

**XII Всероссийская с международным участием научно-практическая конференция
«Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов.
Физико- и общественно-географический анализ территорий»**

УДК 638.42

А.А. КОЗЛОВА, В.А. ЗРЯНИН
(Нижний Новгород)

**ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ОБРАЗОВАНИЯ КОМПЛЕКСА
МУРАВЕЙНИКОВ ВОЛОСИСТОГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ
FORMICA LUGUBRIS ZETT. В ПУСТЫНСКОМ
ЗАКАЗНИКЕ**

Волосистый лесной муравей (Formica lugubris Zett.) – представитель группы рыжих лесных муравьев, образующий крупный комплекс муравейников на территории Пустынского заказника, предположительно являющийся реликтовым поселением. Рассматриваются палеогеографические предпосылки к формированию данного комплекса. Территориальная приуроченность комплекса к лесным рефугиумам периода позднего плейстоцена оценивалась с помощью геоинформационных технологий, послуживших основной методикой текущего исследования.

Ключевые слова: государственный биологический заказник «Пустынский», *Formica lugubris*, комплекс муравейников, реликтовое поселение, рефугиум.

ANASTASIYA KOZLOVA, VLADIMIR ZRYANIN
(Nizhny Novgorod)

**PALEO GEOGRAPHIC BACKGROUND OF HAIRY WOOD ANTS'
FORMICA LUGUBRIS ZETT. COMPLEX FORMATION
IN THE PUSTYN NATURE RESERVE**

The hairy wood ant (Formica lugubris Zett.) belongs to the red wood ants' group which forms a large anthill complex within the Pustyn nature reserve, presumably a relict settlement. This article is devoted to paleogeographic prerequisites for the formation of this complex. The spatial association of the complex with late Pleistocene forest refugia was assessed using geoinformation technologies, which served as primary methodology for the current research.

Key words: Pustyn state biological reserve, *Formica lugubris*, anthills complex, relict settlement, forest refugium

Введение:

Волосистый лесной муравей (*Formica lugubris* Zett.) является типичным видом для таежной зоны Палеарктики [8]. В России основная часть его ареала приходится на северо-запад страны (Архангельская, Мурманская области, республика Карелия), территорию Сибири и Дальнего Востока. В Арзамаском районе Нижегородской области, где вид отмечен в составе крупного комплекса муравейников в окр. с. Пустынь, климатические и лесорастительные условия отличаются от таковых в типичных фитоценозах таежной зоны. Следовательно, спорадичная локализация комплекса на данной территории может быть обусловлена палеогеографическими особенностями расселения вида в позднем плейстоцене.

В настоящем исследовании рассматривается взаимосвязь локализации комплекса муравейников *F. lugubris* на территории Пустынского заказника и рефугиумов темнохвойных (еловых) лесов, сформированных в позднем плейстоцене и на границе плейстоцена и голоцена (24–10,5 тыс. лет назад), что подтверждает реликтовый характер данного комплекса.

Для этого с помощью геоинформационного ПО с картографическим сервисом сопоставлены координаты комплекса и рефугиумов темнохвойных лесов, сформированных в период максимального по-

холодания последнего оледенения в позднем плейстоцене (24–17 тыс. лет назад) или межстадиальных потеплений на границе плейстоцена и голоцена (12,5–10,5 тыс. лет назад). По методу «ближайшего соседа» было выявлено возможное направление миграции *F. lugubris* из рефугиумов на территорию современной локализации комплекса.

Для сравнения в работе показаны аналогичные направления миграции *F. lugubris* из других рефугиумов. Рассматриваются примеры заселения территорий по краям ареала (Западная Европа, северо-западная часть России, Дальний Восток) и в центре ареала (Московская область, республика Марий Эл)

Характеристика района исследования

Пустынский государственный биологический (охотничий) заказник областного значения основан в 1934 г. Заказник расположен на севере Арзамасского района Нижегородской области в пойме р. Серези, включает в себя озера карстового происхождения и примыкающие к ним лесные массивы, среди которых выделяются эталонные участки хвойных и широколиственных лесов [4].

