

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ТРУДЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
Выпуск 40

чешка  
Рудинова

4  
**ПРОБЛЕМЫ  
ЗООГЕОГРАФИИ  
И ИСТОРИИ ФАУНЫ**

(Отдельный оттиск)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Новосибирск · 1980

- Назарова И. В.** Вопросы экологии и географии блох насекомоядных. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 3. Казань, 1971, с. 122—141.
- Назарова И. В., Бойко А. В., Ширянович П. И.** Материалы к изучению блох мелких млекопитающих в природных очагах клещевого энцефалита лесостепной зоны Волжско-Камского края. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 3. Казань, 1971, с. 141—157.
- Попов В. М.** Материалы по изучению блох (*Aphaniptera*) Западной Сибири. — В кн.: Эпидемиология и профилактика инфекций. Томск, 1945, с. 80—84.
- Попов В. В.** Фаунистическая сводка блох и гамазовых клещей мелких млекопитающих Тюменской области. — В кн.: X совещание по паразитологическим проблемам. Вып. 2. М.—Л., 1959, с. 100—101.
- Попов В. В., Зуевский А. П.** Материалы к зоолого-паразитологической характеристике Тюменской области. — В кн.: Земля Тюменская. Вып. 4. Тюмень, 1965, с. 102—112.
- Попов В. В.** Географическое распространение блох (сифонантера) мелких млекопитающих Тюменской области. — В кн.: Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень, 1969, с. 43—47.
- Садекова Л. Х.** К фауне блох (*Aphaniptera*) мелких мышевидных грызунов прибрежной полосы Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань, 1968, с. 151—161.
- Сазонова О. И.** О блохах с грызунов и насекомоядных низовьев Иртыша. — «Паразитология и трансмиссивные болезни. Новости медицины», 1947, № 5, с. 29—30.
- Скалон О. И.** Блохи Сибири, Дальнего Востока и Монгольской Народной Республики. Ставрополь, 1966. 57 с.

Ж. И. РЕЗНИКОВА

## ПОСТОЯНСТВО СТРУКТУРЫ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ СТЕПНЫХ МУРАВЬЕВ В РАЗНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОНАХ

При изучении экологии, поведения и биогеоценотической роли муравьев подчас бывает трудно вычленить и рассмотреть деятельность одного вида, настолько тесны и многогранны межвидовые связи этих общественных насекомых. Как правило, в биогеоценозе действуют многовидовые ассоциации муравьев, т. е. группы семей, разных видов, объединенных совместным использованием биотопа и территориальным взаимодействием. Это понятие впервые было введено В. Качмареком (Kaczmarek, 1953) при изучении лесных муравьев. Он показал, что при формировании ассоциаций муравьев роль межвидовых отношений, в частности воздействие этологических доминантов группы *Formica rufa*, может перевесить влияние экологических факторов. Подход к многовидовой ассоциации лесных муравьев как к единому целому подчеркивается и в работах А. В. Демченко (1975) и

Ф. А. Сеймы (1972). Пустынные ассоциации муравьев подробно изучены Г. М. Длусским (1971, 1975). Для них характерно отсутствие этологических доминантов, способных оказывать жесткое воздействие на другие виды. Разнообразие экологических ниш, в частности возможность использовать неперекрывающиеся размерные классы добычи, уменьшает возможность межвидовой конкуренции пустынных муравьев.

Степные ассоциации муравьев похожи на пустынные высокой численностью и многообразием видов, а на лесные тем, что в них доминируют муравьи р. *Formica* — по биомассе, биоценотической роли и, главное, по использованию территории. Специфика степных ассоциаций муравьев состоит в совместном обитании и высокой численности видов с широко перекрывающимися экологическими нишами. Отсюда разнообразие способов разграничения — временных, территориальных, ярусных (Стебаев, Резникова, 1974). Упорядоченность межвидовых отношений достигается с помощью системы доминирования — соподчинения, основанной на общности способов обмена информацией у разных видов (Резникова, 1976). Преобладающая роль сигнальных связей во взаимодействии степных муравьев вполне может быть связана со стабильной структурой их многовидовых ассоциаций.

Поскольку степные и оstepенные ландшафты широко распространены в разных природных зонах, возникает вопрос, в каких зональных пределах степные ассоциации муравьев сохраняют свою целостность? Для этого необходимо исследовать сходство биотопического распределения разных видов как причину их совместного поселения; постоянство состава ассоциаций муравьев в разных зонах и основные характеристики их межвидовых отношений.

