

Е.В. Бургов

## Пространственно-функциональные структуры у муравьев *Serviformica* (Hymenoptera: Formicidae)

Описаны модельные поселения *Serviformica* (*Formica*: Formicidae), *F. cunicularia* и *F. cinerea*. Получены данные по динамике комплексов гнезд, особенностям гнездостроения, специфике фуражировки двух видов. Впервые описан процесс социотомии *F. cunicularia*, перестроение семьей этого вида секционного гнезда в капсулу и наоборот. Проведен сравнительный анализ гнездовых структур основных модельных видов, их динамических характеристик. Описаны случаи формирования надсемейных структур у *F. cunicularia*. Показано, что основная форма существования социума у этого вида — одинарная семья (семья-колонна). Временная надсемейная структура, возникающая в процессе социотомии, — эфемерная колония. Проведен сравнительный анализ пространственно-функциональных структур *Formica*.

*Ключевые слова:* муравьи *Serviformica*; пространственно-функциональные структуры.

Муравьи рода *Formica* (Hymenoptera: Formicidae) широко распространены в пределах Голарктики [5; 13]. Их поселения принимают различные формы: от отдельных семей небольшой численности до крупных и устойчивых комплексов гнезд [8]. Муравьи *Formica* оказывают комплексное положительное воздействие на лесные сообщества [4]. Род включает четыре подрода: *Formica* s. str., *Serviformica*, *Coptoformica* и *Raptiformica* [5]. Наиболее заметной группой внутри данного рода являются рыжие лесные муравьи (подрод *Formica* s. str., группа *Formica rufa*). Они традиционно выступают в качестве основных модельных объектов при описании развитых социальных структур [8; 9].

Виды подрода *Serviformica* (*Formica*: Formicidae) по сравнению с другими муравьями рода *Formica* исследованы недостаточно. Очевидна нехватка информации о существовании и структуре развитых и высокоорганизованных поселений *Serviformica*. Небольшие семьи данного подрода широко распространены и так или иначе оказывались в поле зрения мирмекологов. Но наряду с одиночными небольшими гнездами муравьи *Serviformica* способны формировать и крупные агрегации гнезд, суммарное население которых может превышать миллион муравьев-имаго [4]. Исследование социальных структур наименьшей мощности не дает полного представления о функциональных возможностях видов. Это делает исследование развитых одновидовых комплексов гнезд *Serviformica* важным и актуальным.

Среди *Formica* муравьи *Serviformica* оказываются единственной группой видов, способных к самостоятельному основанию семей. Их молодые оплодотворенные самки, сбросив крылья, находят укрытия и сооружают в них свои первые гнездовые камеры. В них они откладывают яйца и самостоятельно выращивают первое поколение рабочих [8]. Самки других видов *Formica* не способны основать новую семью таким способом. Появление муравейников других *Formica* становится возможным путем временного социального паразитизма на основе поселения *Serviformica*. У видов — социальных паразитов (*Formica* s. str., *Coptoformica*, *Raptiformica*) самки попадают в муравейник вида-хозяина (*Serviformica*) и замещают в нем местных самок. Рабочие вида-хозяина принимают самку социального паразита и помогают ей выращивать потомство [14]. Таким образом, способность самостоятельного основания семей делает виды *Serviformica* базовыми в сообществах *Formica*.

Подрод достаточно представлен в мирмекофауне России: на ее территории обитает около 20 видов *Serviformica*. Из них на границе лесной и лесостепной зон наиболее обычны *F. rufibarbis*, *F. cunicularia*, *F. fusca*, *F. cinerea*. Эти виды отличаются по экологическим предпочтениям, структуре поселений, стереотипам гнездостроения и другим характеристикам [5; 10].

Внутри подрода сильно варьирует уровень сложности одновидовых поселений. В качестве основных модельных видов в данной работе были выбраны *F. cunicularia* и *F. cinerea*. Их социальные структуры меняются в зависимости от численности особей в семье и принимают различные формы, характерные для представителей всего подрода *Serviformica* [10; 15]. Семьи обоих видов имеют возможность существовать при небольшой численности особей в простых секционных гнездах. С увеличением численности особей в поселении его структура усложняется. Данные о процессах трансформации семей и надсемейных структур *Serviformica* фрагментарны и недостаточны для формирования полного представления о биологии рассматриваемых видов и всего подрода.

