

Akademiya Nauk SSSR
Far-Eastern Res. Cent.
Biol. Soil Inst.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
 ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
 БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

Ants (Hymenoptera, Formicidae)
of the northern Far East

A. N. Kupānskaiā

**СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ
 НАСЕКОМЫХ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Systematics
~~*Taxonomy*~~ *and ecology of the insects*
of ^{the} Soviet Far East

VLADIVOSTOK

ВЛАДИВОСТОК
 1986

МУРАВЬИ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

А. Н. Купянская

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Большие различия в природных условиях северных и южных районов Дальнего Востока СССР дали нам основание для территориального расчленения региона на две неравные части: северную и южную [Гвоздецкий, Михайлов, 1978]. Если на юге Дальнего Востока проводились какие-то исследования по фауне муравьев [Рузский, 1925; Кузнецов-Угамский, 1928; Купянская, 1979а, 1979б, 1980], то северные районы в этом отношении исследованы слабо. Небольшой материал по муравьям Камчатки собран зоологической экспедицией Рябушинского (1908—1909 гг.) и обработан М. Д. Рузским [1920]. М. Д. Рузский приводит список, содержащий 16 форм (11 видов, в современном понимании) с Камчатки и 1 форму (*Camponotus herculeanus saxatilis* Ruzs.) с Охотского побережья (Аян, Нелькан). В последнее время появилось несколько статей по фауне и экологии муравьев Магаданской области [Берман и др., 1979, 1980; Жигульская, Берман, 1976; Жигульская, 1979].

В нашей работе приводятся результаты исследований (1960—1963, 1976, 1982 гг.) в Хабаровском крае (Охотск, Арка, Аян, Нелькан), Магаданской области (Магадан, Палатка, Мадаун), в Корякском автономном округе (Корф, Тилички, Каменское, Аянка), на п-ове Камчатка (Паужетка, Петропавловск-Камчатский, Елизово, Мильково, Пушкино, Шапино, Долиновка, Крапивная, Козыревск, Ключи, Эссо, Озерновский, Усть-Большерецк, Усть-Камчатск), о-ве Парамушир (Северо-Курильск, вулкан Эбеко). Рассматриваются видовой состав, распространение, стаиальное распределение и особенности гнездования муравьев в северных районах Дальнего Востока. В работе использованы коллекции Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (Владивосток), Зоологического института АН СССР (Ленинград) и Зоологического музея Московского государственного университета. Собрано и просмотрено в общей сложности около 20 тыс. насекомых.

В северной части Дальнего Востока преобладает горный рельеф: на северо-востоке расположены средневысотные хребты и низогорные массивы Чукотского и Корякского нагорьев и Анадырского плоскогорья, на Охотском побережье — хр. Джугджура, на Камчатке — хребты Срединный и Восточный. Равнины имеют подчиненное значение и приурочены к западному и восточному побережьям Охотского моря (Западно-Камчатская низменность и Кава-Тауйская равнина), долинам рек и межгорным понижениям (Пенжинская и Ана-

дырская низменности, Центральнокамчатская депрессия, Парапольский дол).

Северная часть Дальнего Востока тянется с северо-запада на юго-восток почти на 3 тыс. км. Если в западных районах Палеарктики на этих широтах последовательно проходит спектр природных зон (от арктических пустынь до лесостепей и степей), то здесь типичны лишь тундровые и лесные ландшафты. Тундры занимают огромные пространства на северо-востоке и распространяются широкой полосой вплоть до Магадана. Кроме того, они идут более узкими полосами по западному побережью Охотского моря и Западно-Камчатской низменности и крупными пятнами на севере Камчатки (Парапольский дол) и по широким долинам рек. Лесная растительность нигде не выходит на побережья, приурочена к внутренним районам и имеет протяженность, близкую к меридиональной. Она образует несколько формаций: лиственничники, каменноберезняки, темнохвойные и стланиковые леса, долинные тополевики, ивняки и чозенники. Лиственничники разного типа широко распространены на материковой части и заходят на Центральнокамчатскую депрессию. В долинах они образуют сомкнутые древостой, на склонах зачастую изрежены и переходят в редколесья. Темнохвойные леса занимают незначительные площади и размещены двумя пятнами в местах с благоприятными климатическими условиями: в долинах рек Яма (Охотское побережье) и Камчатка (Центральнокамчатская депрессия). Леса образованы елью, пихтой и лиственницей, на Камчатке идут от высоты 500—600 м над ур. м., на материковой части — от подножия. Каменноберезняки наиболее типичны для Камчатки, господствуют в восточной и западной частях полуострова, отдельными небольшими участками заходят на север, а на Охотском побережье встречаются только в горах в виде узкого пояса у границы леса. Каменноберезовые леса разрежены и осветлены, с богатым подлеском из разных кустарников и высокотравьем. Долинные тополевые, ивовые и чозенныевые леса произрастают в поймах рек и по берегам ручьев на всей территории, особенно характерны они для долины Камчатки, но встречаются и в более северных районах. Стланиковые леса на Камчатке занимают склоны разной экспозиции, обычно выше каменноберезняков, и образуют вертикальный пояс. Широко распространены на северо-востоке и Парамушире, где спускаются к самому берегу [Гвоздецкий, Михайлов, 1978; Куренцов, 1963].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выявлены в общей сложности 17 видов муравьев (табл. 1), из них 5 видов (*Myrmica kamtschatica* Kupianskaya, *Formica lugubris* Zett., *F. aquilonia* Yagr., *F. exsecta* Nyl., *F. lemani* Bondr.) указываются впервые для Камчатки, 2 вида (*Myrmica kasczenkoi* Ruzs., *F. truncorum* Fabr.) — впервые для Охотского побережья. *M. bicolor* описывается как новый вид для науки. Нам не удалось найти муравьев рода *Lasius*, указанных М. Д. Рузским [1920]. Возможно, что эти нехарактерные для Камчатки виды обнаружатся в каких-то локальных местонахождениях, например близ горячих источников. Распределение видов далеко не равномерное: тундры Северо-Востока практически совсем не заселены муравьями, в южных тундрах (на Охотском побережье, Западно-Камчатской и Пенжинской низменностях, Парапольском доле, Северных и Средних Курильских островах) отмечены 2—5, на остальной территории (Центральнокамчатской депрессии и внутренних районах материковой части) — 9—15 видов.