Выбран зональный ряд однотипных серий ландшафтов в долине р. Иртыш, где хорошо выражен меридиональный градиент климатических условий, характерный для Западно-Сибирской равнины и сопредельных районов Казахстана. От южной тайги до сухих степей Зайсанской котловины заложено 12 опорных долинных профилей. Этот ряд продолжен в пустынной зоне, в долинах рек Или и Чу, где также встречаются ландшафты степного типа. Учеты гнезд муравьев проводились с помощью площадок 5×5 м (всего около 900 площадок) и на трансектах общей протяженностью около 400 км. В типичных ландшафтах, опираясь на ранее проведенные исследования межвидовых отношений муравьев (Резникова, 1971, 1973, 1975; Стебаев, Резникова, 1974), мы старались выявить основные характеристики их взаимодействия. В качестве тестов использовались динамика ярусного распределения муравьев на кормушках, расположенных на разных уровнях (Стебаев, Резникова, 1974) и взаимодействие муравьев при поиске приманки в лабиринтах (Резникова, 1971).

## ЗОНАЛЬНО-ЛАНДШАФТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ И СХОДСТВО БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МУРАВЬЕВ

В исследованном зональном ряду ландшафтов выявлено 62 вида муравьев, принадлежащих к 18 родам. Для выделения биотопически сопряженных групп видов использовался метод зонально-ландшафтных ареалов, предложенный И. В. Стебаевым (1971). Принцип построения зонально-ландшафтных ареалов показан на рис. 1. В серии долинных ландшафтов выделено 5 геоморфологических уровней: низкая и

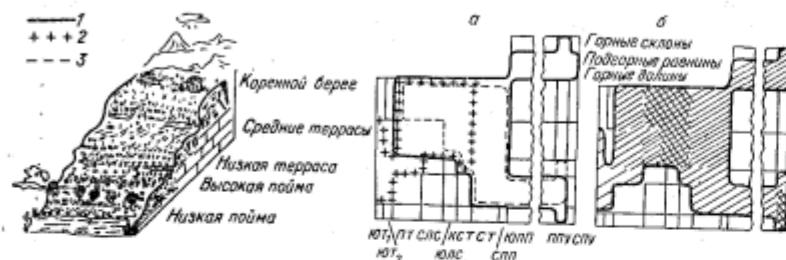


Рис. 1. Принцип построения зонально-ландшафтных ареалов на примере лугового муравья *F. pratensis* и блок-диаграмма элементов речной долины. а — области распространения лугового муравья по основным поверхностям земельных речной долины (1), по самым сухим и прогреваемым биотопам (2), по увлажненным биотопам (3); б — уровни численности гнезд лугового муравья в разных зонах и ландшафтах. Плотность штриховки соответствует баллам относительной численности от самого высокого (100%) к самому низкому (2,5% и менее). Части зонального разреза: ЮТ<sub>1</sub> — южная тайга со сфагновыми болотами, ЮТ<sub>2</sub> — южная тайга без заболоченных участков, ПТ — подтайга, СЛС — северная лесостепь, ЮЛС — южная лесостепь, КСТ — южно-черноземная степь с колками («склонная степь», по Горшенину, 1955), СТ — типичная дерновино-злаковая степь, СПП — северная полупустыня, ЮПП — южная полупустыня, ППУ — полиминные и солонниковые пустыни, СПУ — саксаульниковые и кустарниковые пустыни.

высокая поймы, низкая надпойменная терраса, средние террасы и коренной берег. В каждом элементе долины отдельно исследовались разные ступени мезорельефа — прирусловая часть, наиболее возвышенная, и дренированная, центральная (самая обширная и старая) и притеррасная (или приматериковая), находящаяся в условиях близкого залегания грунтовых вод, движущихся из-под соседней террасы или с водораздела (Вильямс, 1919; Раменский, 1941).

На схеме (см. рис. 1) 11 следующих слева направо вертикальных граф соответствуют ряду зональных профилей в районах с нарастающей аридностью — от лесной до пустынной зоны. Во всех районах прослежено распределение муравьев по 5 геоморфологическим уровням долинного профиля. В схеме получается 60 ячеек. В каждой из них показана относительная численность гнезд муравьев, сведенная к 4 баллам (см. рис. 1б): 1-й балл — максимальная численность

для вида, учитывая все ландшафты от севера до юга, 2-й — составляет 75% от нее, 3-й — 50%, 4-й — 25% и менее. Баллам численности соответствует плотность штриховки.

Внешняя линия, оконтуривающая все заполненные ячей, ограничивает группу ландшафтов, заселенных данным видом в различных зонах. Это и есть зонально-ландшафтный ареал (в дальнейшем для краткости — «ареал»). Разными типами линий изображено распространение муравьев по разным ступеням мезорельефа.