**Цель** настоящего исследования — изучение пространственно-функциональных структур поселений муравьев *Serviformica*.

**Задачи:**

1. Адаптировать методы картирования и оценки состояния поселений для работы с комплексами гнезд *Serviformica*.
2. Изучить гнездостроение модельных видов *Serviformica*.
3. Выявить внутрисемейные и надсемейные структуры у *Serviformica*.
4. Провести сравнительный анализ выявленных пространственно-функциональных структур с известными для всего рода *Formica*.

**Район, материалы и методы исследования.** Работа выполнена в Рязанской области: в Рыбновском (полигон 1), Рязанском (полигоны 2, 3, 4) и Клепиковском (полигон 5) районах в 2009–2015 гг. Полигон 5 располагался на территории национального парка «Мещерский».

Таблица 1

## Модельные полигоны и комплексы муравейников

Полигон	Комплекс	Основной модельный вид	Адм. район, ближайший населенный пункт	Растительное сообщество	Почва
1	<i>Fc1</i>	<i>F. cunicularia</i>	Рыбновский, д. Сидоровка	Березово-осиновая лесополоса	Суглинок
2	<i>Fc2</i>	<i>F. cunicularia</i>	Рязанский, г. Рязань	Березовая роща	Суглинок
3	<i>Fc3</i>	<i>F. cunicularia</i>	Рязанский, с. Алеканово	Злаково-клубничное разнотравье	Супесь
4	<i>Fcin0</i>	<i>F. cinerea</i>	Клепиковский, д. Гришино	Сосняк мертвопокровный	Песок
5	<i>Fcin1</i>	<i>F. cinerea</i>	с. Агропустынь	Злаковое разнотравье	Песок

Основой для настоящей работы послужило картирование комплексов гнезд, расположенных на модельных полигонах, и мониторинг их состояния. Кроме того, использовались данные об одиночных гнездах модельных видов вне этих комплексов. Картирование и обследование комплексов, измерение гнезд проводилось по стандартным методикам [10].

Для изучения внутренней структуры гнезд использовали методику полной раскопки гнезд [7]. В отдельных случаях для того, чтобы минимизировать урон, наносимый муравейникам, выполняли их разрезы в разных плоскостях с последующим восстановлением формы.

При раскопке жилых гнезд производили полную выборку населения. В ходе регулярного контроля изменений структуры модельных комплексов отмечали факты деления семей (социотомии) и по возможности описывали сам процесс. При невозможности выполнения такого описания регистрировали результаты социотомии: пропорции деления материнской семьи и характер взаимодействия между ней и отводком либо между фрагментами.

### Результаты и обсуждение

**Особенности гнездостроения *Serviformica*.** Часто первым жилищем для семьи *Serviformica* является *гнездо-полость*. Оно представляет собой одну камеру, в которой самка-основательница выращивает свое первое потомство [5].

Рост семьи создает необходимость расширения гнезда: формируется *секционное гнездо*. Оно состоит из стереотипных элементов-секций: групп камер, соединенных общим вертикальным стволом (рис. 1 А). Для некоторых *Serviformica* этот тип гнезда становится основным. Например, семьи *F. cinerea* и *F. imitans* любой численности живут в секционных гнездах [5; 9].

С ростом семьи *F. cinerea* в гнезде постепенно увеличивается количество секций. Они соединяются горизонтальными тоннелями или (реже) наземными дорогами, иногда врезанными в почву (рис. 1 А–Г). В гнездах *F. cinerea* почти не используются растительные элементы. Иногда крупные камеры располагаются в корнях растений, по-видимому, для укрепления их сводов.

