

На правах рукописи

АНТОНОВ Игорь Алексеевич

**МИРМЕКОКОМПЛЕКСЫ УРБАНИЗИРОВАННЫХ
ТЕРРИТОРИЙ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ**

03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ 2008

Работа выполнена в лаборатории энтомопатологии древесных растений Сибирского института физиологии и биохимии растений (СИФиБР) СО РАН, г. Иркутск

Научный руководитель: доктор биологических наук,
Андрей Сергеевич Плешанов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
Дмитрий Борисович Вержуцкий
кандидат биологических наук,
Светлана Линховоевна Сандакова

Ведущее учреждение: Иркутский государственный
педагогический университет

Защита состоится « 29 октября » 2008 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д.212.022.03 при Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, конференц-зал.
Факс: (3012) 210588, e-mail: d21202203@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
Бурятского государственного университета.

Автореферат разослан « 27 » сентября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биол. наук

Н.А. Шорноева

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae), будучи фоновой группой насекомых в различных типах наземных экосистем, имеют важное и разностороннее биогеоценотическое значение. По своей трофике, проявляя себя как хищники, они ограничивают численность различных, в том числе вредных беспозвоночных, но, с другой стороны, удовлетворяя потребности в сахаристых веществах за счет трофобиоза с тлями и другими сосущими насекомыми-фитофагами, способствуют росту их численности. Большое значение имеет и гнездостроительная деятельность муравьев, ускоряющая почвообразовательные процессы. Некоторые виды муравьев имеют санитарно-эпидемиологическое значение. Все это обуславливает интерес к выяснению особенностей состава и экологического значения муравьев в урбоэкосистемах и к определению общих закономерностей формирования городских мирмекокомплексов (Клауснитцер, 1990; Захаров, Саблин-Яворский, 1998 и др.). Подобные исследования в умеренном поясе Евразии проводились до сих пор главным образом в Восточной Европе и Западной Сибири, преимущественно в городах, расположенных в пределах лесной и лесостепной зон. Восточная Сибирь такими работами была почти не затронута. Практически отсутствовали сведения и о мирмекокомплексах городов, расположенных в иных (не лесных) природных зонах.

Цель работы – изучить закономерности формирования мирмекокомплексов на территориях двух городов Прибайкалья – Иркутска и Гусиноозерска, находящихся в контрастных ландшафтно-экологических условиях.

Задачи:

- уточнить состав региональной мирмекофауны, ее биогеографическую и экологическую структуру;
- выяснить специфику состава и структуры мирмекокомплексов в городах, находящихся в разном ландшафтном окружении;
- изучить биологические и экологические особенности муравьев, населяющих урбоэкосистемы;
- выявить общие и частные закономерности формирования мирмекокомплексов урбанизированных территорий;
- определить функциональное значение муравьев в городских условиях и возможности использования мирмекокомплексов при биоиндикации состояния урбоэкосистем.

Научная новизна. В результате ревизии мирмекофауны Южного Прибайкалья в ее составе достоверно зарегистрировано 62 вида. Как новый для региона приведен *Myrmica lonae* Finzi, подтверждено обитание здесь *Formica cinerea* Mayr; в Иркутской области впервые обнаружены *Myrmica eidmanni* Men. и *M. taediosa* Bolton. Уточнены структурные особенности мирмекокомплексов, свойственных различным природно-зональным и высотно-поясным комплексам Прибайкалья. Впервые на ограниченной территории умеренного пояса Евразии проведено сравнительное изучение мирмекофауны двух городов (Иркутска и Гусиноозерска), находящихся в контрастном ландшафтном окружении. Получены новые сведения о биологических и экологических особенностях отдельных видов, обеспечивающих адаптацию муравьев к обитанию в городской сре-

де.

Практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы для биоиндикации состояния урбоэкосистем и повышения устойчивости зеленых насаждений городов к насекомым-вредителям. Они также представляют интерес для организации и проведения санитарно-эпидемиологических мероприятий. Материалы диссертации могут быть использованы при чтении курсов экологии и энтомологии в вузах и других учебных заведениях.

Личное участие автора. Основой работы послужили материалы, собранные автором на территории Южного Прибайкалья в 2002-2006 гг. И.А Антонов принимал личное участие в обработке материала, анализе и обобщении полученных результатов.

Обоснованность и достоверность результатов диссертации обеспечена использованием стандартных методов экологических и энтомологических исследований. Проанализированы музейные материалы и литературные данные. При оценке результатов исследования привлекались вариационно-статистические расчеты и методы системного анализа.

Положения, выносимые на защиту:

1. Формирование мирмекокомплексов в урбоэкосистемах происходит за счет мирмекокомплексов природного окружения городов, включая редкие аборигенные виды. Этот процесс дополняется внедрением адвентивных видов, заполняющих ранее несвойственные естественным экосистемам экологические ниши.

2. Доминирование отдельных видов в комплексе муравьев в урбоэкосистемах связано с изменениями условий обитания, проходящих под действием антропогенного пресса.

3. Состав доминирующих видов в урбоэкосистемах в пределах одной природной зоны умеренного пояса Евразии достаточно стабилен на значительном простирании в узком широтном коридоре. При этом он резко различается в пределах одного региона (Прибайкалье), но в разных природных зонах.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на VII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2006), молодежной конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2006), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология в современном мире: взгляд научной молодежи» (Улан-Удэ, 2007), Всероссийской конференции с международным участием «Синантропизация растений и животных» (Иркутск, 2007), IV Международной конференции по биоразнообразию и функциональной роли животного населения в естественных и антропогенных экосистемах (Днепропетровск, 2007), отчетной сессии СИФИБР СО РАН (Иркутск, 2007), IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием: «Актуальные вопросы энтомологии» (Ставрополь, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ. Одна статья помещена в издании, рекомендованном ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 143 страницах машинописного текста, состоит из введения, шести глав, выводов и списка лите-

ратуры, включающего 124 источника, в том числе 28 иностранных. Работа иллюстрирована 26 рисунками и 15 таблицами.