Таблица 1

Экологическая характеристика и распространение видов

Вид	Группа		Отношение		Район				Стация		
	зоогео- графиче- ская	экологи- ческая	к теплу	к вла- ге	Охотское побе- режье	Мага- данская обл.	Кам- чат- ская обл.	Север- ные Ку- рил. острова	тунд- ры	сомкну- тые ле- са	интра- зональ- ная
<i>Murmica kamtschatica</i> Kupianskaya	БП	Гер	Ми	Мез	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. sulcinodis</i> Nyl.	БА	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. kaschenkoi</i> Ruzs.	БС	»	Мез	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. bicolor</i> sp. n.	—	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepthorax acervorum</i> Fabr.	БП	»	Ми	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. muscorum</i> Nyl.	БГ	»	Мез	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>Camponotus herculeanus sachalinensis</i> For.	БС	Ден	Ми	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. saxatilis</i> Ruzs.	»	Гер	Мез	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>Formica fusca</i> L.	П	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. lemni</i> Bondr.	БА	»	Ми	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. gagatoides</i> Ruzs.	СБ	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. picca</i> Nyl.	БС	»	Мез	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. exsecta</i> Nyl.	БП	Куп	Ми	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. lugubris</i> Zelt.	»	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. aquilonia</i> Yarr.	»	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. truncorum</i> Fabr.	»	»	»	»	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. sanguinea</i> Latr.	БС	Ден	Мез	»	+	+	+	+	+	+	+
	П	Гер	»	»	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. П — транспалеарктический; БП — бореопалеарктический; БС — бореосибирский; БА — бореальный северный; БА — бореоаль-
пийский; Гер — обитатель почвы и перегнившей древесины; Ден — обитатель сухой древесины; Куп — строящий гнездовой купол; Мез — мезотерм,
мезофил; Ми — микротерм, микрофил; (+) — присутствует, (—) — отсутствует.

ОБЗОР ВИДОВ

Myrmica kamtschatica Kupianskaya, 1986

Вид, широко распространенный в северных районах Дальнего Востока. Рабочие и самки исследованных серий отличаются зачаточной лопастью на сгибе усика как от европейских представителей вида, так и от японского *M. jessensis* Forel. Встречается в разных лесных формациях, обычен. Гнезда во влажных местах в моховых кочках или сильно перегнившей древесине. Семьи небольшие (200—350 особей) и летом живут в нескольких (2 или 3) гнездах, расположенных рядом. Крылатые особи отмечены в конце июля—августе.

Myrmica sulcinodis Nylander, 1846

Рузский, 1920, с. 77 — *Myrmica sulcinodis derthavini* Ruzs.

Бореальный вид, широко распространенный в горных районах европейской части СССР и Сибири [Арнольди, 1968]. Рабочие дальневосточных серий этого вида более темные, чем европейские, для более точной диагностики формы необходимы крылатые особи (особенно самцы). Указывается из горных тундр верховьев Колымы [Жигульская, 1979], отмечен нами на Охотском побережье. Гнезд не найдено, вероятно, редок.

Myrmica kasczenkoi Ruzsky, 1905

Сибирский лесной вид, встречающийся в южных районах Восточной Сибири [Дмитриенко, Петренко, 1976]. Отмечен в лиственничниках на Охотском побережье. Гнездо в моховой кочке.

Myrmica bicolor sp. n.