На рис. 1 «ареал» лугового муравья имеет стволовую часть и 3 хорошо выраженные ветви. Оптимальная область (стволовая часть фигуры «ареала») характеризуется наибольшим числом заселенных ландшафтов и биотопов и высокой численностью вида. В данном случае она охватывает южную лесостепь и северную часть степной зоны. Южнее — от степей до полупустынь — ареал лугового муравья сокращается и раздваивается. Происходит разобщение популяций: они сохраняются только в приречных ландшафтах (нижняя правая ветвь «ареала») и в горах (верхняя правая ветвь). В северной части «ареала» вплоть до подтайги луговой муравей, напротив, заселяет самые прогреваемые и дренированные биотопы на террасах и коренных берегах. Но дальше на север он проникает по приречным ландшафтам: в нижнем течении Иртыша поймы становятся выше и суша, а водоразделы здесь плоские и заболоченные. Поэтому в самой северной части «ареала» лугового муравья формируется нижняя (т. е. долинная) ветвь, а верхняя почти не выражена.

Из сказанного видно, что распределение лугового муравья к северу и югу от центральной, стволовой части его «ареала» происходит в соответствии с принципом зональной смены местообитаний Г. Я. Бей-Бленко (1966). По сходству очертаний и внутреннего строения «ареалов» выделено 7 зонально-ландшафтных комплексов, т. е. групп видов с однотипной зональной сменой местообитаний (Стебаев, 1971). Естественно, трудно ожидать полного совпадения зонально-ландшафтных ареалов разных видов. При выделении комплексов ставились 2 основных условия:

1) должны совпадать очертания и закономерности внутреннего строения стволовых частей «ареалов»;

2) ветви разных «ареалов» совпадают или могут отсутствовать, но не должны приходиться на разные ландшафты.

В качестве основы для сравнения взят ареал лугового муравья. По признакам сходства с ним выделена группа видов: *Formica cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. sanguinea*, *Lasius alienus*, *Myrmica salina*, *M. scabrinodis*, *Tetramorium caespitum*.

На рис. 2 для примера даны очертания «ареалов» *F. cunicularia* и *F. rufibarbis*. У первого вида они более расплывча-

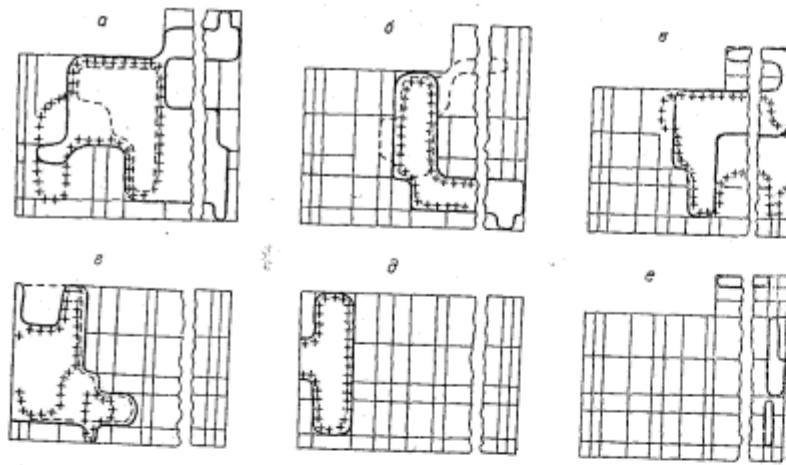


Рис. 2. Очертания зонально-ландшафтных ареалов некоторых видов муравьев.

*a* — *F. cunicularia*; *b* — *F. rufibarbis* (степе-лесостепной комплекс); *c* — *Cataglyphis aenescens* (степной); *d* — *Lasius niger* (таежный); *e* — *Myrmica ruginodis* (подтаежный); *f* — *Camponotus lamaerei* (интразонально-пустынный) и *C. turkestanus* (самостоятельно-пустынный).

ты, чем у лугового муравья: к югу от стволовой части *F. cunicularia* заселяет не только поймы, как *F. pratensis*, но и основные поверхности низких и средних террас. Напротив, у *F. rufibarbis* «ареал» более узкий, чем у лугового муравья. Полно выражена лишь стволовая часть, северные ветви едва намечены.

По составу фауногенетических и экологических типов (по Арнольди, 1968) выделенная группа видов сравнительно однородна. Почти все они принадлежат к гемиксерофилам и мезомакротермам и обладают обширными географическими ареалами, выходящими за пределы Палеарктики.

Рассмотренный комплекс видов, судя по расположению стволовых частей их «ареалов», назван нами степе-лесостепным зонально-ландшафтным комплексом.

