корню, применяются ставки, установленные органами государственной власти субъектов Российской Федерации.

рации для первого разряда такс, независимо от удаленности квартала (уро-чища) во всех лесотаксовых районах и лесотаксовых поясах.

6. Размер взысканий, рассчитанный в соответствии с настоящими такса-ми, увеличивается за нарушение лесного законодательства, совершенное:

а) в лесах I группы, на защитных участках лесов всех групп, а также в городских лесах — в 2 раза;

б) в лесах национальных парков и на других особо охраняемых природ-ных территориях — в 3 раза;

в) в лесах государственных природных заповедников и на заповедных лесных участках — в 5 раз.

8. Ответственность за уничтожение или повреждение лесных культур, плантаций, сеянцев и саженцев в лесных питомниках лосями, кабанами и другими животными, отнесенными к объектам охоты, в случае превышения действующих нормативов их численности несут юридические лица, кото-рым переданы в пользование (аренду) охотничьи угодья на участках лесно-го фонда и в лесах, не входящих в лесной фонд.

9. Размер взысканий за ущерб, причиненный лесному фонду и не входя-щим в лесной фонд лесам, исчисляется с учетом всех видов нарушений лесного законодательства.

П.6. МЕТОДИЧЕСКАЯ И СПРАВОЧНАЯ ЛИТЕРАТУРА, РЕКОМЕНДАЦИИ ПО РАССЕЛЕНИЮ И ОХРАНЕ МУРАВЬЕВ *FORMICA*

- Валента В.Т., Гавялис В.М., Пусвашките О.К., Якайтис Б.Ю. 1974. Применение энтомофагов в борьбе с вредителями сосны и ели. Каунас: Литовский НИИ лесного хозяйства. 28 с.
- Голосова М.А. 1983. Методические указания к УИРС по учебной практике по лесозащите «Инвентаризация и картирование комплексов рыжих лесных муравьев» М.: МЛТИ. 27 с.
- Голосова М.А. 2007. Муравьи в лесных экосистемах. (Морфология, экология видов, инвентаризация и картирование комплексов. Организация мирмекологического мониторинга). Учебное издание. М.: Изд-во МГУЛ. 66 с.
- Гримальский В.И. 1967. Краткая инструкция по переселению рыжих лесных муравьев из мест вырубki леса. Гомель.
- Гримальский В.И. 1967. Рекомендації по штучному розселенню і збереженню лісових мурашок для боротьби з шкідниками лісу. Київ.
- Длусский Г.М., Смирнов Б.А. 1968. Рекомендации по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса. М.: Лесная промышленность. 24 с.
- Дунаев Е.А. 1999. Муравьи Подмосковья. Методы экологических исследований. М.: МосгорСИОН, 96 с.
- Захаров А.А. 1974. Рекомендации по искусственному расселению рыжих лесных муравьев. М.: Гослесхоз СССР. 72 с.
- Захаров А.А. 2002. Рыжие лесные муравьи и защита их гнезд огораживанием. М.: ИПЭЭ РАН. 18 с.
- Захаров А.А. 2010. Муравьи и методы их использования в лесном хозяйстве // Лесная энтомология. М.: Издательский центр «Академия». С. 262 – 293.
- Захаров А.А., Гарбар Г.П., Каплан Ю.М. 1983. Методические рекомендации по проведению Операции «Муравей». М.: ВООП. 26 с.
- Зрянин В.А. 2005. Библиографический справочник мирмеколога. М.: КМК. 208 с.
- Катаев О.А., Шендерова С.С. 1983. Методические указания по использованию муравьев в интегрированной защите леса. Л. 36 с.
- Купянская А.Н. 1982. Охрана и использование полезных муравьев в защите лесных насаждений Приморского края. Владивосток: БПИ ДВНЦ. 28 с.
- Мальшева М.С. 1973. Методические указания по расселению муравьев в ползащитных лесополосах и других лесонасаждениях. Л.: ВИЗР. 30 с.
- Мальшева М.С., Смирнов Б.А., Длусский Г.М. 1967. Руководство по расселению и использованию муравьев для защиты леса. Л. 56 с.
- Мамаев Б.М. 1985. Эффективность рыжих лесных муравьев и современные методы их использования в системе биологической защиты леса. Пушкино: Гослесхоз СССР. 36 с.
- Строков В.В. 1956. Техника использования фауны для защиты леса. М.: Гослесбумиздат. 66 с.
- Щебланов В.Ю. 1962. Рекомендации по использованию муравьев для защиты леса от вредителей. Волгоград. 8 с.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ*

