

На правах рукописи

Бургов Евгений Вадимович

**ТРАНСФОРМАЦИИ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ
МУРАВЕЙНИКОВ С ФАКУЛЬТАТИВНЫМИ ДОМИНАНТАМИ**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва, 2020

Работа выполнена в лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» и в лаборатории робототехники Федерального государственного бюджетного учреждения «Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт».

Научный руководитель:

Захаров Анатолий Александрович
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии
ФГБУН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты:

Гилев Алексей Валерьевич
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
лаборатории экологии птиц и наземных беспозвоночных
ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН

Перфильева Ксения Сергеевна
кандидат биологических наук,
научный сотрудник
кафедры биологической эволюции биологического факультета
ФГБУ ВО Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация:

ФГАОУ ВО Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Защита состоится _____ 2020 г. в _____ на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу 119071 Москва, Ленинский пр., д. 33, в конференц-зале ОБН РАН.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр., д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН по адресу www.sev-in.ru и на сайте ВАК по адресу www.vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан _____ 2020 г.

Учёный секретарь к.б.н.

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Основная научная проблема настоящей работы – изучение организации многовидовых сообществ муравьев. Структурной единицей многовидового сообщества муравьев является **многовидовая ассоциация муравейников (МАМ)**. Это иерархически организованная система муравейников нескольких видов, использующих одну территорию и взаимодействующих на ней (Демченко, 1975, 1979; Захаров, 1977). Входящие в нее семьи выполняют роли доминантов, субдоминантов и инфлюэнтов (Резникова, 1983; Zakharov, 2002; Сейма, 2008). Изучение механизмов формирования и преобразования *многовидовых ассоциаций* необходимо для понимания принципов функционирования, разработки методов мониторинга и прогнозирования развития сообществ муравьев, решения других теоретических и практических задач синэкологии и мирмекологии. Многие виды обладают высокой поведенческой пластичностью, которая позволяет им менять структуру поселений и свое положение в иерархии ассоциации. Таковы **факультативные доминанты** – виды, семьи которых в присутствии облигатного доминанта играют роль субдоминанта, а при отсутствии такового занимают его место. Причиной такой трансформации могут быть как аутоэкологические, так и синэкологические факторы (Zakharov, 2002). Описание перехода поселения факультативного доминанта из одной формы в другую также представляется очень важной задачей.

В качестве основных модельных объектов были выбраны виды подрода *Serviformica* (*Formica*: *Formicidae*). Среди *Formica* только представители данного подрода способны к самостоятельному основанию семей. Именно это качество делает их в сообществах *Formica* базовыми видами. Для них характерна высокая поведенческая пластичность, обеспечивающая изменчивость поселений и иерархического статуса в ассоциациях. Например, известно, что для *F. cunicularia* Latreille, 1798 характерно строительство двух типов гнезд (капсул и секционных) (Длусский, 1967; Захаров, 1977; Резникова, 1983). У *F. cinerea* Mayr, 1853 – происходит фазовое изменение организации поселения при достижении им определенной мощности (Захаров, 1991). Тем не менее, данных по биологии этих видов недостаточно, а данные по изменению структуры их поселений во времени практически отсутствуют.

Представители подрода демонстрируют ряд вариантов структуры поселений и сценариев их развития. Данные о процессах трансформации семей и надсемейных структур *Serviformica* фрагментарны и недостаточны для формирования целостного представления о биологии рассматриваемых видов и всего подрода. В качестве основных модельных видов-факультативных доминантов в данной работе взяты *F. cunicularia* и *F. cinerea*, схемы развития поселений которых представляют собой контрастные варианты формирования социальных структур подрода и меняются в зависимости от численности особей в семье (Захаров, 2015). Семьи обоих видов имеют возможность существовать при небольшой численности особей в простых секционных гнездах. Модельные виды – облигатные доминанты: *F. pratensis* Retzius, 1783 и *F. (Coptoformica) exsecta* Nylander, 1846, как вид для сравнения функциональных характеристик.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – раскрыть динамику развития многовидовых ассоциаций муравейников с семьями муравьев *Serviformica* (как факультативных доминантов).

Задачи:

1. Охарактеризовать структуру и динамику комплексов гнезд модельных видов *Serviformica* (*F. cunicularia* и *F. cinerea*). Определить тип взаимодействия семей в комплексах муравейников, выполнить сравнение структур и связей, которые формируют данные виды.
2. Определить состав многовидовых сообществ муравьев, включающих модельные виды. Выявить неполные *многовидовые ассоциации муравейников* (без семей облигатных доминантов) и полные (с семьями облигатных доминантов).
3. Выявить этапы процесса трансформации неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную (на примере *F. cunicularia* и *F. pratensis*).
4. Выявить поведенческие механизмы трансформации ассоциаций (индивидуальные, групповые и межсемейные формы взаимодействия).
5. Оценить различия в способах использования разных субстратов для собственного перемещения муравьями разных подродов *Formica* (*Serviformica*, *Coptoformica*, *Formica* s. str.).

Научная новизна. Впервые выделены этапы развития поселений *F. (Serviformica) cunicularia* и *F. (Serviformica) cinerea*. Исследованы взаимодействия между семьями в одновидовых комплексах *F. cunicularia* и их изменение от лояльных к антагонистическим и обратно в процессе развития поселений. Исследован феномен перестроения секционных гнезд *F. cunicularia* в гнезда-капсулы. Показано, что это рядовое событие в крупных комплексах гнезд. Описан возврат семей к существованию в секционных гнездах при ухудшении условий обитания. Показано, что основная форма поселения у *F. cunicularia* – одинарная семья (семья-колонна). Впервые у *F. cunicularia* описана временная надсемейная структура – эфемерная колония. Отмечена тенденция к обособлению возникающих при этом одинарных семей друг от друга. Описаны единичные случаи возможного формирования семей-плеяд.

Исследовано становление семей облигатного доминанта *F. pratensis* внутри комплекса гнезд факультативного доминанта *F. cunicularia*. Впервые был описан многолетний естественный процесс трансформации неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную. Показана функциональная предрасположенность *Serviformica* и *Coptoformica* к использованию травостоя для перемещения, фуражировки и транспортировки грузов. Неспособность *Formica* s. str. эффективно перемещаться по траве с узкими (шириной менее 2 мм) линейными листьями создает для них необходимость расчистки путей передвижения на участках с густой травянистой растительностью, стимулирует развитие системы наземных дорог.

Теоретическое значение. Результаты работы – вклад в изучение экологии, этологии и биологии муравьев рода *Formica*, в исследование многовидовых ассоциаций муравейников. Исследовано историческое развитие поселений *F. cunicularia*. Показана возможность фазовых переходов пространственно-функциональных структур у *F. cunicularia* и *F. cinerea* при изменении численности особей: смена структуры семей и

типов гнезд. Показана изменчивость внутри- и надсемейных структур *F. cunicularia*: эти муравьи могут формировать семьи-плеяды и простые надсемейные структуры, однако, отмечена склонность к социотомии и обособлению одинарных семей.

Отношения в многовидовых ассоциациях муравейников сложны и динамичны: взаимодействия семей могут меняться от нейтральных и, даже, в отдельных проявлениях – мутуалистических, до конкурентных, отношений типа хищник-жертва.

Исследован процесс трансформации многовидовых ассоциаций муравейников с факультативными доминантами (*F. cunicularia* и *L. niger*) под воздействием облигатного доминанта (*F. pratensis*). Показана изменчивость иерархических позиций семей факультативных доминантов в многовидовых ассоциациях муравейников, возникающая в результате колебания численности особей в семьях.

Практическое значение. Получены новые характеристики модельных видов и всего подрода *Serviformica*, необходимые для разработки систем описания, мониторинга и методов охраны поселений этих муравьев и их местообитаний.

Разработана методика продолжительной многокамерной видеорегистрации поведения муравьев. Она может быть применена для решения таких задач, как измерение динамической плотности особей на территории, интенсивности движения муравьев по дорогам, учет интенсивности обменов особями между семьями, учет миграционной активности и т.д. [Бургов, 2014; Бургов, Московский, 2018]. Разработана система автоматического распознавания муравьев на видеозаписи, на данный момент используемая для учета интенсивности движения рабочих, динамической плотности особей на территории [Московский, Бургов, Овсянникова, 2017; Бургов, Московский, 2018]. Результаты настоящей работы могут быть также применены в робототехнике: в организации функционирования групп роботов, разделении функций между агентами, построении для них элементов инфраструктуры [Бургов, Малышев, 2019].

Инвентаризация комплексов муравейников, проведенная в Рязанской области, является частью Всероссийской исследовательской программы «Мониторинг муравьев Формика». Задачи данной программы: сбор и систематизация информации о наличии и состоянии комплексов гнезд *Formica* на территории Российской Федерации; получение новых данных о биологии видов данного рода; создание базы данных, необходимой для мониторинга, рационального использования и охраны муравьев. В рамках диссертационного исследования были получены данные по 7-ми комплексам муравейников *Formica*. Среди них 3 комплекса гнезд *F. cinerea*, 2 – *F. cunicularia*, 1 – *F. pratensis* и 2 поселения, включавших одновременно гнезда *F. cunicularia* и *F. pratensis*.