Продолжая сравнение, можно выделить группу видов, узкие «ареалы» которых почти полностью укладываются в стволовую часть «ареала» лугового муравья. Они обычно приурочены к коренным берегам и междуречьям лесостепной зоны. Таковы *Lasius fuliginosus*, *Leptothorax acervorum*, *L. muscorum*, *Myrmica schencki*. По отношению к теплу и влаге эта группа сходна с предыдущей, но включает мезотермов-мезофилов. Географическое распределение этих видов не столь широко: они принадлежат к европейско-западносибирским амфицапарактическим и бореальным фауногенетическим

типам. Эту группу, правда не слишком однородную, можно назвать лесостепным комплексом.

Зонально-ландшафтные ареалы остальных видов лишь частично совпадают с «ареалами» видов степе-лесостепного комплекса и соответственно с ареалом лугового муравья. По отношению к нему возможны следующие варианты.

1. У видов, составляющих новый комплекс, и у лугового муравья перекрываются и стволовые части «ареалов» и фрагменты ветвей.

2. У видов, составляющих новый комплекс, стволовые части «ареалов» перекрываются лишь с ветвями «ареалов» лугового муравья и наоборот.

3. Перекрываются лишь ветви «ареалов».

Виды с «ареалами» первого типа — *Cataglyphis aenescens*, *Polyergus rufescens*, *Myrmica deplanata*, *Messor clivorum*, *Leptothorax nassonovi*, *L. serviculus*, *Solenopsis fugax* составляют степной комплекс. Стволовая часть их «ареалов» приходится на степную зону и подзону северных полупустынь. На рис. 2, *a* показаны очертания самого обширного из «ареалов» — *C. aenescens*. Кроме южных ветвей, доходящих до пустынной зоны, у него намечена и северная, вплоть до северной лесостепи. У *M. deplanata* сходный «ареал», но проникновение на север ограничивается южной лесостепью. В южной части «ареала» этого вида в отличие от *C. aenescens* раздваивается: в сухой степи и полупустыне *M. deplanata* обитает только в долинах рек — равнинных и горных. *M. clivorum*, *P. rufescens*, а также виды родов *Leptothorax* и *Solenopsis* встречались в основном на водоразделах степей и полупустынь. Соответственно их «ареалы» представлены фрагментом «ареала» *F. pratensis*.

Все виды этой группы обладают почти одинаковым отношением к температуре и влажности (гемиксерофилы и макротермы). Сходны они и в фауногенетическом отношении: в основном это степные или туранско-степные виды.

Виды с «ареалами» второго типа встречаются и в южной и в северной частях зонального ряда.

На юге это два комплекса пустынных видов. Первый, собственно пустынный, включает муравьев, распространенных зонально, т. е. приуроченных к пустынным ландшафтам средних террас, коренных берегов и водоразделов. Это *Cataglyphis setipes turcomanica*, *C. pallida*, *Camponotus turkestanus*, *C. turkestanicus*, *C. fedtschenkoi*, *Tetramorium schneideri*, *T. inerme*, *T. indocile*, *Pheidole pallidula*, *Messor aralocaspicus infumatus*, *M. denticulatus*, *M. marikovskii*. Все они принадлежат к туранской (или туранско-степной) фауне и обладают сходными требованиями к теплу и влажности.

Второй комплекс — интразонально-пустынный — включает виды, которые в пределах обследованных нами территорий

приурочены только к долинам рек. Если некоторые из них заходят на водоразделы, то там обитают в оазисах. Таковы *Crematogaster subdentata*, *Plagiolepis sp.*, *Camponotus laearei*, *Myrmica bergi*, *Cardiocondila stambuloffi*, *C. elegans*, *Leptothorax balhashensis*. Все эти виды столь же теплолюбивы, но более гигрофильны, чем муравьи собственно пустынного комплекса.

На севере виды с «ареалами» второго типа составляют подтаежный комплекс, включающий *Myrmica ruginodis* (см. рис. 2, д) и *M. rugulosa*, *M. rubra*, *Formica pressilabris*. Поскольку северная ветвь «ареала» лугового муравья проходит через подтайгу, она перекрываетяется стволовой частью «ареалов» всех перечисленных видов. В то же время южные ветви «ареалов» подтаежного комплекса перекрываются с ветвями и отчасти со стволовой частью «ареала» лугового муравья.

