

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МОНИТОРИНГА МУРАВЕЙНИКОВ *FORMICA S. STR.*

*A.A. Zakharov**, *P.A. Zakharov***

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; *ferda@bk.ru; **rzaxarov@inbox.ru

Реферат. Дается обзор фенологических аспектов мониторинга рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) и других видов подрода *Formica s. str.* (*Formica*, Formicidae). Подходы и методы использования фенологических данных для целей мониторинга основываются на концепции *годового цикла активности* социума муравьев. Годичный цикл рассматривается как *конвейер приоритетных дел* муравьев, облигатно сменяющих друг друга. В норме муравьи не могут приступить к выполнению следующего этапа годового цикла, пока не завершён предыдущий. Этим обусловлена неравнозначность некоторых признаков при их регистрации в разные фенологические сроки. Последнее позволяет использовать такие признаки для оценки состояния муравейников. Фенологические аспекты жизни муравьев рассматриваются в приложении к отдельным муравейникам, надсемейным структурам и многовидовым ассоциациям муравейников.

Ключевые слова. Муравьи, группа *Formica rufa*, мониторинг, фенология, годичный цикл активности, конвейер приоритетных дел, регулярные миграции.

PHENOLOGICAL ASPECTS OF *FORMICA S. STR.* ANTHILL MONITORING

*A.A. Zakharov**, *R.A. Zakharov***

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
33, Leninsky prospect, 119071, Moscow, Russia; *ferda@bk.ru; **rzaxarov@inbox.ru

Abstract. Phenological aspects of the monitoring of red wood ants (the *Formica rufa*-group) and other species of the subgenus *Formica s. str.* (*Formica*, Formicidae) are reviewed. Approaches to and methods for the use of phenological data for monitoring are based on the *annual activity cycle* concept of an ant society. The annual cycle is considered as a *priority works conveyer* of ants without fail replacing each other. In the norm, the ants cannot start executing the next step of an annual cycle before completing the previous one. This determines the inequality of some characteristics upon their registration in phenologically different times. The latter allows the use of such characteristics to evaluate the anthill condition. Phenological aspects of ant life are regarded as applied to individual anthills, suprafamilial structures and multispecies anthill associations.

Keywords. Ants, *Formica rufa*-group, monitoring, phenology, annual activity cycle, priority works conveyer, regulatory migrations.

Введение

Базовые аспекты возможностей экспресс-оценки состояния поселений рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*, Formicidae) только по внешним характеристикам их гнезд были рассмотрены нами в данном журнале ранее (Захаров и др., 2015).

Целью настоящей работы является обзор фенологических аспектов многолетней и сезонной динамики муравейников *Formica*, имеющих значение для мониторинга поселений этих муравьев. Актуальность такого исследования вытекает из определяемого сезонным климатом закономерными циклическими изменениями всего хода жизни муравейника в течение года. При этом важнейшей спецификой жизни муравьев в условиях умеренного климата является жесткая регламентация годового цикла (Feller, 1989), касающаяся всех сторон жизни муравейника. Такая специфика обуславливает необходимость строгого соответствия сроков выполнения учетов или описания определенных событий и фенологических сроков реализации этих событий муравьями в стандартных условиях.

Значимость фенологических данных определяется и тем, что одно и то же событие, происходящее в муравейнике в разные сроки, может индицировать разные состояния объектов (семьи). Например:

1. **Муравьи теплоносцы на куполе гнезда** в первой половине весны индицируют процесс разогрева гнезда после зимовки. Начало разогрева в более ранние сроки свидетельствует о мощности и хорошем состоянии семьи. Появление теплоносцев на куполе в середине лета означает, что муравьи не могут удержать или с трудом поддерживают в гнезде температурный режим, необходимый для успешного развития расплода. В этом случае для корректной оценки происходящего желательно выяснить его причину: сильное повреждение гнезда, промокание гнездового материала купола, зарастание купола угнетающими активностью муравьев растениями (мокрица, зеленчук, недотрога и т. п.), обилие в гнезде опасных для семьи мирмекофилов-симфилов, экзогенная депопуляция гнезда и др.

2. **Температурный режим гнезда** в течение сезона: холодное населенное гнездо (ВК) в мае – июле означает, что данное гнездо бросается или накануне этого. А во второй половине августа ставшее холодным гнездо указывает лишь на то, что в нем уже завершено выведение последнего в данном сезоне поколения рабочих.

Уже из этих примеров понятно, что для успешного мониторинга муравейников нам необходимо подробно знать годичный цикл активности исследуемого вида или всех модельных видов, если объектом мониторинга выбрана многовидовая ассоциация муравейников. Такое знание включает знание структуры цикла и нормальных сроков реализации составляющих цикл этапов, а также возможные для этих этапов вариации сценариев, не нарушающие общего хода жизни муравейника. Только в этом случае мы сможем достаточно надежно отличать закономерные изменения, происходящие по сценарию

годового цикла, от аномальных нарушений и/или фазовых переходов в жизни муравейника. В конечном счете, именно с выявлением подобных различий и связаны задачи мониторинга, а также объективность оценок и прогностическая ценность выносимых по его результатам вердиктов.

Для задач мониторинга поселений муравьев имеют значение характеристики двух категорий. Во-первых, это признаки и события, связанные с различными сторонами жизни семьи муравьев (обеспечение семьи пищей, выращивание потомства, строительная активность и др.). Во-вторых, это пул свойств и форм активности, определяемых структурным уровнем исследуемого поселения (одиночный муравейник, временная или постоянная надсемейная структура, комплекс гнезд, многовидовая ассоциация муравейников). Естественно, что в каждом случае мы не можем упускать из виду видовую или иную принадлежность объектов наших исследований.

Проблема актуальна: необходимо представлять последствия антропогенных трансформаций среды и глобальных изменений климата для имеющих ресурсное значение компонентов лесных экосистем. Муравьи рода *Formica* являются важным биологическим ресурсом повышения продуктивности и устойчивости российских лесов. Возможности этих муравьев как агентов биологической защиты леса от вредных насекомых, их воздействия на почву, растительный покров и рост древостоев, роль в поддержании биоразнообразия лесных сообществ непосредственно связаны с численностью, мощностью и состоянием муравьиных поселений в лесных массивах.

Адекватность и соразмерность прямых и сопутствующих реакций муравьев происходящим изменениям среды обитания обуславливают характер сезонной и многолетней динамики их поселений, а также общие тенденции изменений распространения и уровней численности муравьев *Formica* в зонально-региональном и ландшафтно-биотопическом масштабах.

Подходы и методы исследования

Основные способы получения фенологических данных, необходимых для целей нашего исследования, являются традиционными и подробно изложены в руководствах по общей фенологии (Шульц, 1981) и фенологии насекомых (Добровольский, 1969), а также в современных методиках наблюдения за сезонными явлениями в природе (Соловьев, 2005). Свойства муравьев как номосоциальных насекомых определяют необходимость рассмотрения вопроса на нескольких уровнях: семьи, надсемейных структур, комплекса гнезд и многовидовых ассоциаций муравейников.

Цель фенологического контроля жизни муравейников – обеспечение надежности планирования и своевременного проведения полевых экспериментов, мониторинговых и инвентаризационных работ, а также биотехнических мероприятий по сохранению и переселению муравьев (Захаров, 2009).

Фенологический контроль муравейников включает регистрацию основных этапов годового цикла жизни семьи (сообщества) муравьев и наступ-

пления сезонных фенофаз развития фоновых растений в населенном муравьями биотопе. Контроль обеспечивается сочетанием рекогносцировочных наблюдений в комплексах муравейников и на маршрутах с регулярной регистрацией событий на модельных *смотровых гнездах*.

Понятно, что при этом речь идет не о буквальном совпадении какого-то события в жизни муравьев с распусканием определенного цветка, а о корреляциях в наступлении заметных этапов в жизни леса и этапов годичного цикла активности муравейника. Семья муравьев, как биосоциальная система, обладает значительными возможностями оптимизировать условия своего обитания. Изменяя в соответствии с условиями обитания конструкцию своего гнезда и активно регулируя в нем температуру и влажность, муравьи *Formica s. str.* и *Coptoformica* обретают реальную автономность от многих неудобств биотопа и капризов погоды. Кроме того, будучи инженерными видами, эти муравьи эффективно преобразуют населенные ими элементы ландшафта, улучшая их свойства как мест собственного обитания. Такие возможности муравейника тесно связаны с его размерами, возрастом и состоянием, что собственно и делает муравьев удобным объектом экологического мониторинга. Переходя на уровень поселений, состоящих из многих муравейников, мы оперируем, в общем, теми же характеристиками, но используем для их описания и оценки признаки и элементы соответствующего структурного уровня.