И н д е к с

Рабочие		Самцы	
Д: Ш головы	1,20	Д: Ш головы	1,17
Ш головы: Ш лба	2,33	Д головы: Д скапуса	1,23
Ш лопасти: Ш лба	1,05	Д: толщина скапуса	7,40
Д головы: Д скапуса	1,32	Д 2-го членика жгутика:	
		Д 1-го членика	1,80
Д: Ш шипа	1,61	Д 2-го членика жгутика:	
		Д 3-го членика	1,80
Ш: Д постпетиоля	1,50	Д 3-го членика булавы:	
		Ш 3-го членика булавы	1,36

Рабочий. Голова слабо удлинненная (1,20), с прямым затылочным краем, слабо закругленными затылочными углами и почти прямыми боковыми сторонами. Глаза овальные, диаметр их равен длине щек или чуть меньше ее. Наличник выпуклый, передний край его слегка выемчатый. Скапус достигает затылочного края (1,32), круто согнут у основания, без угла и лопасти, как у *M. rugulosa*, но сплюснут с боков так, что вдоль первой четверти скапуса образуется темный рубец, который идет по сгибу и лишь немного выходит на верхнюю сторону (рис. 2, 3). По этому признаку муравей сходен с американским видом *M. brevispinosa*, в понимании В. Крейтона [Creighton, 1950]¹. Булава 4-члениковая. Лобные лопасти довольно узкие, так что видно место прикрепления усиков (если смотреть сверху). Лобные валики почти прямые (рис. 1). Верхняя сторона головы продольноморщинистая, на боках мелкие петли, вокруг усиковых впадин по одной морщинке, лобная площадка с нерезкими продольными морщинками.

Грудь слабовыпуклая, с неглубоким, слабо заметным мезоэпипотальным углублением, основная плоскость эпинотума почти прямая,

¹ Автор благодарна Ж. Уиллер (J. Wheeler) за присланный материал.

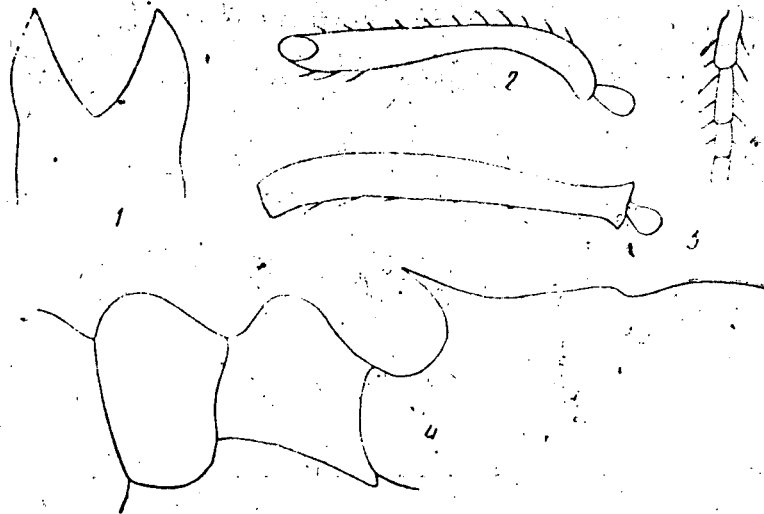


Рис. 1—5. Детали тела *M. bicolor* sp. n. рабочего (1—4) и самца (5): 1 — лобные валики, 2 — скапус сбоку, 3 — скапус сверху, 4 — стебелек и шипы сбоку, 5 — 1—3-й членики жгутика усика

задняя — почти отвесная. Шипы острые, широкие при основании, короткие, короче основной поверхности эпинотума, слегка расходящиеся в стороны, направлены скорее вверх, чем назад. Верхняя сторона груди слабоблестящая, в тонких продольных морщинках, задняя плоскость блестящая, с еле заметными тонкими поперечными морщинками в верхней части между шипами.

Петиоль укороченный, с небольшой, но широкой цилиндрической частью, передняя сторона узелка слабонаклонная, задняя очень короткая и выпуклая. Постпетиоль также короткий, ширина его заметно больше длины (рис. 4). Скульптура стебелька сглаженная.

Голова, верх петиоля, брюшко темно-коричневые; мандибулы, усики, ноги и петиоль яркие, коричневато-желтые. На теле редкие желтоватые отстоящие волоски. Длина тела 4,6—4,9 мм.

Самка. С признаками рабочих, но значительно крупнее. Голова и брюшко полностью темно-коричневые, почти черные, верхняя сторона груди темно-коричневая, с желтыми пятнами, мандибулы, усики, ноги, стебелек яркие, коричневато-желтые. Все тело в четких продольных морщинах, лобная площадка также морщинистая. Все тело с редкими желтоватыми отстоящими волосками. Длина тела 5,1—5,6 мм.

