

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ЗВЕЗДЧАТКИ ЛАНЦЕТОЛИСТНОЙ НА МУРАВЕЙНИКАХ *Lasius niger* и *Formica rufa*

Бессонов В. В., Рубашко Г. Е.

*Разработана решетчатая имитационная модель для исследования взаимодействия популяций растений и муравьев. С помощью модели проанализирована возможность освоения травянистыми многолетними растениями муравейников двух видов (*Lasius niger* L. и *Formica rufa* L.) в зависимости от активности муравьев и с учетом распространения семян муравьями. Проведено сравнение характера освоения гнездовой и пригнездовой территории муравьев исследованных видов звездчаткой ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.).*

Введение. Сообщества муравьев играют полифункциональную роль в естественных биоценозах. Их вклад в изменение фитоценотической среды состоит в изменении физико-химических свойств почвы в процессе гнездостроения, нарушении напочвенного покрова, осуществлении различных этапов семенной инвазии биотопа, в участии муравьев в динамических процессах растительности в пределах своих кормовых участков. Семена и сладкие выделения растений используются муравьями в питании, растительный материал является компонентом гнездовых построек (Gorb E.V., Gorb S.N., 1999; Бугрова, Пшеницына, 2003). В результате, в гнездах муравьев зачастую формируется своеобразный банк семян растений. Затем, прорастая на муравейниках, растения затевают гнезда и вынуждают муравьев покидать обжитое место (Евстигнев, Рубашко, 2001).

Существует ряд работ (Малоземова, 1970; 1985; Бугрова, Пшеницына, 2003; Зрянин и др., 2004), посвященных выявлению особенностей территориального размещения трав вблизи муравейников. Однако, взаимодействие муравьев и растительности на их гнездах, по-прежнему остается в числе наиболее актуальных научных задач при разработке основ и методической базы мероприятий по сохранению полезных лесных муравьев как ценного биологического ресурса, влияющего на продуктивность и биологическую устойчивость лесов (Захаров, 2005). В

частности, остаются невыясненными вопросы, вследствие каких процессов происходит полное зарастание муравейника растениями, всегда ли зарастание муравейника приводит к его гибели, как быстро растения могут захватить муравейник?

Изучение взаимоотношений муравьев и растений является целью настоящей работы. Для ее достижения мы разработали и исследовали решетчатую имитационную модель пространственного взаимодействия травянистых растений и муравьев. Она построена на основе представлений о клеточных автоматах, которые были обобщены для случая вегетативно-подвижных растений в работах А.С. Комарова с соавторами (Комаров, Паленова, 2001; Комаров, 2003; Михайлова и др., 2006; 2008). Для разработки модели использовался авторский полевой материал сборов 1996–2007 гг. и литературные данные. Моделировался процесс зарастания муравейников двух видов — черного садового муравья (*Lasius niger* L.) и рыжего лесного муравья (*Formica rufa* L.) — звездчаткой ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.)

Методы и объекты исследования. В качестве модельного растения была выбрана звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea*) — длительновегетирующее растение из семейства гвоздичных. Выбор *Stellaria holostea* был определен тем, что в природе именно ею часто зарастают гнезда самых ценотически значимых видов муравьев — *Lasius niger* L. и *Formica rufa* L., что, возможно приводит к гибели муравейников этих видов. *Stellaria holostea* — мезофит, встречающийся в лиственных, хвойных и хвойно-широколиственных лесах. Как кистекорневой многолетник с ползучим ветвистым корневищем, *Stellaria holostea* отличается высокой вегетативной подвижностью. Вследствие большой скорости и длительности роста надземных плетей и «подстилочных» горизонтальных побегов (столонов), ее генеративные особи быстро захватывают территорию: длина stolона *Stellaria holostea* составляет 40–70 см (Смирнова, 1987), что позволяет ей продвигаться на 100 см и более в течение года. Проростки семян появляются в середине – конце мая, еще до начала плодоношения, но возможно прорастание семян и сразу после рассеивания, в тот, же вегетационный период. Смертность проростков под покровом материнского растения очень высока, поэтому, несмотря на большое число рассеиваемых диаспор, всходы *Stellaria holostea* в лесу встречаются редко, причем исключительно на лишенных растений участках вследствие низкой конкурентной способности проростков

(Алексеев и др., 1998). При таких обстоятельствах, муравейники, являясь зоогенными нарушениями напочвенного покрова, с низкой сомкнутостью трав, для звездчатки становятся наиболее привлекательными.