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю – д.б.н. А.С. Плешанову за оказанную всестороннюю помощь при подготовке работы; д.б.н., проф. Г.М. Длусскому, проф. Б. Зейферту (B. Seifert, Германия) и Л.В. Омельченко за подтверждение определения наиболее трудных видов; д.б.н., проф. Ж.И. Резниковой за консультации по этологии муравьев; к.б.н. С.Г. Казановскому за определение растений; К.Н. Чемитовой и В.П. Сорвиной за помощь при исследовании мирмекофауны г. Гусиноозерска; Т.А. Агафоновой за методическое участие в оформлении коллекционных материалов; к.б.н. В.А. Зрянину и В.А. Красильникову за содействие в поисках необходимой литературы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История вопроса, методы исследования и материал

1.1. Исследования проблем урбанизации мирмекокомплексов

Показано, что вопросам трансформации мирмекофауны в городских условиях стало уделяться существенное внимание лишь в последние десятилетия. Появились работы, посвященные мирмекокомплексам отдельных городов умеренного пояса Евразии, расположенных преимущественно в лесной и лесостепной зонах (Pisarski, Czechowski, 1978; Самошилова, Резникова, 1979; Pisarski, 1982; Красильников, 1985, 1991; Малоземова, Малоземов, 1993, 1999; Писарский, 1993; Еремеева, Блинова, 2002 и др.). Мирмекокомплексы городов, находящихся в иных (не лесных) природных зонах, практически не изучались. Всеми исследованиями отмечено значительное уменьшение видового разнообразия городских мирмекокомплексов с ростом градиента урбанизации среды. Специальная работа посвящена выявлению биологических особенностей муравьев, населяющих урбоэкосистемы (Захаров, Саблин-Яворский, 1998). Установлено, что жизнеспособность муравьев в городских условиях связана с размерами семьи и ее местом в многовидовом сообществе муравьев, а также с пластичностью поведения особей, гнездостроением, уровнем социальных структур и со стратегией воспроизводства.

1.2. Изученность мирмекофауны Прибайкалья

В истории изучения муравьев рассматриваемого региона можно выделить три периода. Первый из них (конец XIX века – 30-е годы XX века) характеризуется накоплением фаунистических сведений (Zichy, 1901; Рузский, 1903, 1905, 1907, 1925, 1936; Menozzi, 1930). Второй период наступил после длительного перерыва и относится к 60-70-м годам XX века. Он характеризуется значительным вниманием к изучению не только фауны, но и экологии, фенологии и биологии муравьев, населяющих природные экосистемы (Плешанов 1966; Дмитриенко, 1979; Дмитриенко, Петренко, 1976). В это же время Г.И. Плешановой

(1981) опубликована работа по синантропизации муравьев в Восточной Сибири, в которой приведена характеристика шести видов. Как третий период мирмекологического изучения региона можно рассматривать ревизию таксономического состава фауны, проведенную в конце XX – начале XXI веков (Купянская, 1990; Радченко, 1992а, 1992б, 1993, 1994а, 1994б, 1994в, 1994г, 1994д, 1994е, 1996а, 1996б, 1997; Radchenko, 1994, 2004, 2005а, 2005б; Seifert, 2000, 2004). В итоге, на сегодняшний день на территории Прибайкалья достоверно зарегистрировано 62 представителя мирмекофауны (Антонов, 2006а).

1.3. Материал и методы исследования, развитие понятийного аппарата

В основу работы легли материалы, собранные автором в период 2002-2006 гг. в процессе рекогносцировочного обследования естественных экосистем Иркутской области и Республики Бурятия и полустационарных работ в городах Иркутске и Гусиноозерске (рис. 1).

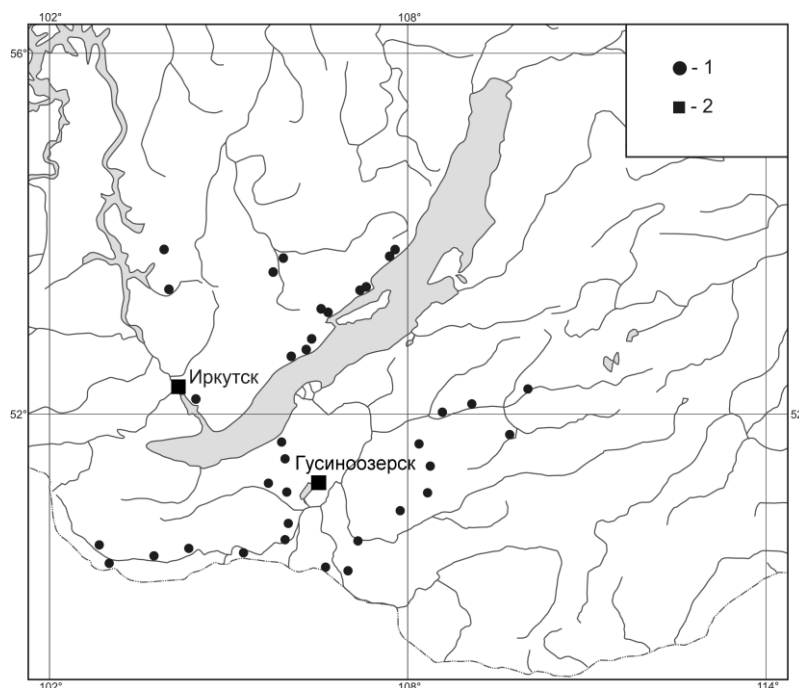


Рис. 1. Карта района работ:

1 – пункты сбора материала в естественных экосистемах,
2 – пункты полустационарных работ в городах.

Использованы стандартные методы экологических и энтомологических исследований (Арнольди, 1948; Длусский, 1965; Богданов, 2001). Помимо собственных сборов проанализированы музейные материалы СИФИБР СО РАН и Новосибирского государственного университета. Оценка результатов производилась с применением методов статистики и системного анализа. Для оптимизации процесса определения муравьев нами в программе Calc (бесплатный пакет офисных приложений OpenOffice.org) составлены матрицы вычисления морфометрических промеров и индексов.

Четкая терминология является одной из составных частей решения любой проблемы. Поэтому мы используем следующие системы понятий и терминов,

которые в настоящее время, на наш взгляд, лучше всего описывают явления и процессы, происходящие у муравьев:

1. Мирмекологическая терминология принята по работам А.А. Захарова (1972, 1991, 2005) и Ж.И. Резниковой (1983, 2005).

2. Понятийный аппарат о природно-антропогенных средах – по работам Н.Ф. Реймерса (1990, 1994).

3. Разделение муравьев Прибайкалья в зависимости от обитания в природно-антропогенных средах. Мы делим обитателей природных экосистем по их экологической валентности на стено-, олиго- и эвритопные виды; муравьев, обитающих в квазиприродной среде (урбоэкосистемах) – на антропофилов, антропотолерантов и антропофобов (по реакции на антропогенное воздействие); муравьев, встречающихся в артеприродной среде (постройках человека) – на субсинантропов, факультативных и облигатных синантропов по Г.И. Плешановой (2005).

