

УДК 595.796 (477.75)

ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ СЕМИ ВИДОВ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) В МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЯХ В КРЫМУ

Стукалюк С. В.¹, Иванов С. П.²

¹Институт эволюционной экологии НАН Украины, Киев, asmoondey@gmail.com

²Таврический национальный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, spi2006@list.ru

Изучена ритмика суточной активности 7 видов муравьев (*Formica pratensis*, *Cataglyphis aenescens*, *Camponotus aethiops*, *Messor structor*, *Camponotus lateralis*, *Plagiolepis taurica*, *Crematogaster schmidti*) в условиях Горного Крыма и Южного берега. Для всех видов, кроме *C. schmidti*, характерны короткие циклы смены противоположно направленных потоков рабочих. Период таких циклов составляет 1–3 часа. Сложную ритмику суточной активности имеет облигатный доминант многовидовых ассоциаций муравьев Южного берега Крыма – *C. schmidti*. Его активность характеризуется наличием коротких (1–2 часа) и длинных (5–6 часов) циклов. Короткие циклы, как правило, приходятся на оптимальные температуры, длинные циклы – на время массового выхода рабочих из гнезда и, реже, массового возвращения в гнездо. Выявлена синхронная активность *C. schmidti* и *C. lateralis*. *C. lateralis* используют кормовые дороги *C. schmidti*, избегая встреч с их хозяевами.

Ключевые слова: муравьи, многовидовые ассоциации, суточная активность, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших механизмов, позволяющих разным видам муравьев сосуществовать в составе многовидовой ассоциации, является разновременность пиков их суточной активности, которая, прежде всего, определяется морфофизиологическими адаптациями к перенесению температур и влажности [1]. Разные виды муравьев в пределах одной ассоциации, как правило, отличаются значениями температур, оптимальных для их полноценной фуражировки [2].

В то же время температурные пределы фуражировочной активности не являются абсолютным свойством вида и могут в относительно широких пределах варьировать у особей одной и той же семьи в зависимости от привыкания к высокой (или низкой) температуре [1]. Высокие температуры в меньшей степени, чем низкие, являются фактором, лимитирующим активность муравьев [3]. Однако общие закономерности (например, дневной спад при ясной погоде) ритмики активности сохраняются и остаются постоянными.

Многие виды муравьев в условиях климата умеренной зоны неактивны уже при температурах ниже 13–17 °С, как это было показано Лессардом и соавторами [4] и подтверждено нами [5].

Г. М. Длусским [1] для видов муравьев гумидных районов умеренной зоны указан верхний предел активности в 30–35 °С. Наибольшая активность некоторых видов рода *Formica* в умеренных областях приходится на 20–25 °С [6].

Для условий Горного Крыма нами уже изучалась суточная активность муравьев и ее сопряженность в их иерархически организованных многовидовых ассоциациях. Установлено, что активность инфлюэнтов и субдоминантов приходится, как правило, на спад активности у доминанта и несколько отдалена от температурных оптимумов, занятых доминантом [5]. Степень сопряженности активности инфлюэнтов и доминанта зависит от территориальности последнего. При оптимальном температурном режиме, например в условиях Южного берега Крыма, часть видов активна и ночью.

Цель нашей работы – изучить ритмику суточной активности муравьев в многовидовых ассоциациях и выявить следующие ее параметры: соотношение количества рабочих, вышедших из гнезда и вернувшихся в него в разные периоды активности, продолжительность циклов активности, степень влияния на интенсивность фуражировки внешних и внутренних факторов в условиях Горного Крыма и южнобережья полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами нашего изучения послужили семь видов муравьев: *Formica pratensis* Retzius, 1783, *Cataglyphis aenescens* Nylander, 1849, *Camponotus aethiops* Latreille, 1798, *Messor structor* (Latreille, 1798), *Camponotus lateralis* (Olivier, 1792) *Plagiolepis taurica* Santschi, 1920, *Crematogaster schmidtii* (Mayr, 1853). Все данные виды относятся к высоким иерархическим рангам: доминантам (облигатным и факультативным, по А. А. Захарову [7]), субдоминантам, или видам, не имеющим охраняемого кормового участка, и имеют наиболее сложные циклы суточной активности.

Исследования проводились в течение июня – августа 2004–2005 гг. В качестве пробных площадей выбирались участки четырех типовых растительных сообществ. Данные растительные сообщества являются типовыми для Горного Крыма и Южного берега и идентифицировались по геоботанической классификации Я. П. Дидука [8].

К ним относятся: степи пырея узлового (*Elytrigia nodosa*) горы Карадаг, на приморских участках (высота до 20 м над ур. м.), дубово-фисташковое редколесье (*Quercus pubescens*, *Pistacia mutica*) там же, на склонах (до 150 м над ур. м.), можжевельное редколесье (*Juniperus excelsa*) на южном склоне мыса Айя (менее 100 м над ур. м.) и степи осоки низкой (*Carex humilis*) на Чатырдаг-яйле (1200 м над ур. м.).

В качестве объектов исследования выбраны виды, имеющие кормовые дороги (*Formica pratensis*, *Camponotus aethiops*, *Camponotus lateralis*, *Plagiolepis taurica*, *Crematogaster schmidtii*) либо образующие их при поиске и транспортировке пищи (*Messor structor*). Исключение составил вид *Cataglyphis aenescens*, не имеющий охраняемой территории и предпочитающий одиночную фуражировку. Иерархическое положение каждого из видов устанавливалось по методике, основанной на применении приманочной ленты [9; 10; 11; 12].

Оценка биоморф, трофических групп и размерных классов рабочих особей изучаемых видов муравьев проведена согласно классификации Г. М. Длусского [1] с использованием предложенных им обозначений.

Показатели суточной активности муравьев измерялись по количеству рабочих, прошедших под барьером (натянутой над дорогой ниткой), который не затруднял их передвижение [13]. Для *C. aenescens* исследования проводились по стандартной методике учетных рамок [13].

В ходе наблюдений ежедневно фиксировалась температура поверхности почвы, при этом термометр располагали непосредственно на ее поверхности, в месте, недоступном для прямых солнечных лучей. В каждом из биотопов наблюдения проводились в течение нескольких дней.

Полученные данные переводились в среднее количество рабочих особей, отмеченных за 5 мин. в течение часа наблюдений. Кривые на графиках активности представляют собой усредненные данные для всего времени наблюдений в конкретном биотопе. Отсчет времени суток проводился по летнему киевскому времени.

Для оценки ритмики суточной активности муравьев проводились наблюдения не менее чем за 2–3 семьями каждого из видов, кроме *F. pratensis* (1 семья). Активность каждой семьи, по возможности, наблюдалась поочередно, то есть по окончании 2–3 дневных наблюдений за одной семьей изучалась следующая. Оценивались такие параметры активности муравьев: направление движения рабочих из гнезда или в гнездо (при наблюдениях за *C. aenescens*, у которого нет постоянных кормовых дорог), количество особей на дорогах, приносящих добычу либо возвращающихся без добычи.

Отдельно необходимо упомянуть особенности измерения ритмики суточной активности *C. schmidti*. У этого вида – самая продолжительная (круглосуточная) активность в изученных нами многовидовых ассоциациях муравьев Крыма, состоящая из смены простых и сложных циклов. Активность *C. schmidti* изучалась нами для следующих типов семей этого вида: монокалических и поликалических (по классификации А. А. Захарова [7], см. рис. 1А, 1В). Эти категории необходимы, так как активность рабочих из кормовых гнезд, по нашему предположению, накладывается на волны активности рабочих из центрального гнезда и может ее исказить или усиливать. Отдельно проведены наблюдения за активностью монокалической семьи *C. schmidti* при изменении погодных условий.

Кроме того, нами наблюдалась суточная активность монокалической семьи *C. schmidti*, на кормовых дорогах которой были обнаружены рабочие *C. lateralis* (рис. 1С). Таким образом, мы наблюдали активность четырех семей *C. schmidti*. Из них три семьи монокалические: без присутствия *C. lateralis*, монокалическая при изменении погодных условий, монокалическая с *C. lateralis* и одна семья – поликалическая с расплодными гнездами.

Для монокалической семьи наблюдения проводились круглосуточно, а для монокалической семьи (при изменяющихся погодных условиях) и поликалической с расплодными гнездами мы провели наблюдения в светлое время суток.

Данные наблюдений обрабатывались при помощи программ Statistica 6.0 и Microsoft Excel 2003. Приводимые значения корреляции достоверны при $p < 0,05$.

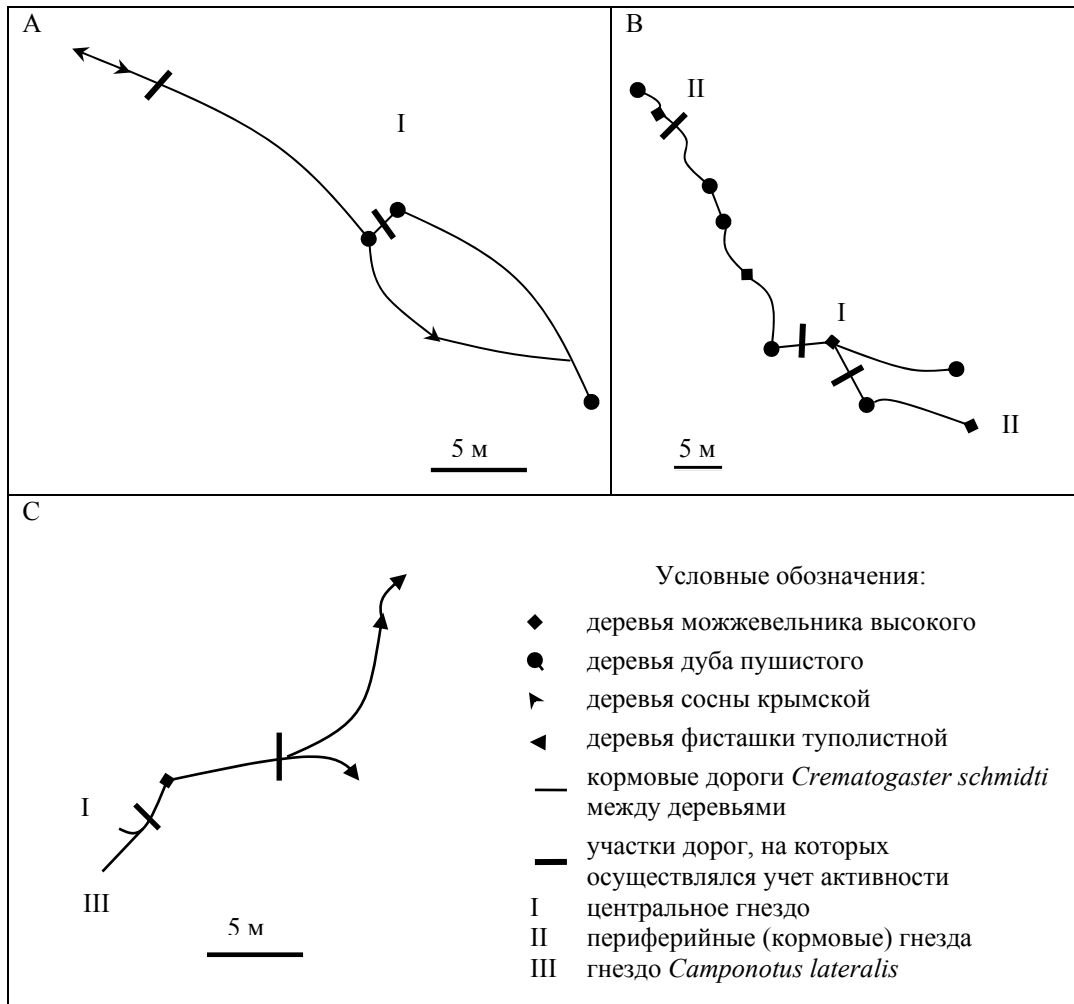


Рис. 1. Схема кормовых участков модельных семей *Crematogaster schmidti*: монокалическая семья (А), поликалическая семья (В), монокалическая семья с присутствием *Camponotus lateralis* на кормовом участке (С)

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Краткие сведения о биологии изучаемых видов¹

***Formica pratensis*, луговой муравей.** Ареал: транспалеарктический вид, распространенный от Атлантики до Забайкалья, Амурской области и Якутии; Кавказ, Закавказье, горы Средней Азии; на севере доходит до южной границы тайги; в Украине – практически повсеместно. В Крыму этот вид обычен на горностепных и горнолуговых участках, где является облигатным доминантом.

