

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2023.39.181-188>

УДК 595.796(477)

Радченко О.Г.

ТАКСОНОМІЧНА ТА ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА МІРМЕКОКОМПЛЕКСІВ У ЛІСАХ ВОЛИНСЬКОГО ПОЛІССЯ (УКРАЇНА) ТА ЇЇ ЗМІНИ В ПРОЦЕСІ ВІДНОВЛЕННЯ ЛІСУ НА ВИРУБКАХ

У Волинському Поліссі знайдено 57 видів мурашок, з яких на обраних модельних лісових ділянках виявлено 34. Проаналізовано зміни в екологічній та таксономічній структурі мірмекофауни на 2-, 7- та 17-річній вирубках. Відразу після вирубування дерев і руйнування території зникають практично усі мурашки. На другий рік починається заселення цієї території мезо-ксерофільними та геміксерофільними видами. В подальшому з'являється низка мезо-ксерофільних видів, що мешкають на сухих луках. На 17-річній вирубці структура населення починає наближатись до такої в незайманих лісах. На вирубках зникають руді лісові мурашки, що негативно впливає на фітосанітарний стан прилеглих заліснених теренів. В результаті формуються багатовидові асоціації мурашок, які стають менш стабільними, і для повного відновлення зональних лісових мірмекокомплексів потрібно щонайменше 50 років.

Ключові слова: мурашки, фауна, структура населення, сукцесійні зміни на вирубках, Полісся, Україна.

Мурашки є чи не найчисельнішими представниками ентомофауни в переважній більшості наземних екосистем. При цьому вони характеризуються величезним різноманіттям як морфологічних ознак, так і біологічних особливостей.

Розмаїтий також характер живлення різних видів: мурашки їдять насіння рослин, нектар квітів, медяну росу сисних комах, гриби. Але переважна їх більшість – хижаки, які здатні здійснювати вирішальний вплив на структуру популяцій інших безхребетних; це дозволяє продуктивно використовувати цілу низку видів для захисту рослин від шкідників. Велике значення має також діяльність мурашок для ґрунтоутворення. Гнізда мурашок варіюють від невеличких порожнин в ґрунті або деревині до складної системи ходів та камер, які заповнюють об'єм в кілька кубічних метрів; деякі види споруджують гнізда з так званого «картону»; куполи з хвої та гілочок рудих лісових мурашок можуть сягати двох метрів заввишки.

Треба підкреслити, що мурашки, як суспільні комахи, формують в екосистемах відносно незалежні багатовидові асоціації, структура яких визначається передусім характером внутрішньо- та міжвидових відносин між мурашками (Длусский, 1981; Захаров, 2018; Радченко, 2016а; Сейма, 2008). Саме тому дослідження структури їхніх багатовидових асоціацій має велике значення не лише для розуміння їх функціонування, а й для прогнозування змін в екосистемах в цілому.

Дана праця присвячена вивченню, з одного боку, мірмекофауни Волинського Полісся загалом, а з іншого – її складу на модельних лісових ділянках і змін таксономічної та екологічної структури населення мурашок на вирубках різного віку.

Матеріали та методи досліджень

Вивчення мурашок проводилось в 2015-2021 рр. переважно на території Шацького національного природного парку та його околиць (Волинська область України). З метою виявлення видового складу мурашок на модельних ділянках соснових та

мішаних лісів досліджувались як непорушені лісові фітоценози віком понад 50 років, так і три вирубані ділянки віком 2, 7 та 17 років. Мурашок збирали за загальноприйнятими в мірмекології методиками: збір безпосередньо з гнізд, із різних субстратів, а також за допомогою ґрунтових пасток Барбера (Радченко, 2016б).

В якості екологічних характеристик населення мурашок було обрано два основних параметри: 1) відношення до вологості (що зазвичай позитивно корелює з температурою), а також 2) ярусний розподіл гніздування та фуражування різних видів. По відношенню до вологості виділено чотири групи: гігро-мезофіли (гіг-мез), що мешкають переважно у дуже зволжених біотопах; мезофіли (мез), які населяють помірно зволжені біотопи; мезо-ксерофіли (мез-кс) мешкають як у слабо зволжених, так і в більш сухих біотопах, та геміксерофіли (гкс), які живуть у сухих біотопах (Радченко, 2016а).

