

УДК 595.796

МИРМЕКОФИЛЬНЫЕ ЖУКИ В ПОСЕЛЕНИЯХ СЕВЕРНОГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ *Formica aquilonia* Yarrow (Hymenoptera, Formicidae)

© 2019 г. А. А. Захаров*, @, В. В. Янушев*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: ferda@bk.ru

Поступила в редакцию 04.03.2019 г.

После доработки 15.04.2019 г.

Принята к публикации 15.04.2019 г.

На модельных комплексах муравейников *Formica aquilonia* Yarrow в мирмекологическом заказнике “Верхняя Клязьма” в 2004–2009 гг. обследованы состав и характер распределения обитающих в поселениях муравьев жесткокрылых насекомых (Coleoptera), относящихся к 75 видам 16 семейств, наиболее многочисленными из которых оказались представители семейств Ptiliidae (977 экз.) и Staphylinidae (504 экз.). Предположено, что мирмекофильные жуки не имеют жесткой привязанности к определенным частям гнезда или конкретному гнезду и мигрируют в них и между ними в поисках оптимальных условий. Показано, что наличие этих условий зависит от состояния муравейника и состава гнездового материала, а фаунистическое сходство Coleoptera оказывается выше в группах муравейников, связанных обменами особями или сохраняющих родство после миграционных процессов в недавнем прошлом.

DOI: 10.1134/S000233291905014X

Муравейники служат убежищем для многих представителей мезофауны – насекомых и других беспозвоночных, находящихся в них благоприятные условия существования. Значительная часть связанных с муравьями беспозвоночных практически не встречается вне муравейников – это облигатные мирмекофилы, тесно связанные с муравьями в течение всей или большей части своей жизни. Имеется также большая группа беспозвоночных, которые охотно поселяются в гнездах муравьев, но могут длительное время существовать и вне муравейников (факультативные мирмекофилы).

Среди насекомых по числу видов-мирмекофилов наиболее представительны жуки, перепончатокрылые, клопы, двукрылые. С обитающими в их гнездах представителями мезофауны у муравьев складываются разнообразные и сложные отношения, которые могут носить индивидуализированный характер (Wasmann, 1894; Кнауэр, 1910), – от враждебного (синехтрия) и безразличного (синойкия) до активного ухаживания (симфилия). Часть мирмекофилов используют муравейники лишь как убежища, другие подъедают остатки муравьиной пищи, третьи питаются расплодом муравьев. В гнездовом валу старых муравейников и в нижней части покровного слоя купола поселя-

ются потребители растительных остатков, являющиеся факультативными мирмекофилами.

Несмотря на несомненное теоретическое и технологическое значение исследований симбиотических связей муравьев и мирмекофилов для понимания принципов их коэволюции и специфики решения синэкологических задач в мире насекомых, интерес к данной проблематике во второй половине XX в. существенно снизился. Тем не менее публикации (обзоры) о мирмекофилах регулярно появлялись в мирмекологических монографиях и сборниках (Длусский, 1967; Gösswald, 1985; Geiselhardt *et al.*, 2007).

Современные исследования мирмекофильных Coleoptera носят в основном фрагментарный характер. Среди них можно отметить результаты (Päivinen *et al.*, 2002, 2004), которые подтвердили три гипотезы о влиянии свойств гнезд *Formica aquilonia* на население жуков-мирмекофилов: гипотезу концентрации ресурсов (на участках с высокой плотностью ресурса больше численность видов, связанных с этими ресурсами), гипотезу обилия ресурса (при обилии ресурса растет число видов), гипотезу размера ресурса (большой ресурс – гнездо заселяется большим числом видов). В последние годы эколого-фаунистическое изучение жесткокрылых-мирмекофилов проводится

