

На правах рукописи

ПУТЯТИНА Татьяна Сергеевна

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
БЛИЗКИХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ**

03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

**Москва
2008**

Работа выполнена на кафедре биологической эволюции биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Длусский Геннадий Михайлович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Захаров Анатолий Александрович
институт проблем экологии и эволюции РАН

кандидат биологических наук
Карцев В.М.
кафедра Энтомологии биологического
факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация: **Московский государственный педагогический университет**

Защита состоится 22 декабря 2008 года в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан 14 ноября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Биоценотическая и хозяйственная значимость муравьев во многих ландшафтах Земли огромна. Муравьи – одни из наиболее продвинутых эусоциальных насекомых по уровню организации. Понимание биологии муравьев, а также проведение мероприятий по использованию и охране полезных видов, борьбе с вредными, невозможно без изучения их социальной организации (Захаров, 1991). В настоящее время весьма детально изучены многие аспекты функционирования сообществ муравьев (обзоры: Резникова, 1983, Захаров, 1991, Брайен, 1986, Сейма, 2008 и др.). Внесен существенный вклад в понимание иерархических взаимоотношений муравьев в системе доминант – субдоминант – инфлюент (Резникова, 1983, 2003). Многие ассоциации лесной зоны в составе одного иерархического уровня содержат несколько близких видов (Длусский, Путятин, 2004). Ими могут быть муравьи рода *Myrmica*, традиционные модельные объекты разнообразных мирмекологических исследований (Petal, 1980; Длусский, 1981; Демченко, 1988; Gallé, 1990; Herbes, 1996; Федосеева, 1998; Резникова, 2003; Захаров, Федосеева, 2005; Сейма, 2008) и виды *Serviformica*. Имеется сравнительно небольшое число работ, описывающих отношения муравьев внутри одного иерархического уровня. До сих пор структура ассоциаций в которые входят виды, имеющие сходные размеры и близкие по своей биологии, т.е. **близкие виды**, оставалась мало изученной.

Цели и задачи исследования. Целью данной работы было изучить пространственно-этологическую структуру популяций близких видов муравьев.

Для ее достижения были поставлены следующие **задачи**:

- 1) Изучить видовой состав и структуру многовидовых ассоциаций муравьев сосновых насаждений различного возраста.
- 2) Изучить использование кормовых участков обитающими в одной многовидовой ассоциации видами *Formica cunicularia* и *F. fusca*.
- 3) Выявить поведенческие механизмы сосуществования видов *Myrmica* при фуражировке.
- 4) Выявить специфику взаимодействия видов одной гильдии и общие принципы устойчивости многовидовых ассоциаций.

Научная новизна. Впервые на обширном материале (34 выдела общей площадью 126,1 га и 312 учетных площадок) проанализирована пространственная структура ассоциаций муравьев сосновых насаждений 2-75 лет. Изучено взаиморасположение кормовых участков субдоминантов на примере *Formica fusca* и *F. cunicularia*. На примере шести видов *Myrmica*

(*M. ruginodis*, *M. schencki*, *M. rugulosa*, *M. rubra*, *M. lobicornis* и *M. scabrinodis*) и пяти типов пар (*M. ruginodis* + *M. lobicornis*, *M. rugulosa* + *M. lobicornis*, *M. ruginodis* + *M. rugulosa*, *M. rubra* + *M. schencki* и *M. ruginodis* + *M. scabrinodis*) проанализирована пластичность их фуражировочного поведения как механизм сосуществования близких видов.

Теоретическая и практическая ценность. Изучена пространственно-этологическая структура популяций муравьев на примере *Serviformica* и *Myrmica*, что заставляет по-новому взглянуть на важность пластичности фуражировочного поведения во взаимоотношениях близких видов. Пластичное поведение близких видов муравьев, определяющееся ситуацией на уровне взаимодействия отдельных семей, рассматривается как один из механизмов сосуществования видов и устойчивости ассоциаций. Полученные результаты позволяют выделить изучение взаимоотношений видов одного иерархического статуса как одно из перспективных направлений социобиологии.

Муравьи – важный лесохозяйственный объект. Понимание структуры сообществ массовых видов *Myrmica* и *Serviformica* в сосновых насаждениях будет способствовать успешному ведению лесного хозяйства. Для Калужской области впервые описаны основные фоновые и многие из редко встречающихся видов муравьев.

Апробация результатов. Основные положения диссертации представлены на XII Всероссийском мирмекологическом симпозиуме (Новосибирск, 2005), симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006), на Central European Workshop of Myrmecology (Szeged, Hungary, 2007).

Публикации. Материалы диссертации опубликованы в 11 научных работах, 2 из которых – в изданиях перечня ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, изложена на 185 страницах, включая 24 рисунка и 15 таблиц. Список литературы содержит 239 источников, в том числе 87 на иностранных языках.

Благодарности. За содействие в выполнении данной работы выражаю искреннюю благодарность: научному руководителю д-ру биол. наук, проф. Длусскому Г.М. за мудрое научное руководство, д-ру биол. наук, проф. Северцову А.С. за общее руководство, всем сотрудникам кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ, а также сотрудникам национального парка «Угра» за всестороннюю помощь в работе.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении сформулированы актуальность темы работы, ее значимость. Объяснена основная терминология, описывающая поселения муравьев, структуру сообществ и некоторые важнейшие экологические понятия, приведены формулировки этих терминов, использующиеся в работе. Сформулирована цель исследования. Обоснованы выдвигаемые задачи.

ГЛАВА 1. МНОГОВИДОВЫЕ СООБЩЕСТВА МУРАВЬЕВ: СТРУКТУРА И МЕХАНИЗМЫ

Дан краткий обзор истории и современного состояния исследований известных типов сообществ муравьев, факторов определяющих структуру многовидовых ассоциаций и основных механизмов сосуществования муравьев в многовидовых сообществах лесной зоны. В соответствии с этим глава делится на три раздела.