Исследуемые нами виды муравьев — черный садовый (*L. niger*) и рыжий лесной (*F. rufa*) — по способу питания зоофаги и трофобионты, доля семян в их питании, составляет лишь 0.2% (Длусский, 1967), и собирают они только специализированные мирмекохорные диаспоры, снабженные приманкой для муравьев — элайосомом (Левина, 1957; Новиков, 1939). Звездчатка ланцетолистная не имеет анатомических приспособлений мирмекохоров, однако, по нашим наблюдениям, муравьи активно интересуются ее семенами. Личные наблюдения показали, что отдельные семена звездчатки перемещаются муравьями *F. rufa* на расстояние до 7 м, а муравьями *L. niger* — до 1.4 м.

В период плодоношения трав муравьи проявляют наибольшую активность сбора семян. Для рассмотренных видов была подсчитана средняя скорость переноса семян — количество семян приносимых муравьями за единицу времени по фуражировочной дороге в муравейник. Количество фуражировочных дорог у муравейника *F. rufa* колеблется от 1 до 12. Размеры кормовых участков колеблются от 0.2 до 3 га (Захаров, 1974).

В модели мы рассматривали только активные жизнеспособные муравейники, возрастом более 3–4 лет, с диаметром насыпного купола от 100 см и более, с числом кормовых дорог от 4 до 12. Средний ежегодный прирост численности такой муравьиной семьи равен 20%. Вокруг такого муравейника существует кольцевая зона шириной до 1.5 м, часто лишенная растительности (Длусский, 1967; Дьяченко, Русакова, 1996) — выстригаемая территория.

Методика моделирования. На основе полевых наблюдений и литературных данных разработана решетчатая имитационная модель для исследования взаимодействия популяций травянистых растений и муравьев. Использован метод имитационного моделирования на основе представлений о клеточных автоматах. Модельное представление вида *S. holostea* основано на работах Комарова А.С. и Михайловой Н.В. с соавторами (Комаров, 2003; Комаров, Паленова, 2001; Михайлова и др., 2006; 2008).

Расчетная площадка представлялась в виде плоской квадратной решетки, размер ячейки которой принят равным 4 см. Считаем, что звездчатка ланцетолистная осуществляет вегетативный захват террито-

рии только посредством подземных столонов. В природных условиях в вегетативном разрастании принимают участие и надземные побеги, т.к. они лежат, но их роль в захвате территории мала. (Михайлова и др., 2006). Длина столона не более 10 узлов, в каждом из узлов столона имеется почка, из которой возможно прорастание нового отбega. При появлении препятствия на пути вегетативного отбega, он прекращает свой рост. Вегетативное разрастание возможно в первый год жизни. Вероятность прорастания почки столона в первый год принята 20%, во все последующие — 40% (рис. 1). Длительность жизни одного элемента популяции — 2 года. Исходное положение сплошного массива звездчатки справа на расстоянии 3 м от муравейника.

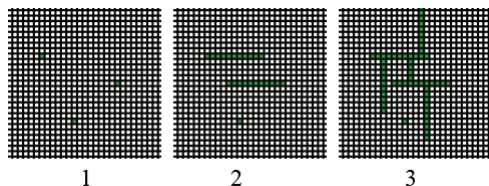


Рис. 1. Модельное представление звездчатки ланцетолистной. 1 — посев; 2 — прорастание; 3 — окончание первого года вегетации.

Самым сложным при создании любой модели является формализация наблюдаемых явлений. В нашем случае возникла необходимость описания активности муравейника, его силы. Понятие силы муравейника абстрактно, включает в себя не только численность муравьиной семьи, но и ее состояние. Хотя для простоты понимания вопроса можно ассоциировать её с численностью муравьиной семьи. В рассматриваемом случае сила муравейника C_i , описываемая формулой (1), безразмерная величина. За единицу силы муравейника принята сила одной гипотетической колонны. Следовательно, сила, забираемая уходящей колонной, C_k также равна единице 1.

Для оценки активности муравейника на i -м шаге использовалась следующая формула:

$$C_i = \begin{cases} C_{i-1}(k_c - k_u D_m), & C_{i-1} < C_m, \\ C_{i-1}(k_c - k_u D_m) - C_k, & C_{i-1} > C_m, \quad P > P_k, \end{cases} \quad (1)$$

где C_{i-1} — сила муравейника на предыдущем шаге, k_c и k_u — коэффициенты развития и угнетения муравейника соответственно, D_m — доля му-

равьиного холма, захваченного растениями, $C_k = 1$ — сила, забираемая колонной, $P_k = 0.5$ — вероятность появления колонны, $C_m = 2$ — сила муравейника, при которой возможно появление колонны.