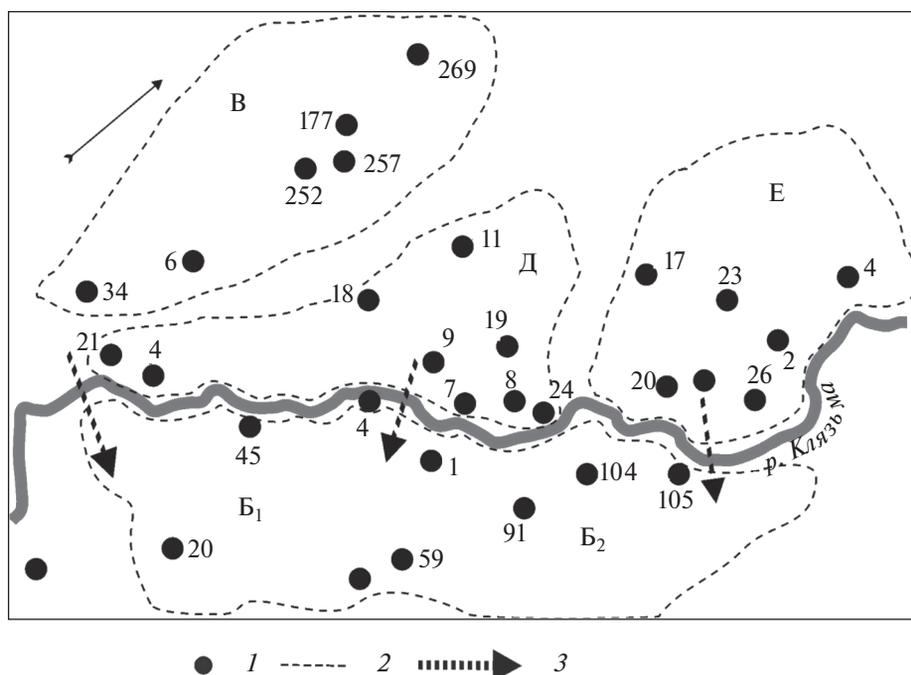


Рис. 1. Полигон “Клязьма” изучения распределения жуков-мирмекофилов на территории мирмекологического заказника “Верхняя Клязьма” (Московская обл., 2004–2009 гг.). 1 – модельные гнезда *Formica aquilonia*, 2 – исторические границы комплексов муравейников *F. aquilonia*, 3 – основные направления миграционных потоков муравьев при переселении с западного берега р. Клязьмы. Б₁, Б₂, В, Д, Е – индексы комплексов муравейников (нанесены только гнезда, из которых были взяты пробы на мирмекофилов).

в Республике Беларусь (Солодовников, Плискевич, 2013; Плискевич, 2016).

Нами исследована специфика пространственной структуры населения жуков-мирмекофилов в комплексах гнезд *F. aquilonia* Yagrow. Выбор именно этого вида муравьев обусловлен двумя основными факторами: во-первых, *F. aquilonia* относится к числу наиболее распространенных транспалеарктических лесных муравьев, во-вторых, мы располагали комплексами муравейников *F. aquilonia* с прослеженной десятилетиями историей их развития (они находятся в режиме мониторинга с 1967–1968 гг.). Это позволяет трактовать результаты, опираясь на реальные процессы миграций и связей в поселении муравьев. Миграционные потоки формировались при передислокации муравьев из ставших непригодными для их обитания участков леса.

Цель работы – изучение встречаемости связанных с муравейниками жесткокрылых по годам и локалитетам, характера распределения мирмекофилов внутри гнезда, влияния состояния гнезд на сообщества жуков в муравейниках, а также межгнездовых связей и организованных миграций муравьев на распределение мирмекофилов в пределах метакомплекса *F. aquilonia*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в мирмекологическом заказнике “Верхняя Клязьма” (территория бывшего Солнечногорского опытно-показательного леспромхоза, Московская обл.) в 2004–2009 гг. (Захаров, Янушев, 2008). На территории заказника выбран полигон (850 × 550 м), вытянутый вдоль р. Клязьмы. По обоим речным берегам расположены пять комплексов муравейников *F. aquilonia*, три из которых (В, Д и Е на рис. 1) существуют с 1960-х гг., а два (Б₁ и Б₂) были сформированы на высоком берегу реки в 1980-е гг. переселенцами из первых трех комплексов (Захаров, 2015). В год завершения сбора полевого материала (2009) комплексы включали в себя ~140 жилых гнезд. Комплексы расположены в спелых ельниках по пойме р. Клязьмы, на террасах и склонах. Общая характеристика поселений данного вида в заказнике приведена в опубликованных ранее работах (Захаров, 2003, 2015). На рис. 1 нанесены только те гнезда, которые использованы в данной работе.

Учитываемые признаки гнезд: диаметр наземного купола (*d*), диаметр гнездового вала (*D*), высота купола (*h*), общая высота гнезда (*H*), форма купола, гнездовой материал, растительность на гнезде. Учитывали расположение гнезд на ландшафтном профиле, тип леса и другие характери-

Таблица 1. Распределение модельных гнезд по группам и категориям состояния на полигоне “Клязьма” (2004–2009 гг.)

Элемент рельефа	Категории состояния гнезд			Всего гнезд
	А	В	С	
Пойма	Е-4 (2) Е-26 (1) Д-19 (1) Д-24 (1)	Е-20 (5) Б-4 (4) Д-18 (2) Д-21 (3)	Е-19 (1) Д-2 (1) Д-4 (1) Д-8 (1)	12
Терраса	Д-9 (1) Е-2 (1) Е-33 (2) –	Б-45 (4) Б-105 (2) Б-104 (1) Д-7 (1)	Б-1 (1) Е-17 (3) Д-34 (1) –	10
Склон	Б-20 (1) Б-91 (1) Д-11 (1) В-257 (1)	Б-30 (3) Б-59 (2) В-6 (2) –	В-177 (1) В-252 (1) В-269 (1) С-2 (1)	11
Всего гнезд	11	11	11	33

Примечание. В скобках – число проб из гнезда за весь период, “–” – отсутствие гнезда.

стики биотопов. Для оценки состояния муравейников использовали три категории (Захаров, 2015): **А** – активные растущие гнезда; **В** – активные, но прекратившие рост, с признаками ослабления гнезда; **С** – деградировавшие муравейники. В качестве модельных для взятия проб были выбраны гнезда средних размеров ($d = 100–120$ см, $H = 50–60$ см). Для обеспечения сопоставимости данных разных лет и сроков взятия проб, из части гнезд были взяты повторные пробы (от 2 до 5 раз). Период взятия проб – июнь–сентябрь. Распределение модельных муравейников по категориям состояния и ландшафтным элементам приведено в табл. 1.