Глава 2. Физико-географическая характеристика Южного Прибайкалья, процессы урбанизации среды

В широком понимании под Южным Прибайкальем рассматривается территория, ограниченная на западе Предбайкальской впадиной и долиной р. Китой, на юге – хребтами Восточного Саяна и долиной р. Джида, на востоке – долиной р. Селенга (Герасимов, 1965). В административном отношении в состав территории входят юг Иркутской области и юго-западная часть Республики Бурятия.

По физико-географическому районированию рассматриваемая территория относится к Южно-Сибирской горной области и включает несколько провинций (Михеев, Ряшин, 1977). Для выполнения диссертационной работы были выбраны города Иркутск и Гусиноозерск, расположенные в провинциях, контрастных в ландшафтно-экологическом отношении – соответственно, в Верхнеангарской болотно-остепенно-подтаежной и Селенгинско-Орхонской котловинно-среднегорной остепенной. В диссертации на основе литературных данных приведена разносторонняя физико-географическая характеристика рассматриваемых территорий.

Исследования влияния урбанизации на состояние среды Южного Прибайкалья начались сравнительно недавно, но ведутся в разных аспектах. Так, проведена оценка воздействия атмосферных техногенных выбросов на древесную растительность Иркутской области и Республики Бурятия в пределах Байкальской природной территории (Доклад ... , 2004; Михайлова, Плешанов, Бережная и др., 2005). Сильное и среднее угнетение лесов отмечено на площади около трех млн га. Особо детально изучено влияние загрязнения среды на состояние древесных растений и почвенного покрова парковых и лесопарковых зон Иркутска (Шергина, Михайлова, 2007). Установлено, что под влиянием этих процессов происходит уплотнение и увеличение удельного веса почвы, повышение в ней концентрации токсичных веществ, изменение кислотности почвенного покрова. Исследовано воздействие пресса урбанизации на флору (Суткин, 2002; Виньковская, Ильминский, 2007); нарастание изменений в ней

идет за счет уменьшения доли представителей природной флоры и увеличение доли адвентивных антропофитов. Установлено, что в орнитофауне Прибайкалья под влиянием антропогенных воздействий происходит снижение видового разнообразия при одновременном увеличении плотности населения адаптированных видов (Доржиев, Сандакова, 2003; Сандакова, 2004, 2007; Саловаров, 2006). Исследования мышевидных грызунов антропогенно трансформированных ландшафтов Прибайкалья показали, что адаптация этих животных к новым условиям среды развивается на уровне сообществ за счет изменения видового состава, численности и соотношения видов с разной пищевой и гнездостроительной специализацией (Демидович, 2000).

Муравьи в урбоэкосистемах Южного Прибайкалья практически не изучались. Имеется лишь работа Г.И. Плешановой (1981), посвященная главным образом муравьям, встречающимся непосредственно в постройках человека. Показано, что формирование этого мирмекокомплекса происходит за счет местных и интродуцированных видов.

Глава 3. Мирмекологический фон Прибайкалья

3.1. Общая характеристика биологических особенностей муравьев

Описаны главнейшие особенности муравьев, необходимые для последующего понимания их адаптационных возможностей к действию антропогенных факторов. Будучи общественными насекомыми, муравьи обладают сложной структурой семей. Различаются моногинные семьи, имеющие одну яйцекладущую самку, и полигинные, включающие нескольких самок. Семьи могут обитать в одном гнезде (монокалия) или в нескольких гнездах (поликалия). В эволюционном плане с ростом численности населения семей у муравьев происходит усложнение социальных структур (Захаров, 2005).

Большое значение имеет характер гнездостроительной деятельности муравьев. Различают гнезда поверхностные, располагающиеся под каким-либо укрытием, например камнем, и гнезда глубокие, имеющие вертикальные стволы с камерами. На поверхности почвы входы в гнезда у одних видов окружены небольшими кратерами из вынесенного грунта. У других – гнезда капсульные, они имеют более или менее сложные надземные сооружения – от простых земляных холмиков до устройств с земляными валами и насыпными куполами. Ряд видов используют для строительства гнезд стволы деревьев или древесный опад. Некоторые муравьи сооружают картоноподобные гнезда из измельченных растительных частиц, скрепленных слюной.

Все перечисленные типы социальных структур и гнездостроения хорошо выражены у отдельных представителей мирмекофауны Прибайкалья, а у некоторых видов имеют вариации, зависящие от экологических условий.

3.2. Таксономический анализ мирмекофауны

В настоящее время в мирмекофауне Прибайкалья достоверно зарегистрировано 60 аборигенных видов муравьев. Они относятся к двум подсемействам и

11 родам (табл. 1). Основную долю мирмекофауны составляют виды трех родов *Myrmica*, *Formica* и *Lasius*. Вместе они составляют 76,6% от общего числа видов.

Таблица 1

Таксономическая структура мирмекофауны Прибайкалья

Подсемейства	Роды	Число видов	Долевое участие в %
<i>Myrmicinae</i> Lepeletier, 1836	<i>Myrmica</i> Latreille, 1804	17	28,3
	<i>Leptothorax</i> Mayr, 1855	2	3,3
	<i>Temnothorax</i> (Mayr, 1861)	2	3,3
	<i>Harpagoxenus</i> Forel, 1893	1	1,7
	<i>Formicoxenus</i> Mayr, 1855	2	3,3
	<i>Tetramorium</i> Mayr, 1855	1	1,7
<i>Formicinae</i> Lepeletier, 1836	<i>Camponotus</i> Mayr, 1861	3	5,0
	<i>Formica</i> Linnaeus, 1758	20	33,3
	<i>Proformica</i> Ruzsky, 1903	2	3,3
	<i>Polyergus</i> Latreille, 1804	1	1,7
	<i>Lasius</i> Fabricius, 1804	9	15,0
Итого		60	100,0

3.3. Биогеографический анализ

Недостаточная изученность распространения ряда муравьев в Южной Сибири затрудняет использование детальной ареалогической классификации мирмекофауны. Принимая за основу классификацию К.Б. Городкова (1992), мы выделяем в природной мирмекофауне рассматриваемого региона пять ареалогических групп (рис. 2): голарктическую (Г), транспалеарктическую (Т), западно-центральнопалеарктическую (ЗЦП), центральнопалеарктическую с двумя подгруппами – сибирской (ЦП-СИ) и центральноазиатской (ЦП-ЦА), а также центрально-восточнопалеарктическую группу (ЦВП).