Самец. Голова суженная впереди, со слабовыпуклым затылочным краем, резко закругленными затылочными углами, почти прямыми боковыми сторонами. Глаза округлые, сильновыпуклые, их диаметр больше длины щек. Скапус толстый, резко согнутый, без угла, на сгибе неутоньшенный, посередине вздутый. Жгутик длинный (более чем в 2 раза длиннее скапуса), все членики его вытянутые, четковидные, 2-й почти в 2 раза длиннее 1-го (рис. 5). Лобные валики прямые. Верх головы полублестящий, в нерезких продольных морщинках, на боках мелкочеченстая скульптура, лобная площадка со слабыми морщинками.

Грудь высокая, выпуклая, основная плоскость эпинотума слегка покатая, задняя — наклонная, блестящая, со слабыми поперечными полосками. Шипы в виде широких тупых бугорков. Петиоль с короткой, но толстой цилиндрической частью, сверху сильноуплощенный, постпетиоль сверху слегка угловатый. Скульптура стебелька сглаженная.

Голова и грудь мелкоморщинистые, слабоблестящие. Все тело коричневато-черное, мандибулы желтовато-серые. На всей поверхности

длинные, сильно торчащие отстоящие волоски серовато-белого цвета. Длина тела 5,1—5,3 мм.

По общему габитусу, окраске, опушению, резкому сгибу скапсуса сходен с *M. rugulosa*. Отличается от него величиной шипов эпинотума рабочих и строением усиков рабочих и особенно самцов. По последнему признаку близок к американскому виду *M. brevispinosa*.

Материал. Голотип: п-ов Камчатка, Эссо, близ горячего источника, из почвы, 17.VIII 1976, 1 рабочий (Купянская). Паратипы: п-ов Камчатка, Эссо, 17.VIII 1976, 8 рабочих, 1♀, 1♂ из той же гнездовой серии; Пушино, обочина дороги, из почвы, 3.VIII 1976, 4 рабочих (Купянская); Магаданская обл., верховья Колымы, Детрин, песчаные косы, 17.VII 1963, 10 рабочих, 2♀, 2♂ (Жигульская). Голотип и часть паратипов хранятся в Зоологическом музее Московского государственного университета, остальные паратипы — в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР (Владивосток).

Экология. Предпочитает хорошо освещенные теплые места, поселяясь вдоль дорог, на голых склонах, полянах и лесных вырубках. Гнездится в почве, редок. Крылатые — в июле—августе.

Leptothorax acervorum Fabricius, 1793

Рузский, 1920, с. 78 — *Leptothorax* (*Mychothorax*) *acervorum* kamtschaticum Ruzs.

Все камчатские серии отличаются от европейских более темной окраской, другие признаки, указанные М. Д. Рузским при выделении подвида, укладываются в изменчивость этого вида.

Известен как типично лесной вид, изредка проникающий в тундру [Арнольди, 1968; Дмитриенко, Петренко, 1965; Чернов, 1975]. Для настоящих низинных тундр не характерен, а встречается на участках кустарниковых и кочкарных тундр. Отмечен во всех лесных формациях; в массе — в лиственничных редколесьях с примесью ольхи и березы, редкостойных лиственничниках с кедровым стлаником. Как правило, поселяется на возвышенных местах (пологих склонах, крутых берегах рек и ручьев), игнорируя низменные заболоченные равнины. Гнездится чаще всего в корневых лапах, но может поселяться в отмерших стволах, пнях, между корнями, в верхнем слое почвы.

Leptothorax muscorum Nylander, 1846

Рузский, 1920, с. 78 — *Leptothorax* (*Mychothorax*) *muscorum* Nyl.

Бореальный, широко распространенный вид, указан из Северной Америки [Creighton, 1950]. Встречается в южных районах Сибири, в верховьях Колымы [Берман и др., 1980]. Отмечен в сосновых насаждениях на Охотском побережье. Гнездится в почве под камнями.

Camponotus herculeanus sachalinensis Forel, 1901

Рузский, 1920, с. 78 — *Camponotus herculeanus* whymperi For.

Лесной североазиатский подвид. Известен из хвойных лесов Сибири. Указанный М. Д. Рузским североамериканский подвид сведен в синоним к *C. herculeanus* L. [Yasumatsu, Brown, 1957].

Распространен во всех лесных формациях, заходит далеко на север, где встречается в лиственничниках, лиственничных редколесьях, кустарниковых зарослях. Повсеместно обычен, но плотность его гнезд низкая (в Приморье 4 гнезда/га, в исследуемых районах 1 гнездо/га). Гнезда чаще всего размещены в корневых лапах или в комлях деревьев, от них идут ходы по отмершим корням или вдоль них в почве. Крылатые особи встречаются с июля до поздней осени, вероятно, зимуют в гнездах так же, как на юге Дальнего Востока.

Camponotus saxatilis Ruzsky, 1895

Рузский, 1920, с. 78 — *Camponotus herculeanus saxatilis* Ruzs., *C. herculeanus aterrimus* Em., *C. herculeanus japonicus* Mayr.

Бореальный вид, широко распространенный в Сибири [Арнольди, 1967]. Указанный М. Д. Рузским *C. japonicus* Mayr. нами не найден, и вероятно, встречается только в южных районах Дальнего Востока.