Методика взятия проб. Из каждого модельного гнезда брали девять проб гнездового материала (200 мл каждая): по четыре (по сторонам света) из гнездового вала и покровного слоя купола и одну из внутреннего конуса. Пробы из одного гнезда составляли одну комплексную пробу. Из просеянного материала проб проводилась ручная выборка насекомых – сожителей муравьев. После разборки проб гнездовой материал сразу же возвращали на исходное место. Из рассмотрения были исключены некоторые жуки – облигатные мирмекофилы: *Lomechusoides* Tottenham (= *Lomechusa* Gravenhorst), *Lomechusa* Gravenhorst (= *Atemeles* Dillwyn), *Clytra quadripunctatus* L., *Potosia metallica* Herbst и другие, для корректных оценок численности которых требуются специализированные методы учета.

При определении экологического статуса жесткокрылых были использованы принятые

классификации (Wasmann, 1894; Длусский, 1967) и источники по фауне и экологии жесткокрылых Подмосковья (Тихомирова, 1982; Семенов, 2007; и др.). При определении собранного материала не-оценимую помощь оказали специалисты В.Б. Семенов, Н.Б. Никитский, С.И. Головач, А.А. Шилейко, которым авторы выражают искреннюю признательность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в 56 комплексных (504 одинарных) пробах из 33 гнезд было собрано 1822 экземпляра связанных с муравейниками жуков 75 видов из 16 семейств. Наиболее многочисленными среди них оказались Ptiliidae, Staphylinidae, Lathridiidae, Scydmaenidae, Histeridae, Monotomidae, Cantharidae, Cryptophagidae (табл. 2). Все эти семейства включают в себя виды-мирмекофилы, которые дали основную массу находок. Общее число видов-мирмекофилов – 32 (17 видов Staphylinidae и 15 видов из остальных семейств). На видовом уровне максимальна численность *Ptenidium formicetorum* (>800 экз.), среди других Ptiliidae отмечена умеренная численность *Acrotrichis montandonii* (47), а также *Atheta talpa* – 78, *Gyrochypnus atratus* – 59 (Staphylinidae); *Corticaria longicollis* – 96 (Lathridiidae); *Dendrophilus pygmaeus* – 63 (Histeridae); *Monotoma angusticollis* – 44 (Monotomidae); *Euconnus maklinii* – 38 (Scydmaenidae). Среди остальных видов жуков, не связанных облигатно с гнездами *Formica*, отмечена значительная численность стафилинид (*Atheta myrmecobia* – 52 и *A. fungi* – 37 экз.). Среди жуков – обитателей му-

Таблица 2. Численность жуков по семействам в родственных группах гнезд (I, II, III, IVa, IVb)

Семейство	I (N = 9)		II (N = 4)		III (N = 19)		IVa (N = 10)		IVb (N = 14)		Всего экз.
	Σ	Xmd	Σ	Xmd	Σ	Xmd	Σ	Xmd	Σ	Xmd	
Staphylinidae	134	14.89	17	4.25	195	10.26	76	7.60	82	5.86	504
Scydmaenidae	2	0.22	7	1.75	23	1.21	5	0.50	20	1.43	57
Ptiliidae	100	11.11	12	3	368	19.37	119	11.90	395	28.21	994
Histeridae	5	0.56	1	0.25	22	1.16	12	1.20	11	0.79	51
Leiodidae	2	0.22	—	—	1	0.05	1	0.10	1	0.07	5
Clambidae	1	0.11	—	—	3	0.16	1	0.10	4	0.29	9
Scirtidae	—	—	2	0.5	1	0.05	—	—	1	0.07	4
Lathridiidae	9	1	—	—	20	1.05	46	4.60	13	0.93	88
Endomychidae	2	0.22	1	0.25	—	—	1	0.10	1	0.07	5
Cryptophagidae	4	0.44	—	—	5	0.26	2	0.20	8	0.57	19
Cantharidae	2	0.22	3	0.75	7	0.37	6	0.60	3	0.21	21
Monotomidae	2	0.22	—	—	36	1.89	1	0.10	9	0.64	48
Silvanidae	1	0.11	—	—	1	0.05	3	0.30	—	—	5
Sphindidae	—	—	—	—	1	0.05	1	0.10	1	0.07	3
Scaphidiidae	—	—	1	0.25	2	0.22	1	0.10	—	—	4
Corylophidae	—	—	—	—	1	0.05	1	0.10	3	0.21	5
Всего	264	29.33	44	11.00	686	36.20	276	27.6	552	39.42	1822

Примечание. N – число проб, Σ – число особей из гнезд данной группы, Xmd – среднее число особей на 1 пробу. “—” – отсутствие семейства.

равейников *F. aquilonia* – наибольшим видовым разнообразием отличаются Staphylinidae, представленные 43 видами (57% общего числа видов). На долю остальных Coleoptera приходится лишь 32 вида; самое многочисленное семейство Ptiliidae представлено 4 видами (5%).