В основе работы данные, полученные на модельных комплексах муравейников *Formica*, находящихся в режиме ежегодного мониторинга 40-45 лет в мирмекологическом заказнике «Верхняя Клязьма» (Солнечногорский р-н Московской обл.) и в других районах Подмосковья (Южная тайга) и комплексы муравейников этого же вида из Заповедника «Пинежский» Архангельской обл. (Северная тайга), находящиеся в режиме мониторинга более 15 лет. Такие сроки наблюдений позволяют оценивать состояние муравейников в контексте реально происходивших событий. Нами используются конкретные параметры и категории состояния, как отдельных муравейников, так и комплексов гнезд, основные методические подходы и приемы описания которых изложены в недавней статье в данном журнале (Захаров и др., 2015).

Подбор смотровых гнезд определяется задачами конкретного исследования. Так, для анализа роли размерной структуры поселения необходима выборка гнезд различных размерных классов, а для выяснения прямого значения топических факторов желательны гнезда сопоставимых размеров. Разумеется, если в последнем случае биотоп в принципе не лимитирует возможности роста муравейников. Для сопоставимых фенологических наблюдений в качестве смотровых гнезд муравьев *Formica s. str.* наиболее пригодны взрослые муравейники ($d = 100-120$ см, $h = 50-60$ см), активные (с куполом конической формы), без развитой растительности на куполе (не более 0.2 по Н) и без существенных повреждений.

Результаты и обсуждение

Годичный цикл активности муравейника

Освоение муравьями средних и северных широт потребовало от них целого ряда физиологических и поведенческих адаптаций, необходимых для выживания в условиях с холодной зимой и длительным периодом неактивного существования (Feller, 1989; Heinze, 1993). Важнейшей спецификой жизни муравьев в условиях умеренного климата является жесткая регламентация годового цикла активности, касающаяся всех сторон деятельности муравейника. Вся его жизнь протекает в жестких сезонных рамках. Принимая, что самосохранение – это первостепенная цель любой биосистемы (социума) с момента ее возникновения, реализацию свойственного данному виду годового цикла активности можно считать основным способом достижения этой цели.

Подходы и методы использования фенологических данных для целей мониторинга основываются на концепции *годового цикла активности* социума муравьев. При этом имеются серьезные трудности адекватного описания связей между годовым циклом и жизненным циклом семьи (*life history*) у социальных насекомых (Stearns, 2000; Starr, 2006; Truji, 2006). Следует также отметить качественное отличие применяемого нами понятие «*годовой цикл активности*» или эквивалентного ему «*годовой цикл жизни*» (Захаров, Захаров, 2013; Захаров, 2015) от используемого некоторыми авторами понятия «*годовой цикл развития*» (Кипятков, Лопатина, 2007). Если «*годовой цикл активности*» охватывает все стороны жизни муравейника, связанные с гнездом, кормовым участком, выращиванием потомства, социотомией и т.д., то в рамках «*годового цикла развития*» рассмотрение ограничивается только схемами выращивания расплода, что делает всю процедуру односторонней. Эти различия особенно существенны применительно к модельным объектам нашего исследования. Ведь, как и другие *Formicini*, рыжие лесные муравьи зимуют без расплода. Размножение у них носит сугубо сезонный характер, в отличие от видов, зимующих с расплодом, для которых прямая забота о расплоде – важная составляющая всех этапов годового цикла. В средней полосе Европейской части РФ расплод имеется в гнезде *Formica* 4.0-4.5 мес. (апрель-август), то есть примерно 2/3 всего годового цикла и 1/3 активного периода уход за расплодом не входит в круг задач, выполняемых семьей этих муравьев.

Общая предварительная схема годового цикла рыжих лесных муравьев приведена на рис. 1. В средней полосе уже в конце марта – первой половине апреля муравьи начинают разогревать купол гнезда, и при температуре в тепловом ядре около 14°C, сюда поднимаются самки и начинают первую в сезоне яйцекладку (Gösswald, 1951, 1990). Из первой партии яиц развиваются рабочие и репродуктивные особи, которых выкармливают за счет зимних запасов пищи. Муравьи ремонтируют гнездо, формируют летний функциональный состав семьи и восстанавливают структуру кормового участка. В течение лета происходит лёт репродуктивных особей, за которым следует

период выделения отводков, вырастают еще 2-3 поколения рабочих, формируются системы охраняемых территорий. Завершается сезон подготовкой муравейника к зиме. Купол частично обновляется, перед холодной зимой муравьи делают более мощным покровный слой гнезда. В подземной части гнезда муравьи сооружают разветвленную сеть зимовочных ходов и камер, уходящих на глубину до 2 м, что хорошо видно по свежим выбросам почвы, покрывающим гнездовой вал и окаймляющим купол кольцом шириной до 0.5-1.0 м. Сооружение зимовочного гнезда начинается во второй половине августа (после выведения последних рабочих) и продолжается до осенних холодов. Параллельно с подготовкой гнезда создаются запасы питательных веществ в жировых телах рабочих особей (Kirchner, 1964; Берман и др., 2007). Накопление питательных веществ в муравейнике продолжается до глубокой осени, пока сохраняется возможность собирать падь. За счет этих запасов семья существует всю зиму, производит весенний разогрев купола и выращивает первое поколение потомства уже в следующем году. Таким образом, успешное начало следующего сезона, включая выведение крылатых особей, во многом зависит от эффективности деятельности муравейника в году предыдущем.



Рисунок 1. Годичный цикл жизни семьи рыжих лесных муравьев 0, 1, 2а, 2б, 3 – этапы годового цикла активности муравейника

Брачный лёт крылатых особей происходит у рыжих лесных муравьев обычно в конце мая – первой половине июня (Длусский, 1967). Однако, у двух

видов этой группы, *F. lugubris* и *F. polystena*, возможен второй лет крылатых в конце июля – первой половине августа (Захаров, Захаров, 2013, 2014). Вылет крылатых происходит дважды в эти же сроки еще у одного вида из подрода *Formica* s. str. – лугового муравья *F. pratensis* (Otto, 1962; Schmidt, 1974). В Сибири и Европейской Северной тайге *F. lugubris* реализует только позднелетний вариант выведения крылатых особей (Дмитриенко, Петренко, 1976).

Базовые характеристики семей и выведения репродуктивных особей и их лёта у лесных *Formica* приводится в табл. 1. Наличие у *F. lugubris* и *F. polystena* двух сроков лёта крылатых делает воспроизводство у этих видов менее зависимым от зимних запасов пищи или длительных похолоданий текущей весной. Наблюдения на обширном материале показали, что эти виды достоверно успешнее пережили трудные в погодном отношении годы, нежели имеющий лишь только весенний лёт крылатых *F. aquilonia* (Захаров, Захаров, 2013, 2014). Подобные различия делают особо значимым при длительных полевых экспериментах тщательное определение видовой принадлежности всех модельных гнезд и комплексов, учитывая также широкую распространённость в современных поселениях *Formica* s. str. смешанных семей (Захаров, 2008; рис. 2).

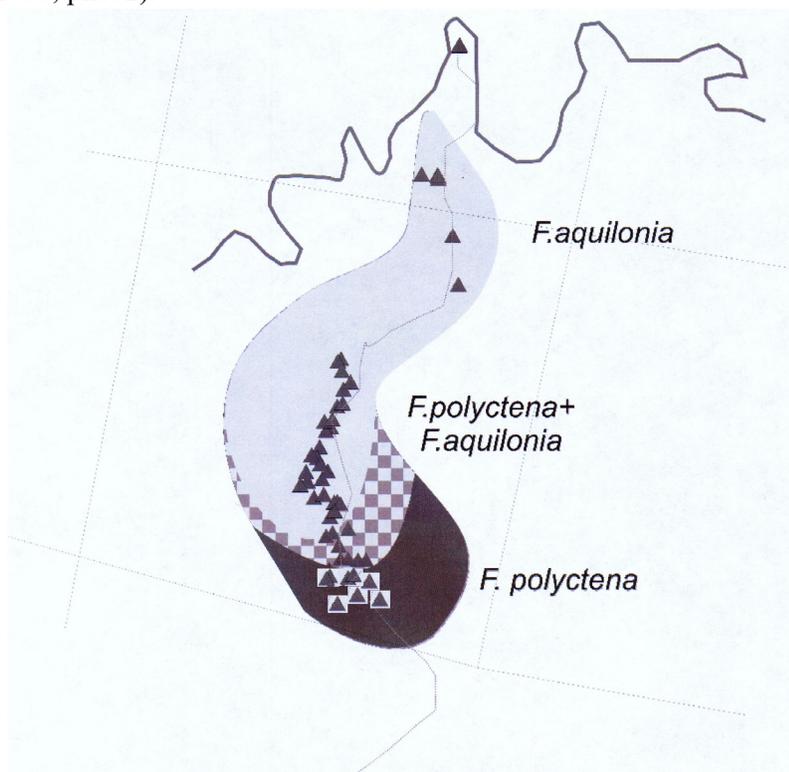


Рисунок 2. Размещение зон консpezifичных и смешанных семей в поселении по дороге на Красные горы

Заповедник «Пинежский», Архангельская обл. Зоны размещения муравейников: светдо-серый цвет – *F. aquilonia*; темно-серый цвет – *F. polystena*; "клетка" – со смешанным населением; муравейники обозначены треугольниками.