Наконец, виды с «ареалами» третьего типа можно объединить в таежный комплекс, исследованный нами далеко не полно. В рамках изученной территории он включает 6 видов: *Formica polyctena*, *F. rufa*, *F. fusca*, *Camponotus saxatilis*, *Lasiurus niger*, *L. flavius*. Их «ареалы» в пределах нашего зонального ряда представлены стволовой частью и одной из южных ветвей (см. «ареал» *L. niger* на рис. 2, 2). По гигро- и термофильности, а также по составу фауногенетических типов все виды сходны. Это мезофилы и мезотермы; их географические ареалы включают Неарктику и бореальную Палеарктику. Все они, кроме *L. niger*, в своем распространении тесно связаны с лесами.

Таким образом, важной причиной сходного ландшафтно-биотического распределения и совместного поселения муравьев разных видов является однотипная зональная смена местообитаний. Наибольшая степень биотической сопряженности связывает виды степе-лесостепного, лесостепного и степного комплексов. В пограничных областях ареалов эти виды селятся вместе с муравьями подтаежного и интразонально-пустынного комплексов.

#### ПОСТОЯНСТВО СОСТАВА МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МУРАВЬЕВ ВКЛЮЧАЮЩИХ *F. PRATENSIS*

При анализе состава многовидовых ассоциаций муравьев, обитающих в степных и остеиненных ландшафтах, мы исходили из распространения доминирующего вида — *F. pratensis*. Был проанализирован состав ассоциаций на 60 полигонах площадью 1200—1800 м<sup>2</sup>. Использовалась относительная величина: число гнезд каждого вида, приходящихся на тер-

ритории, контролируемой одной семьей лугового муравья. Эта величина везде приведена к одинаковой площади. В табл. 1 фигурируют ассоциации, наиболее типичные для степных ландшафтов каждой природной зоны.

Сопоставление табл. 1 и зонально-ландшафтных ареалов показывает, что виды с широкими «ареалами», принадлежащие к степе-лесостепному и степному комплексам, входят в состав одних и тех же ассоциаций не только в лесостепи и степи, но и в подтайге, а на юге — вплоть до пустынь. Таковы *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *M. scabrinodis*, *M. salina*, *M. deplanata*, *T. caespitum*.

В периферийных частях своего ареала луговой муравей входит в состав ассоциаций, содержащих элементы разных комплексов. В северной части ареала луговой муравей попадает в обедненный вариант ассоциации лесных муравьев, так как виды степе-лесостепного комплекса (*F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *T. caespitum*) до таежной зоны не доходят, а виды подтаежного и таежного комплексов многочисленны в собственно зональных ландшафтах, где луговой муравей редок (см. рис. 1). Напротив, в пустынной зоне в ассоциации с луговым муравьем встречаются не только все виды степе-лесостепного и степного комплексов, кроме *L. alienus*, но и интразонально-пустынные *M. bergi*, *T. inerme*, *T. indocile*, *Plagiolepis sp.*, *L. balhashensis*. Таким образом, в ассоциациях с доминированием *F. pratensis* число видов увеличивается с севера на юг с 4 до 8—10.

В лесостепи, колочной степи и в степной зоне постоянен не только видовой состав, но и численное соотношение гнезд разных видов, которые селятся на кормовых участках лугового муравья: 5—7 гнезд *F. cunicularia* или *F. rufibarbis*, 10—12 гнезд муравьев рода *Myrmica* (*M. scabrinodis*, *M. salina*, *M. deplanata*) примерно столько же гнезд *L. alienus* и 8—15—*T. caespitum*. В полупустынной и пустынной зонах соотношение количества гнезд несколько иное, за счет исчезновения *L. alienus* и уменьшения численности *T. caespitum*, но основной облик ассоциации сохраняется. Постоянство ассоциаций позволяет предполагать в них устойчивые типы взаимоотношений между семьями разных видов.

#### ХАРАКТЕР МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ СТЕПНЫХ МУРАВЬЕВ В РАЗНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОНАХ

В стационарных полевых экспериментах выяснено, что эффективным способом избегания конкуренции является распределение фуражиров разных видов по различным ярусам биоценоза (Стебаев, Резникова, 1974; Резникова, 1975). Ярус-

Среднее число гнезд муравьев разных видов, приходящееся на один кормовой участок лугового муравья в разных природных зонах и подзонах

Южная тайга со сфагновыми болотами	Южная тайга без заболоченных участков	Подтайга	Северная лесостепь	Южная лесостепь
Средние боровые террасы	Коренное берег, злаково-разнотравная опушка	Коренное берег, злаково-разнотравно-луговая степь		
<i>F. fusca</i>	<i>F. fusca</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. cunicularia</i>
1	2	1	5	5
<i>L. niger</i>	<i>L. niger</i>	<i>L. niger</i>	<i>L. alienus</i>	<i>L. alienus</i>
1	2	1	4	11
<i>M. ruginodis</i>	<i>M. ruginodis</i>	<i>M. schencki</i> или <i>M. rubra</i>	<i>M. scabrinodis</i> или <i>M. schencki</i>	<i>M. scabrinodis</i> или <i>M. salina</i>
5	8	12	10	10
<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>
0	0	4	6	5