Отмечен на Охотском побережье, встречается в лиственничниках, лиственничных редколесьях, пойменных лесах, приурочен к разреженным и осветленным местам. Гнездится в почве, старых пнях и древесных остатках, прикрытых почвенным слоем. От гнезд обычно отходит несколько подземных ходов-тоннелей.

Formica fusca Linnaeus, 1758

Рузский, 1920, с. 78 — *Formica (Serviformica) fusca fusca* Lin.

Широко распространенный в Палеарктике эвритопный вид. В некоторых местах он настолько сходен с *Formica lemni* Bondr., что без хорошего серийного материала различить их невозможно. Отмечен в лиственничниках в Центральнокамчатской депрессии и внутреннем районе Охотского побережья. Гнезда — в почве, под камнями и в гнилой древесине, приурочены к осветленным стациям: опушкам, вырубкам, полянам. Лёт половых особей, вероятно, в июле; в августе бескрылые самки встречались на дорогах.

Formica gagatoides Ruzsky, 1904

Известен как полярный муравей, обитающий исключительно в северных широтах [Длусский, 1967]. Однако тундры не заселяет, а встречается в основном в хорошо освещенных интразональных местообитаниях: на открытых склонах, полянах, опушках, вырубках. Гнездится преимущественно в остатках древесины, гнилых стволах, ветках, пнях. На дренированных склонах встречается почти в каждом подходящем для заселения куске древесины, в горной тундре отмечен под плоскими камнями [Жигульская, 1979].

Formica lemni Bondroit, 1918

Типичный бореальный вид, широко распространенный в горных районах лесной зоны. На севере Дальнего Востока встречается повсеместно и в массе. Образует большие скопления, заселяя древесные остатки в почве, полусгнившие стволы и ветки. Муравьи более подвижны и агрессивны, чем *F. gagatoides*, приносят в гнезда массу мелких насекомых, активно посещают колонии тлей. Лёт половых особей наблюдался в конце июля — в августе. Уже в конце лета самки теряют крылья и основывают гнезда. Новые гнезда с 1—3 самками неоднократно отмечались в почве или гнилой древесине.

Formica picea Nylander, 1846

Рузский, 1920, с. 78 — *Formica (Serviformica) fusca picea* Nyl., *F. (Serviformica) fusca picea* var. *inplana* Ruzs.

Бореальный вид, широко распространенный в Европейской части СССР и на юге Сибири. Повсеместно очень изменчив по цвету и форме заднеспинки, поэтому выделение варьетета на основании этих признаков не имеет смысла. На Дальнем Востоке наиболее обычен в юго-западных районах, где встречается в различных стациях: разреженных лесах, в лесостепных участках, на болотах, лугах, по берегам рек. На севере приурочен к самым освещенным и хорошо прогреваемым местам: выходам теплых источников, открытым, защищенным от ветра склонам, галечникам. Гнезда в почве, иногда под камнями. Крылатые особи отмечены в августе.

Formica exsecta Nylander, 1846

Лесной вид, широко распространенный в северных районах Европейской части СССР и Сибири. На севере Дальнего Востока обычен, но встречается реже. Как правило, приурочен к открытым местам, зачастую к заболоченным. В горных тундрах встречается на южных склонах [Жигульская, 1979]. Образует небольшие скопления из 3—5 гнезд (d 15—25 см, h 10—20 см) и нескольких совсем мелких (d 5—10 см, h 5 см) временных холмиков. Все гнезда сложены из мелких палочек и травинок и располагаются на ветках и корнях багульника. Крылатые особи отмечались в конце июля—августе.

Formica lugubris Zetterstedt, 1840

Рузский, 1920, с. 78 — *Formica rufa rufa* (Lin) var. *rufotruncicola* Ruzs.

Таежный вид, распространенный в северных районах Палеарктики. Наиболее обычен в долине Камчатки, где встречается в разных типах леса, отмечен также на Охотском побережье. Гнезда его довольно крупные (d до 150—200 см, h 70—100 см), с пологими насыпными куполами из хвощов, листьев и палочек. Муравейники располагаются группами, но колоний не образуют. Как правило, они приурочены к опушкам, размещены под деревьями или среди кустарников. Муравьи очень агрессивны, активно охотятся на насекомых и собирают падаль. Крылатые особи в июле.

Formica aquilonia Yarow, 1955

Рузский, 1920, с. 78 — *Formica rufa rufa* Lin., *F. rufa rufa* var. *schmidtii* Ruzs.

Известен на севере Западной Европы, Европейской части СССР и в Сибири. На Дальнем Востоке встречается в темнохвойных лесах Сихотэ-Алиня, на хребтах Большой Хехцир, Джугджур. Отмечен в лиственничных и сосново-лиственничных лесах, где образует небольшие колонии. Гнезда его с высокими куполами из хвощов, веток, кусочков коры. Муравьи очень агрессивны и потребляют в течение летнего сезона большое количество разных насекомых, регулируя численность вредителей леса. Большие колонии играют ведущую роль в лесозащите северных районов.