¹ Сведения об ареалах рассмотренных ниже видов муравьев взяты из литературы [14; 15].

Рабочие 6–8 мм. ВЗ-5 (ГЗ-5). Мезофил. Гнездо состоит из двух частей – надземной в виде холмика из растительных остатков высотой до 60 см и подземной, зимовочной. Подземное гнездо по объему примерно равно надземной части. Гнездовой холмик у основания окружен валом. Размер семей максимален среди всех видов муравьев высокогорных ассоциаций – 40000–60000 рабочих особей на участках степей осоки низкой и до 200000 на лугах овсяницы луговой. Данный вид предпочитает селиться на границе двух сообществ, где его семьи достигают максимальных размеров: например на склонах карстовых воронок, между луговыми участками и петрофитной степью. Такое положение наиболее выгодно, так как позволяет получать добычу в двух растительных сообществах.

Каждая семья имеет от 1–2 (в условиях степи) до 4–5 (в условиях луга) постоянных кормовых дорог в виде заглубленных и очищенных от сора канавок и полностью охраняемую территорию. Кормовой участок имеет вторичное деление территории на индивидуальные поисковые участки, закрепленные за отдельными фуражирами. Между территориями соседних семей находятся нейтральные зоны, не нарушаемые рабочими. Брачный лет в горных условиях происходит чуть позже, чем на равнинах: в конце июня – июле.

***Cataglyphis aenescens*, степной бегунок.** Ареал: Южная и Центральная Европа (на запад – до Италии, на север – до Чехии), юг Восточной Европы (на север – до Курска и Самары), Кавказ, Закавказье, Малая, Передняя, Средняя и Центральная Азия, юг Западной Сибири, Казахстан, Тува, Монголия, северный Китай; в Украине: Крым, Степь и Лесостепь (по долине Днепра на север доходит до Киева; на востоке Лесостепи – до Харькова). Рабочие 6–10 мм. ВЗ-3–5. Гемиксерофил. Заселяет открытые, хорошо прогреваемые солнцем, разреженные остепненные участки, с проективным покрытием менее 40% (в Крыму – степи пырея узлового). Гнезда в почве, иногда под камнями, где может согреться расплод. В каждой семье от 500 до 2000 рабочих. Семьи моногинные.

Вид не имеет охраняемой территории, однако на крупных (долговременных) приманках достаточно агрессивный по отношению к другим муравьям. Брачный лет – в июне – июле.

***Camponotus aethiops*.** Ареал: Средняя и Южная Европа, северо-запад Африки, юг Восточной Европы, Кавказ, Малая Азия, Ближний Восток, Иран, Афганистан, Средняя Азия, Казахстан; в Украине – Степь, Крым, юг Лесостепи.

Один из наиболее крупных по размерам рабочих в Крыму видов муравьев. Факультативный доминант, в полидоминантных ассоциациях – кодоминант. Рабочие 5–10 мм. ВЗ-4–5 (ГЗ-4–5). Гемиксерофил, использующий для охоты и фуражировки ночной период времени, когда потенциальная добыча малоподвижна. Предпочитает селиться на открытых травянистых склонах с одиночными деревьями (дуб пушистый, фисташка, можжевельник) либо на полянах между деревьями. Гнезда располагаются в земле, иногда под камнями. Семьи иногда достигают 5000–7000 рабочих особей, хотя в среднем обычно не более 1500–2000.

Контролируемые колонии тлей на ветвях одиночных деревьев фисташки и дуба пушистого охраняются. Кормовой участок охраняется частично, к деревьям обычно

проходят кормовые дороги. Вид моногинный. Брачный лет с конца июня по начало июля, как правило, утром.

***Messor structor*, муравей-жнец.** Ареал: Южная, юг Центральной и Восточной Европы, северо-запад Африки, Малая, Передняя и Средняя Азия, Ближний Восток, Казахстан, Иран, Афганистан, северо-запад Китая; в Украине: Степь, юг Лесостепи, Крым.

В иерархическую систему не входит, по причине особой трофической специализации (карпофагии), позволяющей избегать конкуренции с видами – зоофагами и зоонекрофагами. Рабочие: мелкие – 3–5 мм, крупные – 6–8 мм. ВК-3–5 (ГК-3–5). Ксерофил. В Крыму встречается в степях пырея узловатого, а также известен из единичных находок в шибликовых сообществах. Гнезда в земле, вход обычно в виде кратерообразной насыпи, состоящей из кусочков земли и остатков семян. Активен в вечернее и ночное время, начиная с 19.00. Во время фуражировки рабочие движутся колонной к тому сектору кормового участка, где происходит сбор семян злаковых. Численность рабочих в семье может достигать до 20000–30000 особей. Брачный лет – с апреля по начало мая.

***Plagiolepis taurica*.** Ареал: Центральная Европа, Италия, Балканы, Греция, степь и лесостепь Восточной Европы, Кавказ, Закавказье, Казахстан, Средняя Азия; в Украине – Степь, Крым, юг Лесостепи, по долине Днепра доходит до Киева.

Субдоминант (в степях пырея узловатого, где семьи небольшие), или кодоминант (в редколесьях можжевельника, где семьи достигают значительных размеров). Рабочие 1,5–2 мм. ВЗ-1 (ГЗ-1). Ксеротермофил. В Крыму обитает на участках с петрофитной растительностью (степи пырея узловатого, Карадаг), среди скал, иногда в сосновых посадках. Гнезда в земле, расщелинах между камнями. В данной станции численность рабочих в семье не превышает 500–700 рабочих. Семьи моногинные. Постоянные дороги отсутствуют, а соседние семьи имеют перекрывающиеся кормовые участки. В этом случае наблюдается мобилизационный тип стратегии фуражировки.

Широко представлен в редколесьях можжевельника высокого на мысе Айя. Гнезда в земле, иногда у основания стволов деревьев. Семьи моногинные, но, что более вероятно, в случае более крупных, олиго- или полигинные, с населением до 50000 рабочих. Такие данные получены при сравнении интенсивности движения на кормовых дорогах этого вида и *Crematogaster schmidti*. Кормовой участок частично охраняемый (колонии тлей, пригнездовая зона) и включает наземную часть и колонии тлей на деревьях. Как правило, присутствуют 1–2 постоянные кормовые дороги. Брачный лет – в июле.

***Camponotus lateralis*.** Ареал: Южная Европа от Испании до Крыма и Кавказа, северо-запад Африки, Малая Азия, Иран, Копетдаг; в Украине – Крым. Вид субдоминант. Рабочие 4–7,5 мм. ДЗ-3–4. Гемиксерофил. В Крыму поселяется в лесах южного макросклона, наиболее часто в отмершей древесине, и фуражирует на дубе пушистом и фисташке. Моногинный вид. Отмечено совместное обитание на одних и тех же деревьях с доминантным видом *C. schmidti*, хотя иногда встречается и отдельно [16; 10]. Взаимодействие представителей этих родов уже отмечено в некоторых работах [17], но для данной пары видов зафиксировано впервые. В

случае совместного обитания рабочие *C. lateralis* передвигаются по дорогам, проложенным *C. schmidtii*, и, видимо, используют одни и те же колонии тлей *Lachnus roboris* (Linnaeus, 1758). Оба вида схожи по окраске.

Рабочие *C. lateralis* способны к более быстрому передвижению по сравнению с рабочими *C. schmidtii* благодаря большей длине ног по отношению к телу. Кроме того, у рабочих *C. lateralis* в составе фасеточного глаза большее число омматидиев, обеспечивающее лучшее качество зрения и, соответственно, больший угол обзора. Это позволяет *C. lateralis* избегать встречных рабочих *C. schmidtii*, относящихся к ним с неизменной агрессивностью. Для *C. lateralis* характерна невысокая численность рабочих в семьях – до 1000 особей.

По нашим наблюдениям, гнездо *C. lateralis* может находиться на том же дереве, где расположено и гнездо доминанта, но никогда – на одном дереве с центральным гнездом, где плотность рабочих *C. schmidtii* слишком высока (рис. 2). Рабочие *C. lateralis*, распространяясь по наземным дорогам *C. schmidtii*, могут посещать не только то дерево, в котором расположено собственное гнездо, но и соседние деревья. В этом случае центральное гнездо *C. schmidtii*, как правило имеющее 2–3 дороги, расходящихся от него в разных направлениях, может служить своеобразным ограничителем возможной конкуренции между разными семьями *C. lateralis*. Таким образом, мы предполагаем, что отдельные дороги семьи *C. schmidtii* могут использовать только разные семьи *C. lateralis*.

Агрессивность вида-доминанта служит фактором ограничения воздействия на *C. lateralis* других видов высокого иерархического ранга, входящих в ассоциацию.

Характер отношений между этими видами нельзя отнести к парабиозу, который подразумевает использование одних и тех же запаховых троп при отдельном содержании расплода [18], поскольку в нашем случае имеет место явно враждебное отношение хозяина дорог (*C. schmidtii*) к *C. lateralis*.

Брачный лет наблюдается в июне – июле.

Crematogaster schmidtii. Ареал: Австрия, Балканы, Греция, Малая Азия, Кавказ, Копетдаг; в Украине: Горный Крым, предгорья, Южный берег Крыма. Рабочие 3–5 мм. ДЗ-3. Гемиксерофил. Облигатный доминант. Один из наиболее распространенных видов муравьев Южного берега Крыма.

Являясь типичным дендробионтом, этот вид устраивает гнезда в отмерших частях стволов деревьев – можжевельника, фисташки, дуба пушистого. Проявляя пластичность в выборе мест для гнезда, иногда заселяет сухие ветки кустарников, полые стебли и стебли травянистых растений с мягкой сердцевинкой. Семьи имеют охраняемые кормовые участки. Семьи, как правило, моногинные, крупные – олигогинные. В семье обычно от 5000 до 70000 рабочих особей. В крупных семьях, как правило, кроме центрального гнезда существуют периферийные гнезда, играющие в первую очередь роль опорных центров, откуда осуществляется проникновение во внешние и частично внутренние территории кормового участка. Это снижает затраты и увеличивает эффективность использования кормового участка. Такие семьи можно отнести к поликалическим с расплодными гнездами [7].