Оскільки з екологічної точки зору важливо окреслити особливості гніздування та живлення різних видів, ми віднесли їх до декількох основних екологічних груп, зокрема. Полярусні доміанти (ПД) споруджують гнізда на землі (рідше в деревині) і фуражують в усіх ярусах – в підстилці, на поверхні ґрунту, на траві, кущах і деревах. При цьому їх сім'ї можуть нараховувати сотні тисяч чи навіть мільйони робітниць, мають велику територію, що охороняється, і здійснюють вирішальний вплив на територіальний розподіл та характер фуражування інших видів мурашок. В наших умовах це представники підроду *Formica* s. str. та *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798). Герпетобіонти-зоофаги (ГЗ) споруджують гнізда в ґрунті, часто з земляними купинами, і фуражують переважно на поверхні землі і частково в трав'яному ярусі. Дендробіонти-зоофаги (ДЗ) гніздяться в гілках та стовбурах живих дерев, частково в деревних рештках, і фуражують переважно в деревному ярусі. Стратобіонти-зоофаги (СЗ) споруджують гнізда і фуражують в підстилці. Геобіонти-зоофаги (ГЕ) мешкають і фуражують в ґрунті і на поверхні з'являються під час шлюбного льоту. Нарешті, соціальні паразити (СП) живуть в гніздах видів-хазяїв.

Безумовно, подібні класифікації не охоплюють всієї екологічної різноманітності мурашок, але загальні тенденції та основні риси їх переважань відображають.

Результати досліджень

В цілому на території Шацького НПП та в його околицях нами було знайдено 57 видів мурашок (Радченко, 2016б), проте на обраних модельних лісових ділянках ця кількість виявилась меншою (загалом 34 види) за рахунок відсутності низки видів, в тому числі рідкісних, що мешкають в специфічних біотопах. Наприклад, *Formica picea* Nylander, 1846 або *F. uralensis* Ruzsky, 1895 зустрічаються виключно на сфагнових болотах; *Anergates atratulus* (Schenck, 1852) чи *Strongylognathus testaceus* (Schenck, 1852) – соціально-паразитичні види, яких спорадично можна знайти в гніздах видів *Tetramorium* Mayr, 1855 та ін. Більш того, різноманітність біотопів (відповідно і фауни) на всій території набагато більша, ніж в конкретних типах лісів, і включає різні типи лук, боліт, узбережжя водойм, антропогенних ландшафтів, тобто знеліснених теренів. Дані щодо видового складу мірмекофауни на непорушених модельних ділянках лісів та на вирубках наведено в таблиці.

Не є несподіваним те, що в непорушених лісах виявлено більше видів, ніж на вирубках (таблиця, рис. 1). При цьому на дворічній вирубці знайдено гнізда лише двох видів – мезо-ксерофільного *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) та геміксерофільного *Lasius psammophilus* Seifert, 1992. Перший є одним з найзвичайніших

видів мурашок Палеарктики, який поширений від Атлантики до Забайкалля і населяє відкриті, сухі місця з відносно низьким проективним покриттям трав'янистої рослинності, що добре прогриваються сонцем; віддає перевагу легким, піщаним ґрунтам; у лісах трапляється на галявинах, вирубках, узліссях; дуже звичайний в антропогенних ландшафтах, де може бути одним з найбільш масових видів мурашок. При цьому часто виступає як піонерний вид, який заселяє порушені ділянки. *L. psammophilus* населяє трав'яні простори виключно на піщаних ґрунтах – луки, степи, дюни, береги річок, узлісся і галявини в лісах; досить звичайний в антропогенних ландшафтах (Радченко, 2016 а).

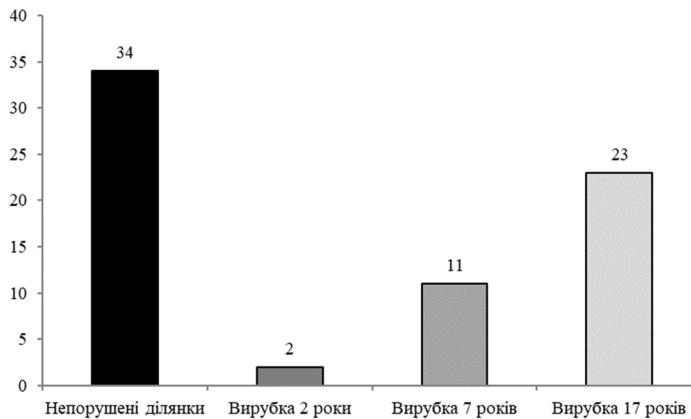


Рис. 1. Зміна кількості видів мурашок протягом сукцесійного процесу на вирубках.

