

МУРАВЬИ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) КУРАЙСКОЙ КОТЛОВИНЫ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

Выявлено 32 вида муравьев. 70% фауны общие с Тувой, 55% – с Монголией. В безлесных ландшафтах безраздельно доминирует *Formica candida* F. Smith, в леса проникает по опушкам, в высокогорье – до 2800 м над ур. м. Ее численность в котловине (до 25 гнезд / 25м²) максимальна для ареала в целом. В каждом высотном поясе численность *F. candida* убывает по мере увеличения крутизны склонов, наименьшая отмечена на откосах. Уменьшение численности этого вида наблюдается также при снижении абсолютной высоты местности от склонов гор к долине р. Чуя. Ландшафтное монодоминирование *F. candida* определяется ее экологической пластичностью и, вероятно, отсутствием конкурентов из числа ксерофилов и позволяет предполагать, что условия степной котловины оптимальны для этого вида. В пределах рассматриваемого ряда степных ландшафтов от высокогорий до дна котловины в населении муравьев проявляются 2 зоны с наибольшей численностью: высокогорная (тундрово-лугово-степная) и на стыке нижней части хребта и верхней части подгорной равнины. Это согласуется с данными по другим группам беспозвоночных животных, в том числе характерно и для коллембол Тувы.

Ключевые слова: муравьи; биотопическое распределение; численность гнезд; Курайская котловина; Юго-Восточный Алтай.

Юго-Восточный Алтай в отличие от Центрального [1] и Северо-Восточного [2] до настоящего времени остается слабо изученным в мирмекологическом отношении. Опубликованы лишь отрывочные сведения по численности и биотопическому распределению нескольких видов муравьев в горно-степной Курайской [3] и опустыненной Чуйской [3–5] котловинах. Основная цель настоящей работы заключается в том, чтобы показать специфику фаунистического состава муравьев Курайской котловины, особенно ее горно-степных ландшафтов, проследить изменение численности в системе вертикальной поясности и в зависимости от рельефа (при переходе от дна котловины к шлейфам и затем к склонам хребтов).

Методика и материал

Исследования проведены на профилях, проходящих по южному склону Курайского и северному Чуйского хребтов и на примыкающих к хребтам равнинных степях на днище Курайской котловины. Первый профиль был расположен на правом берегу р. Чуя в междуречье ее притоков Курайки и Кызыл-Ташки в окрестностях с. Курай. Он включал пояс горных тундр, горно-степные склоны, шлейфы (к северу от дороги Бийск – Ташанта) и днище котловины. Оно (днище) представляет собой слегка наклонную к р. Чуя равнину с неглубокими (менее 50 см) ложбинами шириной от 5 до 15 м. Пространство между ложбинами – плакоры – ровные участки. В верхней части равнины, начиная от основания склонов, плакорные участки заняты ковыльно-полынно-лапчатковыми степями, средняя и нижняя части равнины – мелкодерновинными.

Пояс альпийских степей редуцирован на хребтах, окружающих Курайскую котловину, но частично выражен в обрамлении Бугузунской котловины. Поэтому второй профиль был заложен в среднем течении р. Бугузун (правый приток р. Чуя) на южном склоне Курайского хребта, обрамляющего с севера небольшую Бугузунскую котловину (1900–2100 м над ур. м.). Здесь обследованы фрагменты высокогорных альпийских степей (2600–2800 м над ур. м.). Третий профиль располагался на левобережье р. Чуя и включал нижнюю часть северного склона Чуйского хребта и примыкающий к хребту шлейф. Учеты гнезд проведены на склоне и шлейфе, занятых парковыми листовничниками и разного типа луговыми степями. Кроме того, маршрутами были охва-

чены близлежащие к профилям горно-лесные, луговые, пойменные, заболоченные и прочие ландшафты. На всех профилях было заложено 172 площадки по 25 м².

Природные условия

Курайская котловина весьма обширна: ее длина около 40 км при ширине 32 км. Минимальная отметка днища – 1500 м над ур. м., верхняя граница обследованной территории проходит по поясу щебнистых тундр (2900–3100 м над ур. м.). Климат резкоконтинентальный, зимы морозные, малоснежные с постоянными ветрами, высота снежного покрова не превышает 20 см [6]. Среднегодовая температура воздуха –6,8°C [7]. Минимальные январские температуры достигают –43° в Курайской и –55,1°C в Чуйской котловинах; максимальные июльские – соответственно 28 и 35°C. В Курайской котловине выпадает не более 300 мм осадков в год. Коэффициент увлажнения за летний период равен 0,2–0,4, что, по Н.Н. Иванову [8], соответствует зонам недостаточного и скудного увлажнения с сухостепными и пустынно-степными ландшафтами. По мере подъема в горы растет количество осадков и уменьшается теплообеспеченность. Средняя температура воздуха в июле в поясе горных тундр (2800 м над ур. м.) составляет 6,0°C, на днище котловины 14,0°C [9].

Вертикальная поясность в Курайской котловине выражена не полностью: из-за дефицита влаги на южных склонах выпадет лесной пояс, поэтому здесь горно-склоновые каменистые степи непосредственно переходят в разнообразные тундры. Для области контакта характерен ряд вариантов ксеротизированных тундр и альпийских лугов. Нередки инверсии ландшафтов: степи на склонах могут располагаться выше тундр, занимающих уступы. В верхней части днища котловины у подножия Курайского хребта развиты крупно-дерновинные злаковые степи с преобладанием тырсы (*Stipa capillata* L.). По мере удаления от подножия гор по днищу котловины уменьшается увлажнение (вероятно, за счет уменьшения стока с гор), влекущее за собой смену растительных группировок. Ковыльно-полынные и ковыльно-полынно-лапчатковые группировки верхней части равнины (1700 м над ур. м.) замещаются более сухими мелкодерновинными (1550–1600 м над ур. м.). Наиболее общая особенность котловины – контрастность ландшафтов на сравнительно небольшой террито-

рии (от сухих и опустыненных степей на днище котловины до высокогорных тундр и субнивального пояса). На склонах хребтов выделяются платообразные уступы, пологие склоны и крутые склоны – откосы. Уступы получают дополнительное увлажнение весной и летом за счет стока с вышележащих участков, поэтому здесь развит более мощный и плотный, чем на пологих склонах и откосах, растительный покров. Откосы сильно прогреваются, иссушены, и растительность сильно разрежена. На пологих склонах растительный покров в соответствии с увлажнением более редкий и имеет промежуточный характер между уступами и откосами.