Положения, выносимые на защиту:

1. Муравьи *Serviformica* формируют устойчивые одновидовые комплексы гнезд. У *F. cunicularia* комплексы состоят из одинарных семей, которые обособливаются после социотомии и конкурируют друг с другом на территории. У *F. cinerea* поселение после социотомии сохраняет свою функциональную целостность и выходит на уровень надсемейных структур (первичная федерация).
2. Как *F. cunicularia*, так и *F. cinerea* могут выступать в ассоциациях в качестве **доминантов**. Устойчивость этой позиции у данных видов отличается. *F. cinerea* её

эффективно удерживают, *F. cunicularia* при появлении облигатных доминантов теряют позицию доминанта, становясь субдоминантами или инклюэнтами.

3. Трансформация неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную происходит через ряд стадий – от появления семьи облигатного доминанта, до перевода большинства семей (кроме доминанта) в статус инклюэнтов. Такие переходы обратимы, а трансформация ассоциаций проходит нелинейно. Основным механизмом трансформации ассоциаций – внутривидовые или межвидовые сражения различных семей.
4. Показана функциональная предрасположенность *Serviformica* и *Coptoformica* к использованию узких линейных листьев в качестве субстрата для перемещения. Относительно слабая способность к подобному движению у *Formica* s. str. создает для них необходимость расчистки путей передвижения, стимулирует развитие системы наземных дорог. На основании данной характеристики можно выделить внутри рода *Formica* две экологические группы.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертации представлены на научно-практических конференциях РГУ им. С.А. Есенина (г. Рязань, 2009, 2010, 2011 гг.); на XIII, XIV и XV Всероссийских мирмекологических симпозиумах «Муравьи и защита леса» – в 2009 г. (Нижний Новгород, Нижегородский гос. университет им. Н.И. Лобачевского), в 2013 г. (Москва, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН), в 2018 г. (Екатеринбург, ИЭРиЖ УРО РАН); на V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, ИПЭЭ РАН, 2012 г.); на XVI, XVII и XVIII Всероссийских почвенно-зоологических совещаниях (соответственно: г. Ростов-на-Дону, ЮФУ, 2011 г.; г. Сыктывкар, Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014 г.; Москва, ИПЭЭ РАН, 2018 г.); на Московском этологическом семинаре в ИПЭЭ РАН 16.05.2019 г.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 12 печатных работ, из них 8 статей, в том числе 3 – в изданиях, находящихся в перечне ВАК для публикации результатов работы.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка цитируемой литературы (212 работ, из них 106 на иностранных языках) и приложения. Общий объем диссертации – 177 страниц, из них 162 страницы – текст диссертации, 15 – приложения. Текст работы содержит 8 таблиц и 32 рисунка. Приложения содержат 9 таблиц и 12 рисунков.

Благодарности. Я очень благодарен моему научному руководителю д.б.н. А.А. Захарову за подготовку, обучение, а также за справедливую критику, неоценимую помощь и участие в организации и обсуждении настоящей работы. Глубоко признателен покойному д.б.н. Е.И. Хлебосолову, без которого работа не началась бы. Искренне благодарю к.б.н. А.В. Мершиева и Д.Н. Горюнова за предоставленные данные о модельных комплексах гнезд и существенную помощь в проведении полевых исследований. Свою признательность также хочу выразить д.б.н. Е.Б. Федосеевой и к.б.н. И.В. Зацаринному, за ценные советы, поддержку и помощь на разных этапах работы. Отдельное спасибо хочу сказать зав. каф. зоологии РГУ им. С.А. Есенина к.б.н. С.И. Ананьевой за содействие в выполнении исследования, зам. дир. по научной работе национального парка «Мещерский» А.С. Косяковой за помощь в организации работы на территории ООПТ и нач. лаб. робототехники комплекса НБИКС НИЦ «Курчатовский

институт» к.т.н. В.Э. Карпову за создание условий для завершения работы. Благодарю инженеров-исследователей НИЦ «Курчатовский институт» А.Д. Московского и М.А. Ровбо за работу по автоматическому распознаванию муравьев на видеозаписи и помощь в статистической обработке данных. Искренне признателен А.Ю. Морозовой, С.А. Климентовскому, С.И. Шишову, Д.С. Ким, О.А. Осиповой, Т.В. Бургову, М.А. Кубениной, В.О. Павловой, принимавшим участие в полевых работах на разных этапах исследования.

Работа выполнена при частичном финансировании Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проекты РФФИ 09-04-01075, 12-04-01071, 17-29-07083 офи_м).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования, научная новизна, теоретическое и практическое значение и обозначены выносимые на защиту положения.

Глава 1. Многовидовая ассоциация муравейников: история формирования понятия, структурные единицы

Данная глава представляет собой обзор работ, посвященных социальной организации муравьев. В начале рассматривается устройство семей, внутри- и надсемейные структуры, гнездостроение, необходимые ресурсы и возможности использования кормового участка.

Самые примитивные гнезда муравьев представляют собой **полость** в земле или древесине. Они могут располагаться под объектами, накапливающими тепло, например, под камнями. У видов, для которых доступен самостоятельный способ основания семьи, гнездо-полость служит первым жилищем (Длусский, 1967). Более сложный тип гнезда – **секционное**. Осью секционного гнезда является вертикальный ствол, уходящий вглубь почвы. Вокруг него на разной глубине располагаются гнездовые камеры. Несколько секций, объединенных горизонтальными ходами образуют **полисекционное гнездо** (Длусский, 1981). **Гнездовая агрегация** – локальная группировка секционных гнезд, расположенных на общем гнездовом валу (Захаров и др., 2013). Более совершенный тип муравейника – **гнездо-капсула**. Оно, помимо **подземной части**, имеет выраженный купол, обычно возвышающийся над почвой. Внутри купола могут располагаться другие крупные элементы, такие как система расплодных камер или внутренний конус (Длусский, 1967; Захаров, 1972).

У муравьев описаны три уровня внутрисемейных структур: клан, колонна, плеяда. **Клан** – первый структурный уровень, представляющий собой группировку индивидов, имеющую четкую иерархическую структуру. В процессе развития семьи в ней формируется несколько кланов рабочих, но остается общая репродуктивная сфера. Так **формируется семья-колонна (одинарная семья)**. **Плеяда** – система из нескольких колонн, каждая из которых имеет собственную репродуктивную сферу и множество кланов рабочих. **Поликалия** – единовременное обитание семьи в нескольких гнездах, которые выполняют различные функции (Захаров, 1991).

В настоящей работе рассматриваются некоторые надсемейные структуры муравьев. **Эфемерная колония** – временное надсемейное образование, возникающее в результате бинарного деления одинарной семьи. **Первичная федерация** – постоянная надсемейная структура, возникающая в процессе саморазвития одинарной семьи. Промежуточным этапом формирования первичной федерации является образование поликалической системы. (Захаров, 1991, 2005). При описании развития семьи, переходов структур с семейного на надсемейный уровень используется термин "**поселение**". С его помощью описывается преемственность в процессе формирования **комплекса муравейников**. **Кормовой участок** – территория, ресурсы которой муравьи используют для обеспечения жизнедеятельности семьи. Размер кормового участка зависит от численности особей в семье (Kaczmarek, 1953; Дьяченко, 2017). А его форма и способ организации фуражировки – характеристики, близкие к видоспецифическим, но отличающиеся определенным внутривидовым разнообразием (Длусский, 1981).

Термин "многовидовая ассоциация муравейников". Он был введен в 1975 г. А.В. Демченко. **Многовидовая ассоциация муравейников (МAM)** – иерархически организованная система семей нескольких видов, которые используют одну территорию и взаимодействуют на ней. Входящие в МAM семьи бывают доминантными, субдоминантными и инфлюэнтными (Демченко, 1975, 1979; Захаров, 1977; Резникова, 1983; Zakharov, 2002; Сейма, 2008).

Роль вида в ассоциации может быть строго определенной. Например, **облигатные доминанты (ОД)** – виды, семьи которых участвуют в ассоциациях только как доминанты. Они обладают высокой численностью особей в семьях и системой мобилизации, которая обеспечивает им возможность эффективнее других использовать ресурсы и подавлять активность подчиненных видов на территории. Примером облигатных доминантов могут служить все виды подрода *Formica* s.str. (рыжие лесные муравьи (группа *Formica rufa*), *Formica pratensis* Retzius, 1783 и др.), *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798) и т.д.

Другие виды обладают высокой поведенческой пластичностью, которая позволяет им менять структуру своих поселений и иерархическое положение в ассоциациях. Таковы **факультативные доминанты (ФД)** – виды, семьи которых в присутствии облигатного доминанта играют в ассоциации роль субдоминанта, но в отсутствие такового занимают его место. К факультативным доминантам относятся *Formica cunicularia* Latreille, 1798, *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) и др. Полная многовидовая ассоциация муравейников – та, в которой присутствует семья облигатного доминанта. В неполной МAM его роль выполняет семья вида-факультативного доминанта. Известно, что чем больше видов включает ассоциация, тем меньше вероятность появления в ней облигатных доминантов. В МAM с большим количеством видов, как правило, несколько факультативных доминантов существуют в качестве кодоминантов (Zakharov, 2002).

В завершающей части главы приведены функциональные характеристики видов, участвующих в модельных многовидовых ассоциациях муравейников (по литературным данным): размер рабочих особей, численность особей в семье, устройство гнезд, экологические предпочтения, характерные роли в МAM и т.д.

Глава 2. Район, материалы и методы исследований

2.1. Характеристика района исследований.