1.1 Основные типы сообществ муравьев

Таксономическое разнообразие видов, в том числе и муравьев, увеличивается к югу, достигая максимума во влажных тропических лесах, что связано с повышением общей продуктивности экосистем (Zakharov, 1990). Сложность межвидовых отношений в многовидовых сообществах муравьев естественно нарастает по мере роста видового разнообразия и численности муравьев (Pontin, 1961; Elmes, 1971, 1974a,b; Резникова, 1983). Структуру сообществ разных природных зон, как оказалось, можно унифицировать. Таксономическое разнообразие и плотность видов муравьев в многовидовом сообществе соотнес Захаров, выделив пять последовательно усложняющихся типов сообществ (Zakharov, 2002; Захаров, 2004). Закономерности взаимного расположения гнезд, начиная с наиболее простых случаев, проанализировал Сейма (2008), выделив для сообществ муравьев от лесотундры до лесостепи четыре типа поселений. Две классификации поселений дополняют друг друга таким образом, что классификация Сеймы, с одной стороны, является как бы надстройкой над классификацией Захарова, а с другой стороны, она расширяет число типов поселений с «жесткой системой охраняемых территорий видов-доминантов», т.е. монодоминантного многовидового сообщества. В этом разделе работы приводится характеристика типов сообществ муравьев различных природных зон. Сообщества лесной зоны относятся к типам сообществ первых двух уровней сложности: монодоминантному

многовидовому сообществу муравьев, включающему одну многовидовую ассоциацию муравейников с жесткой системой охраняемых территорий видов-доминантов и пространственному континууму многовидовых сообществ муравьев с взаимным перекрытием периферийных зон, охраняемых территорий видов-доминантов.

1.2 Факторы, обуславливающие структуру многовидовых ассоциаций муравьев

По современным представлениям каждый организм обитает как бы в двух средах: в экологическом пространстве, определяемом связями индивида со средой обитания (Пузаченко, 1983) и в биосоциальном пространстве – системе внутренних связей конспецифичных особей в сообществе, его внутреннем мире, в котором проходит развитие и жизнь отдельного индивида (Захаров, 1986, 1991). В главе проанализированы абиотические и биотические причины, обуславливающие состав сообществ муравьев. Потребности близких видов муравьев в местах для гнездования сходны. Приуроченность видов муравьев к биотопам с различными гидротермическими условиями хорошо прослеживается в природе (Рузский, 1905; Дмитриенко, Петренко, 1976; Зрянин, Зрянина, 2007 и др.). В лесной зоне, как правило, видовое богатство уменьшается с увеличением влажности, за исключением верховых болот, где присутствует комплекс облигатно болотных видов (Путятина, 2001). В целом характерно повышенное видовое богатство ксерофитных участков по сравнению с мезофитными и гигрофитными. Такой спектр условий, и, соответственно, спектр многовидовых ассоциаций различной сложности можно наблюдать на различных стадиях восстановления лесов (Малий, 1984; Puntila et al., 1991; Длусский, Путятина, 2004).

Связи, образующиеся между организмами различных популяций в сообществе, в экологии принято называть биотическими. Муравьи выступают как члены единого автономного комплекса, избегающие конкуренции с представителями других таксонов (Длусский, 1981). Основными факторами, определяющими структуру поселений муравьев, как насекомых с развитой социальностью, являются отношения между совместно обитающими видами (Сейма, 1972, 2008; Резникова, 1971, 1975, 2003). В этом разделе дается обзор литературы по субординационному принципу организации сообществ муравьев лесной зоны. Взаимоотношения близких видов, имеющих сходную экологию, и один иерархический статус практически не освещены в литературе.

1.3 Механизмы сосуществования видов муравьев в многовидовых сообществах

Группа механизмов, определяющая структуру многовидовых ассоциаций, обусловлена конкуренцией за пищу, жизненное пространство, время его использования и определяется поведением на кормовом участке (Длусский, 1981; Carroll, 1988 и др.). В разделе разбираются механизмы, направленные на разделение сфер деятельности видов в пространстве и времени, т.е. на дифференциацию видов по разным ресурсным нишам и снижение конкуренции. Подробно рассматриваются пространственно – временная дифференциация, расхождение по ярусам и размерная дифференциация. Для сосуществования близких видов может быть актуальна ярусная дифференциация. В связи с этим в разделе приводится классификация жизненных форм муравьев по Арнольди (1937) и хорологических комплексов по Захарову (2004). Характернейшим поведением для видов *Myrmica*, используемым в качестве модельного объекта в работе, является мобилизация. Особенности этого типа поведения предположительно могут определять этологическую структуру популяции. В разделе дается обзор данных по мобилизационному поведению у муравьев.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Физико-географическая характеристика района исследования

Исследования проводили на территории Калужской области, которая находится в неморально-бореальной полосе смешанных лесов. Фауну муравьев исследовали в центральной и юго-восточной части области, в долинах и междуречьях рек Ока, Угра, Серена, Жиздра и Вытебеть. Большая часть работ по изучению структуры сообществ и поведению муравьев проводилась на юге области на территории национального парка «Угра» в Оптинском лесничестве, которое расположено вдоль побережья реки Жиздры в окрестностях города Козельска.

2.2 Модельные виды

Фуражировочное поведение исследовано у шести видов *Myrmica* и пяти пар сочетаний видов, обитающих в ассоциациях без облигатного доминанта (*Formica* s. str.) (табл. 1). Структура кормовых участков изучена у 15 пар *Formica fusca* и *F. cunicularia*.

2.3 Методы фаунистических исследований

Материал по фауне муравьев Калужской области был получен из сборов по изучению биотопического распределения видов и структуры сообществ

сосновых насаждений национального парка «Угра». Список пополнялся редкими видами благодаря случайным находкам во время неоднократного посещения области. Предпринимались специальные фаунистические сборы в редко встречаемых стациях или богатых видами (верховые болота, пойменные луга). Для поиска муравьев - социальных паразитов просеивали почвенным ситом материал куполов рыжих лесных муравьев.

Таблица 1. Варианты опытов по фуражировке муравьев *Murmica* и объем материала собранного в национальном парке «Угра»

Вид	Вариант опыта*	Расположение гнезд (№ квартала; № выдела)	При поиске корма		Число наблюдений групповой фуражировки
			число фуражиров	суммарное время наблюдения, час	
<i>M. lobicornis</i>	Контроль	15;5, 11;9	95	23.75	19
	с <i>M. rubra</i>	50;12	25	6.25	нет
<i>M. scabrinodis</i>	Контроль	10;13	90	22.5	18
	с <i>M. ruginodis</i>	79;14	25	6.25	10
<i>M. ruginodis</i>	Контроль	48;10, 79;11	85	21.25	17
	с <i>M. schencki</i>	49;9	25	6.25	10
	с <i>M. rugulosa</i>	83;17	25	6.25	10
	с <i>M. scabrinodis</i>	79;14	25	6.25	10
<i>M. rubra</i>	Контроль	72;20, 6;12	95	23.75	19
	с <i>M. lobicornis</i>	50;12	25	6.25	10
<i>M. rugulosa</i>	Контроль	2;12	105	26.25	21
	с <i>M. schencki</i>	17;25	25	6.25	6
	с <i>M. ruginodis</i>	83;17	25	6.25	10
<i>M. schencki</i>	Контроль	83;17	105	26.25	21
	с <i>M. ruginodis</i>	49;9	25	6.25	10
	с <i>M. rugulosa</i>	17;25	25	6.25	4

* - число семей – по 5 во всех вариантах опыта

2.4 Методы изучения структуры сообществ муравьев

Изучая структуру сообществ муравьев сосновых насаждений, сначала в каждом выделе находили и подсчитывали все гнезда видов с большими кормовыми территориями, таких как *Formica s. str.*, *Formica sanguinea*, видов *Camponotus* и *Lasius fuliginosus*. Затем случайно выбирали 8-10 площадок размером 10X10 м и на них учитывали все гнезда муравьев по стандартной методике (Арнольди и др., 1979). Всего было просмотрено 34 выдела и заложено 312 учетных площадок. В качестве показателей численности использовали плотность гнезд (число гнезд/100 м² для площадочных и гнезд/га для сплошных учетов) и встречаемость (выраженная в процентах доля площадок с данным видом).