- * принятое в данном списке сокращение. В ссылках на *Материалы Всесоюзных и Всероссийских мирмекологических симпозиумов* эти слова опущены, а вместо них поставлен номер симпозиума. Например: «Муравьи и защита леса, **XI.**» = Материалы **XI** Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса».
- Арнольди К.В., Длусский Г.М. 1978. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 3. ч. 1. С. 519 – 556.
- Арнольди К.В. и др. 1979. Изучение экологии муравьев // Муравьи и защита леса, **VI.** Тарту. С. 156 – 171.
- Атанасов Н., Длусский Г. М. 1992. Фауна на Бългрия. 22. Hymenoptera, Formicidae. София: Изд-во БАН. 310 с.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1995. Холодостойкость и условия зимовки северных популяций муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи соврем. биол. Т.115. №6. С. 677 – 691.
- Брайен М.В. 1986. Общественные насекомые: экология и поведение. М.: Мир. 400 с.
- Бутрова Н.М. 1991. Мирмекологический заказник «Березовский» (Инское лесничество Новосибирской области) // Муравьи и защита леса, **IX.** М. С. 127 – 128.
- Воронцов А.И. 1984. Биологическая защита леса. М.: Лесная промышленность. 262 с.
- Гарбар Г.П. 1988. Лесохозяйственные мероприятия и охрана муравьев // Биол. основы использования полезных насекомых. М. С. 3 – 6.
- Гилёв А.В. 2003. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica Aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале // Успехи соврем. биол. Т. 123. №3. С. 223 – 228.
- Гилёв А.В. 2010. Закономерности пространственного распределения и научные основы охраны рыжих лесных муравьев // Зоол. журн. Т.89. №12. С. 1413 – 1420.
- Гилёв А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б. 2009. Методы сбора, хранения и морфометрии муравьев // Муравьи и защита леса, **XIII.** Н. Новгород. С. 263 – 271.
- Голосова М.А. 1998. Изменение состояния комплексов северного лесного муравья (*Formica aquilonia*) в подмосковных ельниках // Успехи соврем. биол. Т. 118. №3. С. 306 – 312.
- Горюнов Д.Н. 2007. Формы организации поселений у муравьев *Formica exsecta* // Успехи соврем. биол. Т. 127. №2. С. 203 – 208.
- Гридина Т.И. 2003. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи соврем. биол. Т.123. №3. С. 289 – 298.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И., 1972, Эффективность муравьев *Formica cinerea* и *F. foreli* как энтомофагов // Зоол. журн. Т.51. №9. С.1413 – 1415.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И., 1980, Серый песчаный муравей (*Formica cinerea*) в Белоруссии // Зоол. журн. Т.59. №8. С.1159 – 1167.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И., 1988,
- Длусский Г. М. 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г.М. 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica* // Физиол. и популяцион. экология животных. Саратов. №6/8. С.13 – 36.
- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Длусский Г.М. 1987. Региональное фаунистическое картирование муравьев // Муравьи и защита леса, **VIII.** Новосибирск. С.78 – 80.
- Длусский Г.М. 2001. Сезонная динамика развития семей *Formica candida* в изолированной болотной популяции // Муравьи и защита леса, **XI.** Пермь. С.69 – 71.