Основная часть исследований проходила в 2009-2018 гг. в Рязанской области. Она расположена между 53°19' с.ш. и 55°22' с.ш., 38°38' в.д. и 42°31' в.д., на границе лесной и лесостепной природных зон. Административные районы, в которых проходили исследования – Клепиковский, Рыбновский и Рязанский – находятся на северо-западе области.

2.2. Подход, материалы и методы исследования.

Исторический подход. Для исследования динамики многовидовых ассоциаций муравейников необходимо их систематическое обследование, отслеживание изменений, изучение различных форм ассоциаций со сходным набором видов. Т.е. необходимо применить исторический подход А.А. Захарова (2015б), показавший свою эффективность в исследовании как одновидовых комплексов муравейников, так и многовидовых ассоциаций.

Картирование комплексов. Основой для настоящей работы служило картирование комплексов гнезд, расположенных на модельных полигонах, и мониторинг их состояния. Картирование и обследование комплексов, измерение гнезд проводилось по стандартным методикам (Арнольди и др., 1979; Захаров и др., 2013).

Описание конструкции гнезд. Для изучения устройства гнезд модельных видов, в первую очередь, описывали и измеряли их внешние параметры. У секционных гнезд картировали кратеры с гнездовыми выходами. У гнезд-капсул измеряли: общие высоту (H) и диаметр (D) гнезда, в случае наличия гнездового вала измеряли отдельно диаметр (d) и высоту (h) купола по 5-сантиметровой шкале (Захаров и др., 2013). Описываемые гнезда фотографировали.

Для изучения внутренней структуры гнезд выполняли их разрезы в разных плоскостях. У гнезд-капсул ножом вырезали сектор купола, вынимали его, фотографировали и зарисовывали срез, после чего возвращали фрагмент на место. Кроме этого, использовали методику Г.М. Длусского (2009) полной раскопки гнезд. Для этого рядом с изучаемыми гнездами выкапывали траншею. Далее, выполняя вертикальные послойные срезы, последовательно вскрывали гнездовые камеры, фотографировали и зарисовывали внутигнездовые структуры.

Изучение семей и надсемейных структур. При раскопке жилых гнезд производили полную выборку населения. В ходе регулярного контроля изменений структуры модельных комплексов отмечали факты деления семей (социотомии) и по возможности описывали сам процесс. При невозможности выполнения такого описания регистрировали результаты социотомии: пропорции деления материнской семьи и характер взаимодействия между ней и отводком, либо между фрагментами. Для уточнения характера межсемейных взаимодействий выполняли подсаживание особей на соседние гнезда, регистрируя реакцию резидентов.

Описание системы фуражировки. На учетных площадках проводили регулярное картирование кормовых растений. Их выявляли по кормовым дорогам, потокам фуражиров. Для описания кормовых участков, уточнения границ охраняемых территорий модельных семей проводили опыты с углеводными кормушками. В качестве приманки

использовали ватные тампоны, пропитанные сахарным сиропом. Концентрация глюкозы в растворе находилась в пределах 0,125-0,22 г/мл.

Картирование многовидовых ассоциаций муравейников. На основе изучения кормовых участков модельных видов вели картирование *МММ*. Регистрировали взаимодействия фуражиров на территории, колониях тлей, кормушках; по трекам рабочих обнаруживали муравейники видов, с семьями которых взаимодействуют модельные. Выполняли карты площадок вокруг модельных семей в масштабе 1:5.

Таблица 1. Объем выполненных полевых исследований.

Вид работы	Период	Всего
Первичное картирование поселений муравьев	2009-2016	5 полигонов, 7 комплексов муравейников
Измерение гнезд в комплексе <i>Fcun1</i>	2009-2018	19 полных учетов (1-3 раза в год), 16-44 гнезд <i>F. cunicularia</i>
Раскопка/разрезы гнезд <i>F. cunicularia</i>	2012-2017	49 гнезд разрезано, 6 гнезд раскопано
Раскопка/разрезы секций <i>F. cinerea</i>	2012-2019	29 секций разрезано, 14 секций раскопано
Картирование ассоциаций полигона №1, регистрация взаимодействий семей	2012-2018	138 трудодней (5-8 часов учета в день)

Видеорегистрация. Для описания поведения рабочих муравьев использованы средства видеорегистрации индивидуального и группового поведения (видеорегастраторы MagicEyeHD50, камеры Canon 5d, 7d, 60d). Вместе с зеркальными камерами применяли объективы Canon 100 mm 2.0 и Canon 24-105 mm. Полученные видеофайлы с карт памяти копировали на жесткие диски, систематизировали, готовили к обработке. Далее файлы обрабатывали при помощи видеоредактора Adobe premiere. Редактируя полученные во время съемки видеофайлы, уточняли численность действовавших особей и временные промежутки, в которых происходили описываемые события.

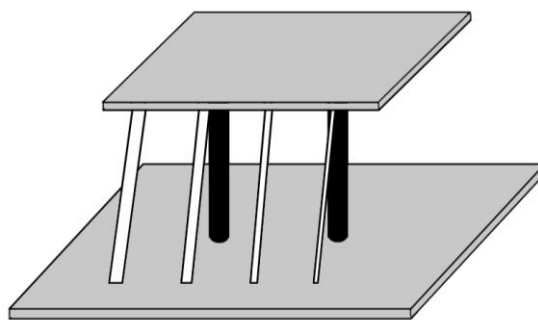


Рисунок 1. Схема установки, имитирующей травостой.

Серым цветом обозначены фанерные площадки, черным – болты, соединяющие площадки, белым – бумажные мостики. Последние соединяли попарно все стороны площадок.

Установка, имитирующая травостой, с двумя кормовыми полями, расположенными на разных ярусах. Конструкция установки: две площадки из фанеры толщиной 0.5 см размерами 25*25 см и 15*15 см, скреплённые между собой стальными

болтами на расстоянии 10 см друг от друга (Рис.1.). Стороны площадок соединены бумажными мостиками (акварельная бумага плотностью 200 г/м²) шириной 1, 2, 3 и 4 мм и стандартной длиной 11 см (не считая поверхности склеивания с площадками). Ширину мостиков перед установкой проверяли штангенциркулем. Установку устанавливали на пригнздовую территорию. На верхнюю площадку выкладывали кормушки с сахарным сиропом. Вокруг установки размещали видеорегистраторы так, чтобы все бумажные мостики оказывались в поле съемки.

Обработка видеозаписей. Полученный видеоматериал обрабатывали при помощи редактора Adobe premiere. Из общего объема полученных видеоматериалов для каждого вида выбирали фрагменты по 10 минут общей продолжительностью 1,5 часа у *F. exsecta* и *F. pratensis* и 3 часа – у *F. cunicularia* (Табл. 2). При обработке данных в видеоредакторе получали отрезки видеозаписи, на которых рабочие двигались по мостику. Начало отрезка устанавливали на тот кадр видеозаписи, где брюшко муравья пересекало одну из отметок при входе на мостик, конец отрезка – на момент пересечения аналогичной линии при выходе. Далее полученные видеофрагменты просматривали, регистрировали поведенческие последовательности, описывали характер движения муравьев по мостикам, указывали направление перемещения (вверх/вниз).

Таблица 2. Объем полученных видеозаписей и результатов их обработки.

Вид	<i>F. exsecta</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. pratensis</i>
Число модельных семей	3	5	3
Общая продолжительность полученных видеозаписей	7 ч	23 ч	16 ч
Выбрано и обработано	1,5 ч	3 ч	1,5 ч
Зарегистрировано проходов рабочих муравьев по мостикам установки	904	426	735

Статистическая обработка производилась с помощью программ MS Excel и библиотеки Pandas на языке Python.

Глава 3. Модельные сообщества. Видовой состав. Структура

Основными общими характеристиками исследованных комплексов были высокая плотность гнезд *Serviformica* и большая мощность их поселения. В таблице 3 показан видовой состав сообществ муравьев модельных полигонов. Индексы комплексов образованы сокращением названия основного модельного вида и индивидуальным номером.

На большей части территории модельных комплексов доминировали семьи *Serviformica*. В комплексах *Fcin1* и *Fcin3* присутствовали отдельные семьи облигатных доминантов (*F. pratensis* и *L. fuliginosus*), которые разделяли поселения *F. cunicularia* и изменяли режим активности последних. Недалеко от комплексов *Fcin1* и *Fcin1* располагались крупные поселения облигатных доминантов из подрода *Formica* s. str. – *F. polystena* (1 км от Полигона 1) и *F. pratensis* (Полигон 5). На территории комплексов гнезд этих облигатных доминантов присутствовали одиночные секционные гнезда *Serviformica*. На всех полигонах присутствовали семьи *L. niger*.

Модельные комплексы муравейников.

Полигон 1. Комплекс *Fcun1*. Система гнезд-капсул *F. cunicularia*, трансформированная при изменении структуры растительности и под давлением поселившихся в лесополосе семей *F. pratensis*. Эти процессы были описаны нами ранее (Бургов, 2013, 2015). На территории комплекса располагались отдельные секционные гнезда *F. fusca*.

Полигон 2. Комплекс *Fcun2*. Поселение *F. cunicularia*, находившееся в условиях регулярного антропогенного воздействия в виде вытаптывания и покоса травы. Это воздействие, по-видимому, мешало активному росту комплекса. Семьи муравьев-облигатных доминантов на территории комплекса не были обнаружены.

Таблица 3. Видовой состав муравьев на модельных полигонах.