Зі збільшенням віку вирубок починається заселення іншими видами мурашок і їх число на 7-річній вирубці сягає 11, а на 17-річній – вже 23 (таблиця, рис. 1).

В непорушених лісах переважають мезофільні види (22, або 65%) (рис. 2). Варто зауважити, що з 39 видів мурашок, що знайдені на всіх досліджуваних ділянках, в непорушених лісах виявлено 34 види. Усі відсутні тут представники є мезо-ксерофілами, що населяють переважно сухі луки (*Myrmica schencki* Viereck, 1903, *M. rugulosa* Nylander, 1849, *M. sabuleti* Meinert, 1861, *Formica pratensis* Retzius, 1783) або пні на вирубках [*Camponotus vagus* (Scopoli, 1763)]. При цьому три перших види знайдено лише на 5-річній вирубці, *Formica pratensis* – на 7- та 17-річних, а останній – в пнях на 17-річній вирубці. Тобто гігротермічний режим на 17-річній вирубці вже наближається до незайманих лісів і несприятливий для трьох перших видів. Проте *C. vagus* не здатен заселяти свіжі пні, а оселяється в таких лише на певній стадії їх розкладання (після заселення личинками ксилофагів, переважно твердокрилих). Саме тому він зустрічається лише на вирубках старших за 7 років.

На 7-річній вирубці частка мезофілів майже в 2,5 рази нижча, ніж в природних лісах, гігомезофіли повністю відсутні, а понад 2/3 видів – мезо-ксерофіли та геміксерофіли (рис. 2), що цілком відповідає абіотичним умовам. З віком, по мірі заростання вирубок, абіотичні умови в них починають наближатись до таких малозмінених лісів, що відбивається на екологічній структурі населення мурашок. Так, з'являються гігро-мезофільні види, збільшується частка мезофілів, в порівнянні з 7-річною вирубкою суттєво зменшується частка мезо-ксерофілів, проте остання лишається більшою, ніж в незайманих лісах (рис. 2).

Таблиця

**Видовий склад та екологічна характеристика мірмекофауни не порушених
модельних ділянок та вирубок різного віку на Поліссі**

Види	Контрольні лісові ділянки	Вирубки			Екологічна характеристика	
		2 роки	7 років	17 років		
<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758)	+				СЗ	гіг-мез
<i>M. ruginodis</i> Nylander, 1846	+			+	СЗ	гіг-мез
<i>M. schencki</i> Viereck, 1903			+		СЗ	мез-кс
<i>M. rugulosa</i> Nylander, 1849			+		СЗ	мез-кс
<i>M. scabrinodis</i> Nylander, 1846	+			+	СЗ	мез
<i>M. sabuleti</i> Meinert, 1861			+		СЗ	мез-кс
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	ГЗ	мез-кс
<i>Formicoxenus nitidulus</i> (Nylander, 1846)	+				СП	мез
<i>Harpagoxenus sublaevis</i> (Nylander, 1849)	+				СП	мез
<i>Leptothorax acervorum</i> (Fabricius, 1793)	+			+	СЗ	мез
<i>L. muscorum</i> (Nylander, 1846)	+			+	СЗ	мез
<i>Temnothorax tuberum</i> (Fabricius, 1775)	+				ДЗ	мез
<i>T. crassispinus</i> (Karawajew, 1926)	+				ДЗ	мез
<i>T. unifasciatus</i> (Latreille, 1798)	+			+	ДЗ	мез-кс
<i>Myrmecina graminicola</i> (Latreille, 1802)	+				СЗ	мез
<i>Stenammas debile</i> (Foerster, 1850)	+				СЗ	мез
<i>Solenopsis fugax</i> (Latreille, 1798)	+			+	СП	мез-кс
<i>Camponotus ligniperda</i> (Latreille, 1802)	+				ДЗ	мез
<i>C. vagus</i> (Scopoli, 1763)	+			+	ДЗ	мез-кс
<i>Formica rufa</i> Linnaeus, 1761	+				ПД	мез
<i>F. polycetena</i> Foerster, 1850	+				ПД	мез
<i>F. aquilonia</i> Yarrow, 1955	+				ПД	мез
<i>F. truncorum</i> Fabricius, 1804	+			+	ПД	мез
<i>F. pratensis</i> Retzius, 1783	+		+	+	ПД	мез-кс
<i>F. fusca</i> Linnaeus, 1758	+			+	ГЗ	мез
<i>F. cunicularia</i> Latreille, 1798	+		+	+	ГЗ	мез-кс
<i>F. cinerea</i> Mayr, 1853	+		+	+	ГЗ	мез-кс
<i>F. sanguinea</i> Latreille, 1798	+			+	ГЗ	мез-кс
<i>F. exsecta</i> Nylander, 1846	+				ГЗ	мез-кс
<i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille, 1798)	+			+	ПД	мез
<i>L. flavus</i> (Fabricius, 1782)	+			+	ГЕ	гіг-мез
<i>L. alienus</i> (Foerster, 1850)	+		+	+	ГЗ	мез
<i>L. brunneus</i> (Latreille, 1798)	+			+	ДЗ	мез
<i>L. emarginatus</i> (Olivier, 1792)	+			+	ДЗ	мез-кс
<i>L. niger</i> (Linnaeus, 1758)	+			+	ГЗ	мез
<i>L. paralienus</i> Seifert, 1992	+		+	+	ГЗ	мез
<i>L. platythorax</i> Seifert, 1991	+		+	+	ДЗ	мез
<i>L. psammophilus</i> Seifert, 1992	+	+	+	+	ГЗ	гкс
<i>L. umbratus</i> (Nylander, 1846)	+				ГЕ	мез