2.5 Методы исследования фуражировочного поведения

У *F. fusca* и *F. cunicularia* оценивали размеры и взаиморасположение кормовых участков. Для этого в трех повторностях с интервалом в неделю смотрели, с какого расстояния от гнезда фуражиры собирают предложенный им белковый корм. По получившимся точкам определяли границу участка. У пяти пар, границы кормовых участков которых оказались перекрывающимися, в двух повторностях практически одновременно изучали направленность движений фуражиров методом векторных графиков по стандартным методикам (Ангальт и др., 1971; Сейма, 2008).

У всех подопытных семей *Myrmica* изучали ярусные предпочтения при фуражировке (табл. 1). Один учет включал регистрацию распределения по ярусам пяти фуражиров. Для выбора фуражира суммарно прослеживали движение 10-15 рабочих с момента их выхода из гнезда. Время наблюдения за одним фуражиром в среднем составляло 30-35 минут. Если через некоторое время после выхода из гнезда поведение муравья соответствовало поисковому, т.е. он двигался сложными петлями, часто возвращаясь и постоянно совершая челночные движения размахом 0,5-1 см, начинали запись. В течение 15 мин регистрировали время пребывания фуражира в подстилочном, наземном и травяном ярусах, визуально наблюдая за его перемещением в них. Регистрировали только особей, впоследствии нашедших корм.

Для выяснения способа, с помощью которого фуражиры каждой семьи собирали обильный корм, проведены серии экспериментов с кормушками: по 2-5 для каждой семьи в контроле и по 2 – в опыте (табл. 1). На кормовой участок ставили кормушки из кусочка прозрачного пластика с выложенным на них кормом. Кормом служили мелкие беспозвоночные, собранные кошением и умерщвленные быстрым опусканием в кипяток. Во время транспортировки корма муравья, взявшего добычу, метили белым непрозрачным лаком. Для этого на брюшко наносилась капля метки с помощью тонкого стебелька злака. Если после очередного возвращения разведчика с кормушки из гнезда выходило много муравьев, которые расходились в разные стороны, это свидетельствовало о наличии неспецифической активации. О наличии мобилизации по следу или приводом групп можно было судить по поведению активированных разведчиком фуражиров. Однако для уточнения типа фуражировки мы смотрели также накопление особей на кормушке. Для этого через каждые 15 секунд в течение 20-30 мин на ней записывали количество муравьев. По получившимся графикам уточнялся тип мобилизации. В случае отсутствия групповой фуражировки в первый день опыта, через пару дней на кормовом участке расставлялись кормушки на разных расстояниях от гнезда и

выдерживались в течение полутора часов. Если при этом также не происходило мобилизации на кормушки фуражиров исследуемого гнезда, мы расценивали это как ее отсутствие.

2.6 Методы обработки данных

Для статистической обработки данных использовали программы Microsoft Excel 97 и Statistica for Windows 6.0. Для оценки степени сходства разных видов по характеру динамики их численности использовали кластерный анализ. Для этого применяли метод невзвешенных парно-групповых средних. Для оценки доли перекрывания фуражировочных ярусов семьями муравьев, использующих одну территорию для сбора корма, применили используемый в экологической литературе индекс Шонера, или индекс перекрывания спектров (Pleasants, 1980). Он определяется по формуле: $PS = \sum \min |P_{ki}, P_{kj}|$, где P_{ki} - доля времени пребывания в ярусе k от общего времени фуражировки в ярусах вида i , P_{kj} - доля времени пребывания в том же ярусе вида j , а $\min |P_{ki}, P_{kj}|$ - минимальное из двух значений P .

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МУРАВЬЕВ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

До наших работ (Путятин, 2001, 2003, 2004, 2005а, 2005б, 2006, 2007; Длусский, Путятин, 2004) сведения о мирмекологических исследованиях на территории Калужской области отсутствовали. В коллекциях зоологического музея МГУ сборов из этой области также нет, за исключением одного экземпляра *Camponotus fallax*, собранного Г.М. Длусским в 1983 году в окрестностях г. Обнинска. Нами было обнаружено 32 вида муравьев, относящихся к двум подсемействам и шести родам (Путятин, 2001). Со слов многих жителей города Калуги известно, что в домах обитает фараонов муравей. Таким образом, можно считать подтвержденным наличие в области тридцати трех видов муравьев. В главе приводится краткая эколого-фаунистическая характеристика найденных видов. Сведения о биологии модельных видов муравьев даны в более развернутой форме.

ГЛАВА 4. СОСТАВ МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ МУРАВЬЕВ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ И УСЛОВИЯ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ ЕДИНОГО СТАТУСА

4.1 Типы многовидовых сообществ муравьев в районе исследования

В отличие от простейших лесных многовидовых ассоциаций, включающих иногда только доминанта и инфлюента, различающихся по

размеру или по одному виду-инфлюенту в одном ярусе ценоза (Сейма, 1998, 2008), структура ассоциаций смешанных лесов более сложная, и часто содержит несколько видов одного размерного класса, добывающих пищу в одном ярусе.