По литературным данным (Дьяченко, Русакова, 1996; Дьяченко, 2001), через 3–4 благоприятных года после своего появления муравейник может образовывать колонны. Так как средний ежегодный прирост численности активной жизнеспособной муравьиной семьи составляет 20%, то значение коэффициента развития k_c было принято 1.2. С такой скоростью прироста муравейник при благоприятных условиях к 5-му году жизни в нашей модели достигает силы более двух единиц ($C_5 = 2.0736$). Таким образом, принимаем в качестве условия появления колонны достижение муравейником силы в 2 единицы ($C_m = 2$).

Купол муравейника располагался в центре расчетной площадки. Для простоты сравнения диаметр купола принят 1 м для обоих видов. Вследствие активности муравьев возрастает вероятность гибели растений на муравейнике по сравнению с фоном. Эта вероятность зависит от силы муравьиной семьи. Способность муравьев освободить купол муравейника от определенного вида растений характеризуется коэффициентом гибели растений $k_{deathhill}$ на муравейнике при $C_i = 1$. При изменении состояния муравейника также меняется коэффициент гибели растений:

$$k_{deathhill} = k_{deathhill} C_i.$$

Отрицательное влияние муравьев на растения для вида *F. rufa* выходит за пределы купола. В данной модели принято, что трансформирующая деятельность на муравейнике постоянна на всей площади холма, а за пределами холма влияние муравьев на растения уменьшается по экспоненте, и на границе выстригаемой территории обнуляется. Ширина кольца выстригаемой территории 1 м.

Считаем, что семена собираются муравьями со всего участка в муравейник. По пути часть семян теряется, половина принесенных семян выносятся и оставляется рядом с муравейником на расстоянии до 0.5 м. Муравьи задают некую направленность распространению растений, а именно, они теряют семена от массива звездчатки по направлению к центру муравейника. У потерянных и вынесенных из муравейника семян, зачастую, уже повреждены семенные зачатки. Кроме того, муравьями часто собираются незрелые семена, и доля всхожих семян очень мала. Потери семян по нашим наблюдениям и литературным данным (Левина, 1957) составляют 20% от общего количества перенесенных се-

мян. В модели сделано допущение, что из этих семян всходит на следующий год 3%.

Результаты. Проведено несколько серий компьютерных экспериментов, в которых было имитировано развитие растений на куполе муравейников двух видов муравьев (*F. rufa*, *L. niger*) и прилегающей к ним территории. Коэффициент смертности растений на муравьином холме $k_{deathhill}$ изменяли от 0.4 до 1.0, учитывался сбор семян муравьями.

При коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deathhill} = 0.6$, единичные особи прорастают на куполе. Их доля не велика, поэтому прирост силы семьи положительный. В результате регулярного отделения отводков сила семьи может колебаться вокруг определенного значения ($C = 2$) в течение десятков лет (рис. 2). Несмотря на отсутствие выстригаемой территории у муравейника *L. niger*, характер освоения растениями муравейника при тех же значениях $k_{deathhill}$ качественно повторяет картину, наблюдаемую для *F. rufa*.

При коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deathhill} > 0.6$ у растений практически нет шансов появиться на муравейнике любого из исследуемых видов. Муравьиная семья не испытывает отрицательного влияния со стороны растений и получает возможность бесконечно расти. Сила муравейника во времени изменяется пилообразно при периодическом уходе отводка, либо бурно растет в период до появления нового.

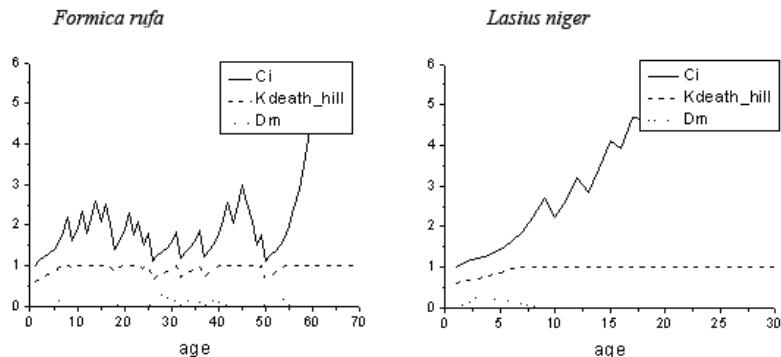


Рис. 2. Развитие муравейников *F. rufa* и *L. niger*. $k_{deathhill} = 0.6$.