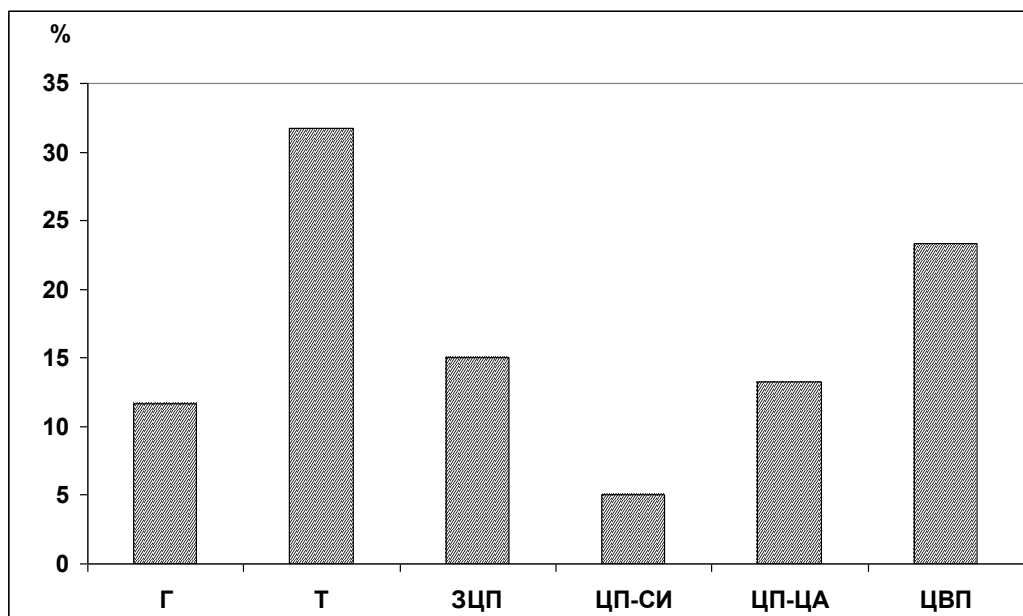


Рис. 2. Ареалогическая структура аборигенной мирмекофауны Прибайкалья.
Примечание: пояснения в тексте.

В соответствии с типологической структурой растительности региона мы выделяем в ней шесть природно-зональных (включая подзональные) и высотно-поясных комплексов муравьев: гольцово-альпийский, таежный, подтаежно-лесостепной, степной, луговой и болотный. По включению в состав природных мирмекокомплексов аборигенные виды разделены нами на три группы. В группе стенотопов включены муравьи, присутствующие только в одном из шести рассматриваемых комплексов (20 видов). К олиготопным отнесены муравьи, представленные в каких-либо двух мирмекокомплексах (28 видов), к эвритопам – входящие в состав трех или более комплексов (12 видов). Фаунистическое сходство отдельных мирмекокомплексов приведено в таблице 2.

Таблица 2

Сравнительная характеристика природно-зональных и высотно-поясных комплексов муравьев Прибайкалья

Мирмеко- комплексы	Фаунистическое сходство мирмекокомплексов (коэффициент Чекановского-Серенсена) в %					
	Гольцово- альпийский	Таежный	Подтаежно- лесостепной	Степной	Луговой	Болотный
Гольцово- альпийский	7	37,5	16,3	13,8	17,4	18,2
Таежный	6	25	41,8	8,5	14,6	13,8
Подтаежно- лесостепной	4	14	42	46,9	48,3	13,0
Степной	2	2	15	22	36,8	0
Луговой	2	3	14	7	16	10,0
Болотный	1	2	3	0	1	4
<i>Число общих видов в мирмекокомплексах</i>						

3.4. Жизненные формы муравьев

В соответствии с экологической классификацией муравьев К.В. Арнольди (1968), основанной на характеристике гнездостроения и преобладающего типа питания, мы выделяем среди муравьев Прибайкалья шесть основных жизненных форм. Когда в питании преобладает трофобиоз с тлями, вид считается трофобионтом-зоофагом (тб-зф), если преобладает хищничество – зоофагом-трофобионтом (зф-тб).

Геобионты тб-зф – почвообитающие муравьи, трофически связанные с корневыми тлями, представлены в регионе семью видами. Герпетобионты зф-тб (п) строят гнезда в почве (п) без надземных построек или сооружают земляные холмики; они включают 28 видов; как и другие герпетобионты – это активные муравьи дневной поверхности. К герпетобионтам зф-тб (к) относятся 11 видов, гнезда которых увенчаны насыпными куполами (к) из растительных остатков. Герпетобионты тб-зф представлены двумя видами, поселяющимися в почве. Дендробионты зф-тб, включающие 8 видов, устраивают гнезда в стволах деревьев и в древесных остатках. Особую жизненную форму составляют четыре вида социальных паразитов, которые используют для своего существования семьи или рабочих особей других муравьев.

Установлено, что герпетобионты зф-тб (п) преобладают в подтаежно-лесостепном, степном и луговом мирмекокомплексах. В таежном комплексе наряду с этой группой хорошо представлены герпетобионты зф-тб (к) и дендробионты зф-тб. Герпетобионты тф-зф представлены только в степном мирмекокомплексе.

Глава 4. Эколого-биологические особенности муравьев, населяющих урбанизированные территории Южного Прибайкалья

Глава содержит повидовые очерки муравьев, зарегистрированных на урбанизированных территориях Прибайкалья. Для каждого вида приводятся сведения об общем распространении, встречаемости в природных экосистемах и в городских биотопах, о характере гнездостроения, принадлежности к той или иной жизненной форме, об адаптационных возможностях к антропогенным воздействиям.

В результате выполненных работ в мирмекофауне городов Иркутска и Гусиноозерска зарегистрировано 19 аборигенных видов. Из них 10 видов впервые отмечены как обитатели урбоценозов умеренной зоны Евразии: только в Иркутске обнаружены *Myrmica angulinodis*, *M. eidmanni*, *M. taediosa*, *Formica cinerea*, *F. glauca* и *F. aquilonia*; в Гусиноозерске – *Myrmica kasczenkoi*, *M. pisarskii*, *Formica subpilosa* и *Polyergus nigerrimus*.