По данным учетов 1999-2006 гг.

Таблица 1. Базовые характеристики семей основных видов лесных муравьев *Formica*

Вид	Число самок в семье	Способ основания семьи	Соотношения расселения	Уровень внутрисемейных структур	Максимальный зарегистрированный размер семьи или *секции/** агрегации, <i>N</i> , особей,	Сроки лёта крылатых	Число потенциальных	
							сроков выведения крылатых особей	поколений (серий) рабочих особей
<i>F. fusca</i>	МГ-ОГ	С	Фрагментация	МК-ПСМ	1×10^4	3/VI – VIII	1	2
<i>F. picea</i>	ПГ	С	Фрагментация	ПЛК	5×10^3	VIII – IX	1	2
<i>F. singularis</i>	МГ-ОГ	С	Фрагментация	МК-ПСМ	5×10^3 ; * 1×10^3	2/VI – 2/VIII	1	?
<i>F. cinerea</i>	МГ-ПГ	С	Почкование	МК-ПЛК ₂	* 1×10^4 /** 1×10^5	VI – VII	1	>2
<i>F. pratensis</i> ¹	МГ-ОГ	ВСП, А	Почкование + адаптация	МК-ПЛК ₂ -ПСМ	8×10^4	3/IV – 2/VI, VIII – I/IX	2	>2
<i>F. truncorum</i> ¹	МГ-ПГ	ВСП	Почкование + фрагментация	ПЛК ₂ -ПСМ	5×10^5	VI – VIII	1	2-5
<i>F. rufa</i>	ПГ	ВСП, О	Почкование + фрагментация	ПСМ	5×10^6	3/IV – 2/VI	?	3-5
<i>F. polyctena</i>	ПГ	ВСП, О	Почкование + фрагментация	ПСМ	1×10^7	3/IV – 2/VI, 2/VII – 2/VIII	2	3-5
<i>F. lugubris</i>	ПГ	ВСП, О	Почкование + фрагментация	ПСМ	1×10^7	1/VI, 3/VII – 2/VIII	2	3-5
<i>F. aquilonia</i>	ПГ	ВСП, О	Почкование + фрагментация	ПСМ	1×10^7	3/IV – 1/VI	1	3-5
<i>F. exsecta</i>	МГ-ПГ	ВСП, О	Почкование + фрагментация	МК-ПЛК, ПСМ	* 3×10^4 /** 5×10^5	2/VII – I/IX	1	>3

Примечания: Число самок: МГ – моногиния, ОГ – олигогиния; ПГ – полигиния. Основание новых семей: С – самками-основательницами, ВСП – путем временного социального паразитизма, А – адаптацией расплодного гнезда молодой оплодотворенной самкой, О – образованием отводков или фрагментацией взрослой семьи. Уровень внутрисемейных структур: МК – монокалия, ПЛК₁ – простая поликалия (только с кормовыми гнездами), ПЛК₂ – поликалия с расплодными гнездами, ПСМ – полисекционный муравейник (с наземным куполом или без). ¹ – существуют популяции с организацией и размерами семей по типу рыжих лесных муравьев. В колонке «сроки лёта» римскими цифрами обозначены месяцы, арабскими – декады.

Таким образом, сроки выведения ♀♂ регламентированы у всех видов муравьев. А процесс выведения рабочих привычно считают континуальным, хотя доказана сериальность выведения рабочих у видов, зимующих и с расплодом: *Myrmica rubra* (Brian, 1957), *Solenopsis invicta* (O’Neal, Markin, 1975), и без него: *Formica picea* (Длусский, 2001), группа *Formica rufa* (Захаров, 1991). Для муравьев сериальное выведение расплода, по-видимому, исходно, о чем свидетельствуют периодизация яйцекладок и выхода имаго у видов с малыми семьями и в мини-семьях самок-основательниц (Длусский, 2001; Захаров, 2001). В природе у рыжих лесных муравьев может быть 4-5 массовых яйцекладок, первая – в апреле, последняя – во 2-й половине июля. Новая кладка совпадает с окукливанием личинок предыдущей серии, развитие от яйца до имаго занимает примерно 40 дней, интервал между кладками около 4 недель (Захаров, 1991). Такая схема дает муравьям ряд преимуществ.

1. Растягивается период наличия в гнезде личинок, что снижает нагрузку на фуражиров, число которых может быть меньше (Длусский, 2001).

2. Обеспечивается ритмичное пополнение рабочих.

3. Возможна адаптация этапов годового цикла к специфике лета в конкретном регионе. Число реализованных за сезон поколений рабочих – значимая характеристика муравейника, ведь от этого зависят его численность и перспективы роста.

Минимум ключевых событий, означающих начало или завершение определенных этапов в годовом цикле активности муравейника (далее – «годовой цикл» или ГЦ), можно зарегистрировать в ходе периодических внешних осмотров муравейников, их дорог и кормовых участков (табл. 2). Существенная детализация событийного ряда также может быть достигнута без значительных вторжений в сами гнезда. Прежде всего, это контроль процесса развития в муравейнике расплода. Для муравьев *Formica* s. str. возможности такого контроля достаточно велики.

Таблица 2. Регистрируемые признаки и соответствующие им события в жизни муравейника группы *Formica rufa*

Признак	Сроки	Событие	Примечания
1	2	3	4
Появление теплоносцев (ТН) на куполе муравейника	Конец марта - апрель	Активизация муравьев, разогрев гнезда	Раннее появление ТН – свидетельство силы семьи
	Май - июль	Неустойчивость температурного режима в данном муравейнике	Указывает на недостаточную численность семьи, сильное повреждение или замокание гнезда
Появление на куполе среди теплоносцев или в сопровождении свиты оплодотворенных самок	Март - июль	Подготовка к яйцекладке. В мае - июле в эти же сроки массовое окукливание личинок предшествующего поколения рабочих	В зависимости от состояния (растянутости) брюшка яйцекладка начнется в течение 1-3 дней

1	2	3	4
Появление на обменных дорогах гнезда определенных фаз развития расплода	В течение всего периода выращивания расплода	Наличие в гнездах соответствующих фаз и возрастов развития рабочих (Л ₂ , Л ₃ , К)	При асимметричном обмене более старший расплод поступает из доминантного муравейника
Муравьи в массе выносят и складывают вдоль дорог пустые коконы рабочих	Периодически, в течение мая - августа.	Идет (недавно закончился) выход из куколок очередного поколения рабочих особей	В сильных, активных гнездах процесс синхронизирован (2-4 дня). В ослабленных затягивается на неделю.
Муравьи греют куколок на поверхности купола	Август - сентябрь	Муравейник не в состоянии поддерживать в гнезде температурный режим	Семья выпала из графика смен приоритетных задач и находится в критической зоне
Самцы на куполе гнезда	В течение лета	Гнездо осталось без яйцекладущих самок	В стандартных условиях семья обречена на скорую гибель
Холодное населенное гнездо	Июнь - июль	Гнездо накануне оставления его муравьями	При этом обычно хорошо видна дорога переселения муравьев
Появление на корнях стоящих вблизи деревьев бугорков и выбросов почвы с входящими туда муравьями	В массе появляются в августе - сентябре	Переключение муравьев на колонии корневых тлей и создание семейного энергетического запаса	Продолжается до полного закрытия гнезда на зиму
Образование вокруг купола и/или вала каймы из выбросов свежей почвы	Май - июль	Восстановление после поломок или расширение гнезда	Замкнутое кольцо каймы – подземная часть гнезда сохранилась при поломке.
	Август - октябрь	Подготовка зимовочного гнезда	Ширина каймы – функция силы семьи.