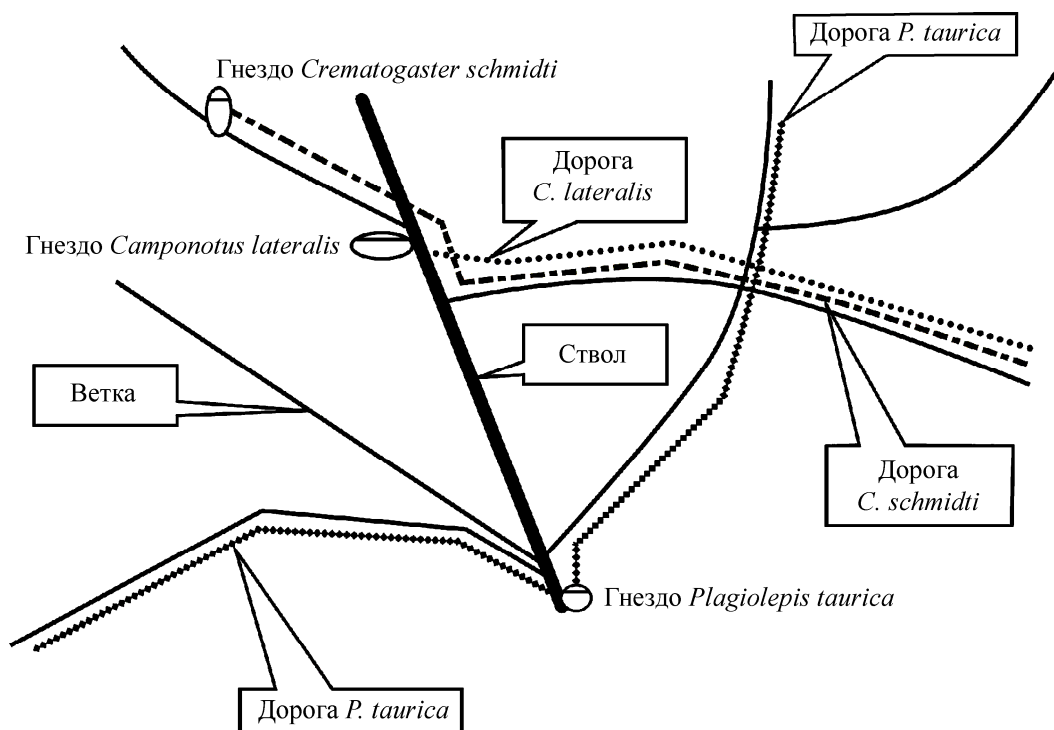


Рис. 2. Схематическое изображение дерева можжевельника и располагающихся на нем гнезд и дорог муравьев (Южный берег Крыма, редколесья можжевельника высокого)

Наличие больших групп рабочих на периферии облегчает и убыстряет реакцию семьи на вторжение рабочих соседних семей своего вида или других видов, претендующих на захват территории. Нами зафиксированы столкновения между разными семьями этого вида. Возможно, группы рабочих, сосредоточенные в периферийных гнездах, играют важную роль и при освоении новых участков, необходимых для обеспечения роста семьи. Крупная семья может контролировать от 6 до 15 деревьев. От центрального гнезда отходят 1–2, реже 3–4 постоянных дорог, идущих на периферийные участки территории. На деревьях (дуб пушистый) находятся колонии тлей *L. roboris* или червецов. Рабочие, потоком выходя из гнезда, постепенно распределяются по кормовым участкам.

Вся территория семьи *C. schmidti* находится в древесном ярусе. Дороги проходят по ветвям деревьев. Для перехода на другие деревья используются дороги, проходящие по земле или (при соприкосновении ветвей соседних деревьев) по ветвям. Поверхность почвы для этого вида служит только транзитной зоной. Охраняется не вся территория, на которой растут контролируемые деревья, а собственно сами деревья, участки вокруг их стволов, участки вдоль дорог и участок вокруг центрального гнезда, где наблюдается высокая динамическая плотность фуражиров.

Единственное отличие в структуре кормового участка для этого вида в дубовых лесах (или дубово-фисташковых редколесьях) по сравнению с сосновым лесом связано с характером дорог. В связи с тем что сосновые леса имеют большую разреженность, чем дубы, здесь у *C. schmidt* практически отсутствуют дороги, проходящие по соприкасающимся ветвям соседних деревьев. Основная масса дорог проходит по поверхности земли, и, хотя поверхность земли сохранила для этого вида роль транзитной зоны, численность рабочих в семьях ниже, до 40000 особей, что связано с менее благоприятными условиями обитания.

На мысе Айя в качестве места для поселения этот вид предпочитает можжевельники.

Возможно, семьи *C. schmidt* способны к почкованию. Нами обнаружены периферийные гнезда, потерявшие связь с материнским гнездом.

В можжевело-дубово-фисташково-земляничниковых лесах количество рабочих в семье может достигать значения свыше 100000 рабочих особей.

Брачный лет в августе – сентябре, обычно в вечернее или ночное время.

Суточная активность изучаемых видов

Formica pratensis. На рисунке 3 представлены усредненные данные по количеству рабочих *F. pratensis*, зарегистрированных на трех дорогах одной семьи в разное время суток.

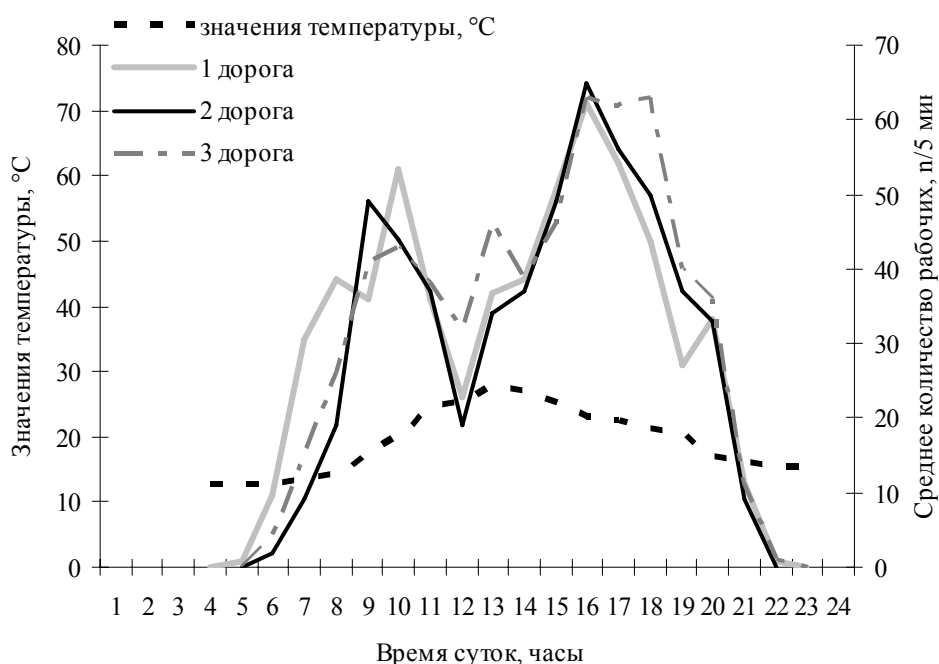


Рис. 3. Суточная активность семьи *Formica pratensis* на трех кормовых дорогах (яйла Чатырдага, 28–30 июля 2004 г.)

Из рисунка видно, что этот вид имеет два основных пика активности, приходящиеся на 9.00–10.00 и 16.00–18.00, спад, приходящийся на 12.00, и несколько дополнительных пиков и спадов, обусловленных экологическими особенностями территорий, которые обслуживают соответствующие дороги. Общий спад активности, приходящийся на 12.00, вероятно, обусловлен максимальной температурой воздуха в данное время суток (25–28 °С). Небольшие дополнительные пики активности, приходящиеся на 18.00 и 20.00, связаны с массовым возвращением рабочих с кормового участка в гнездо.

В целом, на дороге 1 нарастание активности в утреннее время зафиксировано в более раннее время (в 6–8 часов), чем на дорогах 2 и 3 (в 7–9 часов). Дневной спад активности на всех трех дорогах носит в целом сходный характер. Спад активности в вечернее время на дороге 1 начинается в то же время, что и на дорогах 2 и 3, но происходит по более круто ниспадающей траектории.

На наш взгляд, эти отличия связаны с тем, что дорога 1 была направлена в сторону горной степи, тогда как дороги 2 и 3 – в сторону луга. Проективное покрытие растительности на лугу значительно выше, чем в горной степи. Соответственно отличаются и температурные показатели на данных кормовых территориях. На участке горной степи поверхность почвы нагревается быстрее, что благоприятствует более раннему наступлению активности муравьев в утреннее время. В то же время в вечернее время открытая почва остывает быстрее, что приводит к более ранним срокам окончания фуражировки.

Таким образом, группы рабочих, привязанные к разным дорогам и направляющиеся в разные биотопы, могут иметь несколько различающиеся ритмы активности.

***Cataglyphis aenescens*, муравей-бегунок.** Результаты наблюдений за суточной динамикой активности *C. aenescens* представлены на рисунке 4.

Учитывались фуражиры с добычей и без, а также выходящие из гнезда. Активность муравья-бегунка наблюдается с 7.00 по 18.00. Выход первых рабочих из гнезда начинается при температуре почвы выше 20 °С. Эти данные схожи с результатами, полученными Г. М. Длусским [1] для *Cataglyphis setipes* (Forel, 1894). Максимум численности рабочих отмечен с 12.00 по 13.00. Для вида характерна активность в самые жаркие часы, при температуре 32–35 °С. Наибольшее количество рабочих, несущих добычу к гнезду, приходилось на 9.00 и 13.00 (42% и 27%, соответственно, от общего потока возвращающихся). Тем не менее, всегда преобладал поток рабочих, возвращающихся без добычи. Активность прекращалась в вечерние часы, хотя температура почвы все еще имела высокие значения (как и в случае с *C. setipes*). Бегунки способны охватывать территории площадью не менее 100–200 м² (крупные семьи) за счет далеко уходящих от гнезда одиночных фуражиров. Охраняемый (в обычном понимании) кормовой участок у них отсутствует, что позволяет рабочим из соседних семей заходить на их территорию. Однако участок, непосредственно прилегающий к найденной крупной добыче, охраняется. В пасмурные дни, когда почва не прогревается, активность *C. aenescens* может быть сильно снижена или вовсе отсутствовать.