Кроме аборигенных муравьев в городах Прибайкалья в настоящее время встречаются два адвентивных вида, являющихся облигатными синантропами. Один из них – *Monomorium pharaonis* L. – относится к индо-малайской ареалогической группе и принадлежит тропической фауне. Другой муравей – *Nurponera punctatissima* Roger – западно-палеарктический вид, распространенный в природных условиях в субтропиках Южной Европы и Западной Африки. Еще один вид, склонный к синантропизации – *Tapinoma sessile* Say, являющийся представителем неарктической неморальной фауны, неоднократно отмечался вблизи населенных пунктов Прибайкалья в начале XX века (Рузский, 1936). По-видимому, в этот период у *T. sessile* происходил свойственный интродуцентам «акклиматизационный взрыв численности», согласно терминологии Н.И. Чеснокова (1989), а позднее произошла его полная элиминация.

Синантропизация в разной мере выражена и у аборигенных видов. Как факультативный синантроп проявляет себя *Lasius niger*, сохраняющий круглогодичную активность в отапливаемых постройках человека. Как субсинантропы, посещающие в летнее время жилища людей, отмечены *Camponotus saxatilis*, *Formica candida*, *F. fusca*, *F. subpilosa*.

Муравьи *Monomorium pharaonis*, *Formica candida*, *F. cinerea*, *F. fusca*, *F. glauca*, *F. pratensis* являются механическими переносчиками возбудителей вирусных и бактериальных заболеваний и промежуточными хозяевами гельминтов (Длусский, 1967; Купянская, 1990).

Глава 5. Мирмекокомплексы городов Прибайкалья, находящихся в контрастном ландшафтном окружении

Зависимость городской среды от природной обстановки обусловила проведение исследований в двух городах Южного Прибайкалья – Иркутске и Гусиноозерске, находящихся в разных природно-зональных условиях. Для выяснения состава и структуры мирмекокомплексов обследовано 30 городских биотопов. При характеристике биотопов оценивалось их положение в структуре функциональных зон города, особенности и уровень антропогенных воздействий, состояние почвенного покрова и растительности. При характеристике мирмекокомплекса, населяющего биотоп, выявлялся видовой состав муравьев, их численность, особенности гнездостроения. На основе разработок В. Качмайка (Kaczmarek, 1953) и Ж.И. Резниковой (1983), для обозначения видов, занимающих господствующее положение, мы используем термин «доминант», для часто встречающихся – «субдоминант», а виды, занимающие подчиненное положение или эпизодически встречающиеся, называем «инфлюентами».

5.1. Мирмекокомплексы города Иркутска

Иркутск и его окрестности расположены преимущественно в окружении подтаежных сосновых и лиственнично-сосновых лесов. Иркутску, как и другим большим городам, свойственна значительная трансформация окружающей среды, здесь ярко выражены последствия воздействия антропогенного пресса на биоценозы. Исследование муравьев на территории города проведено в 16 биотопах, в которых найдено 14 видов аборигенной мирмекофауны (табл. 3).

Доминантом в урбоэкосистеме Иркутска является *Lasius niger*. Этот муравей по частоте встречаемости превосходит остальные виды вместе взятые. Он часто поселяется в сильно нарушенных биотопах, для которых характерна очень сильная антропогенная нагрузка. Субдоминантами первого порядка являются два вида, а именно антропофилы *Formica fusca* и *Lasius flavus*. По встречаемости они существенно уступают доминанту, но превосходят остальных муравьев. Они обитают в основном в средне нарушенных биотопах, в которых отмечается умеренная антропогенная нагрузка. Данные три вида составляют ядро мирмекокомплексов города Иркутска. Субдоминантами второго порядка являются антропофилы – *Camponotus saxatilis* и *Formica candida*. Они не выдерживают сильную антропогенную нагрузку, обычно встречаясь в основном в парках и лесопарках. Инфлюентов можно разделить на две подгруппы. В одну входят два вида, а именно антропофил *Myrmica eidmanni* и антропотолерант *Formica cinerea*. Эти муравьи пока не найдены в природном окружении Иркутска. Во вторую группу входят виды, встречающиеся только в лесопарковой зоне. К ним относятся антропотолерант *Tetramorium caespitum* и антропофобы – *Myrmica angulinodis*, *M. taediosa*, *Formica glauca*, *F. aquilonia*, *F. rufa*, *Formica pratensis*.

**Видовой состав, встречаемость и устойчивость
к действию антропогенного пресса аборигенных видов муравьев
в городах Иркутске и Гусиноозерске***

№	Вид	г. Иркутск	г. Гусиноозерск	Устойчивость к действию антропогенного пресса	Жизненные формы	Принадлежность к природно-зональным и высотно-поясным комплексам
1	<i>Myrmica angulinodis</i> Ruzs.	+	–	антропофоб	дендробионт, зф-тб	Т, ПЛ
2	<i>M. eidmanni</i> Men.	++	–	антропофил	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ, Л, Б
3	<i>M. kasczenkoi</i> Ruzs.	–	++	антропотолерант	герпетобионт, зф-тб (п)	С
4	<i>M. pisarskii</i> Radch.	–	+	антропофоб	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ, С
5	<i>M. taediosa</i> Bolton	+	–	антропофоб	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ
6	<i>Tetramorium caespitum</i> L.	++	–	антропотолерант	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ, С
7	<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzs.	+++	–	антропофил	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ, С
8	<i>Formica candida</i> Smith	+++	++++	антропофил	герпетобионт, зф-тб (п)	ГА, Т, ПЛ, С
9	<i>F. cinerea</i> Mayr	+		антропотолерант	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ
10	<i>F. fusca</i> L.	++++	–	антропофил	дендробионт, зф-тб	ГА, Т, ПЛ, Л
11	<i>F. glauca</i> Ruzs.	++	–	антропофоб	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ, С
12	<i>F. subpilosa</i> Ruzs.	–	+++++	антропофил	герпетобионт, зф-тб (п)	ПЛ, С
13	<i>F. sanguinea</i> Latr.	–	++	антропотолерант	герпетобионт, зф-тб (к)	Т, ПЛ, С
14	<i>F. aquilonia</i> Yarr.	++	–	антропофоб	герпетобионт, зф-тб (к)	Т, ПЛ
15	<i>F. pratensis</i> Retz.	+	–	антропофоб	герпетобионт, зф-тб (к)	ПЛ, С, Л
16	<i>F. rufa</i> L.	++	–	антропофоб	герпетобионт, зф-тб (к)	Т, ПЛ
17	<i>Polyergus nigerrimus</i> Marik.	–	+	антропотолерант	соц. паразит	С
18	<i>Lasius niger</i> L.	+++++	+++	антропофил	герпетобионт, зф-тб (п)	Т, ПЛ, Л
19	<i>L. flavus</i> Fabr.	++++	–	антропофил	геобионт, тб-зф	ПЛ, Л
	Всего	14	7			

*Условные обозначения:

встречаемость: – - не обнаружен; + - очень редок (одно гнездо за несколько экскурсий), ++ - редок (1 – 2 гнезда за экскурсию), +++ - обычен (несколько гнезд за экскурсию), ++++ - встречается часто, +++++ - очень обилен;

природно-зональные и высотно-поясные мирмекокомплексы: ГА – гольцово-альпийский, Т – таежный, ПЛ – подтаежно-лесостепной, С – степной, Л – луговой, Б – болотный;

жизненные формы: обозначения в тексте раздела 3.4.