Примечание. Для сравнительности величины везде приведены к одинаковой пло-

щее распределение муравьев исследовалось с помощью большого числа кормушек, расположенных на разных уровнях. Эта методика в отличие от той, которая использовалась Ф. А. Сеймой (1972), не дает сведений о деятельности муравьев в подстилке. Но сведения об их распределении в остальных ярусах получаются сразу для большой территории, охватывающей весь кормовой участок доминирующего вида.

Оказалось, что во всех исследованных ландшафтах муравьи используют все ярусы. Но в почве и в глубине ее действуют все виды и главным образом луговой муравей, а в травостое и на уровне кустов — лишь немногие (табл. 2).

В центральной части зонального ряда, в лесостепи и в кочевой стени верхние ярусы используют *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. pratensis*, *M. scabrinodis*, *T. caespitum*, *L. alienus*. В основном на поверхности почвы и в глубине ее муравьи поселяются муравьи подтаежного и таежного комплексов: *L. niger*, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. rugulosa*. Все они по сравнению со степными видами в меньшей степени связаны с почвенным ярусом, и в большей — с травостоем. Эта тенденция усиливается по направлению к северу: в южной тайге *L. niger* и *F. fusca* большинство кормушек посещают именно в верхних ярусах (см. табл. 2). На юге, в полупу-

Таблица 1

дящееся на один кормовой участок лугового муравья в разных зонах и подзонах

Кочевая степь	Степь	Северная полупустыня	Южная полупустыня	Полынино-солянковая пустыня
Плакор, злаково-полынно-разнотравная степь	Плакор, злаково-полынно-степь	Высокая пойма, разнотравно-злаковый луг	Высокая пойма, тугайный лес	Низкая терраса, солончаковый луг
<i>F. cunicularia</i> или <i>F. rufibarbis</i>	<i>F. cunicularia</i> или <i>F. rufibarbis</i>	<i>F. rufibarbis</i>	<i>F. cunicularia</i> или <i>F. rufibarbis</i>	<i>F. cunicularia</i> или <i>F. rufibarbis</i>
7	7	5	5	4
<i>L. alienus</i>	<i>L. alienus</i>	<i>L. alienus</i>	<i>L. alienus</i>	<i>L. alienus</i>
11	10	12	0	0
<i>M. deplana</i> — <i>M. deplana</i> — <i>M. deplana</i> — <i>M. deplana</i> — <i>M. salina</i>	<i>M. deplana</i> — <i>M. deplana</i> — <i>M. deplana</i> — <i>M. salina</i>	<i>M. deplana</i> — <i>M. deplana</i> — <i>M. salina</i>	<i>M. salina</i>	<i>M. salina</i>
12	8	5	5	13
<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>	<i>T. caespitum</i>
15	11	6	7	6
				8

щади 500 м<sup>2</sup>, что соответствует средней величине кормового участка лугового муравья.

стине и в пустыне, в сомкнутых тугайных зарослях, верхние ярусы используют *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, а остальные муравьи в той или иной степени связаны с почвой. В открытых луговых поймах, еще более теплых, но не столь влажных, локализация муравьев смещается в сторону почвенного яруса. Анализ суточной активности посещения кормушек подтвердил зависимость ярусного распределения разных видов от влияния доминанта, ранее подробно описанную для центральной и южной частей его ареала (Резникова, 1975). Было показано, что наблюдаемая нами суточная смена ярусов, например вытеснение муравьев подрода *Serviformica* в травостой, не зависит от суточного хода температуры и влажности и носит явно выраженный биогенный характер. Эта закономерность проявляется во всех зонах и ландшафтах, где сохраняется основной видовой и количественный состав степной ассоциации муравьев, т. е. от северной лесостепи до пустыни.