Легенда до таблиці: ПД – поліярусні доміанти, ГЗ – герпетобіоти-зоофаги, ДЗ – дендробіоти-зоофаги, СЗ – стратобіоти-зоофаги, ГЕ – геобіоти-зоофаги, СП – соціальні паразити; гіг-мез – гігомезофіли, мез – мезофіли, мез-кс – мезо-ксерофіли, гкс – геміксерофіли.

Просторова структура багатовидових асоціацій мурашок базується перш за все на ярусній приналежності гніздування та фуражування окремих видів, а також на їхній харчовій спеціалізації. Остання в наших умовах у всіх мурашок практично однакова – всі вони є зоофагами і живляться різними, як живими, так і мертвими, безхребетними і медяною рососою попелиць та інших сисних комах. Хоча представники багатьох видів можуть також збирати насіння рослин чи нектар квітів, частка такої здобичі несуттєва.

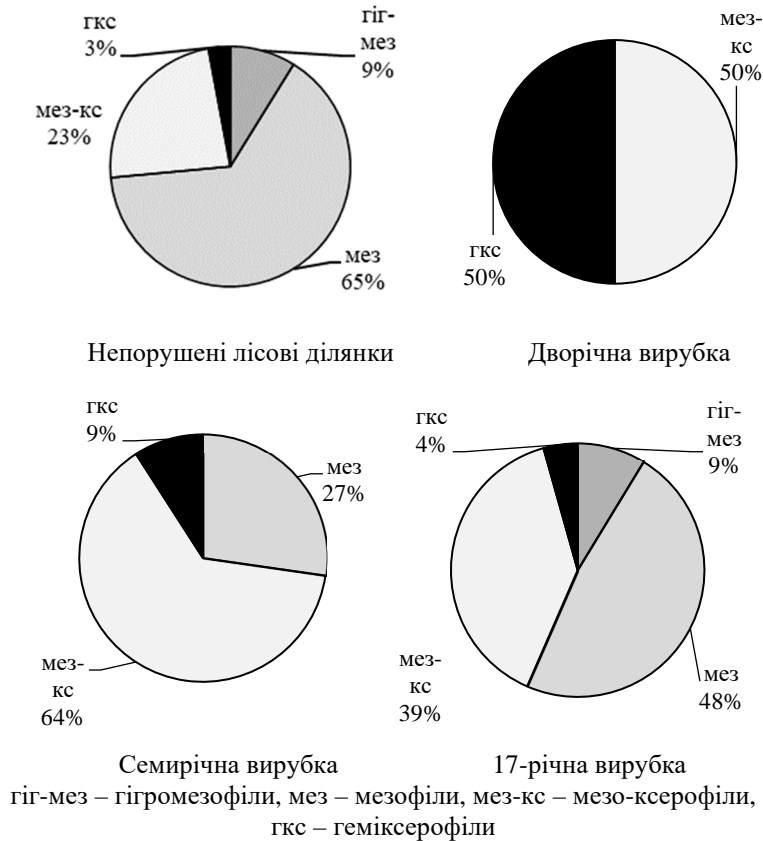
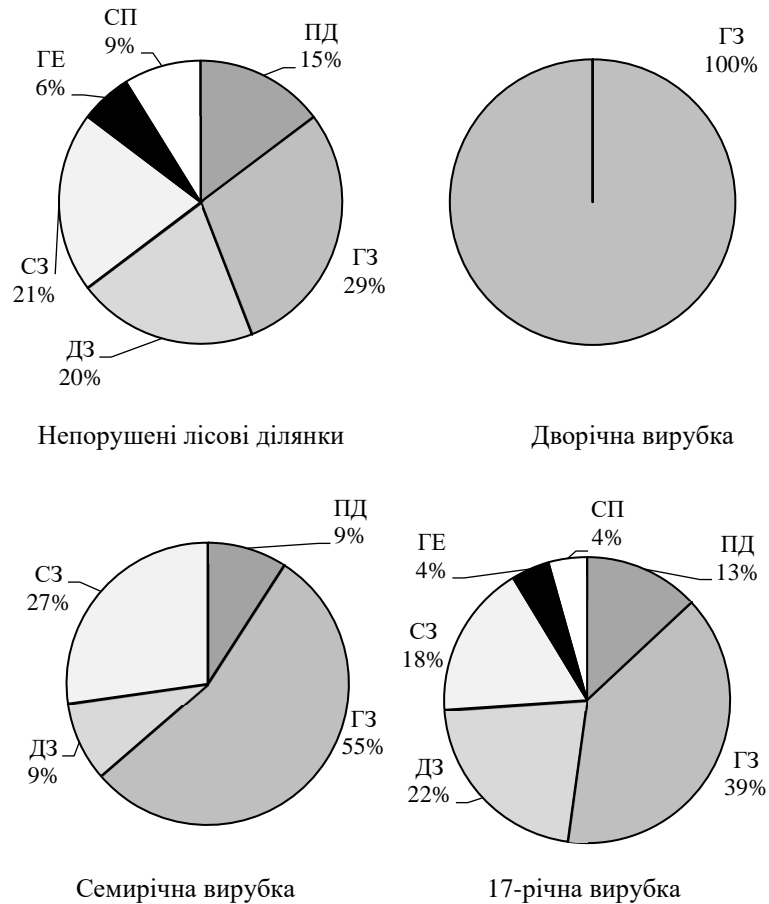


Рис. 2. Співвідношення різних екологічних груп мурашок відношенню до вологи на дослідних ділянках.

На формування структури багатовидових асоціацій мурашок в наших лісах вирішальний вплив здійснюють види-домінанти, які мають великі сім'ї, кормову територію, яка охороняється, та збирають харчові ресурси у всіх рослинних ярусах, від поверхні землі до крон дерев. До