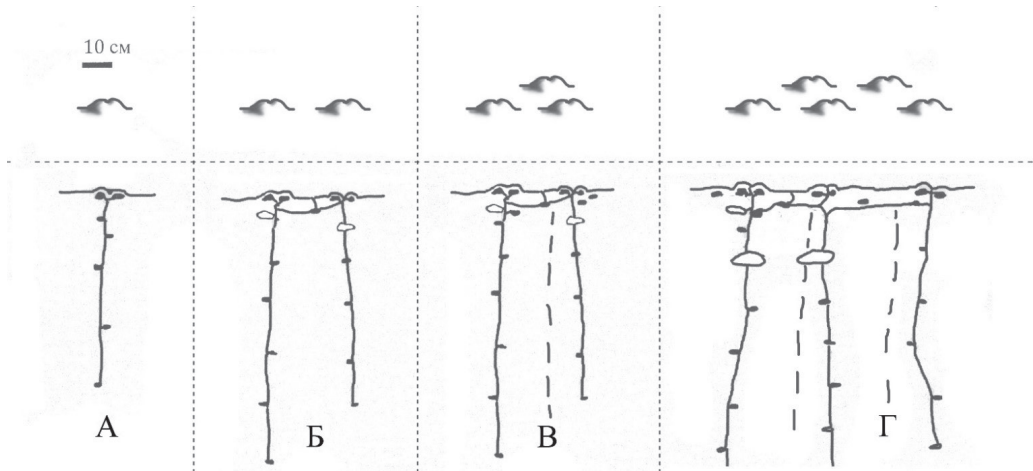


Рис. 1. Развитие секционного гнезда *F. cinerea*:

Верхний ряд — внешний вид кратеров, нижний ряд — схемы вертикальных срезов гнезд.  
Белым цветом на последних обозначены расплодные камеры

Следующий этап усложнения гнездостроения — формирование *гнезда-капсулы*. Такое гнездо имеет выраженный наземный купол (рис. 2 Д). Известны случаи развития гнезд-капсул *F. fusca*. Такое строительство становится возможным при наличии «аккумулятора тепла»: камня, пня, листа металла и т. д. [9].

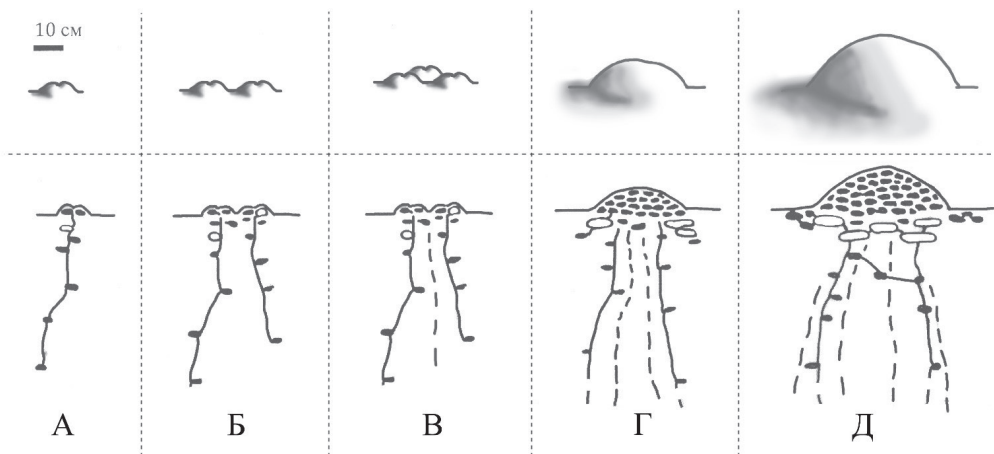


Рис. 2. Постройка гнезда-капсулы *F. cunicularia* на основе секционного

Для *F. cunicularia* также характерна смена стереотипа гнездостроения. Секционные гнезда *F. cunicularia* обычно имеют не более трех секций. Центральные стволы располагаются на расстоянии 10–15 см друг от друга. В благоприятных условиях после строительства второй-третьей секции семьи начинают возводить над ними купол гнезда. У небольших гнезд-капсул ( $d \leq 20\text{--}25$  см) расплодные камеры располагаются по краям купола. У более крупных гнезд ( $d > 25$  см) формируются общие системы камер для расплода, находящиеся под куполом или частично внутри него (рис. 2 Д). На вертикальных срезах наиболее крупных гнезд ( $d \geq 70$  см) обнаружены группы расплодных камер, соответствующие объединениям вертикальных стволов и возвышениям на куполе (рис. 3).