- Длусский Г.М. 2009. Раскопка гнезда и полная выборка его населения // Муравьи и защита леса, XIII. Н. Новгород, С.257 – 259.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таежных лесов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А. 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Захаров А.А. 2003. Фрагментация – третий способ социотомии у муравьев // Зоол. журн. Т.82. №1. С.256 – 268.
- Захаров А.А. 2005. Классификация социальных структур у муравьев // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С.1272 – 1288.
- Захаров А.А., Горюнов Д.Н. 2009. Общие методы полевых экологических исследований // Муравьи и защита леса, XIII. Н.Новгород, С.247 – 256.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2010. Иммиграции и формирование смешанных семей у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. Т.89. №12. С.1421 – 1431.
- Захаров А.А., Иваницкая Е.Ф., Максимова А.Е. 1981. Накопление элементов в гнездах рыжих лесных муравьев // Pedobiologia. Bd.21. S.36 – 45.
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 1998. Деградация комплекса муравейников *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) и сопутствующие структурные изменения // Успехи соврем. биол. Т.118. №3. С.361 – 372.
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 2007. Реструктуризация и сохранение жизнеспособности комплекса муравейников *Formica aquilonia* в критических условиях // Успехи соврем. биол. Т.127. №2. С.190 – 202.
- Захаров А.А., Орлова Т.А., Суворов А.А. 1987. Заказник как форма сохранения и рационального использования комплексов гнезд рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса, VIII. Новосибирск. С.27 – 31.
- Зрянин В.А., Зрянина Т.А. 2007. Новые данные о фауне муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Среднего Поволжья // Успехи соврем. биол. Т.127. №2. С.226 – 240.
- Каплан Ю.М. 1991. Операция «Муравей» в системе общественных мероприятий по охране полезных насекомых // Муравьи и защита леса, IX. М. С.125 – 127.
- Кузнецов-Угамский Н. Н. 1928. Муравьи Южно-Уссурийского края // Записки Владивостокского отд. Русского географ. Об-ва. Т.1. №17. С.1 – 41.
- Купянская А. Н. 1980. Муравьи рода *Formica* Linnaeus (Hymenoptera, Formicidae) советского Дальнего Востока. В кн. Таксономия насекомых Дальнего Востока. Владивосток. С.95 – 108.
- Купянская А. Н. 1990. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока СССР. Владивосток: Изд. ДВЦ АН СССР. 258 с.
- Маавара В.Ю., Мартин А.-Й.А. 1979. Опыт создания заповедника для охраны рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса, VI. Тарту. С.36 – 39.
- Маавара В.Ю., Мартин А.-Й.А. 1983. Охрана и использование рыжих лесных муравьев в лесозащите // Уч. записки Тарт. Ун-та. №647. С.94 – 101.
- Малоземова Л.А., Мараева Т.Ф. 1975. К фауне и экологии муравьев Ильменского заповедника // Фауна Урала и Европ. Севера. № 4. Свердловск. С.78 – 87.
- Малоземова Л.А., Насырова М.В. 1987. Население энтомофагов на участках очажно-комплексного метода защиты леса // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск. С.80 – 92. Малышева М.
- Малышева М.С. 1968. Различная эффективность *Formica polyctena* Foerst. в зависимости от характера муравейника // Биол. метод борьбы с вредителями леса. Рига. С.239 – 243.
- Мариковский П.И. 1979. Муравьи пустынь Семиречья. Алма-Ата: Наука.
- Новгородова Т.А. 1998. Изменчивость поведения муравья *Formica cunicularia* при трофобиозе в зависимости от доступных колоний тлей // Муравьи и защита леса. X. М. С.41 – 45.