них відносяться в першу чергу так звані руді лісові мурашки (*Formica rufa* Linnaeus, 1761, *F. polycetena* Foerster, 1850 та *F. aquilonia* Yagrow, 1955), а також *F. truncorum* Fabricius, 1804, *F. pratensis* Retzius, 1783 та певною мірою *Lasius fuliginosus*. Усі вказані види формік споруджують великі гнізда з хвої та гілочок (усім відомі мурашники), а останній вид оселяється в дуплах старих дерев, де

будує так звані «картонні» гнізда з деревної потерті, скріпленої медяною росою попелиць.



ПД – поліярусні доміанти, ГЗ – герпетобіонти-зоофаги, ДЗ – дендробіонти-зоофаги, СЗ – стратобіонти-зоофаги, ГЕ – геобіонти-зоофаги, СП – соціальні паразити

Рис. 3. Співвідношення різних груп мурашок відношенню до ярусності на дослідних ділянках.

Характерно, що на вирубках руді лісові мурашки повністю зникають і починають заселяти ці території не раніше, ніж через 45-50 років. При цьому *F. pratensis* з'являється вже на 7-річних вирубках, але цей вид взагалі мешкає в досить сухих трав'янистих біотопах (луки, степи тощо), і під покривом лісу взагалі не живе. Щодо *F. truncorum*, то цей вид мешкає переважно на узліссях і вже оселяється на 17-річній вирубці, як і *L. fuliginosus* (таблиця).