Конвейер приоритетных дел

Основные задачи социума муравьев – самосохранение в годичном цикле и расширенное воспроизводство населения, обеспечивающее развитие социума в многолетней перспективе. Годичный цикл активности имеет четкую структуру, т.е. в течение одного года в жизни муравейника сменяют друг друга качественно отличающиеся этапы – пулы событий, имеющих определенную временную привязку.

На каждом этапе у муравьев имеются свои задачи, являющиеся ключевыми для данного этапа (например, разогрев гнезда и начало фуражировки весной или подготовка зимовочного гнезда и создание запасов питательных веществ на зиму осенью). При этом важно, что размножение у муравьев *Formica* носит сугубо сезонный характер, в отличие от видов, зимующих с расплодом, для которых прямая забота о расплоде – важная составляющая всех этапов годичного цикла. В средней полосе Европейской части РФ расплод имеется в гнезде *Formica* 4.0-4.5 мес. (апрель-август), то есть примерно

2/3 всего годового цикла и 1/3 активного периода уход за расплодом не входит в круг задач, выполняемых семьей этих муравьев (Захаров, Захаров, 2013). Тем не менее, муравьи постоянно заняты решением масштабных и трудоемких задач, от успешности выполнения которых зависит благополучие и само существование всего социума. Большинство таких задач лежат в области компетенции сферы обеспечения (Захаров, 1991, 2015). Эти события (занятия, дела), связаны с различными сторонами жизни семьи:

- сооружением и поддержанием в функциональном состоянии жилища;
- сохранением и самоидентификацией социума;
- обеспечение воспроизводства населения;
- обеспечением пищей и сохранением кормовых ресурсов, необходимых для жизни семьи;
- реструктуризацией поселения и расселением;
- взаимодействием с другими муравейниками в рамках общей надсемейной системы или многовидового сообщества муравьев.

Их содержание и значимость изменяются по этапам, но вместе они и образуют *«конвейер приоритетных дел»*: весенний разогрев гнезда и выведение 1-го расплода; формирование и поддержание вне гнезда системы снабжения семьи ресурсами; поддержание в гнезде оптимального температурного режима для развития расплода; выращивание пополнения семьи; подготовка гнезда к зиме и создание зимних запасов; зимовка. Этапы годового цикла облигатно сменяют друг друга и на каждом предшествующем этапе формируются предпосылки и ресурсы для выполнения последующего. Незавершенность одного из этапов может стать критической для выполнения всего ГЦ и дальнейшей судьбы муравейника. В норме муравьи не приступят к выполнению следующего этапа годового цикла, пока не завершён предыдущий. Так, не завершив процесса выращивания расплода рабочих, муравьи не в состоянии начать подготовку гнезда к зимовке, поскольку им приходится все еще поддерживать в гнезде температурный режим. Хотя, если в гнезде остались только куколки рабочих, фуражиры уже могут сворачивать охотничью деятельность и переключиться на усиленный сбор пади. Сбой в цикле по фазе означает отставание конкретного события от установленного для него времени, что чревато большими потерями для муравейника. Так, сдвиг сроков выведения из куколок последнего поколения рабочих рыжих лесных муравьев на осень означает острый дефицит рабочих муравьев в гнезде и, скорее всего, последующий дефицит пищевых ресурсов на ранневесеннем этапе годового цикла.

Сроки событий годового цикла и состояние муравейника

Специфика отображения состояния семьи в реализации годового цикла ее жизни такова, что в большинстве случаев от состояния семьи зависит точность соблюдения муравьями фенологически обусловленных сроков выполнения этапов годового цикла.

Как уже было сказано выше, процесс выведения рабочих в муравейниках группы *Formica rufa* становится дискретным, формируя внутри сезона несколько серий (Brian, 1957). Однако интервалы между последующими

сериями и продолжительность самого процесса массового выхода рабочих из коконов сильно зависят от условий питания и устойчивости температурного режима в гнезде. Чем четче выдерживается в гнезде температурный режим и лучше питание личинок, тем строже соблюдаются в нем и сроки развития расплода. В крупных, благополучных муравейниках четко выдерживаются 4-недельные интервалы между сериями выхода рабочих, а сам процесс выведения многих тысяч новых рабочих одного поколения (серии) проходит в сжатые сроки (2-3 дня). В слабых или поврежденных гнездах этот четкий ритм нарушается, а процесс выхода рабочих из коконов растягивается до недели (Калинин, 1998). Такие муравейники могут вообще потерять целиком одно из поколений ненастной весной или при затяжных похолоданиях в течение лета (Захаров, Захаров, 2013). Последнее поколение рабочих выходит из коконов обычно во второй половине августа, но в небольших, ослабленных гнездах его развитие может затянуться до конца первой декады сентября.

Строительство и трансформация гнезда

Гнездо – наиболее значимый и наиболее заметный результат деятельности рыжих лесных муравьев как «инженерных» видов. Тип гнезда и его изменения в зависимости от условий биотопа, размера, возраста и состояния муравейника веско характеризуют экологическую пластичность вида и отображают историю конкретного муравейника и комплекса, частью которого он является. Большинство событий в жизни семьи муравьев так или иначе проявляется в соответствующих подвижках в конструкции, материалах или состоянии гнезда. За повреждением гнезда следует его ремонт, за поломкой – восстановление. Терморегуляция сопряжена с постоянным регулированием режима вентиляции и контролем гнездовых выходов. Надо расширять внутренний конус – с кормового участка в гнездо идет поток крупных палочек, обновить покровный слой – возрастает поток хвои, укрепить купол и защитить его от плесени – растет поступление смолы. Эти потоки хорошо заметны, доступны для учета и, как правило, легко и однозначно поддаются трактовке. Поэтому мы остановимся лишь на некоторых моментах гнездо-строения у *Formica*, в толковании которых возможны затруднения. Но именно здесь оказывается, что различные варианты одного и того же процесса позволяют разделить сходные события, дать им временную привязку и определить их как индикаторы состояния муравейника.

Так, практически всякое увеличение размеров муравейника связано с перестроением подземной части гнезда и появлением каких-либо выбросов почвы на поверхности. В принципе здесь возможны 5 вариантов: 1) строительство нового гнезда на новом месте или расширение гнезда; 2) подготовка гнезда к зимовке; 3) восстановление гнезда после его разрушения; 4) реконструкция гнезда при экстремальной жаре; 5) реконструкция при подтоплении биотопа (табл. 3). В каждой из этих ситуаций на поверхности гнезда и/или вблизи него появляется большое количество свежих частиц почвы.

Но в каждом из вариантов есть своя специфика. Новое гнездо возводится на имеющейся поверхности почвы, подстилки или по травостой. Купол

постепенно как бы подминает окружающее его пространство, поступательно отодвигая при этом границы вала и каймы выбросов почвы. Подготовка гнезда к зимовке сводится к сооружению или обновлению и расширению зимовочных камер, расположенных по кругу под гнездовым валом гнезда. Добытую при этом почву муравьи выносят на поверхность и бросают на валу и вокруг него. Таким образом, и формируется «кайма» выбросов, ширина которой характеризует мощность муравейника: чем больше его население, тем больше приходится строить зимовочных камер и соответственно шире будет кайма выбросов вокруг гнезда. При восстановлении гнезда после тотальной поломки кабаном или медведем с сильным разрушением подземной части гнезда также появляется широкая кайма выбросов. Однако в этом случае кольцо каймы обычно оказывается незамкнутым (в форме подковы или дуги), а вторичный купол (купола) часто возводятся по краям остатков старого гнездового вала.