- Новгородова Т.А. 2002. Исследования адаптаций тлей (Homoptera, Aphidinea) к взаимодействию с муравьями: сравнительный анализ мирмекофильных и немирмекофильных видов // Зоол. журн. Т.81. №5. С.589–596.
- Новгородова Т.А., Бирюкова О.Б. 2010. Поведение рыжих лесных муравьев при взаимодействии с различными симбионтами // Зоол. журн. Т. 89. № 12. С. 1510–1519.
- Омельченко Л.В., Жигульская З.А. 1998. Эколого-фаунистический анализ населения муравьев южной тайги Западной и Средней Сибири // Успехи соврем. биол. Т.118. №3. С.299–305.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука. 206 с.
- Резникова Ж.И. 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журн. Т.82. №7. С. 816–824.
- Рузский М.Д. 1905. Муравьи России. Т. 1. Казань: 798 с.
- Рузский М.Д. 1907. Муравьи России. Т. 2. Казань: 112 с.
- Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е. 1998. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Успехи соврем. биол. Т.118. №3. С.313–322.
- Сейма Ф.А. 1998. Уровни организации и регуляционные механизмы таежных ассоциаций муравьев // Успехи соврем. биол. Т.118. №3. С.265–298.
- Сейма Ф.А. 2008. Структура населения муравьев тайги. Пермь: Пермский ГУ. 164 с.
- Соколов Г.И. 1987. Первый мирмекологический заказник в Челябинской области // Муравьи и защита леса, VIII. Новосибирск. С.46–47.
- Стебаев И.В. 1981. Опыт сопряженного изучения экологии и поведения насекомых в природе и в лаборатории. Сообщ. 1 // Энтомол. обозрение. Т.60. №1. С. 77–90.
- Стебаев И.В. 1982. Опыт сопряженного изучения экологии и поведения насекомых в природе и в лаборатории. Сообщ. 2. // Энтомол. обозрение. Т.61. №1. С. 53–66.
- Суворов А.А. 1987. Влияние муравьев *Formica aquilonia* при разной плотности поселения на подстилочных беспозвоночных // Зоол. журн. Т.66. №10. С.1516–1522.
- Суворов А.А. 1987б. Муравьи в условиях рекреационной нагрузки // Почвенная фауна и почвенное плодородие. Тр. IX Междунар. коллоквиума по почв. зоологии. М.: Наука. С.499–501.
- Тарбинский Ю.С. 1975. Муравьи Киргизии. Фрунзе: Илим. 218 с.
- Федосеева Е.Б. 2003. Аберрации морфологических признаков и социальная регуляция онтогенеза у муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Успехи соврем. биол. Т.123. №3. С.213–222.
- Федосеева Е.Б. 2010. Морфометрические характеристики муравьев *Formica aquilonia* в мониторинге их поселений // Зоол. журн. Т. 89. № 12. С. 1432–1447.
- Agosti, D., Collingwood, C.A. 1987. A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) and a key to the worker caste. I. Synonymic list // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Vol.60. P. 51–62.
- Bolton B. 1995. A new general catalogue of the ants of the World. Harvard Univ. Press, London. 1995. 504 p.
- Bolton B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae // Memoirs of t. Am. Entomol. inst. Vol.71. 370 p.
- Collingwood 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Klampenborg: Scandinavian sci. press Ltd. 174 p.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. 2002. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Warszawa. 200 p.
- Dlussky G. M. 1965. Ants of the genus *Formica* of Mongolia and Northeast Tibet // Ann. Zool. Vol.23. No.3. P.15–43.
- Dlussky, G. M.; Pisarski, B. 1971. Rewizja polskich gatunkow mrowek (Hymenoptera: Formicidae) z rodzaju *Formica* L.// Fragm. Faun. (Warszawa). Vol.16. P. 145–224
- Finnegan R.J. 1976. Umsiedlung der nutzlichen Waldameisenart *Formica lugubris* von Italien nach Kanada (Quebec) // Waldhygiene. Bd.11. Nr.6. S.161–166