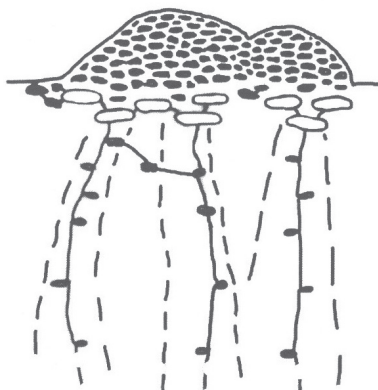


Рис. 3. Схема разреза крупнейшего описанного гнезда-капсулы *F. cunicularia*

Другие *Formica* также демонстрируют различные схемы гнездостроения. Основными гнездами для *Formica* s. str и *Coptiformica* являются капсулы. Купола гнезд-капсул этих муравьев могут состоять из почвенных частиц, хвои, травы, веток, других растительных элементов. Под куполом располагается система тоннелей — подземная часть. Смена стереотипа гнездостроения может быть связана с возведением вспомогательных гнезд. Последние обычно не имеют подземной части и используются в качестве кормовых или промежуточных. Они являются местом базирования фуражиров или временным укрытием для носильщиков [2; 5; 9].

**Размер семьи, внутрисемейные структуры *Serviformica*.** Описаны три уровня внутрисемейных структур у муравьев: *клан*, *колонна*, *плеяда*. Первый структурный уровень — *клан*. Он основан на индивидуальных взаимодействиях рабочих и организован иерархически. Это возможно благодаря небольшим размерам семьи-клана [8]. Соответственно, все семьи, основанные самостоятельно самками *Serviformica*, проходят этот структурный уровень.

С ростом численности особей в семье формируется несколько кланов рабочих. Общая репродуктивная сфера (самка (и), расплод и молодые рабочие) объединяет эти кланы в *колонну*. Одиарная семья (семья-колонна) является основной формой социума у *F. cunicularia*. Доказательством этому служит использование

ими в качестве основного способа социотомии *бинарного деления* [8]. После формирования дочернего муравейника между ним и материнским муравейником формируется временная обменная дорога. Через 2–3 недели связь прерывается, и семьи обособляются.

Третий уровень внутрисемейных структур — *плеяда*. Это система колонн внутри одного муравейника, каждая из которых имеет собственную репродуктивную сферу. Единство плеяды поддерживается благодаря постоянным обменам особями между колоннами [8]. Некоторые крупные семьи *F. cunicularia* имели устройство, аналогичное плеяде. Об этом свидетельствовало положение расплодных камер, сгруппированных внутри куполов крупных гнезд ( $d \geq 70$  см). Однако дальнейшее развитие таких семей представляло собой постепенную дестабилизацию, распад и обособление фрагментантов. Тем не менее указанные крупные гнезда существовали стабильно на протяжении нескольких лет. Возможно, в других условиях плеяды у *F. cunicularia* могут сохраняться на протяжении больших промежутков времени.

У *F. cinerea* и *F. imitans* развитие внутрисемейных структур происходит более стабильно. Полисекционный муравейник этих видов можно рассматривать как семью-плеяду. Но так как обычно она локализована в нескольких связанных секционных гнездах, а не в одной капсуле, удобнее использовать термин «поликалическая система» [8; 9].

Для представителей подродов *Formica* s. str., *Coptoformica* характерны более крупные семьи. Начальный уровень численности измеряется сотнями и тысячами особей. Основной формой социума у многих видов становится семья-плеяда. Максимальный уровень численности особей в семье зарегистрирован у рыжих лесных муравьев: более 7 млн особей [10].

**Одновидовые комплексы, надсемейные структуры *Serviformica*.** Результатом реализации всех описанных выше особенностей семей модельных видов является форма поселения. Особенно важно, как говорилось ранее, описание структуры сложно организованных поселений высокой мощности.