В тех же географических пределах оказалось сходным и взаимодействие муравьев при поиске пищи. Ранее в стационарных исследованиях в центральной части ареала лугового муравья было выявлено стимулирование его поисковой деятельностью муравьями подрода *Serviformica* — *F. cunicularia* и *F. rufibarbis* (Резникова, 1971, 1975). Эта закономерность сохраняется и в южной части ареала в зависимости от чис-

Таблица 2

## Ярусная структура ассоциаций муравьев в различных зонах и ландшафтах

Вид муравьев	Зоны и ландшафты																	
	ЮТ <sub>1</sub>			ЮТ <sub>2</sub>			ПТ			СЛС	ЮЛС	КСТ	СТ	СТ				
	Боровые террасы						Коренной берег или водораздел											
<i>Formica pratensis</i>	II	IV		II	III	IV	II	IV	III	III	IV	I	II	III	IV			
<i>F. cunicularia</i> , <i>F. rufibarbis</i>									I	IV	III	IV	III	IV	III	IV		
p. <i>Myrmica</i>	I	II	IV	I	III	IV	I	II	III	IV	I	III	IV	III	IV	III	IV	
<i>Tetramorium caespitum</i>									I	II	III	IV	I	II	III	IV	III	IV
<i>Lasius alienus</i>													I	II	III	IV	III	IV
<i>L. niger</i>				I	II	III			I	II	III	IV	I	II	III	IV	III	IV
<i>F. fusca</i>				I	II	III			I	II	III	IV	I	II	III	IV	III	IV
p. <i>Plagiolepis</i>																		

## Окончание табл. 2

Вид муравьев	Зоны и ландшафты																			
	СТ	СПП		ЮПП	ППУ		ППУ	ППУ												
		Высокая пойма	Коренной берег		Рыбаковая пойма	Высокая пойма														
<i>Formica pratensis</i>	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>F. cunicularia</i> , <i>F. rufibarbis</i>	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
p. <i>Myrmica</i>	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>Tetramorium caespitum</i>									I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>Lasius alienus</i>					I	II			I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<i>L. niger</i>					I	II	III	IV												
<i>F. fusca</i>																				
p. <i>Plagiolepis</i>																				

Примечание. Римские цифры в каждой клетке означают, что в данном ярусе муравьи были обнаружены не менее чем на 80% (полужирный шрифт) или не более чем на 20% (светлый шрифт) от всех посещаемых ими кормушек. I — кормушки и почвенный ярус; II — на поверхности почвы; III — на стержнях на уровне травостоя; IV — на уровне кустов. Обозначения природных зон и подзон см. на рис. 1.

Таблица 3

Понижение активности муравьев в ассоциациях пустынной зоны (долина р. Или)

Вид муравьев, замеченных в лабиринтах	Заросли чистоты на изножье террас						Высокая полынь, солончаковый луг					
	Первый день экспозиции лабиринтов			Второй день			Первый день			Второй день		
	n	V	P	n	V	P	n	V	P	n	V	P
<i>F. pratensis</i>	9	1,25±0,04	—	6	2,13±0,05	—	4	0,51	—	—	—	—
<i>F. cunicularia</i>	5	3,91±0,21	99	9	5,29±0,12	99	7	0,61±0,02	95	—	—	—
<i>F. pratensis</i> и <i>F. cunicularia</i>	15	3,62±0,03	99	10	3,53±0,06	95	6	0,64±0,18	95	—	—	—
<i>M. salina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>F. pratensis</i> и <i>M. salina</i>	4	1,17±0,11	95	—	—	—	6	0,51±0,12	95	—	—	—

Условные обозначения: n — число лабиринтов, посещаемых муравьями данных видов; V — скорость растаскивания приманки из лабиринта (приманка/ч); P — достоверность отличия этого показателя от того же у *F. pratensis*, %.

ленности гнезд и динамической плотности особей «вида-разведчика». Так, в луговой пойме р. Или средняя скорость растаскивания приманки из лабиринтов возрастает у лугового муравья втрое на тех участках, где этот вид контактирует с *F. cunicularia*. В ассоциациях, где динамическая плотность муравьев подрода *Serviformica* в 3, 4 раза ниже, скорость растаскивания приманки фуражирами лугового муравья вдвое меньше, а общая поисковая активность всех видов уменьшается в 4 раза (табл. 3).

На северной границе ареала лугового муравья, в южной тайге муравьи подрода *Serviformica* представлены *F. fusca*, поисковая активность которых примерно такая же, как у *F. cunicularia* и *F. rufibarbis*. Но совместное посещение лабиринтов этими муравьями и *F. pratensis*, наоборот, снижает скорость растаскивания приманки, вследствие агрессивных столкновений. Получается, что стимулирование охотничьей деятельности лугового муравья возможно лишь со стороны *F. cunicularia* и *F. rufibarbis*. Это является постоянной характеристикой ассоциаций муравьев, включающих *F. pratensis*.