- Forel A. 1928. The social world of the ants. Brodford. 1928.
- Godzińska E.J. 1986. Ant predation on Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / *Z. angew. Entomol.* Bd.102. H.1. S.1 – 10.
- Górny M. 1976. Einige pedo-ökologische Probleme der Wirkung von industriellen Immissionen auf Waldstandorte // *Pedobiologia.* Bd.16. S.27 – 35.
- Gösswald K. 1951. Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Luneburg: Kinau-Verlag, 160 S.
- Gösswald K. 1990. Die Waldameise. Band 2. Die Waldameise in Okosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Wiesbaden: Aula-Verlag. 510 S.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The ants // Harvard univ. press. 732 p.
- Karawajew W. A. 1927. Ameisen aus dem palearktischen gebiet // *Тр. физ.-мат. від. АН УССР.* Т. 4. Вып. 4. С. 89 – 104.
- Karawajew W.A. 1929. Myrmekologische Fragmente // *Тр. физ.-мат. від. АН УССР.* Т. 13. Вып. 1. С. 89 – 104. Koehler W. 1976 (1977). Ogniskowo-kompleksowa metoda ochrony lasu // *Folia forest. Pol. A.* No.22. P.29 – 38.
- Mabelis A.A. 1979. Wood ant wars // *Neth. J. zool.* Vol.29. No.4. P.451 – 626.
- Otto D. 1962. Die roten Waldameisen. Wittenberg. 152 S.
- Pavan M. 1979. Significance of ants of the *Formica rufa* group in Italy in ecological forestry regulation // *Bull. srop. Varenna, Italie.* Vol.11. No.3. P.161 – 169.
- Pisarski B. 1973. Structura apoleczna *Formica exsecta* Nyl. i jej wpływ na morphologie, ekologie i etologie gatunku. Warszawa: PAN Inst. Zool. 134 s.
- Pisarski B. 1982. (ed.) Structure et organization des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. // *Memorabilia zool.* Vol. 38.
- Punttila P., Haila Y., Niemela J., Pajunen T. 1994. Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surrounding // *Ann. zool. Fennici.* Vol.31. P.131 – 144.
- Rosengren R. 1969. Notes regarding the growth of a polycalic system in *Formica Uralensis* Ruzsky // *Notulae entomol.* Vol.49. No.3. P.211 – 230.
- Rosengren R. Pamilo P. 1978. Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* – group) in early spring // *Memorabilia zool.* Vol.29. P.143 – 155.
- Rosengren R., Vepsäläinen K. Wuorenrinne H. 1979. Distribution, nest densities, and ecological significance of wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland // *Bulletin SCOP.* Vol.11. No.3. P.183 – 213.
- Seifert, B 2000. A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera: Formicidae) // *Zoosystema.* Vol. 22. No.3. P.517 – 568.
- Seifert, B. 2002. A taxonomic revision of the cinerea – group (Hymenoptera: Formicidae) // *Abh. Ber. Naturkundemus. Gorlitz.* Vol.74. No.2. P. 245 – 272.
- Seifert, B. 2004. The "Black Bog Ant" *Formica picea* Nylander, 1846 - a species different from *Formica candida* Smith, 1878 (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecol. Nachr.* Vol.6. P.29 – 38.
- Sornari J., Hakkarainen H. 2005. Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant *Formica aquilonia* // *Ann. zool. Fennici.* Vol.42. No.3. P.259 – 267.
- Wellenstein G. 1953. Ergebnisse 25-jähriger Grundlagenforschung zur forstlichen Bedeutung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) // *Mitt. Biol. Zentralanst. Land und Forstwirtschaften.* Bd.75. S.125 – 133.
- Wilson E.O. 1971. The insect societies. Cambridge: Harvard univ. press.
- Wuorenrinne H. 1978. The influence of collection of ant pupas upon ant populations in Finland // *Notulae entomol.* Vol.58. No.1. P.5 – 11.
- Yarrow I. H. H. 1954. The British ants allied to *Formica fusca* L. (Hymenoptera, Formicidae) // *Trans. Soc. Brit. Entomol.* Vol.11. No.11. P.229 – 244.

РЕГИСТРАЦИОННЫЙ ЛИСТ
комплекса муравейников

Регион _____ Район _____
Ближайший населенный пункт _____
Лесничество, кв. _____ Координаты _____
Дополнительные ориентиры для привязки _____

Элемент ландшафта _____
(плакор, склон, терраса, пойма)
Лес _____
(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев _____
(вид, группа *Formica rufa*, *Formica s.str. Coptoformica*, *Serviformica*, не определен)

Размеры комплекса _____
(*М* – до 10 жилых гнезд; *С* – 10-30; *К* – 30-100; *Г* – >100 жилых гнезд)

Дистанции между взрослыми гнездами _____
(*А* – < 3-4 м; *Б* – 5-10 м; *С* – 15-20 м; *Д* – ≥30 м)