Для территории заказника характерны песчаные равнины водно-ледникового происхождения с дюнно-бугристыми и карстовыми формами рельефа. Так, 8 карстовых озер образуют единую систему. Ближе к южной части исследуемой территории, в направлении с. Навашино, отмечены карстовые провалы, скважины, ущелья, воронки глубиной до нескольких метров и шириной до 10–15 м. Кроме того, территория характеризуется наличием высоких дюнных холмов, нетипичных для Нижегородской области в целом.

На территории заказника преобладают дерново-подзолистые и подзолистые, преимущественно песчаные и супесчаные почвы, что также нетипично для формирования комплекса муравейников данного вида [3]. Около 20% территории занято болотными торфяными почвами. Вдоль р. Серези тянется полоса пойменных аллювиальных почв [4].

Заказник соответствует зоне хвойно-широколиственных лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины. В системе ботанико-географического районирования эта территория лежит в Европейской широколиственной области (Среднерусская подпровинция Восточноевропейской провинции) на стыке с Евразийской таежной (хвойнолесной) областью (Валдайско-Онежская подпровинция Североевропейской таежной провинции) [14]. Значительная часть территории заказника (69% площади) покрыта лесами. Из них 31% составляют приспевающие, спелые и перестойные леса, 38% – средневозрастные леса и молодняки (в том числе лесные культуры – 28%, естественное возобновление сосны – 5%, березы и осины – 5%) [5].

Таким образом, почвенные и лесорастительные условия на исследуемой территории лишь частично соответствуют таковым в основной части ареала *Formica lugubris*, что позволяет выдвинуть гипотезу о реликтовом характере комплекса муравейников, приуроченного к ней, и его образовании путем миграции из рефугиумов эпохи плейстоцена и границы плейстоцена и голоцена.

Материалы и методы исследования

Материалами настоящего исследования послужили результаты инвентаризации комплекса муравейников на территории Пустынского заказника, проводимой в 2014, 2016, 2022 г. [10, 11, 15], а также ранее опубликованные данные [3, 6, 9]. На их основе определены координаты и условные границы Пустынского комплекса. Для сравнения были использованы открытые и опубликованные данные о еще 8 поселениях волосистого лесного муравья на территориях, соответствующих наиболее заселенным частям ареала [1, 2, 13, 20, 21].

Также была обработана ранее опубликованная информация о плейстоценовых рефугиумах темных хвойных лесов вблизи района исследования и сравниваемых с ним территорий, также заселенных *F. lugubris* – речь идет о 27 точках, расположенных на различном расстоянии от комплексов муравейников [7, 12, 16, 17, 18].

С помощью геоинформационной платформы NextGIS с картографическим и аналитическим сервисом данные о комплексах муравейников и близкорасположенных рефугиумах были экспортированы на цифровую карту. Данные о комплексах, представленные в виде точечного слоя, были сопоставле-

ны с другим слоем точек, соответствующих локализации рефугиумов темнохвойных лесов. Расстояние между комплексами муравейников и рефугиумами вычислялось по методу «ближайшего соседа». Этот метод позволяет определить наиболее близкие к современным комплексам рефугиумы и, соответственно, потенциальные направления миграции *F. lugubris*.

При наложении слоев был выбран масштаб карты NextGIS 1:52176, при вычислении расстояния между комплексами *F. lugubris* и рефугиумами – 1:3261.

Результаты

В результате работы с точечными слоями данных была получена карта, отображающая неравномерную структуру расселения *F. lugubris* в разных частях ареала. Так, пустынский комплекс муравейников, локализованный спорадично в центральной части ареала и расположенный на окраине крупного хвойного лесного массива, можно классифицировать как обширный (>100 заселенных муравейников). Наиболее значимые муравейники приурочены к ельнику приручьевому.