И, наоборот, при коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deathhill} < 0.6$ муравейник не способен сопротивляться продвижению

растений. Растения, появившиеся на куполе, подавляют развитие семьи. Сила семьи уменьшается, муравейники *F. rufa* и *L. niger* полностью зарастают растениями и возможно погибают (рис. 3).

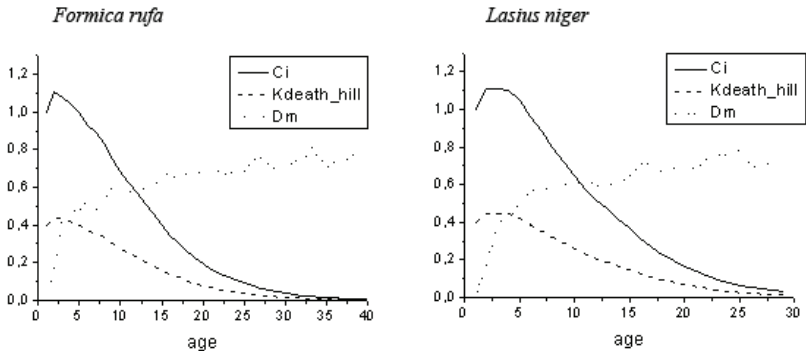


Рис. 3. Развитие муравейников *F. rufa* и *L. niger*. $k_{death_{hill}} = 0.4$.

Равновесное состояние, наблюдалось для *L. niger* при $k_{death_{hill}} = 0.4$: сила муравейника и доля растений на муравейнике после 5 года жизни становятся стабильными и не изменяются во времени (рис. 4).

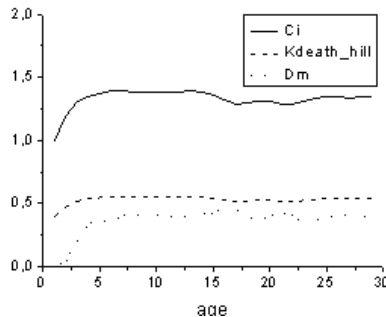


Рис. 4. Стабильное состояние. *L. niger*. $k_{death_{hill}} = 0.4$.

Серия численных экспериментов без учета семенного размножения показала, что активный жизнеспособный муравейник *F. rufa* не доступен для растений, осваивающих территорию вегетативным способом (рис. 5). В тоже время, на муравейник *L. niger* без выстригаемой территории возможно проникновение вегетативно-подвижных растений.

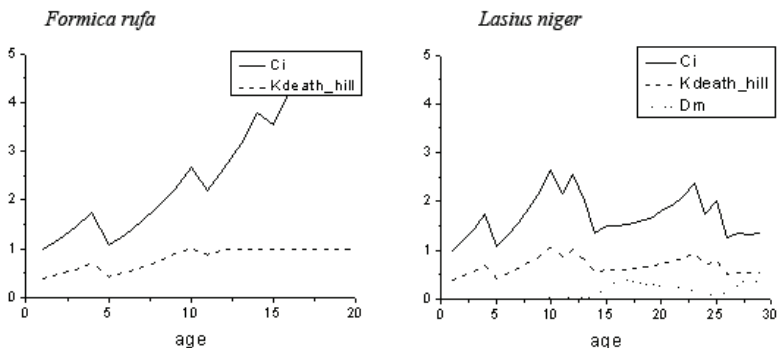


Рис. 5. Развитие муравейников *F. rufa* и *L. niger*. Участвует только вегетативное размножение. $k_{deathhill0} = 0.4$.

Заключение. С помощью разработанной модели проанализирована зависимость освоения муравейника звездчаткой от активности муравьев. Проведено сравнение характера освоения территории муравейников *L. niger* и *F. rufa*.

Показано, что возможность захвата территории муравейника растениями зависит от состояния гнезда и биологических особенностей вида муравьев. Наличие пригнездовой выстригаемой территории вокруг муравейников *F. rufa* не является препятствующим фактором для захвата муравейника растениями, чьи семена переносятся муравьями (*Stellaria holostea* L.). Учитывая биологию рассмотренных видов можно сказать, что захват растениями активного жизнеспособного муравейника видов *L. niger* и *F. rufa* возможен только при коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deathhill0} < 0.6$.