Встречаемость по годам и локалитетам. Численность и состав сожителей, населяющих муравейники *F. aquilonia*, отличаются непостоянством, что обусловлено биологией самих насекомых, характеристиками заселяемых ими муравейников и состоянием последних, а также сроками учета (Плискевич, 2016) и погодными условиями конкретных лет. Встречаемость видов жесткокрылых по годам учета и выраженное в баллах их обилие в гнездах приведены в табл. 3. Большая часть видов относится к числу устойчивых элементов сообществ насекомых в гнездах *F. aquilonia* и встречается ежегодно или хотя бы в 3–4 года из 5 лет наблюдений (табл. 4). При этом большинство немирмекофильных жуков отмечены в гнездах лишь в 1–2 сезонах, и можно предположить, что их встречаемость связана с погодными условиями. Вместе с тем некоторых подстилочных Staphylinidae (*A. fungi*, *Othius subuliformis*, *Sepedophilus pedicularis*,

Geostiba circellaris) почти ежегодно находили как в куполе, так и в материале вала муравейников.

Распределение жуков по функциональным частям муравейника. Здесь можно было бы ожидать отражение экологических привязанностей видов: мирмекофилы тяготеют к внутреннему конусу и/или к покровному слою купола, мицетофаги обычны во всех частях гнезда, включая вал, а большинство подстилочных видов тяготеют к гнездовому валу. Однако оказалось, что обитающие в муравейниках жуки осуществляют активные миграции (зачастую вместе с хозяевами) – как горизонтальные, так и вертикальные, которые определяются, видимо, составом строительного материала и уровнем его влажности. Распределение жуков нестабильно и подвержено ситуационным колебаниям, по крайней мере вертикальные миграции жуков в системе покровный слой–гнездовой вал определяются влажностью гнездового материала. Приуроченность симбионтов к определенным сторонам света также определяется температурой и влажностью гнездового материала. В повторных пробах из одних и тех же гнезд (Е-20 – 5 повторностей; Б-4 и Б-45 – по 4 повторности) значения индекса попарного фаунистического сходства (индекс

Таблица 3. Coleoptera (imago) из муравейников *Formica aquilonia*. Полигон “Клязьма”, учеты 2004–2009 гг.

Таксоны	ЭГ	ТП	Встречаемость по годам					ЧЛ	ИО
			2004	2006	2007	2008	2009		
Staphylinidae									
<i>Quedius brevis</i> Erichson	мф	зооф	1	1	1	1	1	5	5
<i>Q. limbatus</i> Heer	пдст	зооф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Q. lucidulus</i> Erichson	пдст	зооф	0	0	1	0	0	1	1
<i>Xantholinus tricolor</i> F.	мф-фк	зспф	1	1	1	1	0	4	4
<i>X. laevigatus</i> F.	пдст.	зспф	0	1	1	0	0	3	3
<i>Gyrophypnus atratus</i> Heer	мф	зооф	1	3	3	3	2	5	12
<i>Othius subuliformis</i> Stephens	пдст	зспф	1	1	1	3	0	4	6
<i>Leptacinus formicetorum</i> Märkel	мф	зспф	1	1	1	3	0	4	6
<i>Rugilus rufipes</i> Germar	мцб	мцф	1	1	1	2	0	4	5
<i>Megathrus depressus</i> Pk.	мцб	мцф	1	1	0	0	0	2	2
<i>Sepedophilus immaculatus</i> (Steph.)	пдст	мцф	0	1	1	0	0	2	2
<i>S. littoreus</i> L.	пдст	мцф	1	1	0	0	0	2	2
<i>S. pedicularius</i> Grav.	пдст	мцф	2	1	1	2	2	5	8
<i>S. constans</i> Grav.	мцб	мцф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Thiasophila angulata</i> (Erichson)	мф	зспф	1	1	1	1	0	4	4
<i>Lyprocorrhe anceps</i> (Erichson)	мцб	зооф	0	1	1	1	1	4	4
<i>Lordithon thoracicus</i> F.	мцб	мцф	1	1	0	0	0	2	2
<i>Placusa tachyporoides</i> (Walt)	ксиб	мцф	0	1	1	1	0	3	3
<i>Gyrophaeana gentilis</i> Erichson	мцб	смцф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Geostiba circellaris</i> Grav.	пдст	зспф	1	1	2	3	0	4	7
<i>Oligota pusillima</i> Grav.	пдст	спф	1	1	0	0	0	2	2
<i>Oxypoda formiceticola</i> Märkel	мф	зспф	1	1	1	2	0	4	5
<i>O. haemorrhoea</i> Mannerheim	мф	зспф	2	1	0	1	0	3	4
<i>O. acuminata</i> Stephens	пдст	спф	0	0	1	3	0	2	4
<i>O. annularis</i> Mannerheim	пдст	спф	0	0	1	0	0	1	1
<i>Atheta boreella</i> Brundin	мф-фк	мцф	1	0	0	0	0	1	1
<i>A. celata</i> Erichson	мф-фк	смцф	1	1	0	0	0	2	2
<i>A. flavipes</i> Grav.	мф	зспф	1	1	1	2	0	4	5
<i>A. fungi</i> Grav.	пдст	мцф	3	1	1	2	0	4	7
<i>A. myrmecobia</i> Kraatz	мф-фк	зспф	3	1	1	3	2	5	10
<i>A. sodalis</i> Erichson	пдст	мцф	1	1	0	1	0	3	3
<i>A. talpa</i> Heer	мф	зспф	3	1	1	3	1	5	9
<i>A. crassicornis</i> F.	мцб	мцф	1	1	1	1	0	4	4
<i>Autalia longicornis</i> Scheerpeltz	пдст	мцф	0	1	1	1	0	3	3
<i>Bolitobius formosus</i> F.	пдст	спф	0	0	1	0	1	2	2
<i>Dinaraea aequata</i> Erichson	мцб	мцф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Ischnosoma splendidum</i> Grav.	пдст	спф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Stenus aterrimus</i> Erichson	мф-фк	спф	0	0	0	1	0	1	1
<i>Tachinus laticollis</i> Grav.	пдст	смцф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Zyras humeralis</i> Grav.	мф	зооф	1	1	1	1	0	4	4
<i>Trimium brevicorne</i> Reichenbach	мф-фк	мцф	0	1	1	3	0	3	5
<i>Euplectus karstenii</i> Reichenbach	мф	зооф	0	0	1	2	2	3	5
<i>E. punctatus</i> Reichenbach	мф	зооф	0	0	1	1	0	2	2
Видов за год (Staphylinidae)			23	35	34	26	8	—	—
Баллов за год (Staphylinidae)			32	37	37	48	12	—	—
Scaphidiidae									
<i>Scaphisoma inopinatum</i> Löbl.	мцб	мцф	0	0	1	1	0	2	2
Corylophidae									
<i>Sericoderus lateralis</i> Gyll.	мцб	мцф	0	0	1	0	0	1	1
<i>Cerylon histeroides</i> (F.)	мцб	мцф	1	0	1	2	0	3	4