Анализ точек, соответствующих комплексам муравейников, включая Пустынский, и рефугиумам темнохвойных лесов, по методу «ближайшего соседа» показал, что по краям ареала заселение вида происходит более активно, зачастую из одного рефугиума в разные фитоценозы (наблюдается большее количество комплексов, образованных вблизи одного рефугиума), в то время как в центральной части ареала, в которую входит и с. Пустынь, наблюдается более четкая корреляция между конкретными рефугиумами и комплексами (см. рис. 1).

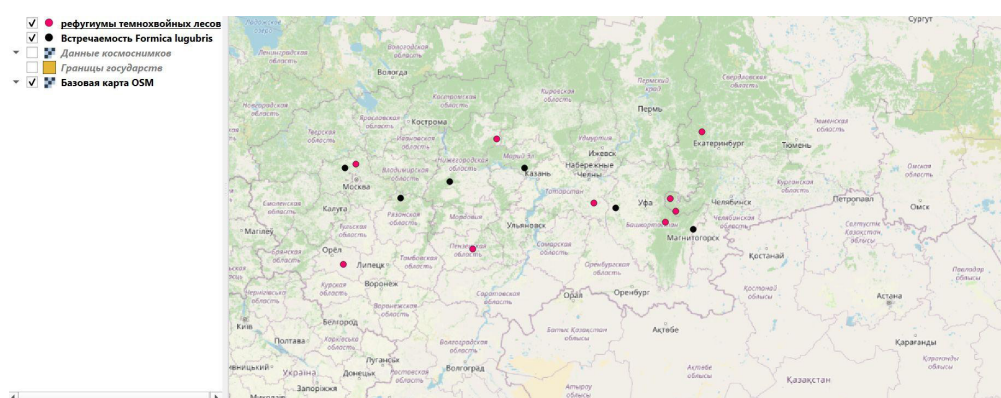


Рис. 1. Фрагмент центральной части ареала *Formica lugubris* (европейская часть России)

Так, фитоценоз на территории Пустынского заказника был заселен волосистым лесным муравьем, предположительно мигрировавшим из рефугиума, расположенного на территории современной Пензенской области – расстояние между точками, определенными как ближайшие соседи, составило 293 км, при этом комплекс единичен, образования комплексов в других близкорасположенных районах не произошло.

Аналогичную ситуацию можно наблюдать с комплексом *F. lugubris* в национальном парке Марий Чодра (республика Марий Эл) – на эту территорию вид мигрировал предположительно из перигляциального леса, на границе плейстоцена и голоцена занимавшего территорию современного Киллемарского заказника – расстояние между точками, соответствующими обоим сообществам, составило ~ 155 км, дальнейшего заселения сопредельной территории муравьями также не происходило.

Схожа и предположительная картина формирования комплекса муравейников в окр. г. Солнечногорск Московской области, куда вид пришел из рефугиума, образовавшегося в ~50 км к северо-западу вблизи современного с. Ильинское.

Ситуация по краям ареала кардинально отличается. Так, например, Северная, Западная и Центральная Европа являются частью ареала, где *F. lugubris* обычен. Рефугиумов на этих территориях

меньше, но заселение происходит активнее, о чем свидетельствует большее количество сформированных комплексов (см. рис. 2).