Formica truncorum Fabricius, 1804

Широко распространен в разных лесных формациях Западной Европы, Европейской части СССР, встречается на юге Восточной Сибири [Дмитrienko, Петренко, 1976]. В Приморье обитает в разреженных кедрово-широколиственных лесах, на севере обнаружен в сосновом лесу на Охотском побережье. Гнезд не найдено, вероятно, редок.

Formica sanguinea Latreille, 1798

Широко распространенный в Палеарктике эвритопный вид. Отмечен в лиственничниках на Охотском побережье, в горных тундрах в верховьях Колымы [Жигульская, Берман, 1976]. Поселяется в хорошо освещенных открытых местах: на полянах, обочинах дорог, обнаженных склонах, опушках и старых вырубках. Гнездится в пнях, бревнах, стволах деревьев, прикрывая входы в гнезда мелкими сухими растительными частицами: хвощиками, тонкими палочками, кусочками листьев. Лёт крылатых особей, вероятно, в конце июля.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Отмечается закономерность: к северу состав муравьев заметно обедняется. Так, в Приморье выявлены 55 видов, в Хабаровском

крае — 37, на севере Дальнего Востока — 17. Заметно обеднение здесь фауны по сравнению с фауной европейских районов, лежащих на той же широте: в смешанных лесах Русской равнины отмечены 43 вида [Арнольди, 1968], на той же широте на Камчатке — всего 14. Обедненность камчатской фауны многие зоологи объясняют прежде всего историческими причинами: длительной изоляцией полуострова, утратой связи с материковой фауной, особенностями климата прошлых эпох [Аверин, 1957; Дьяконов, 1931; Куренцов, 1963; Рүзский, 1920]. Исследования показали, что фауна муравьев бедна не только на Камчатке, но и в прилежащих районах Дальнего Востока и Сибири. Это в какой-то степени объясняется помимо исторических причин и современным географическим положением территории, находящейся под воздействием сибирского антициклона, определяющего суровые климатические условия, очень неблагоприятные для таких теплолюбивых насекомых, как муравьи. Холодные зимы, резко континентальный климат характерны не только для внутренних районов севера Дальнего Востока, но и для морских побережий, которые омываются холодными течениями [Макеев, 1954; Полозова, 1954].

Климатические особенности этой территории объясняют не только обедненность фауны муравьев, но и большое сходство видовых комплексов в отдельных ее частях и сопредельных районах. На огромной территории, вытянувшейся на 3000 км, встречаются почти одни и те же виды, более того, эти же виды отмечены и в Сибири [Дмитриенко, Петренко, 1965]. Коэффициент общности в этих районах очень высок (0,71). Известно, что сходство между фаунами разных районов на севере больше, чем на юге [Чернов, 1975]. Видовой состав муравьев в самых северных районах, примыкающих к тундре, на всей территории Сибири и Дальнего Востока практически одинаков. Широкое распространение видов на севере свойственно и другим группам животных и объясняется не только сходными природными условиями, но, вероятно, и ослаблением конкурентных отношений в бедных по составу биоценозах.

Следует отметить, что обеднение фауны обычно касается только видового состава; численность и биомасса некоторых доминирующих видов (*L. aservogum*, *F. lemapi*) в ряде интразональных биотопов обычно бывают большими. По числу гнезд этих видов на 1 га открытые станции в лиственничниках севера не уступают сихотэ-алинским [Купянская, 1979а]. Объясняется это, видимо, тем, что в обедненных сообществах отсутствуют конкурентные виды и все подходящие для заселения микростанции занимают муравьи доминирующих видов. Это хорошо видно из результатов учета гнезд *L. aservogum* в верховьях Колымы [Берман и др., 1980]. В то же время численность муравьев в сомкнутых лесах на севере значительно меньше, чем на юге, а огромные пространства тундр совсем не заселены.

Анализ распространения видов показывает, что фауна муравьев этого района имеет цельный характер: только 2 вида (*F. sanguinea* Latr. и *F. fusca* L.) широко распространены по всей Палеарктике от юга до севера, а остальные (15) относятся к бореальному типу и связаны с таежными или горными лесами [Арнольди, 1968]. Несколько бореальных видов (*C. herculeana* sachalinensis, *C. saxatilis*, *M. kaszczenkoi*, *M. sp.*, *F. truncorum* и, возможно, *F. picea*) распространено в Азиатской части СССР и, вероятно, имеет сибирское происхождение. Некоторые из них по морфологическим признакам и экологии сходны с североамериканскими и образуют своеобразные викарирующие группы: *C. saxatilis* — *C. pensylvanicus*, *F. truncorum* — *F. integra*, *M. kamtschatica* — *M. fracticornis*, *M. kaszczenkoi* и *M. bicolor* — *M. brevinodis*.