На вирубках збільшується частка герпетобіонтів в порівнянні з незайманими лісами (особливо це помітно на 7-річній вирубці), що цілком відповідає екологічним умовам на цих ділянках, а частка стратобіонтів залишається практично на тому ж рівні (рис. 3). Це відбувається за рахунок поселення на 7-річній вирубці трьох мезоксерофільних видів мірмік (які як на більш пізніх вирубках, так і під покривом лісу не знайдені), а на 17-річній вирубці вже з'являються типові мезофільні лісові мешканці [*Myrmica ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *Leptothorax acervorum* (Fabricius, 1793) та *L. muscorum* (Nylander, 1846)]. Подібна тенденція зберігається і по відношенню до дендробіонтів на 17-річних вирубках, але на 7-річній знайдено лише *L. platythorax* Seifert, 1991, а геобіонтів та соціальних паразитів на останній не відмічено (таблиця, рис. 3).

Висновки

Таким чином, в результаті проведених досліджень виявлено загальні тенденції зміни екологічної структури мірмекокомплексів при вирубуванні лісу. Відразу після вирубування дерев і руйнування екотопу зникають практично усі мурашки, які раніше населяли цю ділянку. На другий рік починається заселення цієї території мезоксерофільними та геміксерофільними видами, які є піонерними при освоєнні девастованих територій і толерантні до антропогенного пресу. В наступний період на вирубках з'являється низка мезоксерофільних видів, що мешкають переважно на сухих луках (представники родів *Myrmica* Latreille, 1804, *Formica* Linnaeus, 1758, *Lasius* Fabricius, 1804), причому з роками, по мірі заростання ділянки деревними рослинами, деякі види зникають вже на стадії 17-річної вирубки, а структура населення починає наблизитись до такої в контрольних природних лісах, проте частка мезофільних видів залишається суттєво меншою. Крім того, на вирубках повністю зникають руді лісові мурашки, що негативно впливає на фітосанітарний стан прилеглих заліснених теренів загалом, а також ціла низка дендробіонтів, не кажучи вже про загальне різке збіднення мірмекофауни. В результаті формуються нові багатовидові асоціації мурашок, проте вони стають менш стабільними за рахунок спрощення їхньої функціональної структури, і для повного відновлення зональних лісових мірмекокомплексів потрібно щонайменше 50 років.

Подяка

Автор щиро вдячний вчителю Піщанської СШ О. М. Кравченку за допомогу при збиранні матеріалу, а також адміністрації Шацького НПП за підтримку. Дані дослідження були підтримані грантом НФДУ 2020.02/0369.

Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. Москва : Наука. 230 с.

Захаров А.А. 2018. Муравей. Семья. Колония. Москва : Фитон XXI. 192 с.

Радченко А.Г. 2016а. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев. 497 с.

Радченко О.Г. 2016б. Родина мурашки – Formicidae. В: Шацьке поозер'я. Т. 8.

Тваринний світ. Ред. П.Я. Кілочницький. Луцьк : Вежа-Друк (електрон. опт. диск CD-ROM). С. 337-359.

Сейма Ф.А. 2008. Структура населения муравьев тайги. Пермь : изд.-во Пермского государственного университета. 166 с.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, м. Київ
e-mail: agradchenko@hotmail.com

Radchenko O. G.

Taxonomic and ecological structure of myrmecocomplexes in the forests of Volyn' Polissia (Ukraine) and its transformation in the process of forest restoration in clearings

57 ant species were found in Volyn' Polissia, of which 34 were found in the selected model forest plots. Changes in the ecological and taxonomic structure of the myrmecofauna in 2-, 7- and 17 years old wood cleanings were analyzed. Immediately after cutting down the trees and destroying the territory ants disappeared. Next year, meso-xerophilic and hemixerophilic species begin to populate this territory. Later, a number of meso-xerophilic species, which inhabit mainly dry meadows, appear there. The structure of myrmecofauna on the 17-years old cleaning begins to approach that of virgin forests. Red wood ants completely disappeared from the cleanings, what negatively affects the phytosanitary condition of the adjacent wooded areas. As a result, new ant associations are formed, but they become less stable, and it takes at least 50 years for the complete restoration of zonal forest myrmecocomplexes.

Key words: *ants, fauna, structure of myrmecocomplexes, successions on wood cleanings, Polissia, Ukraine.*