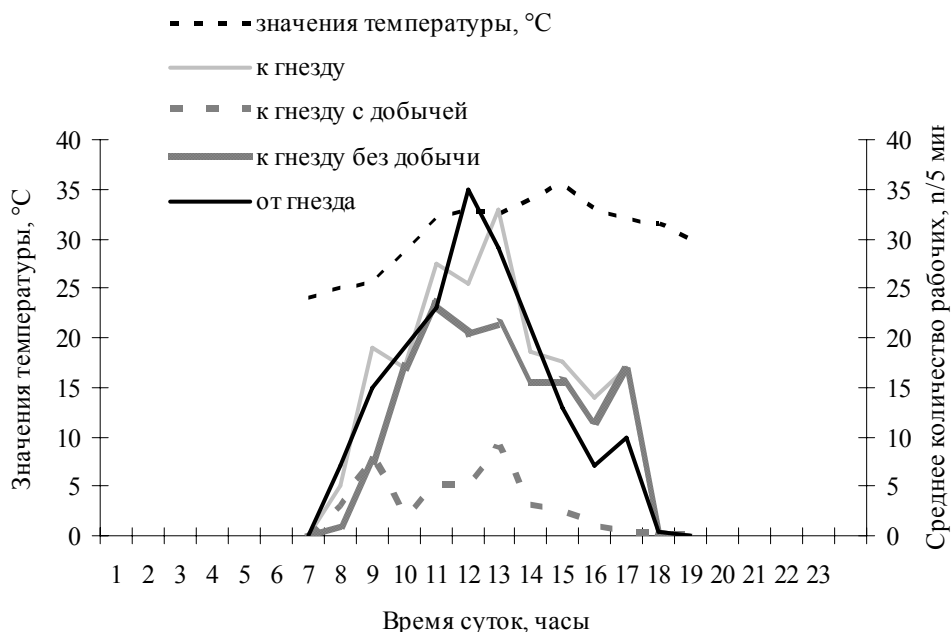


Рис. 4. Суточная активность *Cataglyphis aenescens* на остепненном участке с доминированием пырея узлового (Карадаг, 3–5 июля 2005 г.)

***Camponotus aethiops*.** Суточная динамика этого вида характеризуется продолжительной паузой в дневное время (рис. 5). Во второй половине дня массовый выход рабочих *C. aethiops* из гнезда начинается в 19.00, когда значение температур поверхности воздуха снижается до 30–32 °С, и, пройдя через два пика, приходит к спаду в 00.00. Основная масса рабочих возвращается в гнездо в 00.00, хотя часть рабочих начинает возвращаться уже с 20.00.

Начиная с 20.00 и далее появляются группы рабочих,двигающихся в противоположных направлениях. В это время продолжительность рейса отдельного муравья в среднем составляет 2 часа. На это время сдвинуты пики активности муравьев,двигающихся в противоположных направлениях (рис. 5). В целом меньшие значения показателей для потоков фуражиров, идущих к гнезду, по сравнению с противоположно направленным потоком свидетельствуют о том, что часть фуражиров на ночь остается с тлями. Новый пик активности выходящих из муравейника рабочих наблюдается в 3–4 часа. В утреннее время циклы сокращаются до 1 часа. Возвращающихся рабочих в это время в целом больше, чем выходящих, за счет особей, не вернувшихся в муравейник в первой половине ночи. Последние рабочие возвращаются в 9.00. Основная часть вышедших после полуночи из гнезда фуражиров возвращается в период 4–5 часов.

***Messor structor*.** При оценке фуражировочной активности *M. structor* (рис. 6) нами учитывались следующие группы фуражиров: 1) идущие от гнезда; 2) идущие к гнезду: а) с семенами злаков, б) без семян.

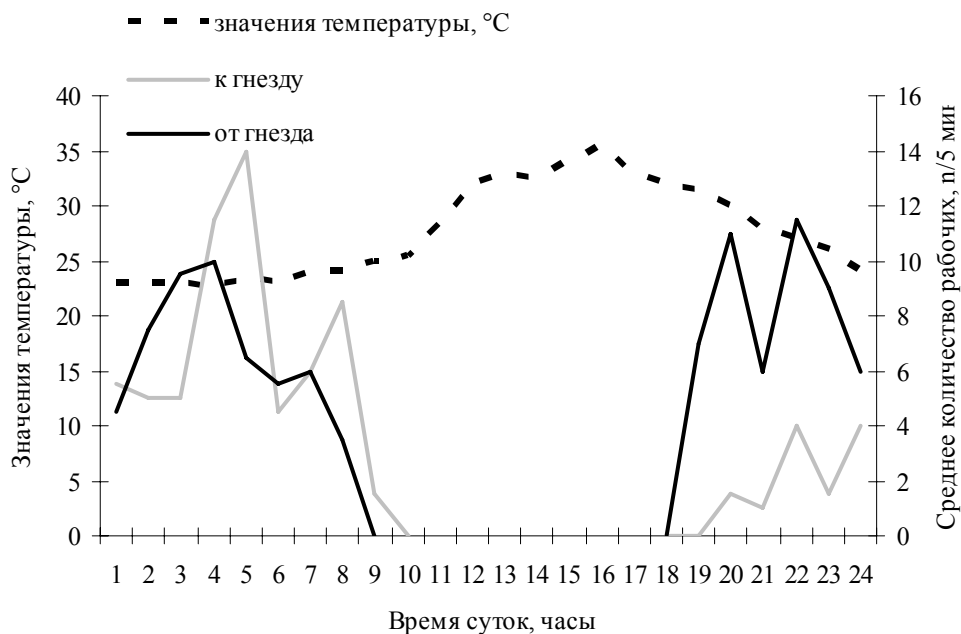


Рис. 5. Суточная активность *Camponotus aethiops* на остепненном участке с доминированием пырея узлового (Карадаг, 6–8 июля 2005 г.)

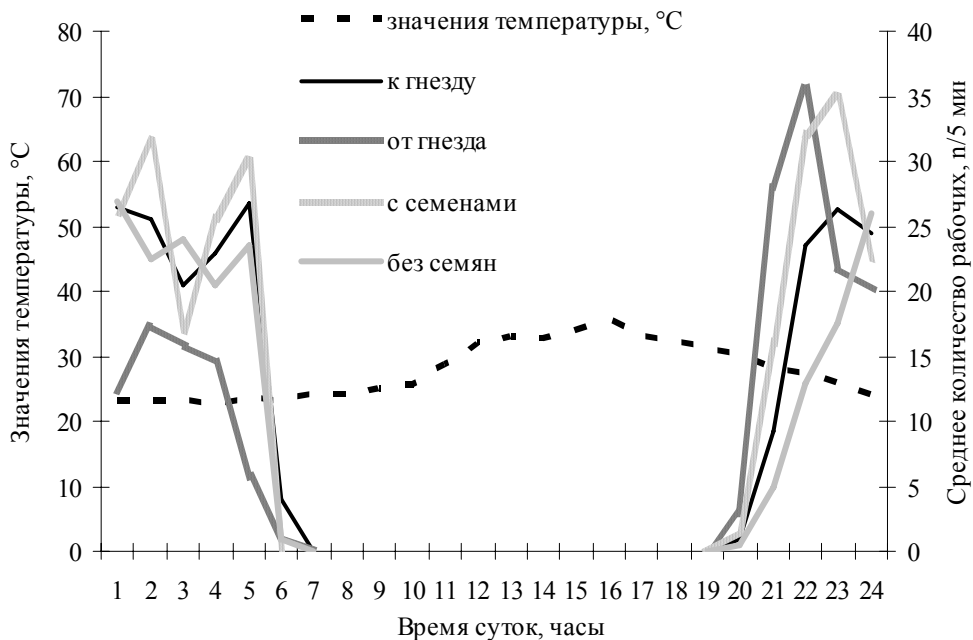


Рис. 6. Суточная активность *Messor structor* на остепненном участке с доминированием пырея узлового (Карадаг, 8–9 июля 2005 г.)

Messor structor – единственный в ассоциации вид-карпофаг – фуражирует ночью (21.00 – 2.00), что, вероятно, связано с благоприятным для него температурным режимом (не выше 25–28 °С).

Массовый выход из гнезда происходит с 20.00 по 1.00 в виде колонны рабочих, монолитно, в несколько рядов устремляющихся к куртине злаковых растений. Ввиду близости расстояния до места заготовки (в данном случае до 15 м) циркуляция потоков фуражиров осуществляется быстро, что можно увидеть из быстрого изменения градиентов каждого из показателей. С 20.00 до 00.00 увеличивается поток фуражиров, возвращающихся без семян, вплоть до превышения показателей потока фуражиров с семенами.

Этот поток держится примерно на одном уровне до 4.00. До самого окончания активности после массового выхода преобладает поток фуражиров, возвращающихся в гнездо. Это свидетельствует о мобилизационном характере выхода рабочих особей на фуражировку.

***Plagiolepis taurica*.** Вид с типично дневным двухвершинным циклом активности с пиками в 8.00–9.00 и 16.00–18.00 (рис. 7).

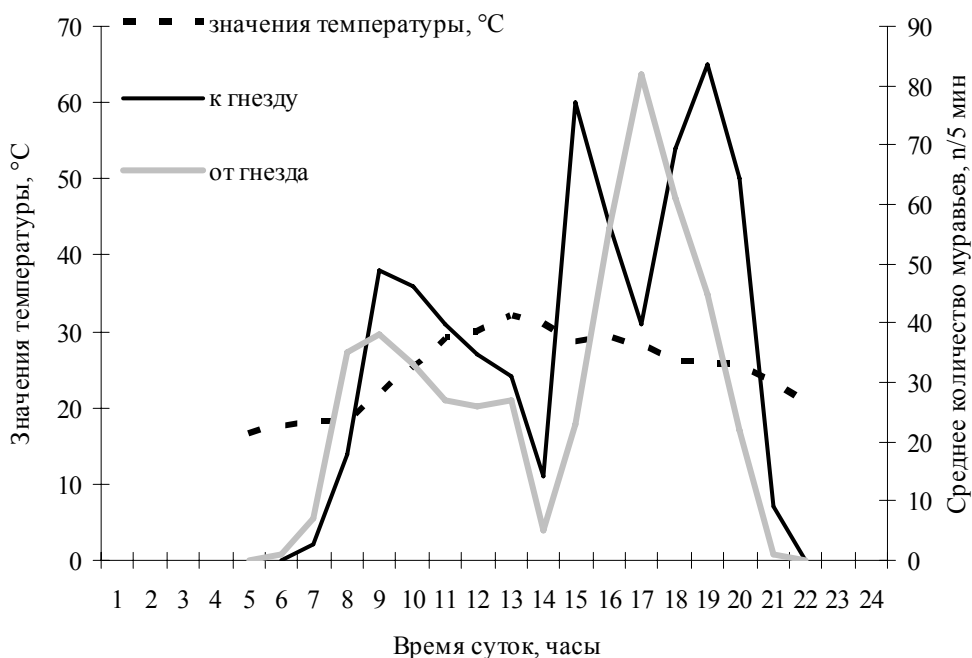


Рис. 7. Суточная активность семьи *Plagiolepis taurica* в редколесьях можжевельника высокого (мыс Айя, 6–7 августа 2004 г.)

Пики выхода рабочих из гнезда приходятся на 8.00–9.00 и 17.00. Пики возвращающихся в гнездо рабочих приходится на 9.00, 15.00 и 19.00. В 14.00 наблюдается общее снижение интенсивности движения обоих потоков рабочих.

Минимум активности наблюдается в период, когда значения температуры почвы достигают отметки в 30–31 °С. Во второй половине дня мы наблюдаем два пика активности рабочих, идущих к гнезду, и располагающийся между ними один пик активности муравьев, выходящих на вечернюю фуражировку.

Возможно, что если во время первого цикла (в 15.00) в группе возвращающихся преобладают рабочие, вышедшие утром и оставшиеся на территории кормового участка днем, то во второй вечерний пик (19.00) входят рабочие, уже вышедшие вечером (в 17.00). После 19.00 преобладает поток рабочих, возвращающихся в гнездо. После 22.00 активность прекращается. Таким образом, у *P. taurica* мы видим более массовый и мощный вечерний пик активности по сравнению с утренним временем.