Таблица 2. Плотность и встречаемость гнезд (на 100 м²) муравьев в насаждениях разного возраста по данным площадочных учетов

Вид	Возраст насаждений, лет							
	2-5	6-15	16-25	26-35	36-45	46-55	56-65	66-75
	Число площадок							
	44	57	38	28	44	38	38	37
<i>M. ruginodis</i>	1.18± 0.31*	0.56± 0.12	1.11± 0.29	4.07± 0.86	3.20± 0.60	4.60± 0.51	7.79± 0.52	6.35± 0.76
<i>M. rubra</i>	0	0	0.13	0.37	0.65	0.30	0.08	0
<i>M. lobicornis</i>	0	1.14± 0.21	1.82± 0.40	1.14± 0.37	0.84± 0.26	0.66± 0.22	0.08± 0.08	0
<i>M. rugulosa</i>	0	2.63± 0.31	2.13± 0.38	0.75± 0.36	0	0	0	0
<i>M. lonae</i>	0	0.30± 0.14	0.18± 0.11	0	0	0.29± 0.21	0	0
<i>M. scabrinodis</i>	0	0.16± 0.08	0.05± 0.05	0	0	0	0	0
<i>T. caespitum</i>	2.05± 0.46	7.81± 0.83	5.08± 0.90	2.21± 0.95	0	0	0	0
<i>L. platythorax</i>	9.02± 0.88	10.77± 0.75	9.05± 0.88	3.39± 0.90	1.41± 0.31	1.50± 0.31	1.00± 0.24	0.95± 0.30
<i>L. flavus</i>	0.77± 0.20	2.04± 0.40	3.29± 0.62	1.18± 0.42	1.70± 0.45	1.21± 0.34	0.89± 0.23	0.16± 0.12
<i>F. fusca</i>	3.02± 0.26	0.32± 0.11	0.82± 0.22	0.71± 0.20	0.50± 0.11	0.53± 0.13	0.89± 0.31	0.46± 0.22
<i>F. cunicularia</i>	0.05± 0.05	1.25± 0.18	1.16± 0.24	0.57± 0.25	0	0	0	0
	Встречаемость, %%							
<i>M. ruginodis</i>	45	30	39	64	68	92	97	76
<i>M. rubra</i>	0	0	3	14	34	8	3	0
<i>M. lobicornis</i>	0	51	58	43	32	32	5	0
<i>M. rugulosa</i>	0	63	47	14	0	0	0	0
<i>M. lonae</i>	0	11	8	0	0	5	0	0
<i>M. scabrinodis</i>	0	7	3	0	0	0	0	0
<i>T. caespitum</i>	39	79	63	18	0	0	0	0
<i>L. platythorax</i>	100	96	97	64	55	58	42	38
<i>L. flavus</i>	34	39	61	29	36	42	32	5
<i>F. fusca</i>	84	16	32	43	34	34	39	16
<i>F. cunicularia</i>	2	56	47	21	0	0	0	0

* - $M \pm m$, где M - среднее значение, m - стандартная ошибка

Наиболее простые многовидовые ассоциации муравьев Калужской области встречаются на влажных лугах, самые сложные ассоциации - в хвойных лесах. В Калужской области встречаются монодоминантные многовидовые

сообщества и пространственный континуум многовидовых сообществ муравьев. К первому типу относятся, например, сообщества лесов различного типа с высокой сомкнутостью крон. Здесь число видов в одной ассоциации, как правило, не больше шести. Обязательным доминантом выступают рыжие лесные муравьи или *L. fuliginosus*. Второй тип сообществ встречается в молодых сосняках 6-30 лет и на ксерофитных лугах. Мы специально не оценивали перекрытие кормовых территорий видов-доминантов, однако заключение о присутствии пространственного континуума многовидовых сообществ в районе исследования можно сделать из следующих соображений. Во-первых, в некоторых ассоциациях встречается более семи видов муравьев. Во-вторых, муравьи в изучаемых сообществах живут в едином режиме суточной активности. Из выделенных Сеймой четырех типов поселений (2008) в сообществах Калужской области нам встретилось два: сетчатый и сплошной типы поселений.

4.2. Многовидовые сообщества муравьев сосновых насаждений различного возраста

Всего в сосновых лесах Оптинского лесничества национального парка «Угра» найдено 25 видов муравьев, из них на исследуемых выделах – 19. В целом распределение населения муравьев в сосняках от двухлетних саженцев до 75-летнего возраста выглядит следующим образом: уже в двух-пятилетних насаждениях численность выше, чем в старых. Начиная с шестилетнего возраста численность (плотность гнезд), видовое разнообразие (число видов) и сложность многовидовых ассоциаций (число видов на площадку) возрастают, достигая максимума в 6-25-летних насаждениях. После этого начинается более или менее постепенное снижение всех этих показателей, достигающих минимума в 66-75-летних насаждениях.

Таблица 3. Плотность гнезд (на 10000 м²) муравьев с большими территориями в насаждениях разного возраста по данным сплошных учетов

Вид	Возраст насаждений, количество лет							
	2-5	6-15	16-25	26-35	36-45	46-55	56-65	66-75
	Площадь участков, га							
	2.8	12.2	8.7	15.6	22.1	31	9.8	16.5
<i>Camponotus vagus</i>	0	0.08	0.92	0	0	0	0	0
<i>Formica exsecta</i>	0	0.08	0	0	0	0	0	0
<i>Formica polyctena</i>	0	0	0	0	0.95	0.06	0	0
<i>Formica pratensis</i>	0	3.28	4.02	0.51	0.09	0	0	0
<i>Formica rufa</i>	0	0	0	0	0.05	0.10	0.00	0.67
<i>Formica rufibarbis</i>	0	0.33	0	0	0	0	0	0
<i>Formica sanguinea</i>	0.36	2.13	0	0	0	0	0	0
<i>Lasius fuliginosus</i>	0	0	0	0	0	0.03	1.33	0.61

Более детальная картина распределения отдельных видов муравьев по возрастам леса вырисовывается при анализе распределения численности отдельных видов (табл. 2, 3).

Основываясь на результатах кластерного анализа можно предложить следующую классификацию видов по характеру заселения сосняков различного возраста:

I группа. Виды, встречающиеся с 2-летних насаждений по средневозрастные: *Camponotus vagus*, *Formica cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. exsecta*, *F. pratensis*, *F. sanguinea*, *Myrmica rugulosa*, *M. lonae*, *M. scabrinodis* и *Tetramorium caespitum*, вероятно, *F. truncorum*.

II группа. Виды, встречающиеся во всех возрастах леса:

IIа. Численность в среднем возрастает с возрастом насаждений: *M. Myrmica ruginodis*, *Formica fusca*.

IIб. Численность достигает максимума в 6-25-летних насаждениях, а затем постепенно падает: *Lasius flavus*, *L. platythorax*, *Myrmica lobicornis*.

III группа. Виды, встречающиеся только в средневозрастных и старых насаждениях.

IIIа. Появляются только в старых насаждениях (муравьи-дендробионты, живущие в дуплах старых деревьев): *Lasius fuliginosus*, *Camponotus herculeanus*, *C. ligniperdus*.