Развитие поселений *F. cunicularia* в целом проходит по единой схеме: самостоятельное основание семьи → трансформация секционного гнезда в капсулу → социотомия → формирование самостоятельных муравейников с перекрывающимися кормовыми участками. Описаны временные надсемейные структуры *F. cunicularia* — *эфмерные колонии*. Они представляют собой системы из связанных временной дорогой материнского и дочернего муравейников. После обособления семьи могут конфликтовать, возможны межсемейные сражения. Развитие комплексов этого вида может ограничиваться в том числе межсемейными взаимодействиями.

У *F. cinerea* и *F. imitans* обычны постоянные надсемейные структуры — *первичные федерации* [4; 9]. Развитие поселения обычно происходит по схеме: односекционное гнездо → полисекционный муравейник → федерация. Семьи, образовавшиеся в процессе социотомии, сохраняют лояльность.

Таким образом, в поселении *F. cinerea*, в отличие от *F. cunicularia*, не действуют ограничения, связанные с межсемейными конфликтами.

Для представителей *Formica* s. str. и *Coptoformica* характерны не только первичные, но и вторичные федерации. Поселения рыжих лесных муравьев обладают наибольшей численностью особей, мощностью и лесозащитным эффектом среди рода *Formica*. Межсемейная лояльность развивается у них настолько, что позволяет формировать смешанные семьи и надсемейные системы, состоящие из особей разных видов [9].

### Выводы

Возможные причины различий в структуре комплексов гнезд заключаются в устройстве одиночного гнезда и структуре кормового участка. Стереотипное строительство секций гнезд, планомерное их расширение, позволяет *F. fusca* строить аналоги гнезд капсул, а *F. cinerea* и *F. imitans* выходить на надсемейный уровень организации одновидового сообщества при сравнительно небольшой численности семей.

Показан процесс постройки гнезда-капсулы *F. cunicularia* на месте секционного гнезда, а также возвращение семьи к существованию в секционных гнездах после уменьшения численности. Строительство гнёзд-капсул на ранних этапах развития социума у *F. cunicularia* создает предпосылки для последующего обособления одинарных семей. Эти условия — концентрация гнездовых камер и населения, охрана гнезда от особей своего вида из соседних семей, повышение межсемейной агрессивности в одновидовом комплексе. Таким образом, формирование плеяд и надсемейных структур у этого вида затруднено, но возможно.

Подготовка к работе, сбор материала и обработка данных осуществлялись при научном руководстве доктора биологических наук А.А. Захарова; кандидат биологических наук А.В. Мерциев предоставил данные о местоположении основного модельного комплекса гнезд *F. cunicularia* и размерах гнезд в нем в 2003 году; Д.Н. Горюнов помог локализовать и описать комплекс гнезд *F. cinerea*. Помощь в организации работы в особо охраняемой природной территории оказала заместитель директора по науке и экологическому просвещению национального парка «Мещерский» А.Ю. Косякова. Работа поддержана РФФИ: проекты 12-04-01071, 09-04-01075.

### Литература

1. Бургов Е.В. Многовидовая ассоциация муравейников: переход из неполной в полную ассоциацию // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 10. С. 1200–1210.
2. Горюнов Д.Н. Формы организации поселений у муравьев *Formica exsecta* // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127. № 2. С. 203–208.
3. Гринфельд Э.К. Экология муравьев заповедника «Лес на Ворскле» и его окрестностей // Уч. зап. ЛГУ. 1939. № 28. С. 207–257.

4. *Гримальский В.И., Энтин Л.И.* Серый песчаный муравей (*Formica cinerea*) в Белоруссии // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 8. С. 1159–1167.
5. *Длусский Г.М.* Муравьи рода Формика. М., 1967. 236 с.
6. *Длусский Г.М.* Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
7. *Dlussky G.M.* The ant subfamilies Ponerinae, Cerapachyinae, and Pseudomyrmecinae (Hymenoptera, Formicidae) in the Late Eocene Ambers of Europe // *Paleontological Journal*. 2009. № 43. P. 1043–1086.
8. *Захаров А.А.* Организация сообществ муравьев. М.: Наука, 1991. 278 с.
9. *Захаров А.А.* Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 404 с.
10. *Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г.* Мониторинг муравьев Формика. М.: КМК, 2013. 99 с.
11. *Мариковский П.И.* Муравьи пустынь Семиречья. Алма-Ата: Наука, 1979. 246 с.
12. *Резникова Ж.И.* Межвидовые взаимоотношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 208 с.
13. *Bolton B.* F taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae) // *J. of natural history*. 1995. Vol. 29. P. 1037–1056.
14. *Hölldobler B., Wilson E.O.* The ants // Harvard University Press. Cambridge, Mass, 1990. 732 p.
15. *Lindström K., Berglind A., Pamilo R.* Variation of colony types in the ant *Formica cinerea* // *Ins. Soc.* 1996. № 43. P. 329–332.