Camponotus lateralis. Субдоминант, предпочитает гнездиться на деревьях, занятых доминантом – *C. schmidtii*. Активность *C. lateralis* сопряжена с активностью *C. schmidtii*, дороги которых он использует для передвижения к источникам пищи. При этом у *C. lateralis* период активности менее продолжителен и не охватывает часть ночного времени (рис. 8).

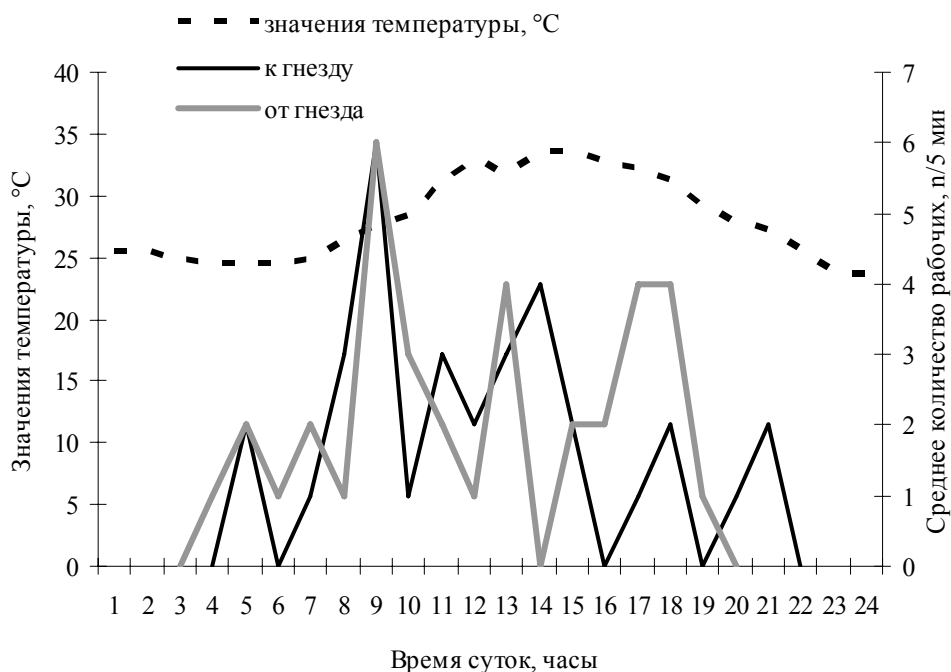


Рис. 8. Суточная активность *Camponotus lateralis* в редколесьях можжевельника высокого (мыс Айя, 6–7 августа 2004 г.)

Возможно, сопряженность динамик активности этих видов может быть связана с общим источником пищи – сахаристые выделения тлей в периоды их максимальной продуктивности в течение суток. Утренний выход из гнезд начинается в 4.00–5.00, когда показатели температуры почвы еще относительно

невысоки. Показатели количества рабочих, возвращающихся в гнездо, меняются быстрее, чем у противоположного потока. Пик активности наступает в 9.00, когда оба потока уравниваются, а потом, при постепенном повышении температуры до 28–31 °С, начинают спадать. Для активности *C. lateralis* характерны быстрые смены численности встречных потоков фуражиров. Это может быть связано с немногочисленностью муравьев, участвующих в фуражировке. В большинстве случаев, кроме пиков в 5.00 и 9.00, совпадающих по значениям для обоих потоков, в дневное время наблюдается чередование в величине показателей. Каждый такой цикл занимает 1–2 часа. В вечернее время циклы становятся более растянутыми и смещенными в сторону показателей рабочих, уходящих от гнезда (с 17.00 по 20.00). Последний пик активности возвращающихся в гнездо рабочих наблюдается в 21.00.

У видов-дендробионтов большая часть троп не проходит по поверхности почвы, а расположена на стволах и ветках деревьев и находится в тени. Это обстоятельство объясняет отсутствие у *C. lateralis* резкого спада активности днем, как у большей части видов, рассмотренных нами ранее.

***Crematogaster schmidtii*.** Этот вид имеет самый продолжительный и сложный цикл суточной активности, который разделяется на большие и малые циклы.

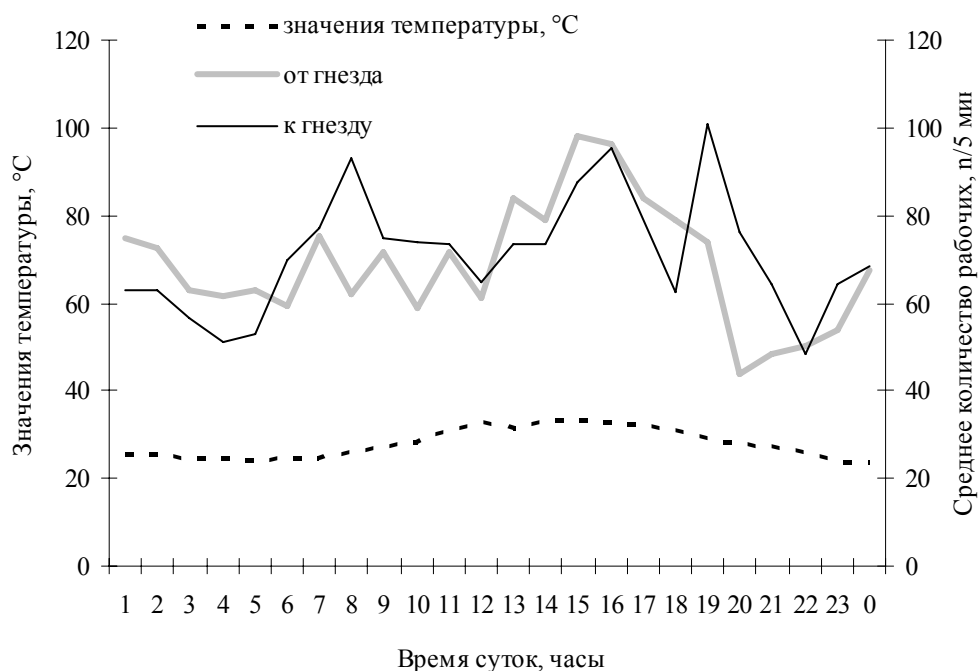


Рис. 9. Суточная активность рабочих *Crematogaster schmidtii* из монокалической семьи в редколесьях можжевельника высокого (мыс Айя, 6–7 августа 2004 г.)

Монокалическая семья. У семьи периферических гнезд не было, однако она имела одну дорогу, что не влекло за собой искажение циклов активности. Ниже

представлен анализ циклов перемещения потоков рабочих по направлениям от гнезда и к гнезду (рис. 9).

13.00 – 18.00 – преобладает поток рабочих, идущих от гнезда (5 ч.),

в 18.00 – преобладает поток рабочих, идущих от гнезда (1 ч.),

в 19.00 – поток рабочих, идущих к гнезду (1 ч.),

19.00 – 21.00 – преобладает поток рабочих, идущих к гнезду (2 ч.),

22.00 – преобладает поток рабочих, идущих от гнезда (1 ч.),

23.00 – 00.00 – преобладает поток рабочих, идущих к гнезду (2 ч.),

00.00 – 5.00 – преобладает поток рабочих, идущих от гнезда (5 ч.),

6.00 – 12.00 – преобладает поток рабочих, идущих к гнезду (6 ч.).

Таким образом, можно выделить два различающихся по продолжительности цикла в суточной активности *C. schmidti* – короткий цикл (1–2 ч.) и длинный цикл (5–6 ч.). Различия в этих циклах обусловлены особенностями перемещения рабочих по кормовому участку, что показано ниже.

С 15.00 по 20.00 наблюдается уменьшение количества идущих от гнезда рабочих и с 16.00 по 19.00 – уменьшение количества идущих к гнезду рабочих. Пик количества идущих к гнезду в 19.00 и последующее их превалирование до 21.00 объясняется эффектом накопления – в период 16.00 – 18.00 количество рабочих, идущих от гнезда, уменьшалось менее резко, а с 13.00 по 15.00 возрастало быстрее. Это позволяет предположить, что часть рабочих на это время (16.00 – 18.00) осталась вместе с тлями, чтобы потом влиться в общий поток возвращающихся. На фоне этого с 20.00 по 1.00 увеличивается до преобладания в 22.00 и 1.00 поток рабочих, идущих от гнезда – начинается новый массовый выход фуражиров. С 2.00 поток постепенно спадает до 6.00 (точка минимума). Одновременно с 23.00 по 00.00 возрастает встречный поток к гнезду – следствие возвращения части рабочих, вышедших из гнезда с 20.00 по 22.00. С 1.00 по 4.00 происходит одновременный спад мощности обоих потоков. С 4.00 по 6.00 спад количества рабочих, идущих от гнезда, менее резок, что вызывает рост количества рабочих с 6.00 по 8.00, идущих к гнезду. Частным случаем здесь является возрастание потока рабочих от гнезда в 7.00, что вызывает резкое увеличение количества рабочих, направляющихся к гнезду, в 8.00. К 9.00 снова возрастает поток рабочих, идущих от гнезда, чтобы снизиться в 10.00 и снова возрасти в 11.00. Такие резкие перепады в сторону повышения численности рабочих, идущих от гнезда, вызывают устойчивый высокий показатель противоположно направленного потока с 9.00 по 11.00. Кроме того, сюда накладывается возвращение в гнездо рабочих, оставшихся на ночь с колониями тлей. С 11.00 по 12.00 происходит одновременный спад мощности обоих потоков, но преобладает здесь поток рабочих, идущих к гнезду. В это время, наряду с последними из оставшихся на ночь рабочими, также возвращается часть тех, кто вышел в 9.00. С 13.00 по 15.00 происходит одновременный рост обоих потоков.

Поликалическая семья с расплодными (периферическими) гнездами. Более сложно выражен цикл активности для семей, имеющих самые крупные размеры и, соответственно, центральные и периферические (расплодные, кормовые) гнезда. Кормовой участок *C. schmidti*, в случае наличия кормовой дороги и периферического гнезда, можно условно разделить на три части:

- центральная часть – главное гнездо является средоточием дорог, что создает здесь высокую плотность рабочих,
- промежуточная часть – лежит между центральной и периферической, является местом фуражировки муравьев из главного (большая часть территории) и периферического (меньшая часть) гнезд,
- периферическая часть – сосредоточивает в основном вектор фуражировки из периферического гнезда в периферическую и часть промежуточной территории.

Необходимо отметить, что это характерно только для крупных семей данного вида, тогда как меньшие по размерам, не имеющие периферического гнезда семьи, соответственно, имеют упрощенный гнездовой участок, не содержащий зоны смешения влияний (промежуточной зоны).

Приведенные в таблице 1 данные сняты с двух противоположно направленных дорог от центрального гнезда к периферии. Дорога 1 длиннее и заканчивается периферическим (расплодным) гнездом. В данном случае ночные учеты нами не проводились.

Проба № 3 представляет собой данные по потокам рабочих, связанных с тем участком дороги от центрального гнезда, который непосредственно прилегает к периферическому. Проба № 4 показывает данные по участку той же дороги, но прилегающему к центральному гнезду, тогда как проба № 5 – по участку, прилегающему к центральному гнезду с другой стороны, т. е. со стороны дороги 2.