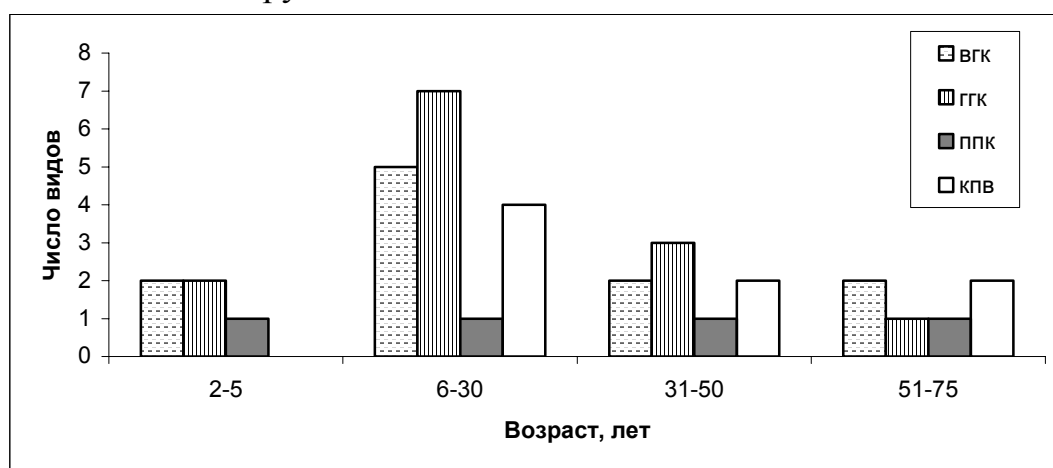
IIIб. Появляются в средневозрастных насаждениях: *Formica rufa*, *F. polyctena*, *Myrmica rubra*.

Таким образом, в состав сообщества муравьев соснового леса, входят виды *Formica*, *Myrmica*, *Lasius*, *Tetramorium*, *Camponotus* и *Leptothorax*. Несомненно, пул видов, характерный для того или иного возраста, складывается из видов, которых удовлетворяет микроклимат и другие биотопические условия данного биоценоза. Тем не менее, нет дискретных по видовому составу ассоциаций. Так, есть виды, встречающиеся лишь в определенных биотопах (например, *Tetramorium caespitum*). В то же время, есть виды (например, *Lasius platythorax*) входящие в ассоциации всех возрастов, но с различной плотностью гнезд в поселениях. Другие отсутствуют в каком-то возрасте, и их место занимают виды со сходной экологией (*Myrmica ruginodis* и *M. rubra* или *Formica fusca* и *F. cunicularia*). Со сменой условий видовой состав меняется не за счет полной замены одних видов на другие, а в основном за счет прибавления к существующему пулу видов новых представителей и лишь изредка за счет замены одних видов на другие.

4.2.1 Структура многовидовых сообществ муравьев в насаждениях сосны различного возраста

Все виды сообществ муравьев сосновых лесов представлены четырьмя герпетокомплексами (рис. 1). Они присутствуют во всех возрастах сосны, кроме 2-5 лет, где отсутствует комплекс полярных видов. Однако в состав конкретной ассоциации никогда не входит весь пул видов, характерный для станции. Максимальное число видов, встреченных нами на учетных площадках - семь. Учитывая, что в многовидовую ассоциацию может входить также облигатный доминант, не регистрирующийся площадочными учетами, максимальное число видов в ассоциациях сосновых насаждений равно восьми. Заметная разница в числе видов в сообществе и ассоциации, несомненно, говорит о том, что одним из механизмов, играющих важную роль в структуре ассоциаций смешанных лесов, является территориальное расхождение видов.

Рисунок 1. Хорологические комплексы муравьев в разновозрастных сосновых насаждениях: ВГК – восходящий герпетокомплекс, ГГК – горизонтальный герпетокомплекс, ППК – почвенно-подстилочный комплекс, КПВ – комплекс полярных видов.



Доминанты из видов группы *Formica s.str.* или *Lasius fuliginosus* (комплекс полярных видов) присутствуют во всех сосновых насаждениях, кроме 2-5-летнего возраста. Субдоминанты и инфлюенты относятся к восходящему и горизонтальному герпетокомплексам, за исключением *L. flavus* (почвенно-подстилочный комплекс). Иными словами в ассоциациях имеет место ярусная дифференциация.

Отдельно рассмотрим восходящий и горизонтальный герпетокомплексы, наиболее богатые видами. Лишь небольшой процент ассоциаций включает 5-6 видов, которые относятся к этим комплексам, т.е. фуражируют в наземном, травяном и подстилочном ярусах, в то же время наличие на площадках от двух до четырех видов - событие довольно обычное (табл. 4). Таким образом,

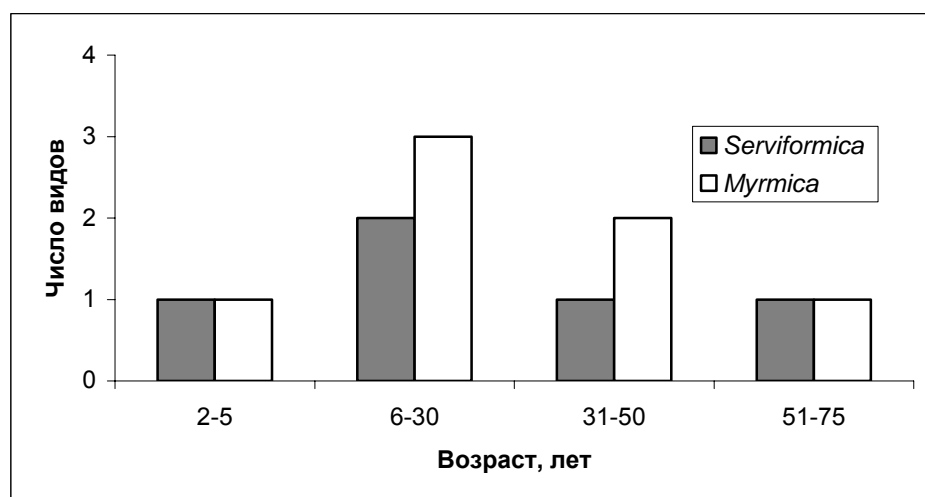
усложнение ассоциаций происходит в основном за счет наполнения ее герпетобионтами к которым относятся *Tetramorium caespitum*, *Lasius platithorax* и виды *Myrmica* и *Serviformica*. *T. caespitum* резко отличается от других по размерам. *Lasius platithorax* относится к восходящему герпетокомплексу, и действительно в его питании большую роль играют древесные тли. Виды *Myrmica* и *Serviformica* также отличаются по размерам. Таким образом, герпетобионты занимают разные трофические ниши благодаря размерной дифференциации.