Наличие крупных муравейников ($d \geq 140$ см; $H \geq 100$ см) _____

(d – диаметр основания купола; H – общая высота гнезда от поверхности почвы. Оба размера – по 5-см шкале)

Основной размер взрослых гнезд (в см): 1) d – до 80, H – до 50; 2) $d = 80-100$, $H = 50-60$;
3) $d > 100$, $H \geq 70$; 4) другие размеры: _____

Дополнительная информация _____
(наличие лесосек, широких разрывов, дорог, следов пожара,
рекреационные нагрузки и др. антропогенные нарушения, поломки гнезд, брошенные гнезда)

Сведения о режиме наблюдения комплекса _____
(обнаружен впервые; отмечен ранее – в _____ году; под периодическим наблюдением с _____ года)

Фамилия, имя отчество учетчика _____
Место работы, учебы или профессия _____

Адрес для связи _____
E-mail _____ Мобильный телефон _____

Дата заполнения (отправления) карточки _____ № _____
Дата регистрации _____

УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА
комплекса муравейников

(2-й – базовый уровень)

Регион _____ Район _____
Ближайший населенный пункт _____
Лесничество, кв. _____ Координаты _____
Дополнительные ориентиры для привязки _____

Элемент ландшафта _____
(плакор, склон, терраса, пойма)
Лес _____
(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев _____
(вид, группа *Formica rufa*, *Formica s.str. Coptoformica*, *Serviformica*, не определен)

Взятие проб из гнезд _____
(число проб, куда отданы на определение)

Размеры комплекса _____ (М – до 10 жилых гнезд; С – 10-30; К – 30-100; Г – >100 жилых гнезд)

Дистанции между взрослыми жилыми гнездами _____ (А – < 3-4 м; Б – 5-10 м; С – 15-20 м; Д – ≥ 30 м)

Размерный состав гнезд (для групп С, К, Г – по данным не менее 20 гнезд): *d* – диаметр основания купола; *h* – высота купола; *H* – общая высота гнезда от поверхности почвы. Все размеры – по 5-см шкале)

| Учетные фрагменты | Число жилых гнезд по размерным классам <i>d</i> , см | | | | | | ∑ гнезд в выборке |
|-------------------|--|-------|--------|---------|---------|------|-------------------|
| | ≤60 | 65-80 | 85-100 | 105-120 | 120-140 | >140 | |
| 1 | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | |
| | | | | | | | |

Преобладающая форма купола осмотренных гнезд _____
(коническая, сферическая, плоская)

Зарастание гнезд травой _____
(0 – купола без травы; слабое – зарастание ≤ 0,2 купола по высоте; среднее – 0,3-0,5; сильное – ≥ 0,6)

Доля сильно поврежденных гнезд от общего их числа _____
(доля от 0,1 до 1,0; единично; нет)

Наличие брошенных гнезд _____
(регулярно; единичные; не видно)

Расположение небольших жилых муравейников (*d* ≤ 60) _____
(регулярно, только вблизи поломанных гнезд, единично, нет)

Дополнительная информация _____
(наличие лесосек, широких разрывов, дорог, следов пожара, рекреационные нагрузки и др. антропогенные нарушения)

Режим наблюдения комплекса _____
(обнаружен впервые; отмечен ранее – в _____ году; под периодическим наблюдением с _____ года)

Фамилия, имя отчество учетчика _____
Место работы, учебы или профессия _____

Адрес для связи _____
E-mail _____ Мобильный телефон _____

Дата заполнения (отправления) карточки _____ № _____
Дата регистрации _____

ПАСПОРТ
комплекса муравейников

(3-й – модельный уровень)

Регион _____ Район _____
Ближайший населенный пункт _____
Лесничество, кв. _____ Координаты _____
Дополнительные ориентиры для привязки _____

Элемент ландшафта _____
(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес _____
(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Расположение муравейников _____
(внутри насаждения, по опушке, вокруг полян, у болота, вдоль просеки или дороги т.д.)