Вид	№ полигона	1	2	3	4	5
	Индекс комплекса	<i>Fcun1</i> (<i>F.cunicularia</i>)	<i>Fcun2</i>	<i>Fcun3</i>	<i>Fcin0</i> (<i>F.cinerea</i>) <i>Fcin2</i> (<i>F.cinerea</i>)	<i>Fcin1</i> (<i>F.cinerea</i>) <i>Fprat1</i> (<i>F.pratensis</i>)
<i>Formica cunicularia</i> Latreille, 1798		+	+	+	—	—
<i>F. cinerea</i> Mayr, 1853		—	—	—	+	+
<i>F. pratensis</i> Retzius, 1783		+	—	+	—	+
<i>F. sanguinea</i> Latreille, 1798		—	—	—	+	—
<i>F. fusca</i> Linnaeus, 1758		+	—	—	—	—
<i>Polyergus rufescens</i> (Latreille, 1798)		+	—	—	—	—
<i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+	+	+
<i>L. fuliginosus</i> (Latreille, 1798)		+	—	—	—	—
<i>L. alienus</i> (Foerster, 1850)		—	—	—	+	—
<i>L. flavus</i> (Fabricius, 1782)		+	+	+	—	—
<i>L. umbratus</i> (Nylander, 1846)		+	—	—	—	—
<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758)		+	—	+	—	+
<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846		+	—	—	—	—
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+	—	—

Полигон 3. Комплекс *Fcun3*. Комплекс из нескольких гнезд-капсул *F. cunicularia* и одного гнезда *F. pratensis*. Данная система существовала стабильно на протяжении 4-х лет без значительных внутренних конфликтов.

Полигон 4. Комплекс *Fcin0*. Группа семей *F. cinerea*. Основная часть комплекса была представлена небольшими полисекционными гнездами. Также в пределах поселения существовали две крупные гнездовые агрегации.

Полигон 5. Комплекс *Fcin1*. Развитая федерация *F. cinerea*. ***Fprat1*:** Комплекс гнезд *F. pratensis* с включенными одиночными секционными гнездами *F. cinerea*.

В комплексе гнезд *F. cunicularia* полигона 1, информация о котором уже была на момент начала работы (Мерщев А.В., личное сообщение), в 2009 г. во время рекогносцировочного осмотра были обнаружены молодые семьи *F. pratensis*. И 1 полигон стал основным, как территория, на которой происходила трансформация многовидовых ассоциаций.

Трансформация основного модельного поселения *Formica*.

Основное модельное сообщество муравьев включало комплекс гнезд *Formica cunicularia* *Fcun1*, расположенный в Рыбновском районе Рязанской области. Как было сказано выше, в данном поселении наблюдалось становление семей *F. pratensis*. Количество гнезд и мощность поселения обоих видов изменялись с течением времени и регулярно регистрировались. Изменение количества гнезд показано на рисунке 2. В ряде лет наблюдалось угнетение поселения *F. cunicularia*, выражающееся в уменьшении обоих параметров. Если детализировать эти изменения, разделив сообщество на функциональные группы (группы многовидовых ассоциаций муравейников), то обнаруживается неравномерность в угнетении поселений *F. cunicularia*. В первой группе *МММ*, расположенной на западе комплекса, существовала гнездовая система вида-облигатного доминанта *Lasius fuliginosus*. При этом угнетение поселения *F. cunicularia* здесь было минимальным.

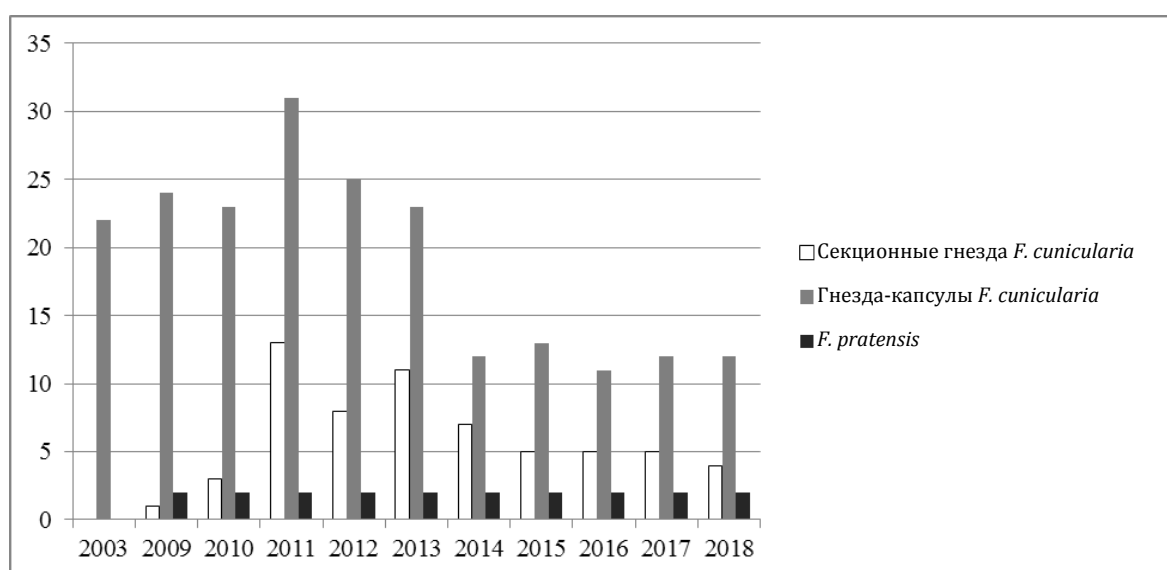


Рис. 2. Изменение числа гнезд основных модельных видов в комплексе *Fcun1* по годам.

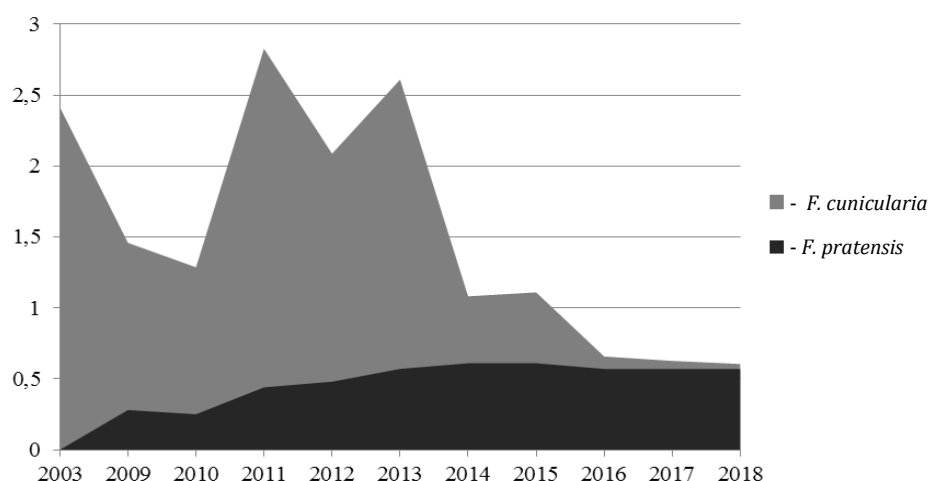


Рис. 3. Изменение мощности поселения (m^2) *F. cunicularia* и *F. pratensis* на участках 1-4 (группа *МММ* «Восток») комплекса *Fcun1* (по гнездам-капсулам).

Во второй группе многовидовых ассоциаций, расположенной в центре комплекса, гнезд облигатных доминантов не было, но число гнезд и мощность поселения

F. cunicularia в ряде лет уменьшились сильнее всего. Это уменьшение обусловлено рядом факторов: постепенным затенением мест гнездования, стремлением семей *F. cunicularia* занимать освещенные участки, межсемейной борьбой внутри одновидового комплекса (подробно рассматривается в Главах 4 и 6) и антропогенным воздействием, выразившимся в разрушении гнезд во время распашки и боронения почвы.

Третья группа *МММ* на востоке комплекса с 2009 по 2018 годы включала две семьи облигатного доминанта *F. pratensis*. Эти семьи, по-видимому, были основаны путем временного социального паразитизма. Рост этих семей, расширение их кормовых участков сопровождалось угнетением поселения *F. cunicularia*. Изменение мощности поселения этих двух видов в рамках восточной группы *МММ* показано на рисунке 3.

Глава 4. Пространственно-функциональные структуры *Serviformica*

Особенности гнездостроения модельных видов.

Основным жилищем для семей *F. cinerea* является **секционное гнездо** (Гримальский, Энтин, 1980). Оно состоит из стереотипных элементов – секций: групп камер, соединенных общим вертикальным стволом (Рис. 4 А). По нашим данным, в гнездах *F. cinerea* почти не используются растительные элементы. Иногда крупные камеры располагаются в корнях растений, по-видимому, для укрепления их сводов.

В ходе развития модельных семей *F. cinerea* в гнездах постепенно увеличивалось количество секций (Рис. 4 А-Г). Они соединялись горизонтальными тоннелями или (реже) наземными дорогами, иногда врезаемыми в почву.