Таблица 4. Встречаемость (число видов, %) на площадках в насаждениях сосны муравьев восходящего (ВГК), горизонтального (ГГК) и почвенно-подстилочного (ППК) комплексов

возраст насаждений	число видов							
	муравьев нет	ВГК+ГГК						ППК
		один	два	три	четыре	пять	шесть	
2-6	0	4.5	36.4	45.5	9.1	4.5	0	34.1
6-25	0	0	2.1	22.3	48.9	17	8.5	47.9
26-35	0	7.1	35.7	28.6	25	3.6	0	28.6
36-45	0	20.5	40.9	34	4.5	0	0	36.4
46-55	0	18.4	34.2	39.5	5.3	0	0	39.5
56-65	0	34.2	47.4	18.4	0	0	0	31.6
66-75	9.8	46.3	34.1	7.3	0	0	0	4.9

Близкие виды, относящиеся к одному герпетокомплексу и иерархическому уровню, встречаются в пределах двух родов. На одной площадке в восходящем герпетокомплексе нередко присутствует до 2 видов *Serviformica*, являющихся субдоминантами и до 3 видов *Myrmica* горизонтального герпетокомплекса, относящихся к инфлюентам (рис.2).

Рис. 2. Максимальное число близкородственных видов муравьев в ассоциациях разновозрастных сосняков



ГЛАВА 5. МЕХАНИЗМЫ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ БЛИЗКИХ ВИДОВ

5.1 *Myrmica* и *Serviformica* в многовидовых сообществах сосновых лесов.

Подбор экспериментальных пар видов

Приводятся обоснования выбора соответствующих пар близких видов родов *Myrmica* и *Serviformica* для изучения этологической структуры их популяций.

5.2 Сосуществование субдоминантов на примере *Serviformica*

Картирование кормовых участков соседствующих пар семей *Formica cunicularia* и *F. fusca* выявило лишь частичное их перекрывание (табл. 7).

Таблица 7. Взаиморасположение гнезд и кормовых участков пар *F. cunicularia* и *F. fusca*

Расстояние между гнездами, м	Число пар	Степень перекрывания кормовых участков, %
> 1	10	0
0.9	2	< 30
0.8	1	> 40
0.5	1	> 40
0.4	1	> 40

В каждой из пяти пар семей с перекрывающимися кормовыми участками исследованы фуражировочные потоки. Выяснилось, что вектора потоков фуражиров соседствующих пар всегда направлены в разные стороны. Таким образом, *F. fusca* и *F. cunicularia* можно рассматривать как пример тех близкородственных видов, которые редко уживаются вместе. В большинстве случаев они входят в разные многовидовые ассоциации, т.е. их кормовые участки пространственно изолированы. В случае, когда *F. cunicularia* и *F. fusca* входят в одну многовидовую ассоциацию, возможность их сосуществования реализуется за счет дифференциации зон сбора корма, выражающейся в разнонаправленности векторов фуражировочных потоков.

5.3 Сосуществование инфлюентов на примере *Myrmica*

5.3.1 Сезонная динамика фуражировочного поведения *Myrmica*

В начале сезона активности *Myrmica* в районе исследования трава еще практически отсутствует, а в конце на некоторых площадках травяное покрытие достигает 100%. В связи с этим было интересно оценить вариабельность в использовании яруса охоты и способа мобилизации у семей *Myrmica* в течение сезона. Исследовали неполные ассоциации с одним из видов *Myrmica* в составе. Было взято по пять семей видов: *M. ruginodis*, *M. lonaе*, *M. rugulosa*, *M. schencki*, *M. lobicornis*. Исследования проводили с 4 июня по 16

августа. Ярусы охоты в течение сезона использовались видами *Myrmica* с различной интенсивностью. Интенсивность использования хортобионтами травяного яруса достоверно зависела от густоты травы на кормовом участке, а не от времени проведения эксперимента.

Все семьи *M. rugulosa* организовывали групповую фуражировку по следу. Разные семьи *M. lobicornis*, *M. ruginodis* мобилизовывались по следу или приводом групп. Все семьи *M. scabrinodis* и *M. schencki* использовали мобилизацию приводом групп. Семьи *M. ruginodis*, *M. scabrinodis* и *M. schencki* в начале сезона пользовались только неспецифической активацией. Таким образом, выявлена широкая лабильность в способах сбора корма муравьями *Myrmica* в природных условиях в пределах вида и у одной семьи в течение сезона. Также наблюдалась тенденция использования семьями мобилизации по следу, если они жили на участках, проективное покрытие которых в течение сезона не превышало 60%, и мобилизацию приводом групп, если они жили на площадках с большей густотой травы (табл. 5).

Таблица 5. Средняя площадь травяного покрова кормовых участков (в %) за летний период у семей *M. ruginodis* с различными типами мобилизации

№ гнезда	Типы мобилизации	
	приводом	по следу
35		40.0± 5.3
36	67.5±10.0	
37		42.5±6.0
38	72.5±8.4	
39	70±10.0	

Учитывая полученные данные, исследования фуражировочного поведения в контрольных (с одним из видов *Myrmica*) и ассоциациях с несколькими близкими видами проводили в середине лета на площадках с травяным покрытием 60-80%.

5.3.2 Фуражировочное поведение *Myrmica* в отсутствие конкуренции со стороны других видов этого рода

Все 30 контрольных семей *Myrmica* (табл. 1) применяли неспецифическую активацию и организовывали активную фуражировку на выставленные кормушки. Таким образом, семья одновременно применяла два способа мобилизации: неспецифическую активацию и один из способов групповой фуражировки. При поиске корма фуражиры *Myrmica* могли обследовать подстилочный, наземный и травяной ярусы.

Придерживаясь общепринятой классификации жизненных форм Арнольди (1937) шесть изученных видов *Myrmica*, можно условно разделить на три

группы по преимущественному использованию ярусов биоценоза. При этом принадлежность вида к жизненной форме определяется в середине лета на площадках с травяным покрытием от 60 до 80% в ассоциациях, где присутствует лишь один из видов *Myrmica*.

- I. Хортобионты - виды, семьи которых фуражируют в основном в травяном ярусе (более 60% времени). При мобилизации используют преимущественно привод групп. К ним относятся, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. schencki* и *M. scabrinodis*.
- II. Герпетобионты - виды, фуражирующие преимущественно на поверхности субстрата. К ним мы относим *M. lobicornis*, более 60% процентов времени проводящего в наземном ярусе.
- III. Стратобионты – виды, предпочитающие собирать корм в подстилке и наземном ярусе одновременно и практически не заходящие в травяной ярус. Используют только мобилизацию по следу. К ним мы относим *M. rugulosa*, более 70% времени проводящего в постилочном и наземном ярусах.