Проведем анализ по трем критериям: длине циклов фуражировки для центрального и периферического гнезд, взаимодействию между дорогами и взаимодействию между разными частями гнездового участка.

Длина циклов фуражировки центрального и периферического гнезд.

Сравним противоположно направленные потоки фуражиров в пробе № 3 (табл. 1) – периферическая зона, соответствующая периферическому гнезду.

В случае потока рабочих, направленного к центральному гнезду (т. е. внешне направленного от периферического), ярко выражен 2-часовой цикл смены градиентов направления движения. Поток от центрального гнезда к периферическому характеризуется спадом до 12.00 и нарастанием, особенно резко проявляющимся вечером, с 16.00. Таким образом, мы имеем 2-часовой цикл для рабочих, направляющихся из периферического гнезда, и приблизительно 6–8-часовой цикл спада и роста с 2-часовым циклом сохранения равного градиента для рабочих противоположного направления. Здесь следует учитывать искажения, возникающие в связи с тем, что кроме рабочих из периферического гнезда здесь присутствуют особи и из центрального, направляющиеся в периферическое.

Проба № 4 (1 дорога, участок, непосредственно прилегающий к центральному гнезду):

- к центральному гнезду – 8-часовой цикл исхода рабочих из периферии и промежуточной зоны (с 10.00 по 18.00) и предшествующий спад активности (с 8.00 по 10.00, хотя он явно начинается ранее – в 4.00–6.00),
- от центрального гнезда к периферии и промежуточной зоне – также 6–8-часовой цикл возрастания с 12.00 по 18.00 (и далее, хотя данные по ночной активности не получены).

**ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ СЕМИ ВИДОВ МУРАВЬЕВ
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) В МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЯХ В КРЫМУ**

Проба № 5 (2 дорога, участок, прилегающий к центральному гнезду, но с другой стороны по отношению к пробе № 4 – дороге 1):

- к центральному гнезду – 6-часовой спад с 8.00 по 14.00 (видимо, он начался с 6.00 и на самом деле 8-часовой) и рост с 14.00 по 18.00 (на самом деле также 8–10-часовой),
- от центрального гнезда – 8-часовой рост по 16.00, с 18.00 – новый спад.

Таблица 1

Количество рабочих (особей/5 мин.) на дорогах *Crematogaster schmidt*
из центрального и периферического гнезд

Направление движения	Время					
	8.00	10.00	12.00	14.00	16.00	18.00
Проба № 3						
От центрального гнезда	18	6	4	5	19	29
К центральному гнезду	1	13	4	19	4	35
Проба № 4						
От центрального гнезда	12	7	2	23	41	71
к центральному гнезду	17	8	18	43	45	59
Проба № 5						
От центрального гнезда	20	23	39	43	46	43
К центральному гнезду	31	31	24	23	59	56

Таким образом, для потоков рабочих противоположных направлений, относящихся к центральному гнезду, характерны 8–10-часовые циклы роста и спада (большие циклы). Соответственно, для потока рабочих, относящихся к периферическому гнезду, характерны малые 2-часовые циклы (см. пробу № 3).

Продолжительность большого цикла также была получена при оценке суточной активности другой семьи *Crematogaster*, не имеющей периферического гнезда, но имеющей одну кормовую дорогу (рис. 9). Поток рабочих к гнезду с максимума в 8.00 приходит к минимуму в 12.00, одновременно возрастает количество рабочих, идущих от гнезда. В 14.00 количество рабочих, идущих от гнезда, минимально, далее оно возрастает до 18.00. В это же время возрастает количество рабочих, возвращающихся в гнездо, что является следствием роста (с 8.00 по 12.00) потока, идущего от гнезда (т. е. происходит их массовое возвращение). Здесь цикл активности подобен циклу пробы № 5, хотя обладает более выраженной цикличностью (6-часовой цикл), в 18.00 в обеих пробах наблюдается некоторое снижение количества рабочих, возвращающихся из периферической зоны кормового участка. В данном случае большая выраженность 6-часового цикла

может объясняться тем, что здесь нет наложения потока рабочих, идущих с дороги 1 на дорогу 2.

Взаимодействие между дорогами 1 и 2 (две противоположно направленные дороги от центрального гнезда к периферии, дорога 1 длиннее и заканчивается периферическим гнездом).

Здесь необходим анализ по двум признакам.

Сравнивая количество рабочих, идущих от центрального гнезда к периферии, в пробах 4 и 5 (т. е. анализируя внешне направленные от главного гнезда потоки), можно заметить, что:

1) в 4-й пробе с 14.00 по 18.00 происходит резкий рост количества фуражиров от центрального гнезда к периферии, причем этот поток здесь к 18.00 превышает противоположный;

2) внешний поток в 5-й пробе остается приблизительно на одном уровне, а поток рабочих к центральному гнезду возрастает и за счет собственных рабочих, и за счет переброски рабочих со 2-й дороги на 1-ю (с пробы 5 на пробу 4).

У обеих проб, 4-й и 5-й, до 10.00–12.00 преобладают потоки рабочих, возвращающихся в центральное гнездо. Следовательно, обратная переброска рабочих с 1-й дороги на 2-ю (т. е. с пробы 4 на 5) может осуществляться после 22.00–00.00, когда спадает максимум активности на дороге 1 (4-й пробе). Это и есть 6–8-часовой (большой) цикл. Цикл преобладания активности продолжается здесь до 8.00–10.00, а потом максимум переходит ко 2-й дороге (проба 5). Возможно, в связи с более низкой температурой в это время суток этот цикл менее массовый и не так ярко выражен.

Графики суточной активности *C. schmidtii* представлены на рисунке 10. Данные о численности рабочих в период с 8.00 по 18.00 получены в ходе наблюдений, в период с 20.00 по 6.00 – на основе предположения, исходя из предыдущих и последующих данных.

Переброска на дорогу 2 (проба 5) осуществляется в промежутке между 22.00 – 00.00. Получаются два цикла: с 00.00 по 10.00 – общий спад двух потоков, с 12.00 по 20.00–22.00 – общий рост, т. е. два 10-часовых больших цикла.

Переброска на дорогу 1 (проба 4) осуществляется в 16.00.

Циклы:

1) спад потока рабочих от гнезда с 2.00 по 8.00 и 2-этапный рост – с 8.00 по 16.00 и с 16.00 по 00.00;

2) к гнезду – рост с 14.00 по 22.00 и двойной спад с 00.00 по 6.00 (с 2.00 активность вида в общем должна понижаться) и с 6.00 по 14.00 (8-часовой).

Необходимо учитывать, что переброска с дороги на дорогу не является фактором, полностью определяющим характер активности на той или другой дороге, ведь в вечерне-сумеречное время наблюдается общее повышение активности *C. schmidtii*.

Взаимодействие между разными частями гнездового участка. Нами выдвинуто 2 гипотезы, объясняющие ритм суточной активности с позиций взаимодействия центрального и периферического гнезд и разных дорог.

Гипотеза 1. Гипотеза предполагает наличие, во-первых, в центральном гнезде групп рабочих (колонны), «привязанных» к своей дороге, но могущих перемещаться между разными дорогами. Такая структура подобна уже описанной А. А. Захаровым [7] для *Formica rufa* Linnaeus, 1761 и *F. polyctena* Foerster, 1850. Во-вторых, существуют группы рабочих, связанные непосредственно с периферическими гнездами и имеющие внутри общей кормовой территории «свои» сектора, где они количественно преобладают над рабочими из центрального гнезда. Естественно, площадь кормового участка, контролируемого рабочими из центрального гнезда, намного обширнее, чем площадь, контролируемая рабочими из периферического гнезда. Этим и объясняется различие в продолжительности циклов активности для центрального и периферического гнезд (6–8 часов и 2 часа), связанное, прежде всего, с фактором пройденного пути. В промежуточной зоне кормового участка и происходит контакт между рабочими из центрального и периферического гнезд. О роли периферических гнезд уже говорилось выше.

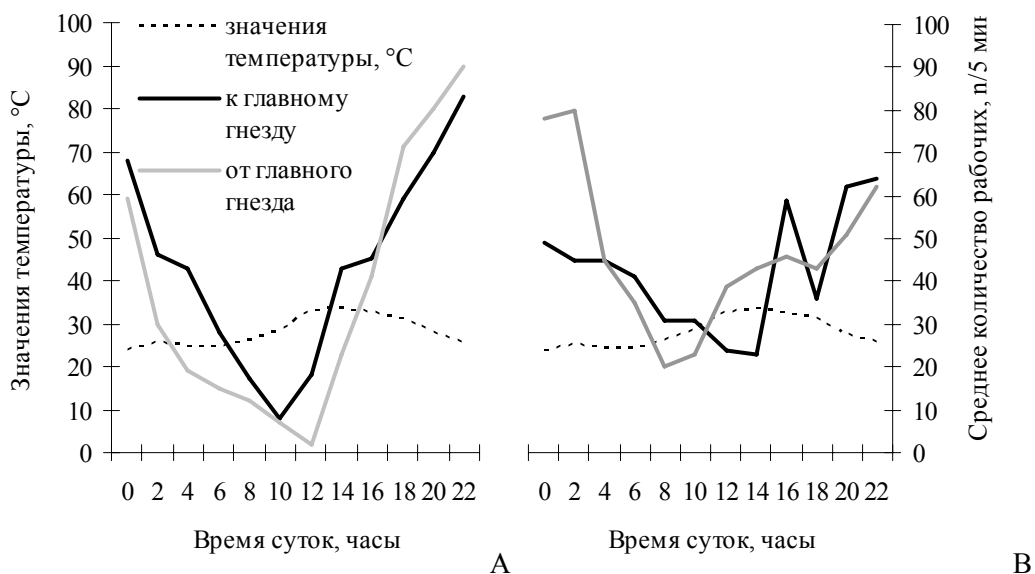


Рис. 10. Суточная активность рабочих *Crematogaster schmidti* на кормовых дорогах, ведущих от двух периферических гнезд к центральному (мыс Айя, 20–22 августа 2004 г.)

А – на дороге 1 (проба № 4), В – на дороге 2 (проба № 5).

Также предполагается наличие другого макропроцесса – взаимодействия между дорогами. Этот процесс никак не влияет на взаимодействие центрального и периферического гнезд, т. к. перемещение между дорогами происходит не настолько массово, поэтому два противоположных сектора остаются посещаемыми. В некоторой степени максимумы обеих дорог сдвинуты друг относительно друга (см. пробы 4 и 5), что и создает возможность для переходов между дорогами.

Гипотеза 2. Перемещение между дорогами отсутствует или незначительно, но присутствуют механизмы взаимодействия между центральным и периферическим гнездами.

Периферическое гнездо: 2-часовые циклы фуражировки в периферическую и частично промежуточную зоны.

6–8-часовой цикл – поток рабочих из главного гнезда накладывается на 2-часовой цикл из периферического гнезда, что может свидетельствовать о большом 6–8-часовом цикле (см. пробу 3).

В случае 2-часового цикла рабочих из периферического гнезда наблюдается увеличение количества рабочих во второй половине дня (проба 3 – 14.00 и 18.00, 16.00 – спад, возвращение в гнездо), соотносящееся с увеличением количества рабочих в пробах 4 и 5. Но если для 6–8-часового большого цикла характерно постепенное стойкое возрастание количества рабочих с 12.00–14.00 к вечеру, то для 2-часового малого цикла этот процесс волнообразен, с резкими перепадами количества рабочих.