Таблица 3. Окончание

Таксоны	ЭГ	ТП	Встречаемость по годам					ЧЛ	ИО
			2004	2006	2007	2008	2009		
Scydmaenidae									
<i>Scydmorephes minutus</i> (Chaud)	мф-фк	зспф	1	1	1	0	0	3	3
<i>Stenichnus collaris</i> (Müller, Kunze)	пдст	спф	1	1	0	1	2	4	5
<i>S. bicolor</i> (Müller, Kunze)	ксиб	зспф	0	1	1	1	0	3	3
<i>Neuraphes elongatulus</i> Müller, Kunze	ксиб	ксиф	1	1	0	1	0	3	3
<i>Euconnus claviger</i> (Müller, Kunze)	мф	зспф	1	0	0	0	0	2	2
<i>E. maeklinii</i> (Müller, Kunze)	мф	спф	1	1	3	2	2	5	9
<i>Scydmaenus hellwigii</i> (Herbst)	мф	спф	0	0	1	2	0	2	3
Ptiliidae									
<i>Acrotrichis montandonii</i> (Allibert)	мф	смцф	3	3	3	1	0	4	10
<i>Ptenidium formicetorum</i> Kraatz	мф	смцф	3	3	3	3	3	5	15
<i>Ptilium myrmecophilum</i> Allibert	мф	смцф	0	1	1	2	3	4	7
<i>Pteryx suturalis</i> Heer	ксиб	смцф	0	0	1	1	1	3	3
Histeridae									
<i>Dendrophilus pygmaeus</i> L.	мф	зспф	1	1	3	3	3	5	11
Leiodidae									
<i>Apocatops nigrita</i> (Erichson)	пдст	спф	2	1	0	0	0	2	3
Clambidae									
<i>Clambus gibbulus</i> Le Conte	пдст	мцф	0	0	1	0	0	1	1
Scirtidae									
<i>Cyphon ruficeps</i> Stephens	мф	спф	1	0	0	1	0	2	2
Cantharidae									
<i>Malthodes brevicollis</i> Pk.	пдст	спф	1	1	0	1	1	4	4
Lathridiidae									
<i>Corticaria longicollis</i> (Zettersstedt)	мф-фк	смцф	3	3	3	2	0	4	11
<i>C. obfusate</i> (Mannerheim)	пдст	спф	0	1	1	0	0	2	2
<i>Corticarina similata</i> (Gyll.)	пдст	спф	1	0	1	0	0	2	2
<i>Stephostethus angusticollis</i> Gyll.	мцб	мцф	0	1	0	0	0	1	1
Endomychidae									
<i>Mycetina cruciata</i> (Schaller)	ксиб	смцф	1	0	0	0	0	1	1
Cryptophagidae									
<i>Micrambe abietis</i> (Pk.)	мф-фк	смцф	3	1	1	2	2	5	9
<i>Spavius glaber</i> Gyll.	мф	смцф	1	0	1	0	1	3	3
<i>Atomaria apicalis</i> (Schönherr)	пдст	спф	0	0	1	1	1	3	3
Monotomidae									
<i>Monotoma angusticollis</i> Gyll.	мф	зспф	3	1	3	2	1	5	10
<i>Monotoma conicicollis</i> Aubé	мф	спф	0	0	1	1	0	2	2
<i>Rhizophagus dispar</i> Pk.	мф-фк	смцф	0	1	1	1	0	3	3
Silvanidae									
<i>Silvanoprus fagi</i> Guerin	мцб	мцф	1	0	0	0	0	1	1
Sphindidae									
<i>Arpidiphorus orbiculatus</i> Gyll.	мцб	мцф	1	0	0	0	0	1	1
Видов за год (кроме Staphylinidae)			20	17	22	21	11		
Баллов за год (кроме Staphylinidae)			31	23	34	32	20		