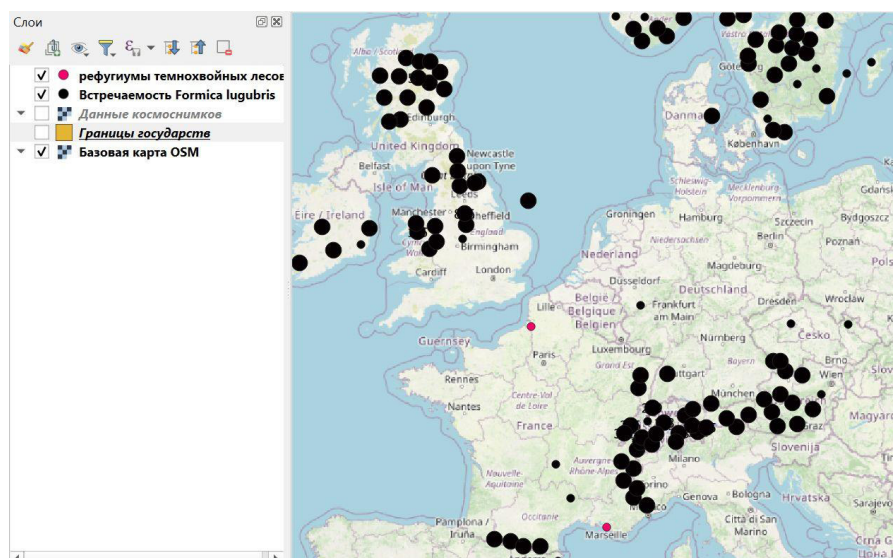


Рис. 2. Фрагмент западной части ареала *F. lugubris* с прилегающими рефугиумами темнохвойных лесов

Так, из рефугиума в Пресовском крае (Чехия) вид предположительно переселился в фитоценоз на территории Средней Моравии на расстояние ~275 и продвинулся дальше в Восточную Европу.

По восточному краю ареала ситуация схожая – на Дальнем Востоке и в Восточной Сибири наблюдается меньшее, чем в Европе, но тем не менее значительное число комплексов при немногочисленности рефугиумов темнохвойных лесов (см. рис. 3).



Рис. 3. Фрагмент восточной части ареала *F. lugubris* с прилегающими рефугиумами темнохвойных лесов

К примеру, Камчатский край заселен *F. lugubris*, предположительно пришедшим из рефугиума на территории современного Тигильского муниципального округа (расстояние между «ближайшими соседями» составило 553 км) и в дальнейшем распространившимся по всему полуострову (см. рис. 3). Аналогичным образом, предположительно, был заселен и Хабаровский край – расстояние от рефугиу-

ма, располагавшегося на территории современного Амурского района до ближайшего к нему комплекса *F. lugubris* в Хехцирском заповеднике, составило 224 км, при этом вид продвигался и дальше на запад.

Это позволяет предполагать, что рефугиумы темнохвойных лесов, образованные в позднем плейстоцене и на границе плейстоцена и голоцена, могли способствовать миграции *F. lugubris* в большей степени в центральной части ареала. Таким образом, комплексы муравейников волосистого лесного муравья в Центральной России, к которым относится и исследуемый в данной работе пустынский комплекс, можно считать реликтовыми.

Выводы

Проанализировав с помощью геоинформационных систем характер поселений волосистого лесного муравья в фитоценозе Пустынского заказника и сравнив со структурой расселения в той части ареала, где данный вид является обычным, мы пришли к следующим заключениям:

Территория Пустынского заказника не схожа по климатическим, лесорастительным, почвенным условиям с большей частью ареала *F. lugubris*, известного как бореопалеарктический вид и редко селящегося южнее 50° с. ш. на равнинных территориях. Таким образом, формирование комплекса муравейников данного вида на территории заказника может иметь палеогеографические предпосылки.

Размер комплекса, а также средний возраст леса на исследуемой территории также косвенно подтверждает гипотезу о реликтовом характере поселений. Преобладающее большинство древесных пород в фитоценозе образуют приспевающие и спелые леса, что способствует образованию крупных и обширных комплексов муравейников, являющемуся длительным процессом.

Соотнесение координат комплекса с ближайшим рефугиумом темнохвойных лесов, относящимся к периоду максимального похолодания последнего обледенения, позволяет сделать вывод о возможности миграции *F. lugubris* на исследуемую территорию из этого рефугиума, что также подтверждает реликтовый характер комплекса, сформировавшегося на месте заселения.