Таким образом, основные характеристики меж-

видовых отношений муравьев сохраняются в тех же зональных пределах, что и постоянство видового состава и численное соотношение гнезд в многовидовых ассоциациях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В области распространения степных и остеиненных ландшафтов в Западной Сибири, Северном и Восточном Казахстане и равнинной Киргизии выявлено 62 вида муравьев, принадлежащих к 18 родам. Население каждого ландшафта состоит из экологически и фауногенетически разнородных элементов. Виды со сходными биотопическими требованиями и с однородной зональной сменой местообитаний объединены нами в 7 зонально-ландшафтных комплексов. Эти группы видов связаны адаптацией к совместному существованию в одних и тех же ландшафтах. Их можно считать современными аналогами описанных Г. М. Длусским (1978) древних коаддитивных комплексов.

Конкретные многовидовые ассоциации муравьев, связанные совместным использованием биотопа и территориальным взаимодействием, могут включать виды, принадлежащие к разным зонально-ландшафтным комплексам. Ассоциации муравьев, в которых доминирует *F. pratensis*, на большем протяжении его ареала состоят из элементов степе-лесостепного и степного комплексов. Они сохраняют постоянство видового состава и количественного соотношения гнезд от северной лесостепи до южной границы степной зоны, а основные черты видового состава — вплоть до пустыни.

Основные черты межвидового взаимодействия муравьев сохраняются в тех же зональных пределах, что и постоянство видового и количественного состава их многовидовых ассоциаций. Только на северной границе ареала лугового муравья почти полная замена ранее окружающих его видов лесными муравьями влечет за собой ослабление или нарушение экологических связей. Рассмотренный тип ассоциаций муравьев, видимо, представляет собой единую систему со специфическими связями, действующую в биогеоценозах как единое целое.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В. Зональные, зоogeографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины. — «Зоол. журн.», 1968, т. 47, вып. 8, с. 1155—1178.  
 Вей-Биенко Г. Я. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип. — «Журн. общ. биол.», 1966, т. 27, вып. 1, с. 5—21.

- Вильямс В. Р. Почвоведение (землеведение с основами почвоведения). М., 1919. 470 с.
- Демченко А. В. Многовидовые ассоциации муравьев в ельниках Подмосковья.—В кн.: Муравьи и защита леса. № V. М., 1975, с. 77—82.
- Длусский Г. М. Хищные муравьи саксауловых лесов Средней Азии.—В кн.: Муравьи и защита леса. № IV. М., 1971, с. 18—20.
- Длусский Г. М. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба.—В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М., 1975, с. 159—185.
- Длусский Г. М. Миоценовые муравьи, найденные на территории СССР. М., 1978.
- Раменский Л. Г. Учение о типах природной кормовой площади — Избранные работы. Л., 1971, с. 106—142.
- Резникова Ж. И. Взаимодействие муравьев разных видов, обитающих на одной территории.—В кн.: Муравьи и защита леса. № IV. М., 1971, с. 62—65.
- Резникова Ж. И. Специфика неантагонистических взаимоотношений муравьев, занимающих сходные экологические ниши.—В кн.: Доклады МОИП. Зоология и ботаника. М., 1973, с. 29—30.
- Резникова Ж. И. Структура многовидовых сообществ муравьев в центральной и южной частях ареала доминирующего вида.—В кн.: Роль животных в функционировании экологических систем. М., 1975, с. 178—182.
- Резникова Ж. И. Иерархия видов в сообществе степных муравьев.—В кн.: Групповое поведение животных. М., 1976, с. 315—318.
- Сейма Ф. А. Некоторые закономерности пространственного распределения муравьев в биогеоценозах.—«Зоол. журн.», 1972, т. 51, вып. 9, с. 1322—1328.
- Стебаев И. В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири. Автореф. докт. дис. М., 1971. 55 с.
- Стебаев И. В., Резникова Ж. И. Система пространственно-временных взаимоотношений и многовидовом поселении степных муравьев.—«Зоол. журн.», 1974, т. 53, вып. 8, с. 1200—1212.
- Kaczmarek W. Badania nad zespolami ptasiek lesnych.—«Ecol. Polska», 1953, v. 1, N 2, p. 69—96.

Л. Г. ВАРТАПЕТОВ

### ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ ТАЕЖНЫХ МЕЖДУРЕЧИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Учеты земноводных проводились на междуречьях северной и средней тайги Приобья (окрестности поселков Юильск и Каюково Березовского и Сургутского районов Тюменской области) одновременно с отловом мелких млекопитающих в канавки и заборчики из полиэтиленовой пленки. За весь период наблюдений (с 16 июля по 28 августа 1976 и 1977 гг.) отработаны 3841 цилиндро-сутки (ц/с) и поймано 247 особей земноводных трех видов. В уловах преобладала остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss.), на долю которой приходилось