Таблица 3. Распределение нарытой почвы в зависимости от выполняемых муравьями *Formica s. str.* строительных задач в гнезде

Категория действий	Сроки действий	Процесс	Характер перемещения почвы	Кайма
1	2	3	4	5
Строительство заново или расширение гнезда	В течение сезона (май - август)	Сооружение системы подземных камер и ходов под всей поверхностью купола и вала	Почву выносят за границы купола, формируя вал. Купол по мере роста закрывает вал, отодвигая его от центра гнезда	Кольцевая кайма из свежей выброшенной почвы показывает зоны подземных работ и перспективные размеры строящегося гнезда
Подготовка гнезда к зимовке	Вторая половина августа - сентябрь	Сооружение (обновление) зимовочных камер под валом муравейника (рис. 3а)	Почву выносят на гнездовой вал и за него, формируя рыхлый, равномерно распределенный слой из почвенных комочков	Кольцевая, широкая кайма, ширина которой (20-60 см) коррелирует с мощностью муравейника
Восстановление разрушенного гнезда	Определяется сроками поломки: зимняя (кабан) – весь сезон; летняя (медведь) – после акта поломки	Опирается на сохранившиеся части гнезда и вначале часто носит очаговый характер, со сливанием зон активности при достаточной N_f	Нередко носит внешне хаотичный характер и направлен на скорейшее сооружение замкнутого, обеспечивающего удержание тепла гнезда	Кайма подковой или дугой, покрывая наиболее поврежденные зоны подземной части гнезда
Временная трансформация гнезда при экстремальной жаре	Определяется ситуационно при длительной экстремальной жаре	Под внутренним конусом гнезда сооружается заглубленный ниже уровня почвы блок камер для содержания расплода (рис.3б)	Поднятая вверх почва идет на укрепление покровного слоя купола и изоляцию блока камер с расплодом от горячего воздуха	Кайма узкой полосой по внешней границе купола и гнездового вала

1	2	3	4	5
Реконструкция гнезда при повышении уровня грунтовых вод (подтопления)	Обычно после завершения выведения последнего в сезоне поколения рабочих (конец августа - октябрь)	Сооружение скрытого вала и подъем внутреннего конуса над уровнем почвы	Купол до ½ по высоте обкладывается почвой, которая постепенно оседает. В нижней части ВК веточки заменяют почвой, а купол надстраивают сверху	Кайма пухлым слоем покрывает все пространство от края выступающего над почвой купола до края гнездового вала

При реконструкции гнезд в экстремальную жару 2010 г. наиболее радикальным действием муравьев было сооружение в почве под куполом целого блока камер для расплода. Поднятой при этом почвой муравьи укрепили наземный купол, ограничив конвективный теплообмен блока расплодных камер с внешним миром. Поверхность купола покрыли гладким корковым слоем из почвы и мелких растительных частиц, защищавшим гнездо от проникновения горячего воздуха извне (Захаров, Захаров, 2014). Этот прием, по сути, универсален, так как муравьи прибегают к нему и в условиях длительной экстремальной жары, и готовя гнездо к предстоящей холодной зиме.

Следы свежих выбросов почвы на гнездовом валу каждого из трансформированных в жару муравейников были минимальными. Они были видны лишь узкой полоской по краю купола шириной лишь 2-5 см при ширине вала у гнезд от 25 до 60 см. Можно полагать, что такое компактное размещение почвы стало не только результатом специального «умысла» муравьев, но и проявлением общего стереотипа выноса ими почвы из гнезда. Муравьи *Formica* выносят нарытую почву вверх по ходам, которые почти вертикальны, и, выйдя на поверхность, оставляют эти частицы, относя их от выхода лишь на несколько (до 15) сантиметров. Именно поэтому подготовка зимнего гнезда легко индицируется появлением к осени на валу муравейника широкой «каймы» из свежих выбросов почвы. Свои зимовочные камеры муравьи размещают по периферии купола и под гнездовым валом (рис. 3А). Летом «кайму» выбросов почвы можно наблюдать, если происходит резкое увеличение размеров семьи и связанных с этих размеров гнезда, или же когда муравьи строят новое гнездо. Но независимо от сроков события, по месту размещения вынесенной почвы (рис. 3Б) и специфическому корковому слою процесс реконструкции гнезда можно надежно отличить от штатных действий по расширению (восстановлению) гнезда или его подготовки к зиме.

Строительное поведение при реконструкции муравейника, оказавшегося в зоне слабого подтопления, в чем-то сходно с таковым в предшествующем варианте, но отличается, прежде всего, способом использования почвы. При подтоплении муравьи оставляют выбросы почвы рыхлыми и не сооружают в них ничего, пока те не подсохнут, а при летней реконструкции в жару они тут же стремятся встроить частицы почвы в покровный слой или в стены камер, пока они не высохли. Отличаются эти два процесса и сроками реализации. В жару необходимы быстрые действия, иначе расплод может погибнуть. Поэ-

тому перестроение гнезд летом 2010 г. было стремительным, всего за несколько дней (Захаров, Захаров, 2014). А в наблюдавшихся нами действиях муравьев по сооружению скрытого вала особой спешки не было. Реконструкция начиналась после завершения выращивания расплода в конце августа, и продолжалось до заморозков.

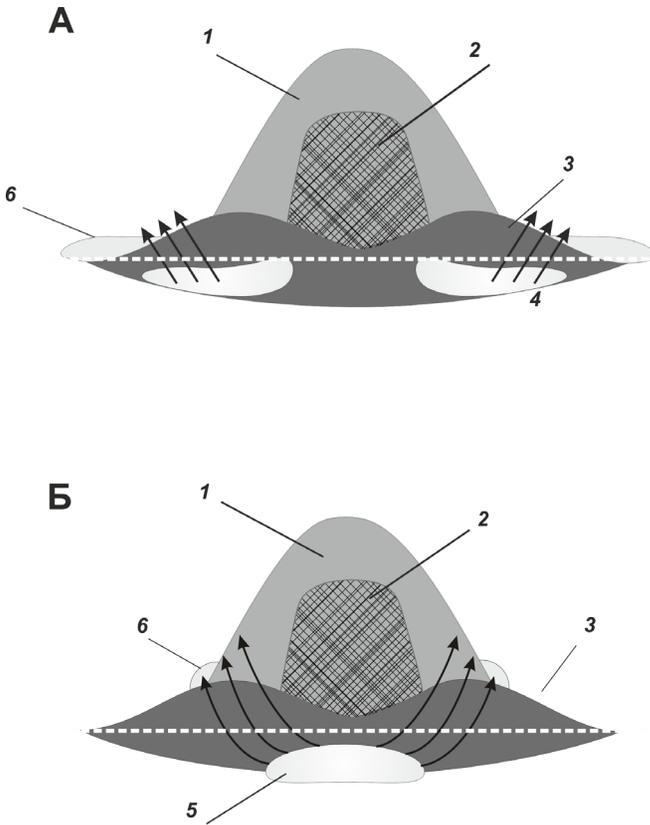


Рисунок 3. Размещение зимовочных и расплодных камер и схемы выноса муравьями почвы при их сооружении; вертикальный разрез гнезда

А. Муравейник в период подготовки гнезда к зиме (конец августа – середина октября).

Б. Муравейник в период экстремальной жары (июль-первая половина августа 2010 г.).

Обозначения: 1 – покровный слой купола гнезда; 2 – внутренний конус гнезда; 3 – гнездовой вал; 4 – зимовочные камеры; 5 – блок подземных расплодных камер; 6 – «кайма выбросов почвы из гнезда». Пунктирная линия – уровень поверхности почвы. Стрелками показаны направления выноса почвы из сооружаемых камер

Реконструкции подлежали гнезда разных размеров, для которых общими были две характеристики. Во-первых, все они относились к категории активно растущих муравейников, что и не удивительно. Ведь только активная и имеющая высокую плотность населения гнезда (среднее число особей на единицу объема гнезда) семья в состоянии радикально перестроить свое гнездо. Во-вторых, эти муравейники не имели в текущем году серьезных повреждений. К данному вопросу мы еще вернемся.

Температурный режим в гнезде. Цель такой деятельности предельно конкретна: обеспечение оптимальных температур для развития расплода. При

этом муравьи используют все имеющиеся у них возможности. Зона содержания расплода не прикована к определенной «заданной» части гнезда, ее оперативно перемещают туда, где поддержание оптимальной температуры возможно или проще в конкретных условиях. При недостатке тепла муравьи смещают зону содержания расплода в пределах купола в южный сектор внутреннего конуса и в примыкающие к нему камеры покровного слоя купола. При избытке тепла эту зону смещают в северный сектор купола, в нижнюю часть внутреннего конуса или же вообще опускают ниже уровня почвы, под купол. Поэтому практикуемое в современных исследованиях гнезд *Formica s. str.* измерение хода температур при помощи одного логгера, установленного в однажды рассчитанной точке (например, Frouz, Finer, 2007), может дать некорректные результаты. Поддержание определенной температуры в определенной точке не является для муравьев самоцелью. Для них (а значит, и для исследователя) важно другое – наличие в гнезде зоны оптимальной температуры (около 28°C), местонахождение которой имеет подчиненное значение. Эта зона необходима только для нормального развития расплода, и муравьи создают, находят и активно поддерживают ее лишь до тех пор, пока в гнезде есть расплод. В мощных муравейниках это заканчивается 10-15 августа, в слабых выведение рабочих может затянуться и до начала сентября. Во втором варианте муравьи поддерживают или, по крайней мере, стараются поддерживать свое гнездо тёплым до конца выплода. Но в любом случае, как только из куколок выходят последние в данном сезоне рабочие, муравьи перестают заботиться о температуре в своем гнезде и переходят к следующей приоритетной задаче годового цикла – подготовке к зимовке.