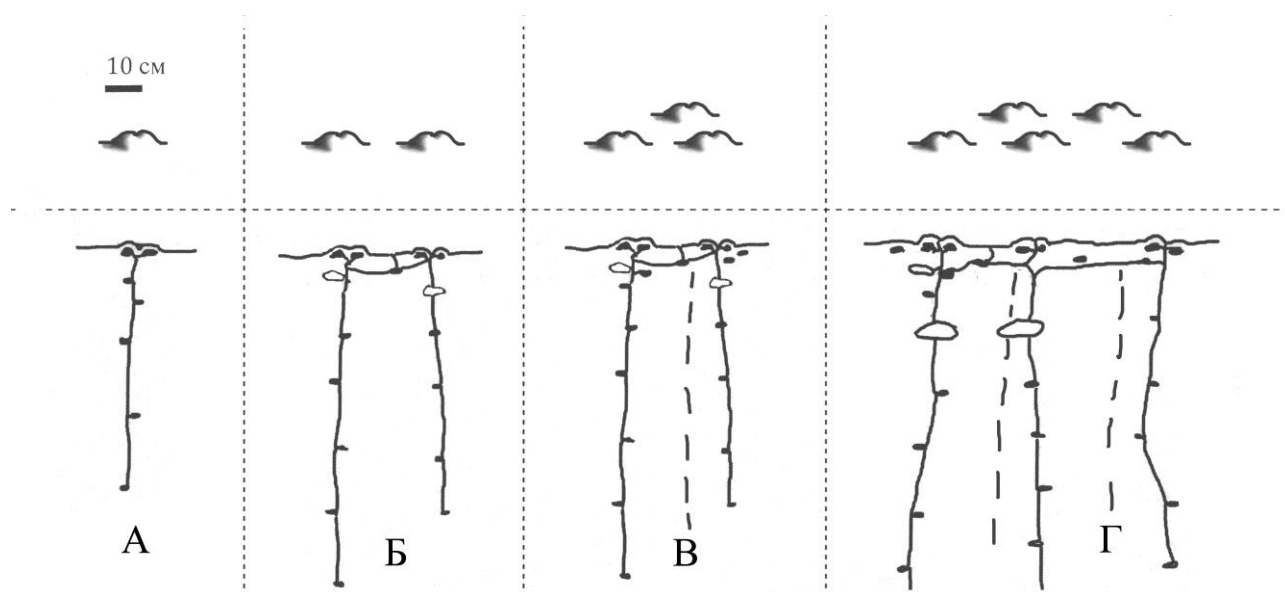


Рис. 4. Развитие секционного гнезда *F. cinerea* [по: Бургов, 2016].

Верхний ряд – внешний вид кратеров, нижний ряд – схемы вертикальных срезов гнезд.

Белым цветом на последних обозначены расплодные камеры.

Секционные гнезда *F. cunicularia* в модельных комплексах обычно имели не более 3-х секций (Рис.5 А-В). Центральные стволы секций располагались на расстоянии 10-15 см друг от друга. В благоприятных условиях после строительства второй-третьей секции семьи начинали возводить над ними купол гнезда. Т.е., происходило формирование **гнезд-капсул** (Рис 5 Г,Д). У небольших гнезд-капсул ($d \leq 20-25$ см) расплодные камеры

располагались по краям купола. У более крупных гнезд ($d > 25$ см) формировались общие системы камер для расплода, находящиеся под куполом или частично внутри него (рис. 5 Д). На вертикальных срезах наиболее крупных гнезд ($d \geq 70$ см) обнаружены группы расплодных камер, соответствующие объединениям вертикальных стволов и возвышениям на куполе.

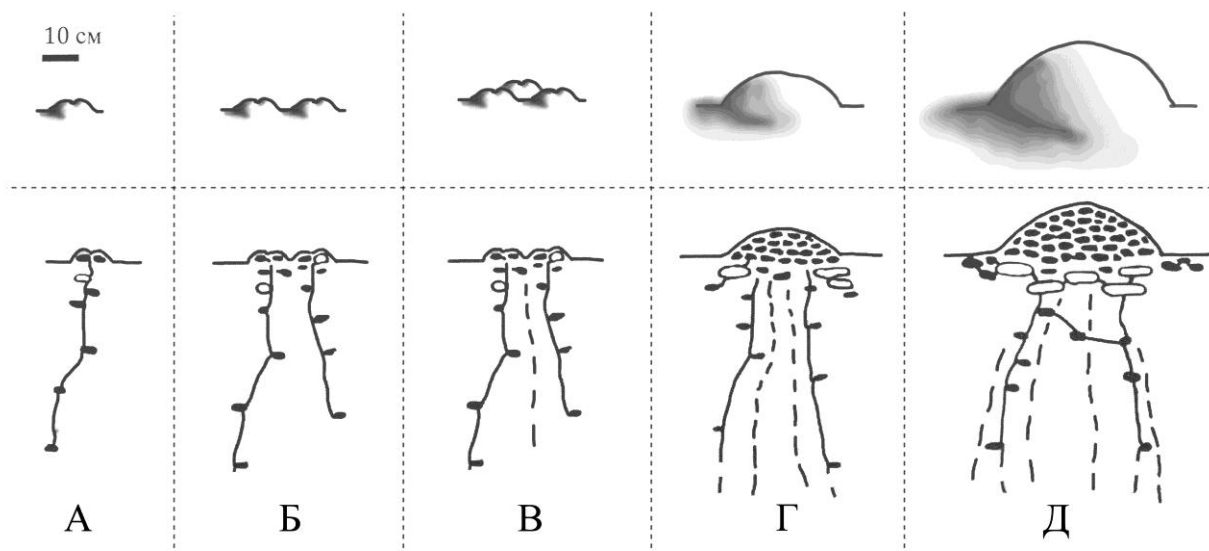


Рис. 5. Постройка гнезда-капсулы *F. cunicularia* на основе секционного [по: Бургов, 2016].

Внутрисемейные и надсемейные структуры модельных видов.

В модельных комплексах между соседними семьями *F. cunicularia* устанавливались сложные взаимоотношения. Чаще всего они включали взаимную конфронтацию, интенсивность и характер которой менялись в течение сезона. Обмены особями между соседними семьями обычно не регистрировались. Исключение составляли моменты социотомии.

Социотомия (деление семей) у *F. cunicularia* происходила следующим образом. Из материнского муравейника ($d > 20$ см) формировался миграционный поток рабочих к месту гнездования дочерней семьи. Во время проведения первичных строительных работ во вторичном гнезде между двумя гнездами существовала обменная дорога. Спустя две-три недели связь между семьями прерывалась. После обособления муравейники переходили к описанному выше характеру сосуществования. Такой вариант социотомии можно определить, как **бинарное деление**. А временная надсемейная структура, которая возникает в процессе деления семей (пока существовала обменная дорога) – **эфемерная колония**. Также можно сделать вывод о том, что основной формой организации социума в модельных комплексах *F. cunicularia* является **одинарная семья (семья-колонна)**.

Некоторые крупные семьи *F. cunicularia* имели более сложную структуру. Внутреннее устройство описанных выше крупнейших ($d \geq 70$ см) гнезд свидетельствует о том, что внутри семей существовало несколько относительно обособленных колонн, каждая из которых имела собственную репродуктивную сферу. Однако развитие данных семей представляло собой постепенную дестабилизацию, распад и обособление фрагментантов. Тем не менее, указанные крупные гнезда существовали стабильно на

протяжении нескольких лет. Семья, представляющая собой объединение нескольких колонн, является *плеядой* (Захаров, 1991). Возможно, в других условиях плеяды у *F. cunicularia* могут сохраняться на протяжении больших промежутков времени.

Развитие поселений *F. cunicularia* в целом проходило по схеме: самостоятельное основание семьи → переход от моносекционного гнезда к полисекционному → трансформация секционного гнезда в капсулу → социотомия → формирование самостоятельных муравейников с перекрывающимися кормовыми участками. Также рост комплексов обеспечивается семьями, основанными самками самостоятельно. Между семьями внутри поселения периодически возникают столкновения, в том числе, иногда – масштабные сражения. Рост комплексов этого вида ограничивается, в том числе, такими взаимодействиями.

В отличие от *F. cunicularia*, между населением гнезд внутри поселения *F. cinerea* сохраняется лояльность. Во время подсадок чужих конспецифичных рабочих на гнезда одного поселения агрессивные реакции почти не встречаются или продолжаются недолго. Сражения между семьями внутри одного комплекса гнезд не зарегистрированы. Схема развития поселений *F. cinerea*: односекционное гнездо → полисекционное гнездо → поликалическая система → первичная федерация. Семьи, образовавшиеся в процессе социотомии, сохраняли лояльность. Эти данные согласуются с данными А.А. Захарова (1991), В.И. Гримальского и Л.И. Энтина (1980).

Глава 5. Функционирование и трансформация многовидовых ассоциаций муравейников

Способность рабочих *Formica* использовать для перемещения различные субстраты. Данная функциональная характеристика в той или иной мере оказывает влияние на организацию всех внегнездовых действий. Рабочим для выполнения своих задач на кормовых участках необходимо, как минимум, прибыть к месту действия, а потом вернуться в гнездо. Со способностью рабочих использовать разные субстраты связаны возможности семей по разведке, охоте, транспортировке грузов, организации использования кормового участка, реализация наземных связей между гнездами (обменных дорог), охрана территории, и т.д.

Ранее мы изучали предпочтения видов подродов *Serviformica* (на примере *F. cunicularia* и *F. fusca*) и *Formica* s. str. (*F. pratensis*, *F. polyctena*) при выборе субстрата для передвижения (Бургов, 2012). Было показано, что, в отличие от *Formica* s. str., представители *Serviformica* не только активно двигаются по травостой сами, но и переносят при этом грузы. Возможности *F. pratensis* и *F. polyctena* по использованию травянистых растений оказались весьма ограниченными. Это согласуется с данными Ж.И. Резниковой (1983) и П.И. Мариковского (1979). Вместе с тем, объективное сравнение перемещения видов по естественным субстратам затрудняет невозможность стандартизации условий экспериментов и проведения замеров параметров движения. Для описания движения муравьев на субстрате разной ширины мы использовали установку, имитирующий травостой, с двумя кормовыми полями, расположенными на разных ярусах. В качестве модельных видов были выбраны представители трех подродов *Formica*: *Coptoformica* – *F. exsecta*, *Serviformica* – *F. cunicularia*, *Formica* s. str. – *F. pratensis*.