5.3.3 Фуражировочное поведение *Myrmica* в ассоциациях с близкими видами

В ассоциациях с близкими видами поведение *Myrmica* несколько отличалось от ассоциаций, где присутствовал лишь один вид этого рода. Для удобства суммарное время обследования фуражирами всех семей одного вида ярусов биоценоза принимали за 100% и подсчитывали относительное время пребывания муравьев в каждом из ярусов (табл. 6). Ярусы фуражировки в опыте смещались у *M. scabrinodis*, *M. ruginodis* и *M. schencki*. Однако, как правило, это не касалось яруса, преимущественно используемого видом. Смена жизненной формы произошла только у *M. scabrinodis* в присутствии *M. ruginodis*, - парой, редко встречающейся в исследуемых лесах. Как правило, в одну ассоциацию входят виды *Myrmica*, относящиеся к разным жизненным формам. Два хортобионта очень редко встречаются на одной площадке. Виды *Myrmica*, входящие в одну ассоциацию, никогда не использовали одинаковые способы групповой фуражировки. Если мы возьмем приуроченность к ярусам биоценоза одиночных семей и посчитаем индекс Шонера для этого параметра так, как если бы виды поселились на одной площадке, мы получим теоретический показатель перекрытия фундаментальных ниш по этому параметру. При сравнении этого показателя с реальным значением индекса, видно, что во всех сочетаниях, кроме двух, перекрытие ниш несколько ниже,

чем могло бы быть. Это говорит о наличии конкуренции. В тех парах, где практическое перекрытие яруса охоты более 75%, у одной из семей резко меняется стратегия добывания корма, и она перестает использовать групповую фуражировку (табл. 7).

Таблица 6. Доля времени пребывания муравьев рода *Myrmica* в ярусах биоценоза при фуражировке и типы групповой фуражировки

Вид	Вариант опыта	Доля времени (%), $M \pm m$, проводимая фуражирами в ярусах:			Групповая фуражировка
		травяной	наземный	подстилочный	
<i>M. schencki</i>	Контроль	79.7±2.3	14.4±2.2	5.9±0.9	Приводом
	с <i>M. rubra</i>	82.24±0.80	11.61±0.22	6.15±0.85	Отсутствует
<i>M. scabrinodis</i>	Контроль	73.4±2.9	22.7±2.9	3.9±0.8	Приводом
	с <i>M. ruginodis</i>	46.39±0.63	44.48±1.34	9.12±1.29	Приводом или по следу
<i>M. ruginodis</i>	Контроль	64.8±3.5	33.9±3.6	1.3±0.3	Приводом или по следу
	с <i>M. lobicornis</i>	71.6±0.25	25.41±0.28	3±0.18	По следу
	с <i>M. rugulosa</i>	72.64±1.25	15.69±0.28	11.66±1.65	Приводом
	с <i>M. scabrinodis</i>	80.86±0.89	5.65±0.26	13.49±1.46	Приводом или по следу
<i>M. rubra</i>	Контроль	77.6±2.4	20.6±2.6	1.8±0.4	Приводом или по следу
	с <i>M. schencki</i>	73.42±0.63	20.27±1.03	6.31±0.72	Приводом или по следу
<i>M. rugulosa</i>	Контроль	14.0±1.1	36.4±2.8	49.6±2.6	По следу
	с <i>M. lobicornis</i>	2.15±0.40	51.32±0.58	46.54±0.71	Отсутствует или по следу
	с <i>M. ruginodis</i>	7.43±1.74	56.79±3.49	35.78±3.62	По следу
<i>M. lobicornis</i>	Контроль	32.2±5.5	63.2±5.7	4.6±0.6	Приводом или по следу
	с <i>M. ruginodis</i>	16.2±0.31	74.42±0.27	9.38±0.18	По следу
	с <i>M. rugulosa</i>	2.59±0.89	75.68±1.53	21.75±2.06	Отсутствует или по следу

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверно (по t-критерию для долей варианта) различные значения.

M - среднее значение, m - стандартная ошибка

В естественных условиях выработка того или иного способа групповой фуражировки коррелирует с использованием семей определенного яруса охоты (рис. 3).

ГЛАВА 6. СПЕЦИФИКА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ ОДНОЙ ГИЛЬДИИ И УСТОЙЧИВОСТЬ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МУРАВЬЕВ

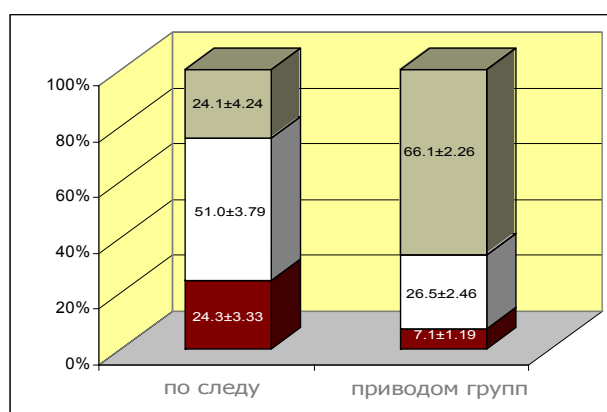
Лес как многоярусное сообщество, включающее выраженные структурные горизонты (Мазинг, 1973) и имеющее сложную парцеллярную структуру (Рафес, 1980), предоставляет возможности для существования в нем видов с самыми различными потребностями (Сукачев, 1955).

Таблица 7. Некоторые характеристики видов муравьев рода *Murmyca*, составляющих пару при фуражировке

Пара	Попарная встречаемость, %	Наличие массовой мобилизации у видов	Жизненная форма	PS предполагаемый	PS наблюдаемый
<i>M. ruginodis</i> / <i>M. lobicornis</i>	60.8	Есть/есть	Хортобионт / герпетобионт	67.4	44.6
<i>M. rugulosa</i> / <i>M. lobicornis</i>	30.5	Есть, нет / есть, нет	Стратобионт / герпетобионт	55	75.22
<i>M. ruginodis</i> / <i>M. rugulosa</i>	6.5	Есть/есть	Хортобионт / стратобионт	49.2	34.78
<i>M. schencki</i> / <i>M. rubra</i>	1.1	Нет/есть	Оба вида хортобионты	93.8	91.18
<i>M. ruginodis</i> / <i>M. scabrinodis</i>	1.1	Есть/есть	Оба вида хортобионты	88.8	61.16

*PS - индекс Шонера

Рисунок 3. Время пребывания сборщиков корма (%) в ярусах фуражировки у семей муравьев *Murmyca* с различными способами мобилизации



Ярусы: ■ – подстилочный, □ – наземный, ▨ – травяной

Из выделенных Захаровым семи комплексов в подзоне смешанных лесов нам встретились четыре: Во-первых, это восходящий герпетокомплекс, в котором муравьи для добычи пищи используют не только герпетобий и