Информационная значимость разовых ответов на действие факторов среды

В силу имеющихся различий в местоположении муравейников (топический фактор), в их структурном уровне или статусе в поселении конспецификов и реакция муравейников на внешние тотальные факторы (жара, холод, ресурсы пищи и т.д.) оказывается различной. В реальности активно и адекватно реагирует лишь часть муравейников, процент которых от общего числа гнезд в комплексе может быть невысок.

Так, лишь часть муравейников эффективно выполнила описанные выше радикальные перестроения гнезд в жару 2010 г. (Захаров, Захаров, 2014). Показательно, что сходная ситуация параллельно наблюдалась в различных по своим климатическим нормам регионах, – Московской и Архангельской областях. Но в мирмекологическом заказнике «Верхняя Клязьма» (Южная тайга) конструктивные изменения муравейников произошли только у 10.7%, а в заповеднике Пинежский (Северная тайга) – у (16.3%), наблюдавшихся гнезд (Захаров, Захаров, 2012), что в полтора раза больше.

Эти величины характеризуют и занимаемые муравьями биотопы и состояние самих муравейников (Дьяченко, 2017). Биотоп определяет долю гнезд, находящихся в зоне риска (риск перегрева), а состояние популяции – долю активно растущих семей (категория состояния А) и мощных стабилизовав-

шихся гнезд (категория состояния A^1), способных оперативно и эффективно перестроить свое гнездо. Эти возможности семей вполне объективно отражаются в форме купола гнезда: A – купол конический (Ek), не заросший ($Ky \leq 0.2$), $A^1 - Ek$, $Ky = 0.2-0.3$. Депрессивные муравейники имеют наземный купол сферической формы, который сильнее зарос травой – $Ky \geq 0.4$ (Захаров и др., 2015). Различия в доле трансформировавших свои гнезда семей согласуются с отличиями в общем состоянии поселений рыжих лесных муравьев в двух точках. В Пинежском заповеднике гнезда с куполом конической формы устойчиво составляют 61.3 - 66.7% от общего числа гнезд (Захаров, 2008), что указывает на общее активное состояние поселений муравьев в данном заповеднике. Соответствующие показатели для 15 модельных комплексов в заказнике «Верхняя Клязьма» по учетам 2009 г. распределяются следующим образом: в 5 комплексах гнезда Ek составляют $\geq 60\%$; в 6 комплексах – 41-59%; в 4 комплексах 20-40%. Иными словами, 2/3 комплексов муравейников в заказнике «Верхняя Клязьма» к началу сезона экстремальной жары 2010 г. пребывали в депрессивном состоянии, чем и объясняется столь низкий (10.7) процент перестроенных здесь гнезд.

Таким образом, при тотальном характере воздействующего фактора *сам факт ответа муравейника* на угрожающее его существованию внешнее негативное воздействие уже свидетельствует о высоком уровне жизнеспособности и может служить его индикатором. При этом понятно, что на уровне комплекса муравейников такой ответ не может быть всеобщим, так как состояние и мощность составляющих поселение муравейников различно и на каждый из них воздействуют и другие факторы, которые могут демпфировать эффект прессингующего фактора. В нашем примере демпфирующую роль играют условия биотопа (затененное гнездо нагревается не так сильно, а потому не нуждается в радикальной перестройке) и статус муравейника – население небольших отводков может просто временно переместиться в другой отводок или вспомогательное гнездо.

Фенология жизни надсемейных структур

Взаимодействие муравейников, входящих в один комплекс гнезд, имеет важное значение для каждого из них на всех этапах его развития, а также при любой форме организации поселения. Комплекс может состоять в основном из одиночных муравейников, групп поликалических систем, ряда колоний и, наконец, представлять собой одну или несколько федераций (Захаров, 1991, 2015). При этом по мере усложнения социальной структуры поселения происходит и усложнение форм взаимодействия составляющих его муравейников – от чисто территориального пограничного контакта одиночных гнезд до сложных скоординированных действий в составе вторичной федерации (например, при формировании кооперативных отводков или совместной защите общей охраняемой территории федерации).

Однако во всех вариантах организации у муравьев, использующих наземные дороги, на зимний период всякие межсемейные связи прекращаются и фактически заново восстанавливаются каждой весной. Восстановление таких

связей входит в число основных задач муравейника на этапе весеннего перестроения (этап 1). Показательно, что в норме весной восстанавливается та самая структура, которая функционировала минувшей осенью, что свидетельствует о хорошей структурной памяти у муравьев *Formica*. Система связей может быть утрачена при значительных нарушениях инфраструктуры поселения в результате гибели части крупных муравейников. Поэтому сам факт восстановления прежней структуры связей уже указывает на сохранение данной системой гнезд после зимовки своей дееспособности (Дьяченко, 2017). В колониях (самостоятельных и входящих в состав федерации) действует четкое правило: доминирующие (материнские) муравейники активизируются раньше вторичных гнезд и, как правило, становятся инициаторами активизации последних. Носильщики из гнезд-доминантов приходят туда и восстанавливают обменные связи. Успешность их действий существенно зависит от сроков восстановления связей между конкретными гнездами: связи, не установленные до конца мая, могут быть утраченными вообще.

Особое место в миграционных процессах внутри комплексов муравейников занимают временные объединения муравейников, возникающие после крупных поломок (Фоменко, 1991; Сейма, 2008; и др.). Основные факторы нарушения ГЦ муравейника – зоогенные и климатические. Зоогенные факторы – это поломки гнезд позвоночными животными и браконьерами, связанные с разрушением гнезда и гибелью большей части его населения. Так, медведи обычно разоряют до 40-60% крупных муравейников, а при высокой численности они разрушают $\geq 90\%$ гнезд в насаждении (Гримальский, 1975; Mordosov, 2002; Захаров, 2008). Разрушенный муравейник оказывается сильно ослабленным и не способен поддерживать оптимальный для развития расплода температурный режим. Многие семьи распадаются на фрагментанты, реинтеграция которых занимает несколько лет (Захаров, Захаров, 2012).

Фенологические аспекты жизни многовидовых ассоциаций муравейников

Взаимодействие муравейников разных видов, входящих в одну многовидовую ассоциацию муравейников (МАМ), также имеет свою фенологическую специфику. Так, одним из общих принципов организации МАМ в умеренной зоне являются сроки весенней активизации муравейников. Первыми активизируются семьи видов-доминантов (Захаров, 2015; Бургов, 2011), которые таким образом получают некоторое ситуационное преимущество перед субдоминантами. Подобная очередность, предположительно, наиболее значима в неполных ассоциациях (без облигатного доминанта), где опережающая весенняя активизация одного из субдоминантов может обеспечить ему выход в факультативные доминанты.

Примечательны некоторые общие черты взаимодействия видов в рамках ассоциации. Чем малочисленнее виды и реже они встречаются в составе МАМ, тем ниже уровень агрессивности между ними. Это было экспериментально показано в полевых экспериментах на муравьях тайги в окрестностях г. Перми. Максимальную взаимную агрессивность демонстрировали наибо-

лее многочисленными в модельных МАМ *Formica pratensis* и *Myrmica ruginodis*, а у редких в экспериментальном участке *F. fusca*, *Lasius niger* она оказалась невысокой. При этом взаимная агрессивность у всех видов отчетливо снижается от весны к осени на протяжении всего летнего сезона (Сейма, 2003, 2008).

Заключение

Данное исследование во многом носит постановочный характер и имеет целью, прежде всего, привлечь внимание исследователей к насущности соблюдения в мирмекологических и сопряженных с ними зоологических и синэкологических работ требований, связанных с явлениями цикличности и сезонности. Эти вопросы приобретают особое значение при многолетних исследованиях, будь то длительные эксперименты или стационарные мониторинговые наблюдения, ибо несоблюдение фенологических рамок ведет в утрате ценной информации и делает выполняемые исследования несопоставимыми.

Среди актуальных вопросов, связанных с жизнеописанием социумов насекомых, одним из центральных является гипотеза о разделении этапов накопления ресурсов для выращивания репродуктивных особей и самого выращивания последних (Starr, 2006; Truji, 2006; и др.). Такое разделение функций этапов саморазвития социума насекомых достаточно четко прослеживается у ресоциальных насекомых, как шмели или осы *Dolichovespula* (Захаров, 1991), но применительно к муравьям с их поступательным развитием возникшего муравейника такой подход вряд ли оправдан. Событийная насыщенность и вариантность развития в годичном цикле семьи рыжих лесных муравьев – веский довод в пользу этого.