Вид *L. muscorum* встречается в Северной Америке и может считаться голарктом, что в известной степени свидетельствует о прошлых связях территорий, а возможно, и об общих путях становления их фауны. *F. gagatoides* — полярный муравей, распространенный у северных границ таежной зоны Евразии, *F. lemani* и *M. sulcinodis* распространены преимущественно в горных районах и могут считаться бореоальпийцами. Остальные (*F. lububris*, *F. aquilonia*, *F. exsecta*, *L. aservogum*) характеризуются широким бореопалеарктическим, или трансбореальным, распространением.

Чтобы охарактеризовать экологические особенности видов, населяющих северные районы, проведено изучение распределения их в разных станциях (табл. 1). Несмотря на то что муравьи известны как теплолюбивые насекомые, некоторые виды довольствуются малым количеством тепла: *L. aservogum* и *C. herculcanus sachalinensis* заходят далеко на север (Каменское, Аянка, верховья Колымы) и встречаются в горных тундрах на более холодных наветренных склонах, а *M. kamtschatica*, *M. sulcinodis* и *F. aquilonia* обитают в сомкнутых влажных темнохвойных лесах. Экспериментальные исследования [Берман и др., 1980] показали, что некоторые из них обладают высокой морозостойкостью, что дает им возможность переносить суровые зимы.

Остальные виды хотя и известны как лесные, но в условиях севера, как правило, приурочены к интразональным местообитаниям, где находят более благоприятную обстановку. Известно, что в интразональных местообитаниях могут создаваться совершенно другие температурные условия: на Таймыре крутые склоны получают в 1,5 раза больше тепла, чем равнинные участки [Романова, 1969]. На севере к интразональным участкам можно отнести южные склоны, защищенные поляны, долины рек, сухие склоны с кустарниками или разнотравно-злаковой растительностью, в тундрах — ивняки и ерники. Именно в этих местообитаниях отмечено большинство видов муравьев, характеризующихся умеренными требованиями к теплу и влаге. Муравьи, связанные с интразональными местообитаниями, составляют в тундре 80% общего количества видов, в темнохвойных лесах — 63%, лиственничниках — 64%. Большое количество интразональных элементов в фауне свидетельствует о том, что условия обитания здесь слишком суровы для данной группы насекомых. В поисках более благоприятных условий муравьи вынуждены менять станции — переходить в лучше освещенные и более теплые места.

Принцип смены стадий проявляется у муравьев не только при переходе в интразональные местообитания, но и при строительстве гнезд. З. А. Жигульской [1979] отмечено, что муравьи *L. aservogum*, который в редколесьях заселяет самые различные микростанции, в горных тундрах основывает гнезда преимущественно под камнями. В лесных же районах большинство гнезд этого вида находили в древесине, корневых лапах, пнях, сухих стволах, кусках дерева, прикрытых почвой. Такие же микростанции характерны и для *F. lemani* (табл. 2). Ранее нами отмечено [Купянская, 1979б], что в пихтово-еловых лесах Сихотэ-Алиня муравьи избегают селиться в почве, а более охотно поселяются в моховых кочках, пнях, гнилых древесных остатках; на севере эта тенденция усиливается. Во всех типах гнезд есть и почвенная часть, но она сильно сокращена по сравнению с надземной: почвенные ходы даже у крупного *F. lemani* не опускаются ниже 20—30 см, тогда как в южных районах Дальнего Востока они имеют глубину до 1,5 м. Камеры обычно расположены в верхнем слое, где они лучшегреваются солнечным теплом. Зимовочные камеры у многих видов, вероятно, также несильно заглублены. Вполне возможно, что одной из причин этого является наличие вечной мерзлоты.

Таблица 2

Соотношение типов гнезд у разных видов муравьев

Вид	Кол-во гнезд	Тип гнезда				
		в поч-ве	в коч-ках	в древе-си-не	под кам-нями	с ку-по-лом
<i>Myrmica kamtschatica</i> Kupian- skaya	32	12	11	9	—	—
<i>M. bicolor</i> sp. n.	4	1	—	—	3	—
<i>Leptothorax acervorum</i> Fabr.	17	2	6	9	—	—
<i>Camponotus herculeanus sacha- linensis</i> For.	17	—	—	17	—	—
<i>C. saxatilis</i> Ruzs.	6	4	—	—	2	—
<i>Formica lemni</i> Bondr.	22	4	—	18	—	—
<i>F. gagatoides</i> Ruzs.	9	—	2	7	—	—
<i>F. picea</i> Nyl.	4	4	—	—	—	—
<i>F. exsecta</i> Nyl.	12	—	—	—	—	12
<i>F. lugubris</i> Zett.	27	—	—	—	—	27
<i>F. aquilonia</i> Yarr.	3	—	—	—	—	3
<i>F. sanguinea</i> Latr.	3	—	—	—	—	—

Примечание. Прочерк означает не отмечено.