Примечание. Экологические группы (ЭГ, локализация): мф – мирмекофил, мф-фк – мирмекофил факультативный, мцб – мицетобионт, ксиб – ксилобионт, пдст – обитатель подстилки. Тип питания (ТП): зооф – зоофаг, зспф – зоосапрофаг, спф – сапрофаг, смцф – сапромицетофаг, мцф – мицетофаг, дтф – детритофаг, ксиф – ксилофаг. Баллы встречаемости видов по годам: 0 – в данном году вид отсутствует; 1 – единичные находки в отдельных пробах; 2 – регулярные находки при низком обилии (1–2 экз.) особей в гнезде; 3 – вид найден более чем в 70% гнезд (проб) при численности ≥ 3 экз. в пробе; ИО – индекс обилия (сумма баллов встречаемости), ЧЛ – число лет встречи.

Таблица 4. Распределение жесткокрылых в муравейниках *Formica aquilonia* по классам встречаемости и группам видового обилия

Параметры	Класс/группа	Число видов по таксонам	
		Staphylinidae	прочие Coleoptera
Классы встречаемости (число лет регистрации видов в гнездах муравьев (из 5 лет))	1	4	6
	2	14	8
	3	6	9
	4	12	6
	5	7	3
Всего видов		43	32
Группы обилия (сумма баллов обилия вида за весь период учетов – по табл. 3, 4)	1–2	17	12
	3–4	14	19
	5–7	8	4
	8–10	3	4
	11–15	1	3
Всего видов		43	32

Таблица 5. Средние характеристики населения жуков муравейников *Formica aquilonia* разных категорий состояния. Полигон “Клязьма”, учеты 2004–2009 гг.

Характеристики по данным учетов (на гнездо)	Категории состояния муравейников		
	А	В	С
Экз. жуков, среднее число	24.29 ± 6.37	26.05 ± 4.41	20.50 ± 6.82
Видов жуков, среднее число	8.15 ± 1.31	8.73 ± 1.92	7.16 ± 1.45
Видов Staphylinidae	2.86	4.27	2.33
Других видов Coleoptera	5.29	4.46	4.83
Доля видов Staphylinidae*	0.35	0.49	0.34
Доля видов мирмекофилов*	0.74	0.72	0.67

Примечание. * – среднего числа видов всех Coleoptera в гнезде.

Жаккара, K_s) между пробами из одного гнезда оказались ниже таковых между соседними муравейниками.

Связь населения мирмекофилов с состоянием гнезда. Категории состояния муравейников существенно влияли на численность и особенности состава жуков (табл. 5). В старых и малоактивных гнездах соотношение Staphylinidae/другие Coleoptera сдвигается в пользу последних. Наиболее богатыми видами оказываются гнезда категории В, предоставляющие наиболее разнообразные условия обитания и имеющие многочисленное население муравьев, обеспечивающее пищу различных по своей трофике симбионтов. В гнездах категории С доля облигатных мирмекофилов резко уменьшается: по мере деградации муравейника хвоя покровного слоя по своему качеству постепенно прибли-

жается к многолетней подстилке. Поэтому гнездо покидают сначала облигатные, а затем и факультативные мирмекофилы. Staphylinidae острее реагируют на ухудшение условий и покидают угасающие гнезда раньше других Coleoptera.

Значение межгнездовых связей и массовых миграций муравьев. Выявлена определенная тенденция формирования сходных пулов видов-мирмекофилов в гнездах, имеющих устойчивые обменные связи в настоящее время или имевших таковые в недавнем прошлом. Такие связи отмечены в возникавших после кабаньих поломок объединениях поврежденных гнезд (квазиколониях) и при формировании вторичных комплексов. Оценка значимости межгнездовых обменов проведена по распределениям показателей попарного фаунистического сходства (K_s) для 23 му-