На рис. 6 показано соотношение групп рабочих муравьев, выбравших тот или иной мостик установки. Наиболее показательным стало изменение характера перемещения по мостику с уменьшением его ширины: рабочие *F. pratensis* часто вынужденно разворачивались боком по направлению движения. В таком положении затруднена или вообще невозможна переноска груза в жвалах, а также – преследование добычи и конкурентов. Подобное движение у *F. cunicularia* зарегистрировано единично, у *F. exsecta* не зарегистрировано (Рис. 7).

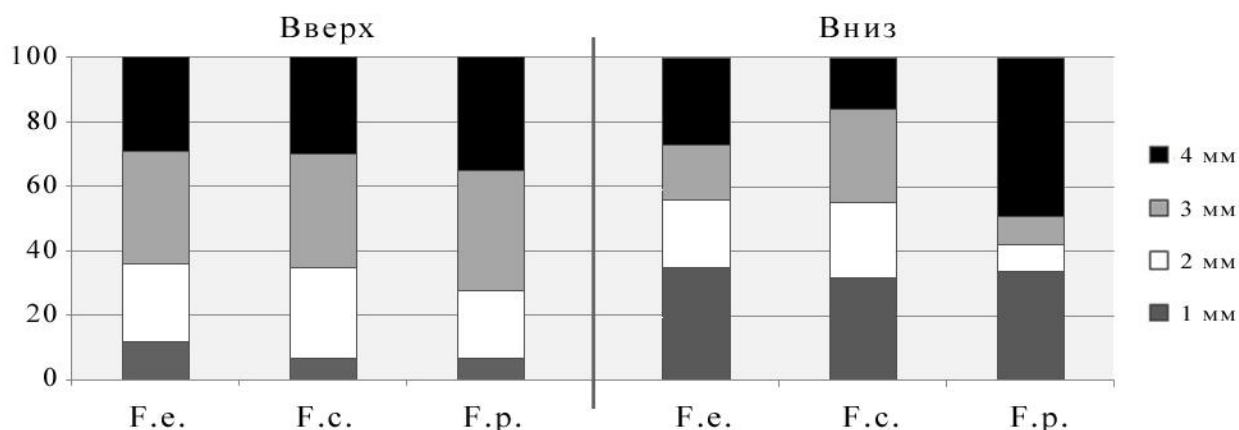


Рис. 6. Использование рабочими муравьями мостиков установки при движении вверх и вниз [по: Бургов, 2018].

По оси ординат – доли рабочих в процентах в выборке. Цветом выделены группы особей, выбравших мостики 1, 2, 3 и 4 мм. *F.e.* – *F. exsecta*, *F.c.* – *F. cunicularia*, *F.p.* – *F. pratensis*.

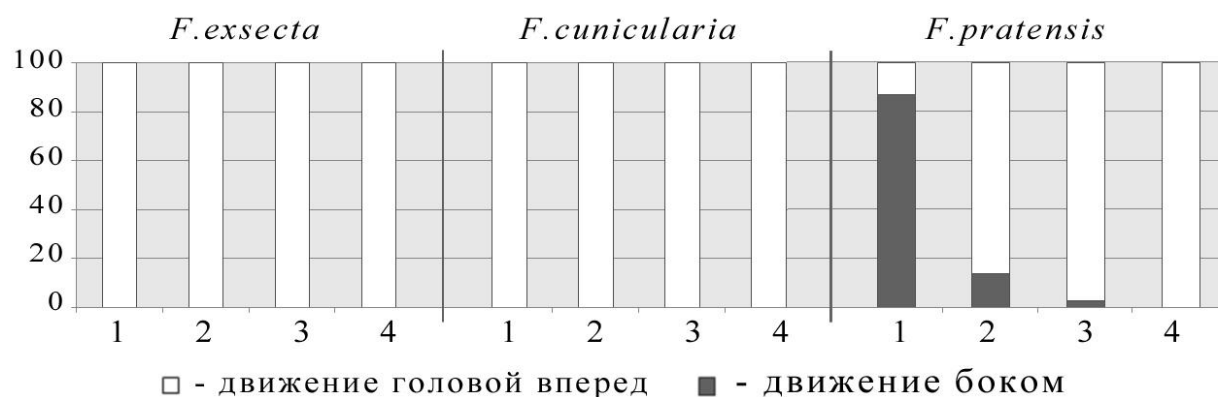


Рис. 7. Процент особей, перемещавшихся боком по мостикам установки при спуске [по: Бургов, 2018].

По сравнению с *F. cunicularia* и *F. exsecta* очевидна меньшая способность *F. pratensis* передвигаться по траве. Это различие можно рассматривать, как специализацию для перемещений по относительно широкому субстрату. Активное использование рабочими *F. pratensis* прыжков вниз – частичное тактическое решение проблемы перемещения по тонкой траве. Для подъема наверх – они могут использовать пучок травинок (наблюдение, не связанное с конкретным опытом). Таким образом, травянистый субстрат не является для них недоступным, но перемещение по нему затруднено. Такая функциональная особенность, может быть предпосылкой для

пространственного разделения потоков фуражиров в многовидовых ассоциациях муравейников.

Трансформация многовидовых ассоциаций выражается, прежде всего, в изменении интенсивности взаимодействий между семьями и, как следствие, фазовой смене характера взаимодействия. Рассмотрим варианты развития взаимоотношений между семьями внутри многовидовых ассоциаций муравейников. Зарегистрированы следующие варианты разрешения противоречий, возникающих между семьями: формирование нейтральной зоны между территориями семей; установление\изменение режима доминирования\подчинения; миграция одной из семей, уничтожение одной из семей; сдвиг времени фуражировочной активности конкурирующих семей.

***F. cunicularia* – *F. cunicularia*.** Начать необходимо с взаимодействий между конспецифичными семьями *Serviformica*, а именно *F. cunicularia*, так как в модельных комплексах они конкурировали друг с другом, что выражалось в локальных столкновениях рабочих и межсемейных сражениях. Последние регистрировались при расположении гнезд-капсул на дистанции менее 1 метра.

Весной, после схода снега, семьи не демонстрируют внегнездовой активности до высыхания гнезд. Далее они начинают осваивать пригнездовую территорию, расширяя территорию для поиска ресурсов (сначала – строительных материалов, затем - пищи). По мере расширения кормовых участков рабочие муравьи начинают посещать территории, используемые соседними семьями. Часть этих территорий они посещают относительно свободно, но ближайшую пригнездовую зону и основные источники ресурсов начинают охранять, не допуская сюда чужих рабочих. И кормовые участки, и охраняемая территория семей расширяются. Часть территории используется соседями совместно. После сближения охраняемых территорий возникает локальный конфликт, который может перейти в межсемейное сражение. После сокращения в ходе сражения численности активной части населения обоих муравейников, падает внегнездовая активность семей: сокращаются кормовые участки и охраняемые территории. На месте сражения возникает локальная нейтральная зона. Далее происходит расширение кормовых участков соседних семей с сохранением нейтральной зоны.

***F. pratensis* – *F. cunicularia*.** Взаимоотношения между семьями этих двух видов изначально асимметричны и становились более контрастными с развитием поселения. Стабильное состояние ассоциации с крупными семьями этих видов характеризуется разделением территории и\или пространственно-временной дифференциацией семей, что позволяет минимизировать возможность агрессивного взаимодействия между ними. Однако рост численности особей в семьях и расширение их кормовых участков, а также изменение тактической обстановки на территории стимулируют изменение характера взаимоотношений между семьями. Выход на территорию у взрослых семей *F. pratensis* происходит быстрее, чем у *F. cunicularia*. Рабочие *F. pratensis* с ранней весны начинают нападать на всех чужих рабочих на расширяющемся кормовом участке. Охраняемая территория растет вместе с ним (Рис 8: 1-2). Семьи *F. cunicularia* до определенного момента имеют возможность удерживать часть своей охраняемой территории (обычно это гнездо и отдельные источники ресурсов). На территорию *F. pratensis* фуражиры *F. cunicularia* проникают скрытно, стараясь избегать контактов с фуражирами первого вида. Т.е., уже на этом этапе семья переходит в подчиненное положение в ассоциации.

Дальнейшее обострение взаимоотношений семей может вести к таким вариантам развития событий, как: а) потеря охраняемой территории *F. cunicularia* (Рис 8:4); б) истребление подчиненной семьи (Рис 8:5); в) миграция семьи *F. cunicularia* (Рис 8:6).