В заключение следует отметить, что на основании анализа фауны, географического распространения и особенностей экологии муравьев мы относим к северной части Дальнего Востока материковое побережье (от Удской губы до крайнего севера), п-ов Камчатку, Средние и Северные Курильские острова. Фауна муравьев этого района обеднена, состоит преимущественно из бореальных видов, связанных с таежными лесами. Она близка сибирской фауне и несколько сходна с североамериканской фауной, но в ней совершенно отсутствуют маньчжурские элементы. Описываемая территория в общих чертах соответствует Северо-Притихоокеанской географической стране [Гвоздецкий, Михайлов, 1978], за исключением Южных Курильских островов. Известно, что фауна Курильских островов неоднородна. Если на юге архипелага (Кунашир, Шикотан, Итуруп) она характеризуется большим разнообразием и включает в свой состав представителей маньчжурской, японской и приморской групп, свидетельствующих об общих корнях этих фаун, то на северных и средних островах обитают 2—4 бореальных вида, связанные с таежными лесами и широко распространенные на севере Дальнего Востока [Купянская, 1979a].

ЛИТЕРАТУРА

Аверин Ю. В. Зоогеографический очерк Камчатки. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 1957, т. 62, вып. 5, с. 29—37.

Арнольди К. В. Новые данные о муравьях рода *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae) фауны СССР. I. *Camponotus* (s. str.). — Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 13, с. 1815—1830.

Арнольди К. В. Зональные, зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины. — Там же, 1968, т. 47, вып. 8, с. 1155—1178.

Берман Д. И., Жигульская З. А., Лейрих А. И. Об адаптации муравьев к низким температурам на Охотско-Колымском нагорье. — В кн.: Муравьи и защита леса: Материалы VI всесоюз. симпоз. Тарту, 1979, с. 84—87.

Берман Д. И., Жигульская З. А., Лейрих А. И. Особенности биологии и экологии муравьев у верхнего предела их распространения на хребте Большой Анначаг. — В кн.: Горные тундры хребта Большой Анначаг (Верховья Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН ССР, 1980, с. 110—127.

Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Мысль, 1978. 512 с.

Длусский Г. М. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 1967. 236 с.

Дмитренко В. К., Петренко Е. С. Мирмекофауна лесов Централь-

- ной Якутии. — В кн.: Исследования по защите лесов Якутии. М.: Наука, 1965, с. 73—86.
- Дмитриенко В. К., Петренко Е. С. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 220 с.
- Дьяконов А. М. Фауна пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Камчатки. — Ежегодник Зоол. музея АН СССР, 1931, вып. 32, с. 385—410.
- Жигульская З. А., Берман Д. И. О зоогеографическом положении Колымского нагорья на мирмекологическом материале. — В кн.: Актуальные вопросы зоогеографии: Материалы 6 всесоюз. зоогеогр. конф. Кишинев, 1976, с. 82—83.
- Жигульская З. А. Об устройстве гнезд и зимовке доминантных видов муравьев на Охотско-Колымском нагорье. — В кн.: Муравьи и защита леса: Материалы VI всесоюз. симпоз. Тарту, 1979, с. 95—98.
- Кузнецов-Угамский Н. Муравьи Южно-Уссурийского края. — Зап. Рус. геогр. о-ва, 1928, т. I, вып. 17, с. 1—41.
- Куренцов А. И. Зоогеография Камчатки. — В кн.: Фауна Камчатской области. М.; Л., 1963, с. 4—60.
- Купянская А. Н. Особенности мирмекофауны Южных Курильских островов. — В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс: Тез. докл. М., 1979а, с. 31—32.
- Купянская А. Н. Экологические особенности мирмекофауны пихтово-еловых лесов Сихотэ-Алиня. — В кн.: Экология и биология членистоногих юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979б, с. 127—137.
- Купянская А. Н. Муравьи рода *Formica* Linnaeus (Hymenoptera, Formicidae) советского Дальнего Востока. — В кн.: Таксономия насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 95—108.
- Макеев П. С. О системе природных зон. — Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1954, т. 86, № 5, с. 403—411.
- Полозова Л. Г. О характеристике континентальности климата. — Там же, с. 412—422.
- Романова Е. Н. Некоторые особенности микроклимата субарктических тундр. — Науч. тр. Гл. геофиз. обсерватории, 1969, т. 248, с. 14—20.
- Рузский М. Д. Муравьи Камчатки. — Изв. Ин-та исслед. Сибири, 1920, с. 76—80.
- Рузский М. Д. Новые данные по фауне муравьев Сибири. — Рус. энтомот. обозр., 1925, т. 19, вып. 1, с. 41—44.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 221 с.
- Creighton W. The ants of North America. — Bull. Mus. compar. zool. Harvard college, 1950, vol. 104, p. 1—585.
- Yasumatsu K., Brown W. L. A revisional notes on *Camponotus herculeanus* Linne and close relatives in Palearctic regions (Hymenoptera, Formicidae). — J. Fac. Agr. Kyushu Univ., 1957, N 10, p. 29—44.