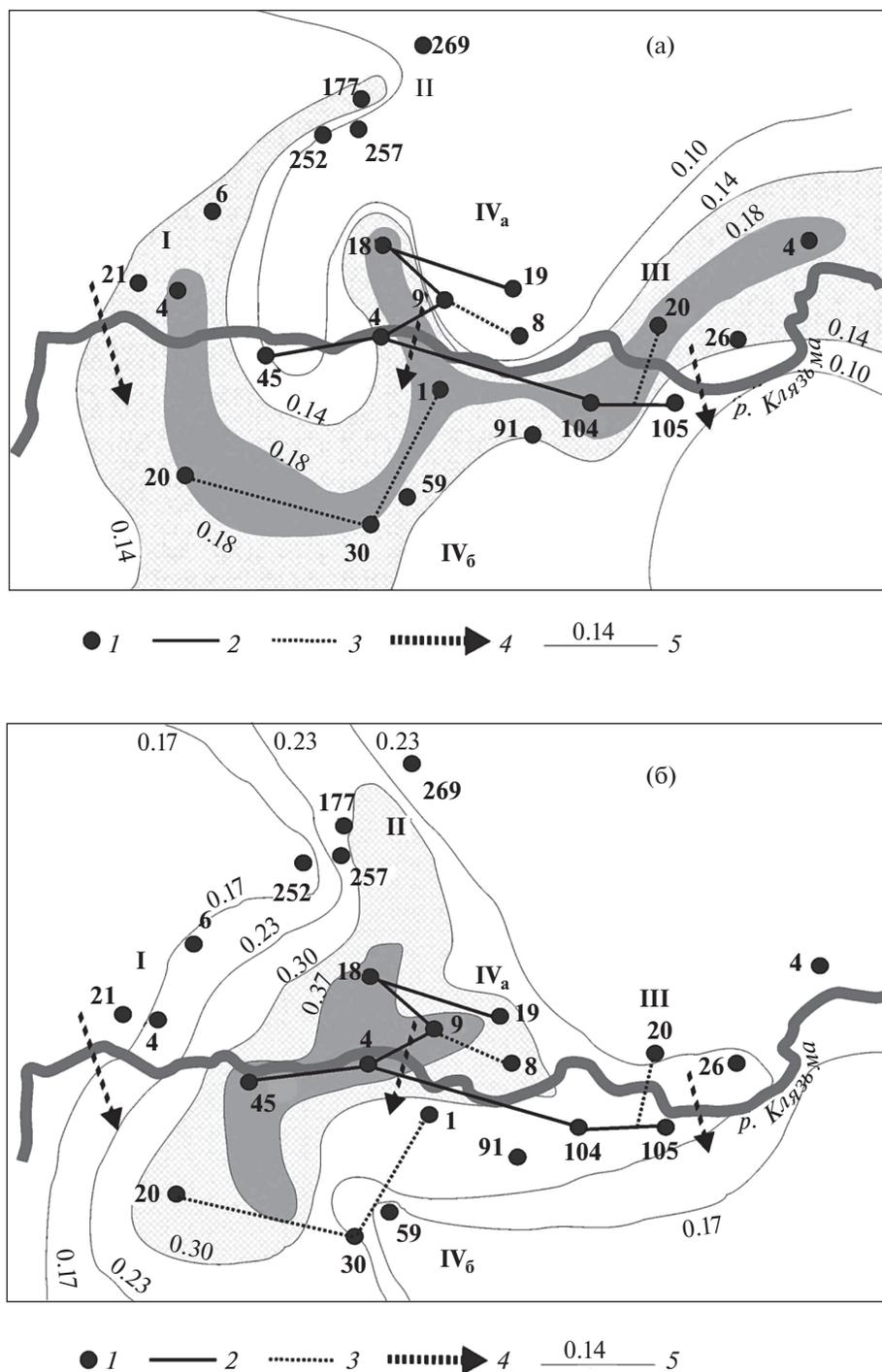


Рис. 2. Сопряженность зон высокого фаунистического сходства (индекс Жаккара, K_s) жуков Staphylinidae (а) и других семейств Coleoptera (б) и обменно-миграционных потоков в поселении *Formica aquilonia*. Полигон “Клязьма” (по данным 2004–2007 гг.). 1 – модельные гнезда *F. aquilonia*. Обменные дороги между муравейниками в 2002–2005 гг.: 2 – устойчивые, 3 – периодические. 4 – основные направления миграционных потоков муравьев при переселении с западного берега, 5 – изолинии равных значений K_s , I–IV_a, IV₆ – родственные группы муравейников.

равейников, исследованных в 2004–2007 гг. На рис. 2а показана сопряженность зон высокого фаунистического сходства жуков Staphylinidae и межгнездовых связей. Зоны ложатся на векторы

переселения муравьев через р. Клязьму и схемы обменных дорог, действовавших в 2002–2007 гг. Общие векторы расселения муравьев пролегли в эти годы вдоль р. Клязьмы по обоим ее берегам,

что четко отражено в цепях наиболее высоких значений K_s . Аналогичная схема для других Coleoptera приведена на рис. 2а. Значения K_s на рис. 2б вдвое больше такового на рис. 2а, а попарные значения K_s для гнезд группы IV равны или близки к единице. Но общее видовое разнообразие Staphylinidae существенно выше (43 вида против 32 у других Coleoptera), что позволяет получить на примере этого семейства более подробную и наглядную картину.

Ранее специальным генетико-популяционным исследованием совместно с коллегами из университета Упсала (Финляндия) была получена матрица генетического сходства по митохондриальной ДНК для мирмекологического заказника “Верхняя Клязьма”. Было показано, что высокий уровень родства муравьев группы *Formica rufa* из соседствующих комплексов гнезд напрямую связан с обменами особями и массовыми миграциями в популяциях муравьев, а не с переносом генетического материала в период вылета репродуктивных особей (Mäki-Petäys *et al.*, 2005). Данная работа была по сути первым исследованием муравьев, где результаты генетического анализа имели реальную популяционно-структурную и историческую основу. Теперь же мы получили данные, показывающие, что такие обмены (миграции) влияют и на распределение заселяющих гнезда мирмекофилов, определяя состав связанных с муравьями сообществ насекомых.