5.2. Мирмекокомплексы города Гусиноозерска

Для окрестностей Гусиноозерска характерны степные и лесостепные ландшафты. Несмотря на небольшое по численности население, для Гусиноозерска характерна значительная трансформация окружающей среды. Это связано с тем, что ландшафты, окружающие город, крайне уязвимы при антропогенных воздействиях. Исследование муравьев проведено в 14 квазиприродных биотопах, в которых найдено 7 видов аборигенной мирмекофауны.

В Гусиноозерске, в отличие от Иркутска, доминирующим видом является антропофил *Formica subpilosa*, который встречается во всех квазиприродных биотопах, но превосходство в численности у него не столь велико, как в Иркутске у *Lasius niger*. Субдоминантом первого порядка служит антропофил

Formica candida, часто встречающийся в скверах и пустырях. Обычным муравьем парков и скверов является субдоминант второго порядка *L. niger*. Эти три вида составляют ядро мирмекокомплексов Гусиноозерска. Инфлюентов можно разделить на две группы. В одну входят антропотолеранты *Myrmica kasczenkoi* и *Formica sanguinea*, которые встречаются редко, но при этом образуют небольшие скопления гнезд. Другую группу образуют антропофоб *Myrmica pisarskii*. и антропотолерант *Polyergus nigerrimus*, у которых нами отмечены лишь единичные экземпляры рабочих особей.

Хорошо известно, что антропогенная трансформация среды сокращает видовое разнообразие муравьев, обитающих на городских территориях. При изучении мирмекофауны Иркутска и Гусиноозерска нами зарегистрировано только 19 видов муравьев из 60, свойственных природным сообществам Прибайкалья, то есть около 1/3 фауны. Причем, характерно выпадение представителей родов *Leptothorax*, *Temnothorax* и *Proformica*.

В распределении жизненных форм в урбоэкосистемах происходят следующие изменения. Так, в исследуемых городах во всех биотопах было зарегистрировано большее преобладание герпетобионтов-зоофагов по сравнению с природными экосистемами. Это явление можно объяснить следующей причиной: плотность почв на территории обследованных участков из-за высокой рекреационной нагрузки значительно выше, чем в естественных условиях. Поэтому такие распространенные в природе жизненные формы муравьев, как геобионты-трофобионты и дендробионты-зоофаги, менее успешно адаптируются к данному изменению: этим видам необходимо устраивать подземные тоннели, которые используются муравьями для фуражировки. Зарегистрировано также уменьшение численности и видового состава муравьев, строящих надземные сооружения из растительных остатков – их гнезда в городских условиях крайне уязвимы.

Установлена высокая зависимость состава городских мирмекокомплексов от ландшафтного окружения городов. Мирмекокомплексы Гусиноозерска, находящегося в степном и лесостепном окружении, отличаются большей ксерофильностью по сравнению с мирмекокомплексами Иркутска, окруженного подтаежно-лесостепными ландшафтами. Фаунистическое сходство мирмекокомплексов этих городов невелико и составляет по Чекановскому-Серенсену всего 19%.

По отклонениям состава и структуры городских мирмекокомплексов от таковых в природном окружении городов, а также по изменению особенностей гнездостроения можно судить об уровнях антропогенных нагрузок, воздействующих на урбоэкосистемы.

Глава 6. Общие закономерности формирования городской мирмекофауны

Исследования особенностей состава и экологического значения муравьев в урбоэкосистемах умеренного пояса Евразии проводились до сих пор главным образом в городах, расположенных среди лесных и лесостепных ландшафтов.

Наиболее полные материалы были получены в городах Варшаве (Pisarski, Czechowski, 1978; Pisarski, 1982; Писарский, 1993), Чебоксарах (Красильников, 1985, 1991), Екатеринбурге (Малоземова, Малоземов, 1993, 1999) и Иркутске (Антонов, 2007а, 2007в). Наши исследования были выполнены как в Иркутске, так и в Гусиноозерске, расположенном преимущественно в степном окружении. В этой связи представляет интерес проведение сравнительного анализа мирмекокомплексов пяти указанных городов.

Для выяснения сходства и различия городских мирмекокомплексов мы использовали кластерный анализ (рис. 3). Были применены мера расстояния – евклидово расстояние, и правило объединения – одиночная связь (метод ближайшего соседа). В качестве переменных величин использовались виды муравьев, а постоянных – города. Применялась трехбалльная шкала для переменных: 0 – отсутствие вида, 1 – присутствие вида, 2 – доминирующий вид.

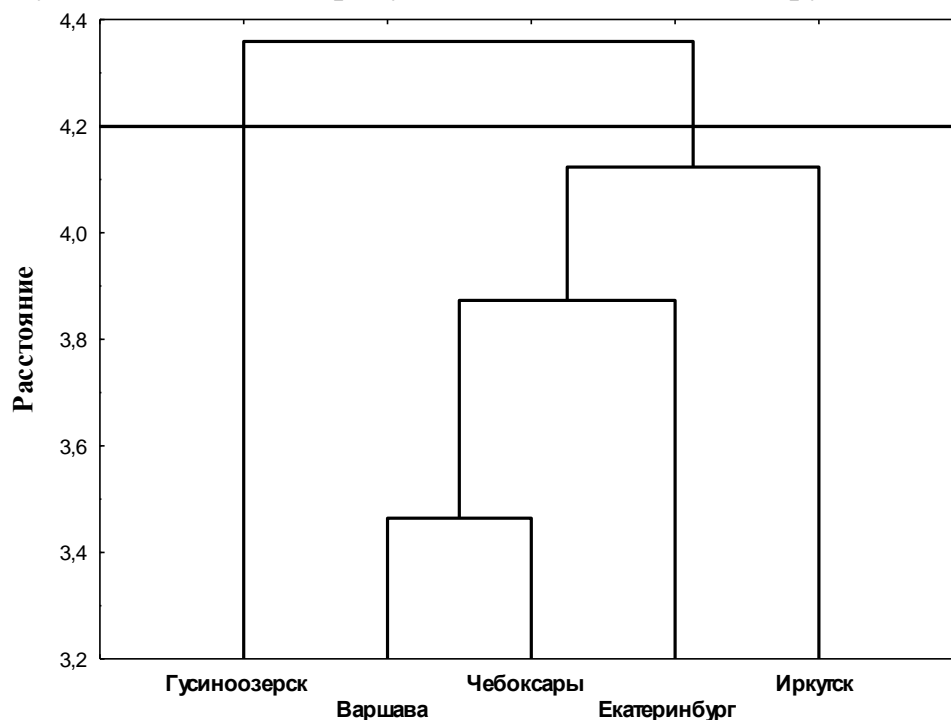


Рис. 3. Дендрограмма различий мирмекокомплексов пяти городов.