Безусловно следуя этапам годичного цикла активности, рыжие лесные муравьи, тем не менее, показывают, что в достаточно широком диапазоне значений жесткой связи между стандартными сезонными показателями (ночь-день; дневные температуры) для них все-таки нет. Так, сроки образования отводков в августе-сентябре корректируются не длиной светового дня, а окончанием этапа выведения молоди рабочих. Последнее связано с высвобождением масс рабочих (няньки, санитары) от ухода за расплодом и обеспечением репродуктивной сферы (фуражиры, резервные), появлением множества новых молодых рабочих и завершением периода активной терморегуляции гнезда.

Выращивание расплода в течение одного сезона сопряжено у муравьев с повышенной скоростью развития расплода. Например, было установлено, что у *Formica* и *Cataglyphis* скорость индивидуального развития значительно выше, чем у большинства видов с зимующими личинками. Среди северных муравьев личинки *Formica* отличаются самым быстрым ростом и развиваются почти вдвое быстрее, чем *Myrmica* и *Leptothorax*. Так, у видов *Formica* при близких к оптимуму температурах (25-26°C), продолжительность развития от яйца до куколки составляет всего 20-25 дней, в то время как у *M. rubra*

– 34-35 дней, а при оптимальных для этого вида температурах (около 22° С) – 40-45 дней, т.е. почти в 2 раза больше (Кипятков, Лопатина, 2007). Это позволяет в условиях средней полосы даже *Serviformica* вырастить за лето 2-3 крупные партии расплода (Длусский, 2001; Кипятков, Лопатина, 2007), тогда как расплод *Murmyca* должен уходить на зимовку и завершает развитие только в следующем сезоне.

Наличие у рыжих лесных муравьев достаточно четких сроков наступления многих перечисленных выше важных событий (лёт крылатых, выделение отводков, и т.д.) облегчают организацию мониторинга и в принципе позволяют выполнять большинство необходимых для этого учетов и оценок в оптимальные фенологические сроки. Исследование фенологических аспектов мониторинга выявило «инверсию» значений одних и тех же событий для оценки состояния муравейника. Учет этих моментов также позволяет увеличить точность оценок состояния муравьиных поселений и повысить их диагностическую ценность.

Для нас соблюдение четких, обусловленных видовой спецификой сроков проведения тех или иных учетов также важно, особенно при исследованиях характеристик поселений муравьев и явлений с выраженной сезонной цикличностью (например, определение численности и состава населения гнезд или получение сопоставимых данных для многолетних рядов учетов).

Список литературы

Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 2007. Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии. – М., КМК, 264 с.

Бургов Е.В. 2011. Воздействие облигатных доминантов на *Formica cunicularia*. – В кн.: Поведение, экология и эволюция животных, т. 2. – Рязань, НП «Голос губернии», с. 52-61.

Гримальский В.И. 1975. Влияние медведей на муравьев рода *Formica* в Березинском заповеднике. – Материалы V Всесоюзного мирмекологического симп-ма. Муравьи и защита леса. – М., с. 74-77.

Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. – М., Наука, 214 с.

Длусский Г.М. 2001. Сезонная динамика развития семей *Formica candida* в изолированной болотной популяции. – Материалы XI Всероссийского мирмекологического симп-ма. Муравьи и защита леса. – Пермь, с. 69-71.

Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таежных лесов Сибири. – Новосибирск, Наука, 220 с.

Добровольский Б.В. 1969. Фенология насекомых. – М., Высшая школа, 232 с.

Дьяченко Н.Г. 2017. Рыжие лесные муравьи Беловежской пуши. – М., КМК, 128 с.

Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. – М., Наука, 278 с.

Захаров А.А. 2009. Фенологический контроль муравейников. – Материалы XIII Всеросс. мирмекологического симп-ма. Муравьи и защита леса. – Н. Новгород, с. 260-262.

Захаров А.А. 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. – М., КМК, 404 с.

Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., и др. 2013. Мониторинг муравьев *Formica*. – М., КМК, 99 с.

Захаров А.А., Захаров Р.А. 2013. Влияние зоогенных и климатических факторов на годичный цикл жизни муравейника группы *Formica rufa*. – Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симп-ма. Муравьи и защита леса. – М., КМК, с. 210-215.

Захаров А.А., Захаров Р.А. 2014. Муравьи в условиях экстремально жаркого лета. – Зоол. журнал, т. 9, № 3, с. 92-105.

Захаров А.А., Захаров Р.А., Федосеева Е.Б. 2015. Использование параметров гнезда рыжих лесных муравьев в мониторинге муравейников. – Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, т. 1, № 1, с. 68-90.

Захаров Р.А. 2008. Муравьи *Formica* (Formicidae). – Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий европейского севера России (на примере заповедника «Пинежский»). – Архангельск, с. 261-272.

Захаров Р.А., Захаров А.А. 2012. Мониторинг комплекса гнезд рыжих лесных муравьев «Красные горы». – Тр. заповедника «Пинежский». – Архангельск, с. 78-85.

Калинин Д.А. 1998. Выплод рабочих у *Formica aquilonia* и метод его оценки. – Материалы X Всероссийского мирмекологического симп-ма. Муравьи и защита леса. – М., с. 260-262.

Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. 2007. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности. – Стратегия адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. – СПб., Изд-во СПб. ун-та., с. 107-192.

Сейма Ф.А. 2003. Сезонная динамика монодоминантных ассоциаций муравьев. – Успехи современной биологии, т. 123, № 3, с. 267-272.

Сейма Ф.А. 2008. Структура населения муравьев тайги. – Пермь, Пермский ГУ, 165 с.

Соловьев А.Н. 2005. Сезонные наблюдения в природе. – Киров, 96 с.

Фоменко В.Ю. 1991. Влияние экзогенных факторов на процесс расселения в комплексе северного лесного муравья. – Материалы IX Всесоюзного мирмекологического симп-ма. Муравьи и защита леса. – М., с. 69-71.

Шульц Г.И. 1981. Общая фенология. – Л., Наука, 188 с.

Brian M.V. 1957. Serial organization of brood in *Myrmica*. – *Insectes Soc.*, vol. 4, No. 3, pp. 178-190.

Feller J.Y. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. – *Oecologia*, vol. 78, pp. 69-76.

Frouz J., Finer L. 2007. Diurnal and seasonal fluctuation in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant population along a south – north gradient. – *Insectes Soc.*, vol. 54, issue 3, pp. 251-259.

Gösswald K. 1951. Die Rote Waldameise im Dünste der Waldhygiene. – Lüneburg, Kinau-Verlag, 160 p.

Gösswald K. 1990. Die Waldameise. Band 2. Die Waldameise in Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. – Wiesbaden, Aula-Verlag, 510 p.

Heinze J. 1993. Life histories of subarctic ants. – *Arctic*, vol. 46, No. 4, pp. 354-358.

Kirchner W. 1964. Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffespeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (*Formica*, Formicidae). – *Zool. Jahrb. Abt.*, vol. 71, No. 1, pp. 1-72.

Mordosov I.I. 2002. Yakutia brown bear foods. – *Intern. Bear News*, vol. 11, No. 2, pp. 6-7.

O'Neal J., Markin G.P. 1975. Brood development of the various castes of the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. – *Kansas Entomol. Soc.*, vol. 48, No. 2, pp. 152-159.

Otto D. 1962. Die rotten Waldameisen. – Wittenberg, 152 p.

Schmidt G.H. 1974. Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation in Waldameisenstaat. – *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. – Stuttgart, Wiss. Verlag, pp. 404-512.

Starr Ch. K. 2006. Steps toward a general theory of the colony cycle in social insects. – *Life cycles in social insects: behaviour, ecology and evolution*. – St. Petersburg univ. press, pp. 1-20.

Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. – *Naturwissenschaften*, vol. 87, pp. 476-486.

Truji K. 2006. Life history strategy and evolution of insect societies: age structure, spatial distribution and density dependence. – *Life cycles in social insects: behaviour, ecology and evolution*. – St. Petersburg univ. press, pp. 21-36.

References

Berman D.I., Alfimov A.V., Zhigul'skaya Z.A., Lejrikh A.N. 2007. *Zimovka i holodoustojchivost' murav'ev na severo-vostoke Azii* [Wintering and cold hardiness of ants in North-East of Asia]. Moscow, 264 p.

Burgov E.V. 2011. Vozdejstvie obligatnyh dominantov na *Formica cunicularia* [Influence of obligatory dominant on *Formica cunicularia*]. V kn.: *Povedenie, ekologiya i evolyuciya zhivotnyh, t. 2* [In the book: Behavior, ecology and evolution of animals, vol. 2]. Ryazan, pp. 52-61.