Для растений, осваивающих территорию в основном вегетативным способом, пригнездовая выстригаемая территория может стать непреодолимым препятствием на пути к муравейнику *F. rufa*. В тоже время на муравейнике *L. niger* возможно проникновение вегетативно-подвижных растений.

Для обоих видов муравьев *L. niger* и *F. rufa* возможно равновесное состояние, когда сила муравейника и доля растений на муравейнике не меняются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю.Е., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник. — М.: Агропромиздат, 1998. — 223 с.
- Бугрова Н.М., Пишеницына Л.Б. Трансформация пространственной структуры травяного покрова вокруг гнезд *Formica aquilonia* // Успехи совр. биологии. — 2003. — № 3. — С. 273–277.
- Длусский Г.М. Муравьи рода формика. — М.: Наука, 1967. — 236 с.
- Дьяченко Н.Г., Русакова Н.Н. Роль рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* L. и *Formica polictena* Foerst.) в экосистемах Беловежской пушчи. // Кн: Сохранение биологического разнообразия лесов Беловежской пушчи. — Каменюки–Минск, 1996. — С. 191–201.
- Дьяченко Н.Г. Размеры, количество колонн и интенсивность движения в семьях рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. — Пермь, 2001. — С. 72–75.
- Евстигнеев О.И., Рубашко Г.Е. Роль черного садового муравья (*Lasius niger*) в поддержании флористического разнообразия вейниковых полей // Муравьи и защита леса. — Пермь, 2001. — С. 11–15.
- Захаров А.А. Структура семьи и образование колонии у муравьев *Formica s. str.* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. — 1974. — Т. 53, № 1. — С. 58–65.
- Захаров А.А. Реальные и мнимые проблемы использования муравьев в биологической защите леса // Муравьи и защита леса. — Новосибирск, 2005. — С. 224–229.
- Зрянин В.А., Новоселова Н.А., Петрушова Е.С. Анализ растительных группировок вокруг муравейников рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Поволжский экологический журнал. — 2004. — №1. — С. 48–57.
- Комаров А.С. Клеточно-автоматные модели сообществ вегетативно-подвижных растений, учитывающие поливариантность онтогенеза // Материалы X международной конференции «Математика, компьютер, образование». — 2003. — Вып. 10, ч. 3 — С. 112–124.
- Комаров А.С., Паленова М.М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 2001. — Т. 106, № 5. С. 35–41.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. — М.: Издательство Моск. гос. ун-та, 1957. — 358 с.
- Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. — Л.: Наука. 1987. — 160 с.
- Малоземова Л.А. О взаимоотношении муравьев с растениями // Экология. — 1970. — №2. — С. 101–103.

- Малоземова Л.А. Связь муравьев с растениями. — М., 1985. 17 с. Деп. в ВИНТИ 8.07.85, № 4922 — 85.
- Михайлова Н.В., Богданова Н.Е., Михайлов А.В. Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) // *Бюллетень МОИП. Отд. биол.* — 2006. — Т. 111, вып. 1. — С. 37–44.
- Михайлова Н.В., Михайлов А.В., Богданова Н.Е., Комаров А.С., Жукова Л.А. Имитационная модель инвазионной динамики популяций неморальных видов трав на неоднородной территории // *Бюллетень МОИП.* — 2008. — Т. 113, вып. 5. — С. 68–75.
- Новиков В.П. Диаспоры, распространяемые муравьями // Уч. Зап. Ленингр. пед. ин-т им. А. И. Герцена — 1939. — Т.25. — С. 43–45.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов — М.: Наука, 1987. — 206 с.
- Gorb E.V., Gorb S.N. Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe // *Oikos.* — 1999. — Vol. 84. — P. 110.

SIMULATION OF *Stellaria holostea* GROWTH ON ANT COLONIES OF *Lasius niger* AND *Formica rufa*

Bessonov V. V., Rubashko G. E.

*A lattice simulation model was developed to investigate interaction of a herbaceous plant and ant populations. Colonization of *Lasius niger* L. and *Formica rufa* L. mounds by Greater Stitchwort (*Stellaria holostea* L.) was analyzed taking into account ant activities (including seed dispersal). Comparison of plant growth on ant-hills and hill adjacent territories was performed for the investigated species.*