Кластерный анализ показал, что мирмекокомплексы городов (при евклидовом расстоянии 4,2), находящихся в сходных природно-зональных условиях, объединяются в один кластер. Это Варшава, Чебоксары, Екатеринбург и Иркутск. Тогда как мирмекокомплексы Гусиноозерска образуют самостоятельный кластер.

В пределах лесной и лесостепной зон Евразии выявлено постепенное нарастание различий в мирмекокомплексах городов с увеличением долготы (от Варшавы к Иркутску), что обусловлено ареалогическими особенностями муравьев, населяющих отдельные регионы (табл. 4). Вместе с тем в пределах рассматриваемой зоны состав доминирующих в урбоэкосистемах муравьев достаточно стабилен, как доминанты здесь выступают представители рода *Lasius*: в Варшаве – *L. flavus*, в Чебоксарах, Екатеринбурге и Иркутске – *L. niger*. В то же время, в пределах одного региона (Прибайкалье), но в разных природных зонах

состав доминантов существенно различен. В степной зоне (г. Гусиноозерск) доминантом является представитель подрода *Serviformica* рода *Formica*, а именно – *F. subpilosa*.

Таблица 4

Сравнительная характеристика мирмекокомплексов пяти городов

Города	Фаунистическое сходство мирмекокомплексов пяти городов (коэффициент Чекановского-Серенсена) в %				
	Варшава (по Pisarski, Czechowski, 1978; Pisarski, 1982)	Чебоксары (по Красильникову, 1985, 1991)	Екатеринбург (по Малоземовой, Малоземову, 1993, 1999)	Иркутск (по нашим данным)	Гусиноозерск (по нашим данным)
Варшава	11	63,6	26,1	24,0	11,1
Чебоксары	7	11	34,8	32,0	11,1
Екатеринбург	3	4	12	30,8	21,1
Иркутск	3	4	4	14	19,0
Гусиноозерск	1	1	2	2	7
Число общих видов в мирмекокомплексах обследованных городов					

В городских мирмекокомплексах отчетливо отмечаются следующие закономерности:

- 1) уменьшение видового разнообразия по сравнению с природными мирмекокомплексами;
- 2) изменение частоты встречаемости и численности отдельных видов муравьев;
- 3) упрощение строения гнезд по сравнению с гнездами муравьев в природных условиях;
- 4) появление видов-интродуцентов, преимущественно, облигатных синантропов;
- 5) снижение защитной роли муравьев, главным образом, за счет выпадения из сообщества видов из рода *Formica*, строящих надземные сооружения из растительных остатков.

Известно, что природные мирмекокомплексы имеют большое видовое разнообразие, но многие виды муравьев в этих условиях реализуют лишь часть своих организационных возможностей, включая соответствующую композицию особенностей биологии (Захаров, Саблин-Яворский, 1998). Когда начинает действовать пресс урбанизации происходит отклонение биотопа от нормы и наблюдается перестройка мирмекокомплексов. Нами показано, что в урбоэкосистемах, расположенных в пределах лесной и лесостепной зон, по правилу экологического дублирования происходит замещение муравьев группы *Formica rufa* муравьями *Lasius niger* и *L. flavus*, то есть мелкий по размерам вид сменяет более крупного, эволюционно ниже организованный – более высокоорганизованного.

Муравьи, обитающие в урбоэкосистемах, разделяются по реакциям на антропогенные воздействия. К числу видов отрицательно реагирующих на антропогенный пресс, прежде всего, относятся муравьи подрода *Formica* s. str. Причинами сокращения численности этих видов являются, по нашему мнению,

следующие их эколого-биологические свойства: 1) особенности гнездостроения; 2) консерватизм в гнездостроении; 3) преобладающая К-стратегия фуражировки, при которой каждый фуражир (рабочая особь) ведет самостоятельный поиск добычи, действуя на определенном элементарном поисковом участке.

К видам, обладающим нейтральной реакцией на антропогенные воздействия, относятся муравьи различных родов. С одной стороны, в городских условиях успешное размножение этих видов ограничено отсутствием у них всего комплекса эколого-биологических особенностей, которые в урбоэкосистемах имеют большое значение (к ним относятся, в частности, число яйцекладущих самок, особенности гнездостроения). С другой стороны, эти муравьи имеют часть особенностей, необходимых для адаптации к городской среде, что позволяет им удерживать свою численность на уровне близком к природному.

К числу видов положительно реагирующих на антропогенное воздействие относятся муравьи рода *Lasius* и подрода *Serviformica* рода *Formica*. Они характеризуются следующими свойствами, которые, по нашему мнению, в городских условиях дают им возможность увеличивать свою численность: 1) полигиния; 2) эвритопность; 3) пластичность в гнездостроении (например, при низкой антропогенной нагрузке *Lasius niger* строит гнезда с почвенными холмиками, а при высокой – гнезда без надземных построек); 4) основание новой семьи несколькими самками и способность принимать в семью новых оплодотворенных самок; 5) преобладающая г-стратегия фуражировки, при которой фуражирует лишь небольшая часть рабочих особей, а остальные мобилизуются при нахождении добычи.

С ростом градиента урбанизации увеличиваются территории биотопов, значительная площадь которых заасфальтирована и занята многоэтажными жилыми домами. Одновременно сокращаются территории парковых и лесопарковых зон. В этой связи «концентрация доминирования» среди остающихся видов муравьев еще больше возрастает. Уменьшается численность или совсем исчезают муравьи группы *Formica rufa*, а виды, которые по особенностям своей биологии хорошо адаптируются к специфическим городским условиям, существенно увеличивают численность. Успешное размножение муравьев-антропофилов здесь стимулируется аномальными для популяции условиями жизни: прежде всего снижением пресса конкурентов, благоприятными условиями питания и увеличением температуры окружающей среды. Интересно, что при общем обеднении мирмекофауны в городах поселяются отдельные виды муравьев, крайне редко встречающиеся в природных условиях. В Иркутске – это *Formica cinerea* и *Myrmica taediosa*, в Гусиноозерске – *Polyergus nigerrimus*. В урбоэкосистемах они, по-видимому, находят оптимальные условия для своего обитания.