Вид муравьев _____

Краткая характеристика комплекса

| Год учета | Число гнезд в комплексе (фрагменте) по размерным классам d , см | | | | | | Мощность $\sum S$, м ² | Сумма колонн, $\sum n_c$ |
|-----------|---|-----------|-------|--------|---------|---------|------------------------------------|--------------------------|
| | Всего | ≤ 60 | 65-80 | 85-100 | 105-120 | 125-140 | | |
| 2013 | | | | | | | | |
| | | | | | | | | |
| | | | | | | | | |
| | | | | | | | | |
| | | | | | | | | |

Дополнительная информация _____
(наличие лесосек, широких разрывов, дорог, следов пожара, рекреационные нагрузки и др. антропогенные нарушения)

Отметки о повреждениях комплекса _____

Сведения о режиме наблюдения комплекса _____
(обнаружен впервые; отмечен ранее – в _____ году; под периодическим наблюдением с _____ года)

Фамилия, имя отчество учетчика _____

Место работы, учебы или профессия _____

Адрес для связи _____

E-mail _____ Мобильный телефон _____

Дата заполнения (отправления) карточки _____
Дата регистрации _____ № _____

Приложения:

- 1) карта-схема комплекса;
- 2) ведомость инвентаризации комплекса

ВЕДОМОСТЬ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ
МУРАВЕЙНИКОВ

Комплекс № _____ Учет полный. Фрагмент комплекса № _____
Вид муравьев _____
Ближайший населенный пункт _____
Координаты _____
Элемент ландшафта _____
(плакор, склон, терраса, пойма)
Лес _____
(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)
Сроки инвентаризации _____ 20 ____ г.

| № гнезд | d, см | D, см | h, см | H, см | Форма купола | Число колонн n_c | Повреждения | Зарастание | $S_0, м^2$ |
|---------|-------|------------------------------|-------|--|--------------|--------------------|-------------|------------|------------|
| 1 | | | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | | |
| Всего: | | гнезд (N) | | Площадь, контролируемая комплексом (F, га) | | | | | |
| | | Колонн ($\sum n_c$) | | Плотность поселения ($\sum S_0/F, м^2/га$) | | | | | |
| | | Мощность ($\sum S_0, м^2$) | | Доля поврежденных муравейников | | | | | |

Замечания, дополнения _____

Фамилия, имя отчество учетчика _____
Место работы, учебы или профессия _____
Адрес для связи _____
E-mail _____ Мобильный телефон _____

Дата заполнения (отправления) карточки _____
Дата регистрации _____ № _____

СПИСОК АВТОРОВ В ПОРЯДКЕ УПОМИНАНИЯ В ТЕКСТЕ

Захаров Анатолий Александрович; Разделы: А, Б2, В, П3, П4.

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, ferda@bk.ru

Горюнов Данила Николаевич; Разделы: А, Б2, В.

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, azoku5@ya.ru

Гилёв Алексей Валерьевич; Разделы: Б1, Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, gilev@ipae.uran.ru

Зрянин Владимир Александрович; Разделы: Б2, Г, П2.

Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород, zryanin@list.ru

Федосеева Елена Борисовна; Раздел Г.

Зоологический музей МГУ, Москва, elfedoseeva@rambler.ru

Длусский Геннадий Михайлович; Разделы: П1, П2, П3.

Московский государственный университет, Москва, dlusskye@mail.ru

Радченко Александр Григорьевич; Раздел П1.

Институт зоологии НАНУ, Киев, agradchenko@hotmail.com

Гороховская Елена Анатольевна; Раздел П4.

Институт истории естествознания и техники РАН, Москва, elgorokh@mtu-net.ru

Научное издание

А.А.Захаров, Г.М. Длусский, Д.Н.Горюнов,
А.В.Гилёв, В.А.Зрянин, Е.Б.Федосеева,
Е.А.Гороховская, А.Г.Радченко

**МОНИТОРИНГ МУРАВЬЕВ
ФОРМИКА**

Москва: КМК, 2013. 99 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»
Москва, ул. 5-я Кабельная, 2б

Подписано в печать 09.04.2013.
Формат 70х100/16. Объем 8.25 усл.печ.л. Бум. офсетная.
Тираж 300 экз.