Обобщая данные полученных материалов и долгосрочных наблюдений, мы выдвигаем гипотезу, строгая проверка которой не могла быть выполнена в рамках настоящей работы. Мы предполагаем, что состоящее из многих гнезд поселение *F. aquilonia* воспринимается мирмекофильными Coleoptera как некий архипелаг локальных биотопов. При этом жесткой привязанности к определенным частям гнезда или к конкретному гнезду у них нет. В поисках оптимальных условий мирмекофилы свободно перемещаются внутри гнезд и между ними, используя в последнем случае обменные дороги и миграционные потоки. Мирмекофилы целенаправленно ищут муравейники и обычно сами проникают в гнезда (Gösswald, 1978; Cammaerts *et al.*, 1990). Показательно, что в гнездах категории С доля облигатных мирмекофилов резко уменьшается. Это происходит в результате их переселения из угасающих гнезд в активные муравейники категорий А и В.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 03-04-49063, 06-04-48958).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 1967. 236 с.
- Захаров А.А. Видовая специфика внутривидовых структур у рыжих лесных муравьев // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 257–266.
- Захаров А.А. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: КМК, 2015. 404 с.
- Захаров А.А., Янушев В.В. Мирмекофильные жуки в поселении муравьев *Formica aquilonia* // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XV Всерос. совещания. М.: КМК, 2008. С. 235–236.
- Кнауэр Ф. Муравьи. СПб.: Изд. Брокгауз–Ефронь, 1910. 189 с.
- Плискевич Е.С. Мирмекофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) – сожители муравьев рода *Formica* Белорусского поозерья // Вестн. БелГУ. 2016. Сер. 2. № 2. С. 60–66.
- Семенов В.Б. Стафилиниды подсемейства Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) Московской области. Ч. 1. Трибы Deinopsini–Athetini // Эверосмания. Энтомолог. исследования в России и соседних регионах. 2007. Вып. 11–12. С. 24–52.
- Солодовников И.А., Плискевич Е.С. Мирмекофильные жесткокрылые в муравейниках группы *Formica rufa* на территории Белорусского поозерья // Муравьи и защита леса. Матер. XIV Всерос. мирмекол. симпоз. М.: КМК, 2013. С. 205–209.
- Тихомирова А.Л. Фауна и экология стафилинид (Coleoptera: Staphylinidae) Подмоскovie // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 201–222.
- Cammaerts R., Dattrain C., Cammaerts M.-C. Host trail following by the myrmecophilous beetle *Edaphopausus favieri* (Feirmaire) (Carabidae, Paussinae) // Insect. Sociaux. 1990. V. 37. № 3. P. 200–2011.
- Geiselhardt S.F., Peschke K., Nagel P. A review of myrmecophily in ant nest beetles (Coleoptera: Carabidae: Paussinae): linking early observations with recent findings // Naturwissenschaften. 2007. Bd 94. S. 871–894.
- Gösswald K. Organisation und Leben der Ameisen. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, 1985. 355 S.
- Mäki-Petäys H., Zakharov A., Viljakainen L., Corander J., Pamilo P. Genetic changes associated to declining populations of *Formica* ants in fragmented forest landscape // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 733–742.
- Päivinen J., Ahlroth P., Kaitala V. Ant-associated beetles of Fennoscandia and Denmark // Entomol. Fennica. 2002. V. 13. P. 20–40.
- Päivinen J., Ahlroth P., Kaitala V., Suhonen J. Species richness, abundance and distribution of myrmecophilous beetles in nests of *Formica aquilonia* ants // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 447–454.
- Wasmann E. Kritische Verzeichniss der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin: Felix L. Dames, 1894. 262 S.

Myrmecophilous Beetles in Settlements of the Red Wood ant *Formica aquilonia* Yarrow (Hymenoptera, Formicidae)

A. A. Zakharov^{1, #} and V. V. Yanushev¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

[#]*e-mail: ferda@bk.ru*

In model anthill complexes of the “Verkhnyaya Klyazma” Myrmecological Reserve, Moscow Region, composition and distribution patterns of beetles living inside the mounds of *F. aquilonia* were monitored in 2004–2009. Altogether, 1822 beetle specimens were collected, belonging to 75 species and 16 families. The most abundant were Ptiliidae (994 inds.) and Staphylinidae (504 inds.). In terms of species richness, Staphylinidae was the leading family: 43 species (57%). Among the proper myrmecophiles, 17 species belonged to Staphylinidae and 15 to other Coleoptera families. Patterns of Coleoptera populations in the mounds depend on anthill condition, topographic position (floodplain, river terrace, slope), and composition of the nest material. Faunistic similarity of Coleoptera appears to be higher in anthill groups interconnected through individual ant exchanges or retaining kinship after migratory processes in the recent past.