ВЫВОДЫ

1. В аборигенной мирмекофауне Южного Прибайкалья достоверно зарегистрировано 60 видов. Они относятся к пяти ареалогическим группам, к шести природно-зональным и высотно-поясным комплексам и к шести жизненным

формам. Два адвентивных вида тропического и субтропического происхождения являются в Прибайкалье облигатными синантропами.

2. В обследованных городах Южного Прибайкалья при общем обеднении состава аборигенных муравьев до 19 видов происходит отчетливое перераспределение их численности, меняется гнездостроение. Эти процессы зависят от природно-зонального положения городов и уровня рекреационной нагрузки. Сходство мирмекофаун Иркутска и Гусиноозерска невелико и составляет по Чекановскому-Серенсену около 20%.

3. В квазиприродных биотопах Иркутска, находящегося в подтаежно-лесостепном окружении, найдено 14 аборигенных видов. Из них ядро городских мирмекокомплексов образуют доминант *Lasius niger* и субдоминанты первого порядка – *Formica fusca* и *Lasius flavus*. В Гусиноозерске, окруженном степными и лесостепными ландшафтами, зарегистрировано 7 аборигенных видов. Из них ядро городских мирмекокомплексов образуют доминант *Formica subpilosa*, субдоминант первого порядка *Formica candida* и субдоминант второго порядка *Lasius niger*.

4. Ареалогическая структура мирмекофаун рассматриваемых городов различается. В фауне Иркутска выделяется пять ареалогических групп с преобладанием центрально-восточнопалеарктической – 36% фауны и западно-центрально-палеарктической – 29%. Фауна Гусиноозерска включает три ареалогические группы с превосходством центральнопалеарктической (центральноазиатской подгруппы) – 42% фауны.

5. По отношению к природно-зональным и высотно-поясным комплексам Южного Прибайкалья в Иркутске преобладают олиготопные муравьи – 7 видов. Из них к таежному и подтаежно-лесостепному мирмекокомплексам относятся 3 вида, к подтаежно-лесостепному и степному – также 3 вида, к подтаежно-лесостепному и луговому – 1 вид. В целом отмечается тяготение этих муравьев к подтаежно-лесостепному мирмекокомплексу; к нему же принадлежат 2 стенотопных вида. Эвритопная группа состоит из 5 видов. В Гусиноозерске обитают 2 сугубо степных вида и 2 вида, характерных для степей и подтаежно-лесостепных формаций; к эвритопной группе относятся 3 вида.

6. В Иркутске представлены четыре жизненные формы аборигенных муравьев с преобладанием герпетобионтов зоофагов-трофобионтов, строящих гнезда в почве – 8 видов. В Гусиноозерске распределение муравьев по жизненным формам иное. В нем отмечено всего три жизненные формы также с превосходством герпетобионтов зоофагов-трофобионтов, строящих гнезда в почве – 5 видов, но присутствует 1 вид социальных паразитов.

7. Установлено, что состав доминирующих видов в урбозкосистемах в пределах одной природной зоны умеренного пояса Евразии достаточно стабилен на значительном простирании в узком широтном коридоре. В лесной и лесостепной зоне такими доминантами выступают представители рода *Lasius*: в Варшаве – *L. flavus*, в Чебоксарах, Екатеринбурге и Иркутске – *L. niger*. В то же время, в пределах одного региона (Прибайкалье), но в разных природных зонах состав доминантов существенно различен. В степной зоне (г. Гусиноозерск) доминантом является представитель рода *Formica*, а именно – *F. subpilosa*.

8. При общем обеднении фауны в урбоэкосистемах поселяются отдельные виды, крайне редко встречающиеся в природных условиях. В Иркутске – это *Formica cinerea* и *Myrmica taediosa*, в Гусиноозерске – *Polyergus nigerrimus*.

9. Преобладание в урбоэкосистемах герпетобионтов-зоофагов определяет значительное участие муравьев в уничтожении вредителей зеленых насаждений. С другой стороны, высокая численность в Иркутске геобионтов-трофобионтов делает отдельные виды муравьев вредоносными для зеленых насаждений из-за их покровительства сосущим насекомым. Ряд видов имеет отрицательное санитарно-эпидемиологическое значение. По отклонениям состава и структуры городских мирмекокомплексов от таковых в природном окружении городов, а также по изменению особенностей гнезδοстроения, можно судить об уровнях антропогенных нагрузок, воздействующих на урбоэкосистемы.

Работы, опубликованные по теме диссертации

1. Антонов И.А. Ревизия мирмекофауны Байкальской Сибири // Энтомологические исследования в Северной Азии: Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоол. конф.). – Новосибирск: Изд-во ИСИАЭЖ СО РАН, 2006а. – С. 20-22.

2. Антонов И.А. Особенности гнезδοстроения *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) в городе Гусиноозерске // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. – 2006б. – Т. 1, № 10. – С. 65-66.

3. Антонов И.А. Структура сообществ муравьев города Иркутска // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: Материалы Всеросс. конф. молодых ученых. – Улан-Удэ: Изд-во ГУЗ РЦМП МЗ РБ, 2007а. – С. 130-131.

4. Антонов И.А. Особенности биологии муравьев в урбоэкосистемах Байкальской Сибири // Синантропизация растений и животных: Материалы Всеросс. конф. с межд. участием. – Иркутск: Изд-во Института географии СО РАН, 2007б. – С. 102-105.

5. Антонов И.А. Сравнение видового состава и экологических особенностей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) двух городов Байкальского региона // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Материалы IV Межд. науч. конф. – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2007в. – С. 231-232.

6.* Антонов И.А., Плешанов А.С. Ландшафтно-экологические комплексы муравьев Байкальской Сибири // Сибирский экол. журн. – 2008. – Т. 15, № 1. – С. 53-57.

7. Антонов И.А. Метод составления морфометрических матриц в программе CALC для определения муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Актуальные вопросы энтомологии: Материалы IV Всеросс. науч.-практич. конф. с межд. участием. – Ставрополь: Изд-во АГРУС, 2008. – С. 19-21.

* Статья помещена в издании, рекомендованном ВАК