Grimal'sky V.I. 1975. Vliyanie medvedej na murav'ev roda *Formica* v Berezinskom zapovednike [The Influence of Bears on Ants of the *Formica* Genus in the Berezinsky Reserve]. *Materialy V Vsesoyuznogo myrmekologicheskogo simpoziuma. Murav'i i zashchita lesa* [Materials of V All-Union Myrmecological Symposium. Ants and forest protection]. Moscow, pp. 74-77.

Dlussky G.M. 1967. *Murav'i roda Formica* [Ants of the *Formica* genus]. Moscow, 214 p.

Dlussky G.M. 2001. Sezonnaya dinamika razvitiya semej *Formica candida* v izolirovannoj bolotnoj populyacii [Seasonal dynamics of *Formica Candida* families development in isolated marsh population]. *Materialy XI Vserossijskogo myrmekologicheskogo simpoziuma. Murav'i i zashchita lesa* [Materials of the XI All-Russian World Myrmecological Symposium. Ants and forest protection.]. Perm, pp. 69-71.

Dmitrienko V.K., Petrenko E.S. 1976. *Murav'i taezhnyh lesov Sibiri* [Ants of taiga forests of Siberia]. Novosibirsk, 220 p.

Dobrovolsky B.V. 1969. *Fenologiya nasekomyh* [Phenology of insects]. Moscow, 232 p.

Diachenko N.G. 2017. *Ryzhie lesnye murav'i Belovezhskoj pushchi* [Red wood ants of Belovezhskaya Pushcha]. Moscow, 128 p.

Zakharov A.A. 1991. *Organizaciya soobshchestv u murav'ev* [The organization of communities of ants]. Moscow, 278 p.

Zakharov A.A. 2009. Fenologicheskij kontrol' muravejnikov [Phenological control of anthills]. *Materialy XIII Vserossijskogo myrmekologicheskogo simpoziuma. Murav'i i zashchita lesa* [Materials of the XIII All-Russian Myrmecological Symposium. Ants and forest protection]. Nizhny Novgorod, pp. 260-262.

Zakharov A.A. 2015. *Murav'i lesnyh soobshchestv, ih zhizn' i rol' v lesu* [Ants of forest communities, their life and role in the forest]. Moscow, 404 p.

Zakharov A.A., Dlusskij G.M., Goryunov D.N. et al. 2013. *Monitoring murav'ev Formica* [Monitoring of *Formica* Ants]. Moscow, 99 p.

Zakharov A.A., Zakharov R.A. 2013. Vliyanie zoogenynyh i klimaticheskikh faktorov na godichnyj cikl zhizni muravejnika gruppy *Formica rufa* [Influence of zoogenetic and climatic factors on the annual cycle of anthill life in the *Formica rufa* group]. *Materialy XIV Vserossijskogo myrmekologicheskogo simpoziuma. Murav'i i zashchita lesa* [Materials of the XIV All-Russian World Myrmecological Symposium. Ants and forest protection]. Moscow, pp. 210-215.

Zakharov A.A., Zakharov R.A. 2014. Murav'i v usloviyah ekstremal'no zharkogo leta [Ants in the conditions of an extremely hot summer]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological Journal*, vol. 9, no. 3, pp. 92-105.

Zakharov A.A., Zakharov R.A., Fedoseeva E.B. 2015. Ispol'zovanie parametrov gnezda ryzhih lesnyh murav'ev v monitoringe muravejnikov [Use of parameters of the nest of red forest ants in the monitoring of anthills]. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem – Problems of Ecological Monitoring and Modeling of Ecosystems*, vol. 1, no. 1, pp. 68-90.

Zakharov R.A. 2008. Murav'i *Formica* (Formicidae) [Ants of *Formica* (Formicidae)]. *Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorij evropejskogo severa Rossii (na primere zapovednika «Pinezhskij»)*. [Components of ecosystems and biodiversity of karst territories of the European North of Russia (on the example of the reserve "Pinezhski")]. Arkhangelsk, pp. 261-272.

Zakharov R.A., Zakharov A.A. 2012. Monitoring kompleksa gnezd ryzhih lesnyh murav'ev «Krasnye gory» [Monitoring of a complex of nests of red forest ants "Red Mountains"]. *Trudy zapovednika «Pinezhskij»* [Works of the Pinezhsky Nature Reserve]. Arkhangelsk, pp. 78-85.

Kalinin D.A. 1998. Vyploд rabochih u *Formica aquilonia* i metod ego ocenki [Workers emergence in *Formica aquilonia* and the ways of its evaluation]. *Materialy X Vserossijskogo myrmekologicheskogo simpoziuma. Murav'i i zashchita lesa* [Materials of the X All-Russian Myrmecological Symposium. Ants and forest protection]. Moscow, pp. 260-262.

Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 2007. Sezonnnye cikly i strategii murav'ev: struktura, raznoobrazie i adaptivnye osobennosti [Ants Seasonal Cycles and Strategies: Structure, Diversity and Adaptive Features]. *Strategiya adaptacij nazemnykh chlenistonogih k neblagopriyatnym usloviyam sredy* [Strategy of adaptation of terrestrial arthropods to unfavorable environmental conditions]. St. Petersburg, pp. 107-192.

Sejma F.A. 2003. Sezonnaya dinamika monodominantnykh asociacij murav'ev [Seasonal dynamics of monodominant associations of ants]. *Uspekhi sovremennoj biologii – Advances in Modern Biology*, vol. 123, no. 3, pp. 267-272.

Sejma F.A. 2008. *Struktura naseleniya murav'ev tajgi* [Population structure of the ants of the taiga]. Perm, 165 p.

Solov'ev A.N. 2005. *Sezonnnye nablyudeniya v prirode* [Seasonal observations in nature]. Kirov, 96 p.

Fomenko V.Yu. 1991. Vliyanie ekzogennykh faktorov na process rasseleniya v komplekse severnogo lesnogo murav'ya [Influence of exogenous factors on the process of resettlement in the complex of the Northern forest ants]. *Materialy IX Vsesoyuzn. myrmekologicheskogo simpoziuma. Murav'i i zashchita lesa* [Materials of the IX All-Union Myrmecological Symposium. Ants and forest protection]. Moscow, pp. 69-71.

- Shul'c G.I. 1981. *Obshchaya fenologiya* [General phenology]. Leningrad, 188 p.
- Brian M.V. 1957. Serial organization of brood in *Myrmica*. – *Insectes Soc.*, vol. 4, No. 3, pp. 178-190.
- Feller J.Y. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. – *Oecologia*, vol. 78, pp. 69-76.
- Frouz J., Finer L. 2007. Diurnal and seasonal fluctuation in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant population along a south – north gradient. – *Insectes Soc.*, vol. 54, issue 3, pp. 251-259.
- Gösswald K. 1951. Die Rote Waldameise im Dünste der Waldhygiene. – Lüneburg, Kinau-Verlag, 160 p.
- Gösswald K. 1990. Die Waldameise. Band 2. Die Waldameise in Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. – Wiesbaden, Aula-Verlag, 510 p.
- Heinze J. 1993. Life histories of subarctic ants. – *Arctic*, vol. 46, No. 4, pp. 354-358.
- Kirchner W. 1964. Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffespeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (*Formica*, Formicidae). – *Zool. Jahrb. Abt.*, vol. 71, No. 1, pp. 1-72.
- Mordosov I.I. 2002. Yakutia brown bear foods. – *Intern. Bear News*, vol. 11, No. 2, pp. 6-7.
- O'Neal J., Markin G.P. 1975. Brood development or the various castes of the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. – *Kansas Entomol. Soc.*, vol. 48, No. 2, pp. 152-159.
- Otto D. 1962. Die rotten Waldameisen. – Wittenberg, 152 p.
- Schmidt G.H. 1974. Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation in Waldameisenstaat. – *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. – Stuttgart, Wiss. Verlag, pp. 404-512.
- Starr Ch. K. 2006. Steps toward a general theory of the colony cycle in social insects. – *Life cycles in social insects: behaviour, ecology and evolution*. – St. Petersburg univ. press, pp. 1-20.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. – *Naturwissenschaften*, vol. 87, pp. 476-486.
- Truji K. 2006. Life history strategy and evolution of insect societies: age structure, spatial distribution and density dependence. – *Life cycles in social insects: behaviour, ecology and evolution*. – St. Petersburg univ. press, pp. 21-36.

Статья поступила в редакцию: 24.01.2018 г.

После переработки: 28.05.2018 г.