### *Literatura*

1. *Burgov E.V.* Mnogovidovaya asociaciya muravejnikov: perexod iz nepolnoj v polnuyu asociaciju // *Zoologicheskij zhurnal*. 2015. Т. 94. № 10. S. 1200–1210.
2. *Goryunov D.N.* Formy' organizacii poselenij u murav'ev *Formica exsecta* // *Uspexi sovrem. biol.* 2007. Т. 127. № 2. S. 203–208.
3. *Grinfel'd E'K.* E'kologiya murav'ev zapovednika «Les na Vorskle» i ego okrestnostej // *Uch. zap. LGU*. 1939. № 28. S. 207–257.
4. *Grimal'skij V.I., E'ntin L.I.* Sery'j peschany'j muravej (*Formica cinerea*) v Belorussii // *Zool. zhurn.* 1980. Т. 59. № 8. S. 1159–1167.
5. *Dlusskij G.M.* Murav'i roda Formika. М., 1967. 236 с.
6. *Dlusskij G.M.* Murav'i pusty'n'. М.: Nauka, 1981. 230 с.
7. *Dlussky G.M.* The ant subfamilies Ponerinae, Cerapachyinae, and Pseudomyrmecinae (Hymenoptera, Formicidae) in the Late Eocene Ambers of Europe // *Paleontological Journal*. 2009. № 43. P. 1043–1086.
8. *Zaxarov A.A.* Organizaciya soobshhestv murav'ev. М.: Nauka, 1991. 278 с.
9. *Zaxarov A.A.* Murav'i lesny'x soobshhestv, ix zhizn' i rol' v lesu. М.: Tovari-shhestvo nauchny'x izdanij KMK, 2015. 404 с.
10. *Zaxarov A.A., Dlusskij G.M., Goryunov D.N., Gilev A.V., Zryanin V.A., Fedoseeva E.B., Goroxovskaya E.A., Radchenko A.G.* Monitoring murav'ev Formika. М.: КМК, 2013. 99 с.
11. *Marikovskij P.I.* Murav'i pusty'n' Semirech'ya. Alma-Ata: Nauka, 1979. 246 с.
12. *Reznikova Zh.I.* Mezhhvidovy'e vzaimootnosheniya u murav'ev. Novosibirsk: Nauka, 1983. 208 с.
13. *Bolton B.* F taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae) // *J. of natural history*. 1995. Vol. 29. P. 1037–1056.



14. Hölldobler V., Wilson E.O. The ants // Harvard University Press. Cambridge, Mass, 1990. 732 p.
15. Lindström K., Berglind A., Pamilo R. Variation of colony types in the ant *Formica cinerea* // Ins. Soc. 1996. № 43. P. 329–332.

*E.V. Burgov*

### **The Spatial and Functional Structures at Ants *Serviformica* (Hymenoptera: Formicidae)**

The author described model settlements of *Serviformica* (Formica: Formicidae), *F. cunicularia* and *F. cinerea*. The data on the dynamics of complex nests, features of nest-building, specifics of foraging of the two species were obtained. For the first time the author described the process of sociotomy of *F. cunicularia*, rebuilding by the family of this species of the sectional slot into the capsule, and vice versa. A comparative analysis of the nesting structures of main model species, their dynamic characteristics has been carried out. Cases of formation of overfamily structures at *F. cunicularia*. It has been shown that the basic form of existence of the society in this species — single family (family-column). Temporary overfamily structure arising in the process of sociotomy — ephemeral colony. A comparative analysis of spatial and functional structures of *Formica* has been carried out.

*Keywords:* *Serviformica* ants; spatial and functional structures.