хортобий, но и древесный ярус (*Lasius niger*, *L. fuliginosus*, *Formica fusca* и др.). Далее следует горизонтальный герпетокомплекс: муравьи добывают пищу на поверхности почвы и в толще яруса (виды *Myrmica* и др.). Почвенно-подстилочный комплекс – муравьи проводят жизнь в почве или подстилке (*Lasius flavus*, *Leptothorax acervorum*). И, наконец, комплекс полиярусных видов – муравьи собирают корм во всех ярусах (рыжие лесные муравьи, *F. sanguinea* и др.). В сосновых лесах почвенно-подстилочный – самый малочисленный комплекс (рис. 2). Исключительно с почвой связано всего два вида, один из которых (*Lasius umbratus*) встретился только на одной площадке. Таким образом, основная часть кормовых участков расположена в узкой части пространства от подстилки до травы. Муравьиное население сосновых лесов, как и таежных (Сейма, 2008), представляет собой одну хорологическую единицу, которую, пользуясь классификацией Захарова (Zakharov, 1990; Захаров, 1994), можно назвать горизонтальным герпетокомплексом с элементами восходящего (сборщики пади) и почвенно-подстилочного (*L. flavus* в почве, *L. acervorum* в подстилке) комплексов. Для ответа на вопрос о том, чем определяется устойчивость сообщества в целом, достаточно ответить на вопрос, как работают механизмы ее поддержания в ключевых ярусах лесных сообществ – герпетобии, стратобии и хортобии. Близкими видами этих ярусов являются виды *Myrmica* и *Serviformica*. От адаптации семей друг к другу именно в этой части пространства зависит устойчивость сообществ в целом.

Виды *Serviformica* расходятся топографически и являются примером близкородственных видов, не уживающихся вместе. Составляя пару в одной ассоциации, семьи близких видов *Myrmica* фуражируют в различных ярусах ценоза, используют или нет обильные источники пищи, т.е. проявляют по отношению друг к другу пластичное поведение. При таком поведении «подстроиться» может любой из видов, взаимодействие ситуативно. Механизмы тонкой поведенческой настройки, реагирующие на изменения в видовом составе ассоциации, резко повышают адаптивные возможности сообщества. Если под **устойчивостью ассоциаций** понимать сохранение определенного числа видов, то по мере увеличения числа видов в сообществе, для их устойчивого существования и функционирования необходим ряд механизмов. Помимо хорошо известных механизмов межуровневых взаимодействий, необходимы также поведенческие механизмы тонкой притирки видов, относящихся к одному уровню и занимающих близкие экологические ниши. Пластичное поведение близкородственных видов является тем поведенческим механизмом (адаптацией), который повышает

насыщаемость многовидовых сообществ муравьев видами, т.е. способствует его устойчивости.

ВЫВОДЫ

1. Сообщество муравьев соснового леса состоит из полярных видов рода *Formica* подрода *Formica* s. str.; видов восходящего герпетокомплекса трех размерных классов – крупных (виды *Camponotus*), средних (*Lasius fuliginosus*, виды подрода *Serviformica*), мелких (*L. platythorax*); горизонтального герпетокомплекса мелких (виды *Myrmica*) и очень мелких (*Tetramorium caespitum*) размеров; *L. flavus* относящемуся к почвенно-подстилочному комплексу.

2. В сосняках различного возраста многовидовые ассоциации муравьев состоят из 2-8 видов. Наиболее сложная структура сообществ наблюдается в молодых ксерофитных сосняках. С 2 до 25 лет структура ассоциаций усложняется, а с 26 до 75 лет упрощается. Флуктуации, как правило, происходят за счет видов горизонтального и восходящего герпетокомплексов.

3. Кормовые участки *F. cunicularia* и *F. fusca*, как правило, пространственно изолированы. Расхождение по нишам в парах с перекрывающимися участками реализуется за счет разнонаправленности векторов фуражировочных потоков.

4. Фуражировочное поведение *Myrmica* лабильно. В одну многовидовую ассоциацию чаще входят виды *Myrmica*, расходящиеся по использованию ярусов, выбирая различные стратегии организации фуражировки; реже – виды, фуражирующие в сходных ярусах, используя систему доминирования-подчинения.

5. Поведенческие механизмы взаимодействия видов одного иерархического статуса приобретают большое значение для устойчивости многовидовых ассоциаций муравьев лесной зоны с пятью и большим числом видов. Таким механизмом является пластичное поведение, выражающееся в разной степени использования сосуществующими видами различных частей пространства кормового участка и реакции фуражиров на появление обильного источника пищи. Пластичное поведение близкородственных видов определяется ситуацией на уровне взаимодействия отдельных семей. Оно является одним из механизмов устойчивости ассоциаций.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Путятинa Т. С., 2001. Фауна муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Калужской обл. // Известия Калужского общества изучения природы местного края. Калуга. С. 50-59.
2. Путятинa Т.С., 2003. Влияние сплошных рубок леса на сообщество муравьев (сем. Formicidae). // Тезисы докладов РЭО. С. 12-13.
3. Длусский Г.М., Путятинa Т.С., 2004. Динамика населения муравьев в ходе восстановления сосняков после рубок // Зоол. Жур. Т. 83. №1. С. 61-70.
4. Dlussky G. M. and Putyatina T. S., 2004. The dynamics of the ant community in the course of pine- forest regeneration after felling // Entomological Review, Vol. 84, No. 4, pp. 482–491.
5. Путятинa Т.С. 2004. Муравьи // В кн. Урочище Чертово городище. Калуга. С. 55-57.
6. Путятинa Т.С. 2005а. Дифференциация зон охоты и способы мобилизации как механизмы обеспечения сосуществования муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) // Матер. XII Всерос. мирмекол. симп. Новос., С. 174 – 178.
7. Путятинa Т.С., 2005б. Видовое разнообразие муравьев калужской области и принципы его сохранения // Сборник материалов VIII Всер. попул. семинара «Популяции в пространстве и времени». Н. Новгород.
8. Путятинa Т.С., 2006. Сезонная динамика использования ярусов фуражировки у видов *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) // Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. М. С. 73.
9. Путятинa Т. С., 2007. Выбор стратегии фуражировки как механизм сосуществования видов *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) в многовидовой ассоциации муравьев // Зоол. Жур. Т. 86, № 6. С. 701-708.
10. Putyatina T. S., 2007. The Choice of Foraging Strategy as a Mechanism for the Coexistence of *Myrmica* Species (Hymenoptera, Formicidae) in a Multispecific Ant Association // Entomological Review, , Vol. 87, No. 6, pp. 650–657.
11. Путятинa Т.С., 2007. Лабильность фуражировочного поведения у разных видов муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) // В сборнике «Исследования по перепончатокрылым насекомым». КМК. М. С. 236-245.