В целом активность рабочих *C. schmidtii* на постоянных дорогах определяется, в том числе, и температурным фактором (большие циклы характерны в основном для ночного или утреннего времени, когда происходит массовый выход или возвращение, малые – при оптимальных значениях температур). Для всех рассмотренных выше типов семей *C. schmidtii* характерна выраженная цикличность активности, проявляющаяся в наличии малых и больших циклов. Этот вид обладает самой сложной суточной активностью для данной ассоциации.

Для монокалической семьи *C. schmidtii*, не имеющей периферических гнезд, с 1 дорогой характерна смена больших и малых циклов, в которых не участвуют рабочие из других гнезд. У поликалической семьи *C. schmidtii*, имеющей периферические гнезда, происходит наложение двух процессов в разных зонах кормового участка: активности рабочих из центрального и периферического гнезд. Между двумя дорогами в пределах одной семьи происходит взаимодействие рабочих. Для полного прояснения ситуации в будущих исследованиях мы планируем провести мечение рабочих:

- 1) из разных дорог,
- 2) из разных гнезд (центрального и периферического).

Активность *Crematogaster schmidtii*, *Plagiolepis taurica* и *Camponotus lateralis* при изменяющихся погодных условиях. Как видно из рисунка 11, во время дождя, прошедшего с 11.00 по 12.00, активность трех видов муравьев повысилась и оставалась таковой без резкого спада еще в течение 2–3 часов после установления ясной погоды.

Мы не обнаружили достоверных корреляций между повышением активности муравьев и наблюдаемым во время дождя общим понижением температуры.

Однако возросшую активность можно связать с повышающимся уровнем влажности. Несколько часов после дождя почва оставалась влажной и динамическая плотность рабочих особей на территории была в среднем выше, чем наблюдаемая для этих же семей в ясную сухую погоду.

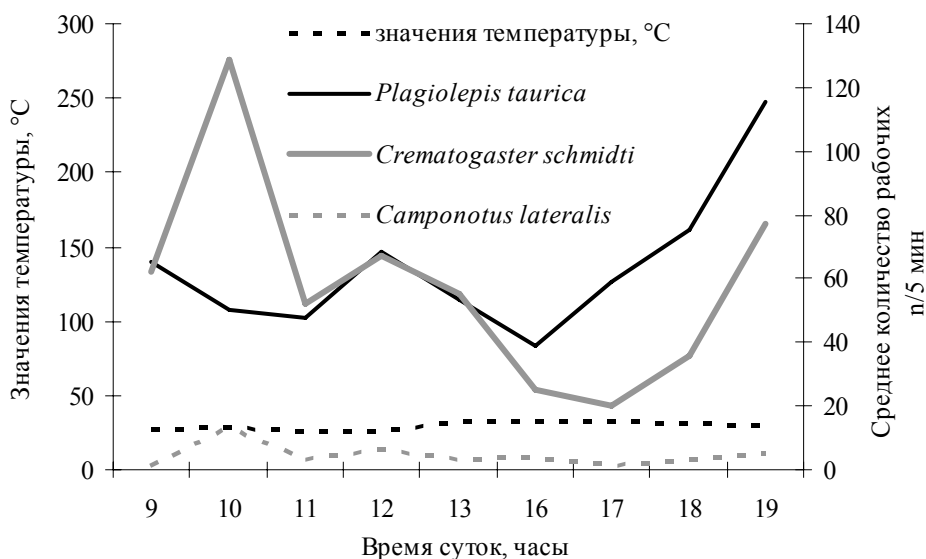


Рис. 11. Изменения в суточной активности *Crematogaster schmidtii*, *Camponotus lateralis*, *Plagiolepis taurica* во время дождя в редколесьях можжевельника высокого (мыс Айя, 5 августа 2004 г.)

Сопряженность активности монокалической семьи *Crematogaster schmidtii* и семьи *Camponotus lateralis*. Результаты оценки активности *C. schmidtii* и *C. lateralis* представлены на рис. 12. Использование данными видами одних и тех же дорог и, в значительной мере, кормовых ресурсов предполагает зеркальный характер показателей их суточной динамики. На самом деле, если исключить периоды утреннего подъема и вечернего спада активности у *C. lateralis*, кривые изменения численности этих двух видов демонстрируют явное сходство (рис. 11, 12). Это свидетельствует о том, что в основе взаимоотношений данных видов лежит не стратегия избегания прямой конкуренции за ресурсы, например, за счет сдвига пиков активности, а встраивание одного из видов (*C. lateralis*) в экологическую нишу второго (*C. schmidtii*) на правах своеобразного паразита инфраструктуры кормового участка вида-хозяина.

При встрече с хозяевами дорог *C. lateralis* всегда уступает им дорогу, причем реакция *C. schmidtii* может колебаться от агрессивной (преследование) до нейтральной. Судя по всему, межвидовое взаимодействие этих видов сводится не к взаимной подгонке ритмов активности, а к максимальному избеганию столкновений со стороны *C. lateralis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные нами виды муравьев показали разные значения парных корреляций между интенсивностью движения по кормовым дорогам в направлении гнезда и из гнезда и связи активности с температурой почвы.

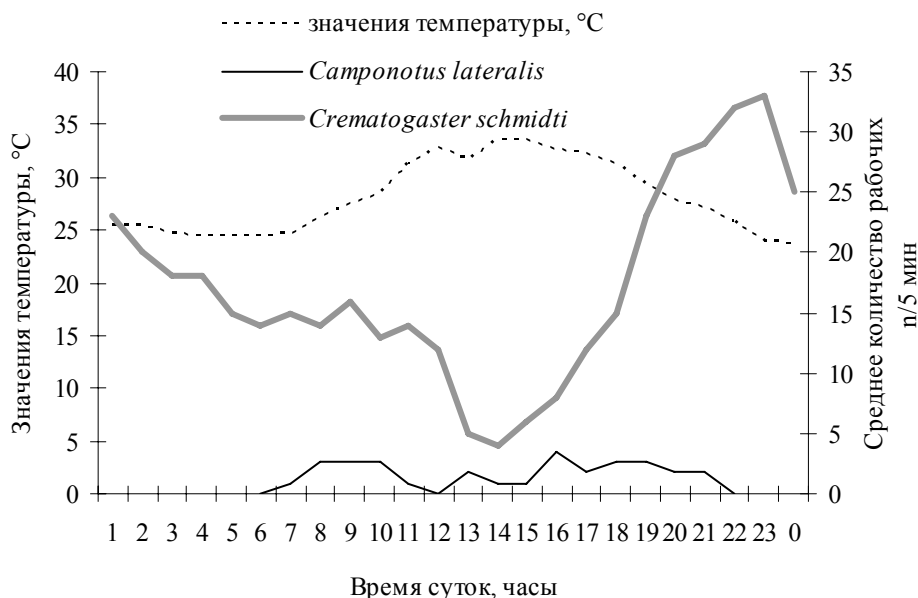


Рис. 12. Совместная активность *Crematogaster schmidti* и *Camponotus lateralis* на одних и тех же кормовых дорогах (Карадаг, 15–16 июня 2005 г.)

Наиболее жесткие связи между признаками наблюдаются у муравья-доминанта горных степей и лугов – *F. pratensis*. Этот вид живет в наиболее неблагоприятных условиях горных степей, с большим перепадом суточных температур (рис. 3). В связи с этим у него наблюдается исключительно дневная активность [5]. Относительно высокая корреляция наблюдается между величиной температуры и интенсивностью движения по трем дорогам (0,58; 0,65; 0,71).

В условиях горных степей и лугов резкие колебания температур имеют существенное значение, однако оно менее выражено по сравнению с взаимодействием потоков рабочих всех трех дорог (0,96; 0,90; 0,91 соответственно). Внутри муравейника рабочие каждой дороги занимают определенную секцию гнезда, образуя относительно автономные субъединицы – колонны [7]. Между общностями этих субъединиц происходит постоянный обмен рабочими, но общность их ритмики активности будет сохраняться.

Для доминанта южнобережных сообществ *C. schmidti* наблюдается обратная картина: более существенной оказалась корреляция между величиной температуры и интенсивностью движения рабочих к гнезду и от него (0,6 и 0,47) по сравнению с корреляцией между потоками рабочих (0,49). Возможно, невысокая корреляция между потоками рабочих может быть связана с эффектом наложения – совпадение по времени больших и малых циклов или потоков фуражиров из центрального и периферических гнезд.

Для *P. taurica* нами не обнаружено корреляций с показателями температуры. Достоверной оказалась только корреляция между движением потоков рабочих

(0,62). Этот вид, характерный в большей степени для степных сообществ, более устойчив к температуре, и в крупных семьях, когда не наблюдается сложных циклов активности (как у *C. schmidtii*), у него более выражена корреляция между движением рабочих.

Еще более выраженной эта зависимость становится в случае муравья-бегунка *C. aenescens* (0,91). Являясь ксерофилом и фуражируя в самые жаркие часы суток, он не имеет заметной зависимости от высоких значений температуры, при ее понижении рабочие заблаговременно возвращаются в гнездо.

Муравьи-жнецы (*M. structor*) имеют отрицательную корреляцию между показателями температуры и интенсивностью движения рабочих к гнезду (-0,59). Также у них наблюдается положительная корреляция между интенсивностью противоположно направленных потоков рабочих (0,59). Ночью при общем понижении температуры (рис. 6) количество возвращающихся в гнездо рабочих увеличивается.

Наиболее просто организована активность доминанта *C. aethiops*, у которого отмечены отрицательные корреляции между интенсивностью потока рабочих и показателями температуры (-0,69), а также временем суток (-0,62). Для этого вида, имеющего крупных рабочих с мягкими покровами, более интенсивно теряющими влагу, предпочтительнее вечерне-сумеречная активность (рис. 5). Связи между ритмикой потоков рабочих не выявлены, что может объясняться как их низкой интенсивностью, так и отсутствием в семье сложных субъединиц (колонн).

Для *C. lateralis* нами не зафиксировано достоверных значений корреляции между какими-либо признаками. Это может быть связано с низкой интенсивностью движения рабочих особей этого вида по кормовым дорогам. Однако в целом можно констатировать наличие тенденции к определенной синхронности динамики этого вида с суточной динамикой *C. schmidtii*, дороги которого он использует на постоянной основе.

Рассмотренные 7 видов муравьев можно объединить в четыре группы.

В первую группу входят *C. aenescens*, *P. taurica*. У этих дневных видов ритмика активности обеспечивается только внутренними факторами, а именно интенсивностью противоположно направленных потоков рабочих.

Ко второй мы относим сумеречно-ночные виды – *C. aethiops*, *M. structor*. Для них характерна обратная зависимость от показателей температуры, то есть внешних факторов.

К третьей группе относятся виды, являющиеся облигатными доминантами во всех многовидовых ассоциациях, где они присутствуют, – *F. pratensis*, *C. schmidtii*. У них сохраняется корреляция между интенсивностью движения потоков рабочих, но существенна и сравнима с ней корреляция с внешними факторами, такими как температура.

Исходя из предположения Лессарда и соавторов [3] о том, что виды муравьев, относящиеся к поведенческим доминантам, специализированы по сравнению с подчиненными видами и предпочитают узкое окно теплых температур, можно ожидать, что оптимальные температуры для *C. schmidtii* составляют 28–33 °С, для *P. taurica* и *C. aethiops* – 23–27 °С, для *F. pratensis* – 18–25 °С [5].