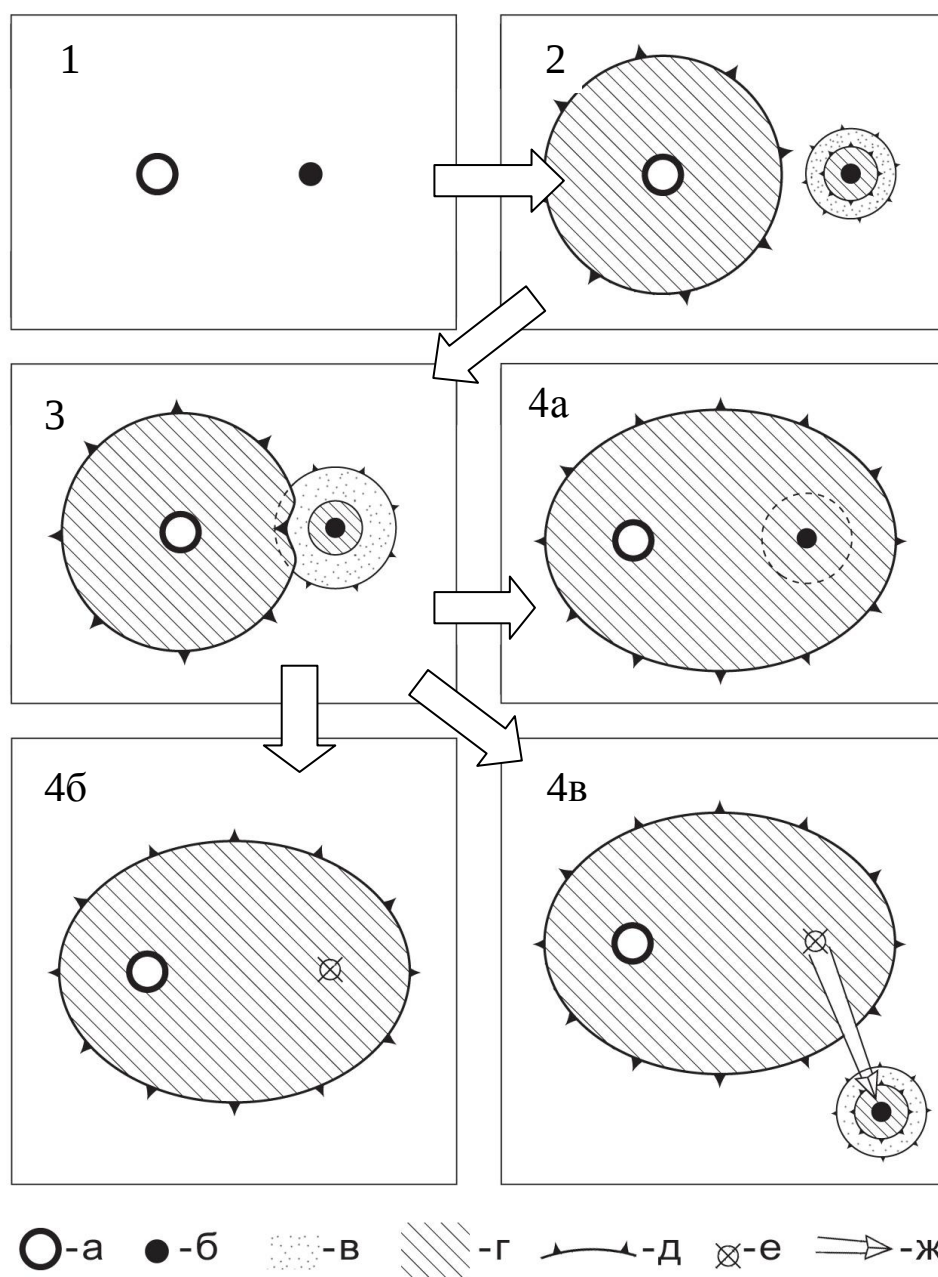


Рис. 8. Взаимодействие семей *F. cunicularia* и *F. pratensis* в комплексе *Fcun1*.

Условные обозначения:

Объекты: а – гнездо-капсула *F. pratensis*; б – гнездо-капсула *F. cunicularia*; в – кормовой участок (КУ); г – охраняемая территория семьи (ОТС); д – границы КУ и ОТС с векторами их расширения/сужения; е – покинутое/разоренное гнездо; ж – миграция семьи. Формы взаимодействий между семьями: 1 – Отсутствие взаимодействий; 2 – Расширение КУ и ОТС; 3 – Ограничение роста части КУ *F. pratensis* во время взаимодействия с семьей *F. cunicularia*. 4а – Потеря ОТС *F. cunicularia*; 4б – Истребление семьи *F. cunicularia*; 4в – Миграция семьи *F. cunicularia*.

Далее рассматриваются взаимодействия между *Formica* и семьями других видов: *Lasius niger*, *L. flavus*, *L. umbratus*, *Myrmica rubra*, *M. lobicornis*, *Tetramorium caespitum* (Табл. 4). В большинстве рассмотренных ассоциаций доминировали *Formica*, однако, как в пределах основного модельного сообщества (к которому принадлежал комплекс *Fcun1*), так и в других были обследованы МАМ с муравейниками *Lasius niger* и *Myrmica rubra*, успешно атаковавшими семьи *F. cunicularia*, иногда – контролировавшими их активность на территории. Отдельно рассматривается взаимодействие смешанной семьи *F. cunicularia*/*Polyergus rufescens* с семьями *F. pratensis*.

Общие механизмы трансформации многовидовых ассоциаций муравейников. Большую часть сезона члены преобразующихся многовидовых ассоциаций мирно сосуществуют, избегая агрессии. Этому способствуют различные механизмы "расхождения" в пространстве, и по времени суточной активности. Если описывать ассоциации только в моменты обычного функционирования, может сложиться впечатление, что агрессивные взаимодействия маловероятны. Тем не менее, периодически возникают ситуации, в которых становится возможным сражение, приводящие к быстрому видоизменению сообщества. На основании результатов наших наблюдений предлагается *схема преобразования неполной многовидовой ассоциации муравьев* (Рис. 9).

А – неполная многовидовая ассоциация, в которой семьи факультативных доминантов контролируют активность и численность инфлюэнтов. Возможны столкновения между семьями факультативных доминантов, которые ограничивают их численность. Отдельные крупные семьи являются доминантными: способны нападать на соседей и отражать их нападения без серьезного ущерба для себя. Разница между доминирующей семьей и субдоминантной может заключаться только в соотношении размеров.

Б – поначалу появившаяся семья облигатного доминанта функционирует в тем же условиях: она может быть, как доминантной, так и субдоминантной.

В – облигатный доминант увеличивает численность семьи и разворачивает дорожную систему, что делает почти невозможными нападения на него. Семьи факультативных доминантов сохраняют возможность агрессивных взаимодействий между собой и воздействия на инфлюэнтов.

Г – облигатный доминант истребляет или вытесняет семьи факультативных доминантов на периферию ассоциации, или доводит их до численности, при которой они становятся неконкурентоспособными.

Д – ситуация, при которой на территории облигатного доминанта останутся только инфлюэнтные семьи, почти не имеющие возможности взаимодействовать между собой. Виды – факультативные доминанты, которые не в состоянии существовать в таком режиме (например, *L. niger*), элиминируются из сообщества. Те же факультативные доминанты, кто может жить небольшими семьями (например, *F. cunicularia*) – остаются.

В тех ассоциациях, где доступные территория и ресурсная база позволяют семьям перемещаться более свободно, чем в рассмотренной нами, процесс трансформации может не приводить к ситуации Д. Кроме того, остается возможность роста переселившихся семей факультативных доминантов. Они могут вновь становиться субдоминантными (переход Д → Г, Рис. 9).

Таблица 4. Характер взаимодействия семей в ассоциациях полигона №1 в 2012-2018 гг.

	<i>F. cun.</i>	<i>F. prat.</i>	<i>F. fusca</i>	<i>L. niger</i>	<i>L. fulig.</i>	<i>L. umbr.</i>	<i>L. flavus</i>	<i>M. rubra</i>	<i>M. lob.</i>	<i>T. caesp.</i>
<i>Formica cunicularia</i>	 	 ,0		   ,0		 ,0	  ,0	  ,0		 ,0
<i>F. pratensis</i>	   ,0			  ,0		 ,0	 ,0	0	–	 ,0
<i>F. fusca</i>							–			
<i>Lasius niger</i>	 ,0	 ,0				–	–	 ,0	–	–
<i>L. fuliginosus</i>	 ,0			  ,0		 ,0	 ,0		0	
<i>Myrmica rubra</i>	  ,0,3	0		 ,0		–	–		–	
<i>M. lobicornis</i>	3	3		3	–	–	–	–		–
<i>Tetramorium caespitum</i>	 ,0,3	 ,3	–	 ,0		–	0		–	

Условные обозначения:

Межсемейные сражения:  – на территории,  – разорение гнезд (повреждение гнезда, захват расплода, вплоть до полного истребления населения),  – с заселением гнезда, разоренного в ходе сражения. 0 – охота на репродуктивных особей, 3 – заселение брошенного гнезда или гнезда разоренного другой семьей. Отсутствие агрессивных взаимодействий в ассоциациях:  – отсутствие соседствующих семей разных видов в одной ассоциации,  – отсутствие конкурирующих социумов одного вида, – – отсутствие зарегистрированных взаимодействий.