Современные ландшафтные и лесорастительные условия на исследуемой территории способствуют сохранению комплекса, учитывая природоохранный статус Пустынского заказника и текущий уровень антропогенной нагрузки.

Литература

1. Антонов И.А. Мирмекокомплексы города Байкальска // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер.: Биология. Экология. 2012. Т. 5. № 4. С. 143–146.
2. Антонов И.А., Гилев А.В. Изменчивость окраски и фенотипическая дифференциация волосистого лесного муравья *Formica lugubris* Zetterstedt, 1838 (*Hymenoptera, Formicidae*) в Байкальском регионе // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер.: Биология. Экология. 2016. Т. 15. С. 47–54.
3. Арнольди К.В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. № 8. С. 1155–1178.
4. Бакка С.В., Киселева Н.Ю. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области: аннотированный перечень. Н. Новгород: Минприроды Нижегородской обл., 2009.
5. Васюков В.М. Ботанико-географическое районирование Приволжской возвышенности // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1-7. С. 1712–1716.
6. Гилев А. В. Закономерности пространственного распределения и научные основы охраны рыжих лесных муравьев // Зоологический журнал 2010. Т. 89. № 12. С. 1413–1420.
7. Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1:200000. Издание второе. Сер.: Средневолжская. Лист О-38-XXXII (Ниж. Новгород). М: Московский филиал ФГБУ «ВСЕГЕИ», 2018.
8. Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica* (*Hymenoptera, Formicidae, G. Formica*): Биология, практ. знания и использование таблицы для определения видов, распространенных в СССР. М: Наука, 1967.
9. Зрянин В.А., Зрянина Т.А. Новые данные о фауне муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) Среднего Поволжья // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 2. С. 226–240.
10. Какнаева М.С. Оценка состояния комплекса муравейников *Formicalugubris* Zett. (*Hymenoptera: Formicidae*) на территории Пустынского заказника. Н. Новгород: ННГУ, 2023.
11. Кауфман А.А. Мониторинг комплекса *Formica lugubris* Zett. (*Hymenoptera: Formicidae*) в Пустынском заказнике. Н. Новгород: ННГУ, 2015.
12. Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М. [и др.]. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения. 2008. № 56. С. 5–63.

13. Купянская А.Н. Муравьи (*Hymenoptera, Formicidae*) Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990.
14. Миннинзон И.Л. Ботаническая география Нижнего Новгорода. Н. Новгород, 2023.
15. Монгуш Э.О. Рыжие лесные муравьи группы *Formicarufa* Пустынского заказника и его окрестностей. Н. Новгород: ННГУ, 2016.
16. Санников С.Н., Петрова И.В., Егоров Е.В. [и др.] Поиск и выявление системы плейстоценовых рефугиумов вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2020. № 3. С. 181–189.
17. Сенатор С.П., Мороз В.П. Географические условия и развитие растительного покрова Среднего Поволжья и прилегающих территорий в плейстоцене // Изв. Самар. науч. центра Рос. академии наук. 2017. Т. 19. № 2. С. 62–74.
18. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену / под ред. А.К. Марковой. М: КМК, 2008.
19. Goropashnaya A.V., Fedorov V.B., Seifert B., Pamilo P. Limited phylogeographical structure across Eurasia in twored wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (*Hymenoptera, Formicidae*) // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13. P. 1849–1858.
20. *Formica lugubris* Zetterstedt, 1838 // GBIF. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.gbif.org/species/1314847> (дата обращения: 29.09.25).
21. Tsikas A., Karanikola P. Differences between the allometric rules governing two *Formica lugubris* Zetterstedt, 1838 // *Hymenoptera: Formicidae* ants' populations in Northern Greece. J. Entomol. Res. Soc. 2021. Vol. 23. № 3. PP. 213–224.