C. aenescens, не относящийся к доминантам, фуражирует индивидуально в самые жаркие часы, когда большинство других видов в многовидовых ассоциациях, имеющее мобилизационный тип фуражировочной стратегии, на территории неактивно. Данный факт подтверждает предположение Руано и соавторов [19] о том, что виды с индивидуальной фуражировкой наиболее активны при максимальных значениях температур, когда неактивны другие виды.

Специфический характер носит система детерминации суточной динамики *C. lateralis*. Этот вид, как отмечалось выше, при обитании на одной территории использует дороги *C. schmidti* и проявляет тенденцию к синхронной активности с хозяином дорог. Наблюдения показали, что рабочие *C. lateralis* обладают целым набором поведенческих реакций, обеспечивающих им возможность эксплуатации чужих дорог. Модус специфического поведения рабочих *C. lateralis*, продвигающихся по дороге, включает особую ориентацию тела относительно субстрата в ходе движения, замирание на месте при неизбежности встречи с рабочими *C. schmidti*, готовность в любой момент ретироваться и т. д. Логично предположить, что эксплуатация чужих дорог имеет своей целью не только «бесплатное» пользование транспортной инфраструктурой, но и доступ к части кормовых ресурсов их хозяев, в том числе колоний тлей.

Но независимо от того, доходит ли дело до эксплуатации колоний тлей, взаимоотношения *C. lateralis* и *C. schmidti* вполне можно охарактеризовать как еще один из оригинальных видов паразитизма [5] – паразитизм на инфраструктуре (инфраструктурный паразитизм). Исходя из этого, синхронность суточной динамики этих двух видов следует рассматривать как следствие их особых взаимоотношений, а главным фактором (как сдерживающим, так и стимулирующим), который определяет характер суточной динамики *C. lateralis*, – активность *C. schmidti*.

ВЫВОДЫ

1. Изученным видам муравьев присущи четыре типа суточной активности. Для *Crematogaster schmidti* характерна круглосуточная активность, для *Cataglyphis aenescens*, *Formica pratensis*, *Plagiolepis taurica* – исключительно дневная. *Camponotus lateralis* активен преимущественно днем, но может фуражировать и ночью. *Camponotus aethiops* и *Messor structor* активны в сумеречно-ночное время суток.

2. Для всех видов, кроме *C. schmidti*, характерны простые циклы смены мощности противоположно направленных потоков рабочих. Продолжительность таких циклов составляет 1–3 часа.

3. Наиболее сложную ритмику суточной активности имеет облигатный доминант многовидовых ассоциаций муравьев Южного берега Крыма – *C. schmidti*. Его активность характеризуется наличием коротких (1–2 часа) и длинных (5–6 часов) циклов. Короткие циклы, как правило, приходятся на оптимальные температуры. Длинные циклы приходятся на время массового выхода рабочих из гнезда и, реже, массового возвращения в гнездо.

4. В поликалических семьях с расплодными гнездами у *C. schmidti* наблюдается искажение ритмики колебания численности рабочих на дорогах за счет наложения циклов центрального гнезда и периферических (расплодных, кормовых). Кормовые участки этого вида имеют автономные области, на которых могут фуражировать преимущественно рабочие из периферийных гнезд.

5. *C. lateralis*, использующий на постоянной основе дороги *C. schmidti*, проявляет себя как паразит на инфраструктуре вида-хозяина. Суточная динамика *C. lateralis* в целом синхронна активности хозяина дорог. Лимитирующим фактором для *C. lateralis*, вероятно, может быть лишь высокая динамическая плотность рабочих *C. schmidti*.

6. По преимущественному влиянию на суточную активность внешних (температура) или внутренних (интенсивность движения встречных потоков рабочих) факторов изученные виды разделяются на четыре группы. К первой группе, для которой характерно влияние исключительно внутренних факторов, отнесены ксерофилы *C. aenescens* и *P. taurica*. Во вторую группу, в которой выражена зависимость от внешних факторов, отнесены *C. aethiops* и *M. structor*. К третьей группе отнесены два вида облигатных доминанта: *F. pratensis* и *C. schmidti*, для которых характерно влияние обеих групп факторов. В четвертую группу отнесен *C. lateralis*, активность которого определяется активностью хозяина.

Список литературы

1. Длусский Г. М. Муравьи пустынь / Г. М. Длусский. – М.: Наука, 1981. – 230 с.
2. Cerda X. Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance / X. Cerda, J. Retana, S. Cros // Functional Ecology. – 1998. – Vol. 12. – P. 45–55.
3. Lessard J.-P. Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities / J.-P. Lessard, R. R. Dunn, N. J. Sanders // Insect. Soc. – 2009. – Vol. 56, N 2. – P. 149–156.
4. Porter S. D. Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects of weather and season / S. D. Porter, W. R. Tschinkel // Environ. Entomology. – 1987. – Vol. 16, N 3. – P. 802–808.
5. Стукалюк С. В. Суточная активность муравьев (Hymenoptera: Formicidae) в многовидовых ассоциациях Горного Крыма / С. В. Стукалюк // Труды Русс. энтомол. об-ва. – 2013. – Т. 84, № 2. – С. 114–128.
6. Vele A. Ecological requirements of some ant species of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) in spruce forests / A. Vele, J. Holusa, J. Frouz // Journ. of Forest Science. – 2009. – Vol. 55, N 1. – P. 32–40.
7. Захаров А. А. Организация сообществ у муравьев / А. А. Захаров. – М.: Наука, 1991. – 280 с.
8. Дидух Я. П. Растительный покров Горного Крыма / Я. П. Дидух. – К.: Науковадумка, 1992. – 256 с.
9. Иванов С. П. Видовой состав и структура сообществ муравьев (Hymenoptera: Formicidae) крымских яйл / С. П. Иванов, С. В. Стукалюк // Изв. Харьковск. энтомол. об-ва. – 2002 (2003). – Т. 10, вып. 1–2. – С. 135–141.
10. Стукалюк С. В. Структура многовидовых ассоциаций муравьев (Hymenoptera: Formicidae) Горного Крыма / Стукалюк С. В., Радченко В. Г. // Энтномол. обзор. – 2010. – Т. 89, вып. 3. – С. 532–560.
11. Стукалюк С. В. Роль видов-доминантов в формировании и функционировании многовидовых ассоциаций муравьев (Hymenoptera: Formicidae) Главной гряды Горного Крыма. / С. В. Стукалюк // Труды Русс. энтомол. об-ва. – 2010. – Т. 81, № 2. – С. 172–179.
12. Стукалюк С. В. Взаимодействия видов муравьев в ассоциациях: формализация межвидовых взаимоотношений / С. В. Стукалюк, А. О. Марченко, Ю. Д. Мендыгулов // Экология. – 2011. – № 5. – С. 384–391.

13. Захаров А. А. Общие методы полевых экологических исследований / А. А. Захаров, Д. Н. Горюнов // Муравьи и защита леса: матер. XIII Всеросс. мирмеколог. симп. – Нижний Новгород, 2009. – С. 247–255.
14. Длусский Г. М. Муравьи Туркменистана / Г. М. Длусский, О. С. Союнов, С. И. Забелин. – Ашхабад: Ылым, 1989. – 275 с.
15. Czechowski, W. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland / W. Czechowski, A. Radchenko, W. Czechowska. – Warsaw: Museum and Institute of Zoology, 2002. – 200 p.
16. Стукалюк С. В. Характер взаимоотношений между *Crematogaster schmidtii* и *Camponotus lateralis* (Hymenoptera: Formicidae) в дубово-фисташковых редколесьях Южного берега Крыма / С. В. Стукалюк // IV Всероссийская конференция по поведению животных: тез. докл. – М., 2007. – С. 422–423.
17. Menzel F. Selective interspecific tolerance in tropical *Crematogaster* – *Camponotus* associations / F. Menzel, K. E. Linsenmair, N. Bluthgen // Anim. Behav. – 2008. – Vol. 75, N 3. – P. 837–846.
18. Hölldobler B. The ants / B. Hölldobler, E. O. Wilson. – London – Cambridge: Harvard University Press, 1990. – 732 p.
19. Ruano F. High surface temperatures select for individual foraging in ants / F. Ruano, A. Tinaut, J. J. Soler // Behav. Ecol. – 2000. – Vol. 11, N 4. – 396–404.
20. Иванов С. П. Феномен паразитизма / С. П. Иванов // Природничий альманах (сб. науч. праць). Сер. «Біологічні науки». – Херсон, 2002. – Вып. 2. – С. 67–72.

Стукалюк С. В., Иванов С. П. Особливості добової активності семи видів мурашок (Hymenoptera, Formicidae) у багатовидових асоціаціях в Криму // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2013. Вип. 9. С. 150–176.

Вивчено ритміку добової активності 7 видів мурашок (*Formica pratensis*, *Cataglyphis aenescens*, *Camponotus aethiops*, *Messor structor*, *Camponotus lateralis*, *Plagiolepis taurica*, *Crematogaster schmidtii*) в умовах Гірського Криму та Південного берега Криму. Для усіх видів, крім *C. schmidtii*, зафіксовано короткі цикли зміни протилежно спрямованих потоків робочих особин. Період таких циклів становить 1–3 години. Найбільш складну ритміку добової активності має облігатний домінуючий багатовидових асоціацій мурашок Південного берега Криму – *C. schmidtii*. Його активність характеризується наявністю коротких (1–2 години) і довгих (5–6 годин) циклів. Короткі цикли найчастіше припадають на оптимальні температури, довгі цикли – на час масового виходу робочих з гнізда і, рідше, їх масового повернення в гніздо. Для *C. schmidtii* і *C. lateralis* зафіксовано синхронну активність. *C. lateralis* використовують кормові дороги *C. schmidtii*, уникаючи зустрічей з їх хазяїнами.

Ключові слова: мурашки, добова активність, багатовидові асоціації, Крим.

Stukalyuk S. V., Ivanov S. P. Rhythms of daily activity of seven species of ants (Hymenoptera, Formicidae) in multi-species assemblages in the Crimea // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2013. Iss. 9. P. 150–176.

Rhythms of daily activity of seven species of ants (*Formica pratensis*, *Cataglyphis aenescens*, *Camponotus aethiops*, *Messor structor*, *Camponotus lateralis*, *Plagiolepis taurica*, *Crematogaster schmidtii*) in the alpine regions and on the Southern coast of the Crimea was studied. All species, except *C. schmidtii*, are characterized by alternating short cycles of opposite flows of workers. Period of these cycles is 1–3 hours. Complex rhythm of daily activity is an obligate dominant of multi-species ant assemblages in Southern coast of the Crimea – *C. schmidtii*. Its activity is characterized by the presence of short (1–2 hours) and long (5–6 hours) cycles. Short cycles usually occur in the optimal temperature, long cycles – by the mass outflow of workers from the nest, and, rarely, by the mass inflow to the nest. A coherent activity of *C. schmidtii* and *C. lateralis* was observed. *C. lateralis* used forage trails *C. schmidtii*, whilst avoiding the «host species».

Key words: ants, daily activity, multi-species ant assemblages, Crimea.

Поступила в редакцію 27.10.2013 г.