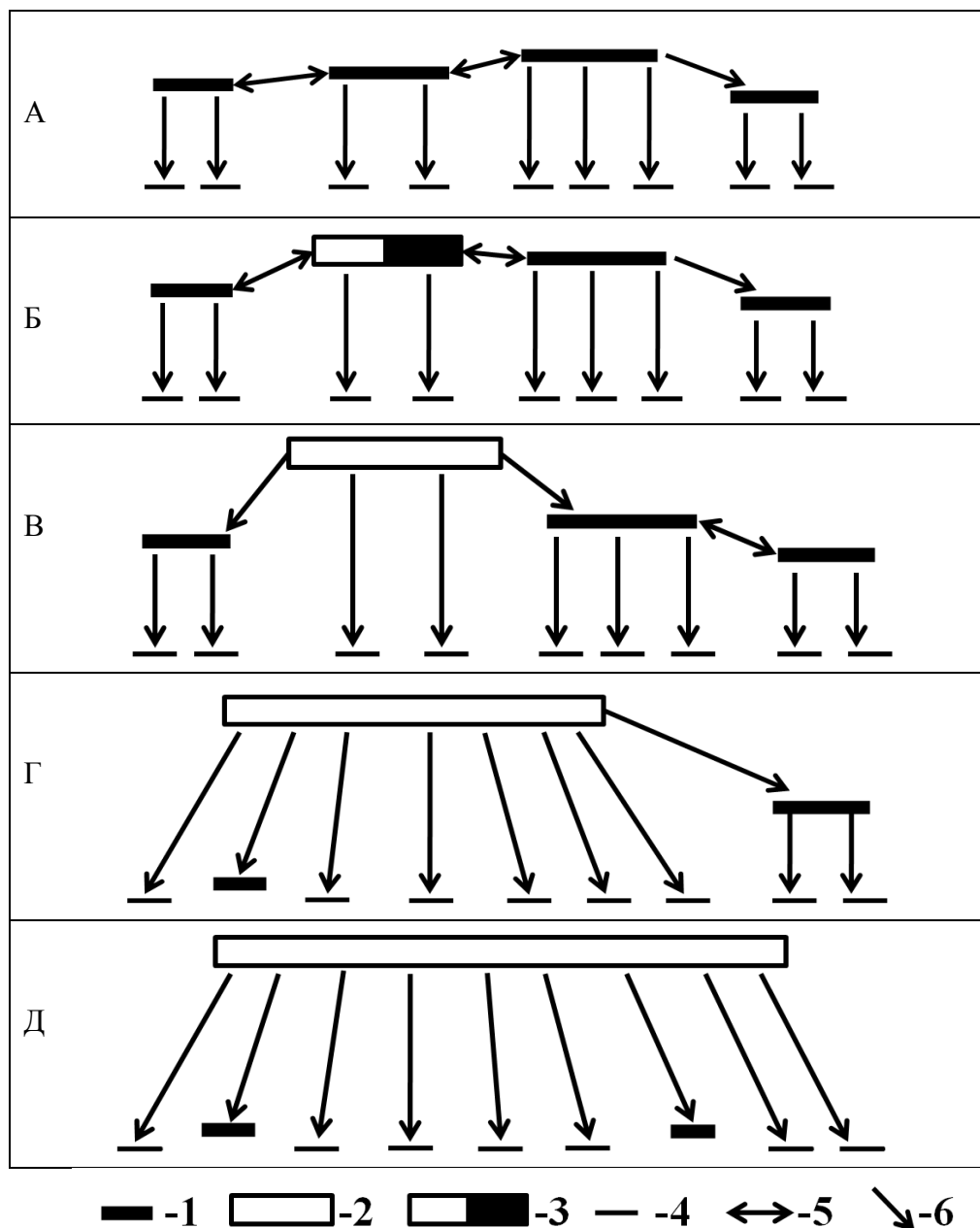


Рис. 9. Трансформация *МММ* под воздействием облигатного доминанта
[по: Бургов, 2015, с изменениями].

Условные обозначения: 1 – семья факультативного доминанта, 2 – семья облигатного доминанта, 3 – смешанная семья (временный социальный паразитизм), 4 – семьи-инфлюэнты, 5 – воздействие семьи, имеющей более высокий ранг в ассоциации, на подчиненную, 6 – взаимодействие иерархически близких семей.

ВЫВОДЫ

1) У *F. cunicularia* с ростом семьи происходит перестроение секционного гнезда в гнездо-капсулу. Социотомия у *F. cunicularia* протекает по сценарию бинарного деления с образованием эфемерной колонии. Основная форма организации социума у *F. cunicularia* – одинарная семья (семья-колонна). В редких случаях отмечено формирование семей-плеяд из одинарных семей.

- 2) Рост семей *F. cinerea* сопровождается строительством дополнительных секций при сохранении связей между ними и формированием мощных гнездовых агрегаций. Потому рост численности семей у *F. cinerea* приводит к образованию первичных федераций.
- 3) Муравьи *Serviformica* формируют устойчивые одновидовые комплексы гнезд. У *F. cunicularia* комплексы составлены одинарными семьями, конкурирующими друг с другом при пересечении кормовых участков. У *F. cinerea* благодаря сохранению связей после социотомии поселение выходит на уровень надсемейных структур, сохраняя функциональную целостность.
- 4) Как *F. cinerea*, так и *F. cunicularia* могут выступать в ассоциациях в качестве доминантов. Устойчивость этой позиции отличается: разрозненность структурных элементов поселения *F. cunicularia* оставляет возможность для конкурентов последовательно занимать их кормовые участки и уменьшать численность семей. Функциональное единство поселений *F. cinerea* позволяет надсемейным структурам этого вида успешно удерживать позицию доминанта в ассоциации.
- 5) Трансформация неполной в полную многовидовую ассоциацию муравейников происходит через ряд стадий от появления семьи облигатного доминанта, до перевода большинства семей (кроме доминанта) в статус инфлюэнтов. Такие переходы обратимы, трансформация ассоциаций проходит нелинейно.
- 6) Основной механизм трансформации ассоциаций – межсемейные сражения. Они возникают в местах пересечения зон активности семей, приводят к снижению численности и динамической плотности особей, изменению иерархических позиций взаимодействующих семей.
- 7) Показана функциональная предрасположенность *Serviformica* и *Coptoformica* к использованию травянистых растений с узкими линейными листьями в качестве субстрата для перемещения. Относительно слабая способность к подобному движению у *Formica* s. str. создает для них необходимость расчистки транспортных путей, стимулирует развитие системы наземных дорог. На основе этих различий можно выделить внутри рода *Formica* две экологические группы.

ПРИЛОЖЕНИЕ

В приложении приведены данные об исследованных комплексах муравейников в форме стандартных документов всероссийской исследовательской программы «Мониторинг муравьев Формика»: регистрационные листы, учетные карточки, схемы комплексов. Также приведены фрагменты учетных ведомостей для описания индивидуального поведения особей, фотографии муравьев, их гнезд.

ПУБЛИКАЦИИ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК:

1. Бургов Е.В., 2015. Многовидовая ассоциация муравейников: переход из неполной в полную ассоциацию // Зоологический журнал. № 10. Т. 94. С. 1200–1210.
2. Бургов Е.В., 2016. Пространственно-функциональные структуры у муравьев *Serviformica* (Hymenoptera: Formicidae) // Вестник МГПУ. Серия "Естественные науки" №4. Т. 24. С. 19–27.

3. Московский А.Д., Бургов Е.В., Овсянникова Е.Е., 2018. Зрительный анализатор анимата как основа семантики сенсорной системы робота // Мехатроника, автоматизация, управление. №5. Т. 19. С. 336–345.

Статьи в других рецензируемых изданиях:

4. Бургов Е.В., 2011. Воздействие облигатных доминантов на *F. cunicularia* Latr. // Поведение, экология и эволюция животных: монографии, статьи, сообщения. Под общ. ред. В.М. Константинова. Т.2. Рязань: НП "Голос Губернии". С. 52–61.
5. Бургов Е.В., 2013. Специфика взаимодействия *F. cunicularia* и *F. pratensis* при высокой мощности поселения первого вида // Муравьи и защита леса (Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума 19-23 августа 2013 года). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 160–163.
6. Бургов Е.В., 2018. Функциональные основы экологической сегрегации видов у муравьев: предварительные данные // Муравьи и защита леса (Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума, Екатеринбург, 20-24 августа 2018 года). Екатеринбург: УЛГТУ. С. 25–31.
7. Бургов Е.В., Московский А.Д., 2018. Разработка системы автоматического распознавания объектов на видеозаписи для мирмекологических исследований // Муравьи и защита леса (Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума, Екатеринбург, 20-24 августа 2018 года). Екатеринбург: УЛГТУ. С. 32–35.
8. Бургов Е.В., Малышев А.А., 2019. Качественные и количественные характеристики биоинспирированных моделей групповой робототехники // Пятый Всероссийский научно-практический семинар «Беспилотные транспортные средства с элементами искусственного интеллекта» (БТС-ИИ-2019): Труды семинара. – Переславль-Залесский: Российская ассоциация искусственного интеллекта. С. 139–148.

Тезисы:

9. Бургов Е.В., 2011. Гнездостроение *Formica cunicularia* (Hymenoptera: Formicidae) в полевозащитной лесополосе // Материалы XVI Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Под ред. Б.Р. Стригановой. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 18–19.
10. Бургов Е.В., 2012. Предпочтения отдельных видов *Formica* s. str. и *Serviformica* при выборе субстрата для перемещения // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 22.
11. Бургов Е.В., 2014. Видеорегистрация поведения муравьев // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XVII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Под ред. Б.Р. Стригановой. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 44–45.
12. Бургов Е.В., 2018. Смешанная семья-субдоминант в многовидовой ассоциации муравейников // XVIII Всероссийское совещание по почвенной зоологии. 22-26 октября 2018 г. Москва, ИПЭЭ РАН. Материалы докладов. Т-во научных изданий КМК. С. 44–45.