Протяженные слегка наклонные равнины на днище котловины подразделяются на верхние, средние и нижние части, заканчивающиеся солеными озерами или берегами рек. Основной элемент мезорельефа равнин – эрозийные ложбины, экологически выгодно отличающиеся от основных поверхностей большим увлажнением (весной за счет таяния скопившегося снега, летом – дождевыми водами). Все это создает пестрые условия существования для муравьев рассматриваемой территории.

Фауна и население муравьев

В Курайской котловине обнаружено 32 вида муравьев; не менее трети из них широко распространены в умеренной полосе Европы. 20 видов общие с фауной лесостепей Сибири, 10 встречаются в таежной зоне и 1 вид – в подзоне кустарничковых тундр. Общие с Тувой 25 видов (примерно 70% фауны), с Монголией – 23 вида (55% фауны). Столь значительный уровень сходства фауны муравьев Курайской котловины и Тувы представляется неожиданным, поскольку при территориальной близости все-таки чрезвычайно велика разница в площади. Очевидно, что сходство фаун есть следствие высокой концентрации разнообразных условий в пределах небольшой (относительно Тувы) Курайской котловины.

Степи днища котловины образуют ряд, в котором ковыльно-полынные и ковыльно-полынно-лапчатковые группировки верхней части равнины (1700 м над ур. м.) замещаются более сухими мелкодерновинными, расположенными в средней и нижней частях (1550–1600 м над ур. м.). Растительный покров образован *St. Capitata*, *Festuca pseudovina* Hack., *Artemisia sacrorum* Ledeb. и др. Высота травостоя 25–35 см, проективное покрытие 60–80%. Наиболее каменистые участки заняты пятнами лапчатки бесстебельной (*Potentilla acaulis* L.). Здесь же в широких понижениях разрастается полынь (*A. sacrorum*), фестука (*F. pseudovina*) и др.

Во всех вариантах степей равнины выявлено 12 видов муравьев (*F. candida*; *F. longiceps* Dlussky; *F. Uralensis* Ruzsky; *F. fusca* Linnaeus; *F. pisarskii* Dlussky; *Lasius alienus* (Foerster); *Myrmica kasczenkoi* Ruzsky, 1905; *M. pisarskii* Radtschenko; *F. pratensis* Retzius; *L. niger* (Linnaeus); *Proformica mongolica* Emery; *Cataglyphis aenescens* (Nylander)).

В верхней части подгорной равнины в ковыльно-полынных и ковыльно-полынно-лапчатковых степях повсеместно и с большой численностью доминирует только 1 вид – *F. candida* (табл. 1). Именно здесь отмечена его наибольшая плотность гнезд. На плакорных участках она колеблется в пределах от 7 до 35 гнезд на

25 м² (в среднем – 24). Гнезда распределены равномерно, участки без гнезд отсутствуют. Гнезда еще 3 видов (*F. uralensis*, *M. kasczenkoi*, *M. pisarskii*) настолько редки, что они не были встречены на учетных площадках.

Иная ситуация складывается в ложбинах этого уровня. Они узки и глубоки в отличие от широких и мелких в средней части подгорной равнины. В растительном покрове ложбин присутствуют куртины с плотными дернинами, затеняющие поверхность почвы. Поэтому гнезда *F. candida* распределены не равномерно, хотя их количество практически не снижается (22 в среднем на 25 м²) по сравнению с плакорами, что не типично для котловинных степей, в которых по ложбинам численность обычно увеличивается. Однако на участках без плотных куртин число гнезд может достигать максимальных (48 на 25 м²) значений. Гнезда *L. alienus* редки (0,2 в среднем и 2 максимально на 25 м²), гнезда остальных видов (*F. pisarskii*, *F. uralensis*, *M. kasczenkoi*, *F. pratensis*, *L. niger*, *M. pisarskii*) встречены только вне учетных площадок.

Средние и нижние части подгорной равнины (1 500–1 600 м над ур. м.) заняты мелкодерновинными степями или, по А.В. Куминовой [10], – мелкотравными осоково-злаковыми. Высота травостоя существенно ниже, чем в ковыльно-разнотравных степях (7–10 см) при проективном покрытии около 50%. В нижней части равнины происходит смена растительности на более ксерофильные варианты мелкодерновинных степей (от тонконоговых и типчаковых к полынно-осочково-злаковым). Здесь господствуют *P. acaulis*, *Diplachne squarrosa* K. Richt., *St. glareosa* P. Smirn. Высота травостоя не более 6–7 см, большие участки полностью лишены растительности.

В мелкодерновинных степях средней части равнины встречено 5 видов (*F. candida*, *F. pisarskii*, *L. alienus*, *M. kasczenkoi*, *M. pisarskii*), но на учетных площадках зарегистрированы только первые три. Доминирует, как и в большинстве обследованных ландшафтов, *F. candida*. Ее численность здесь в 3–5 раз ниже и по средним (5 гнезд) и по максимальным (до 12 гнезд/25 м²) значениям, чем в ковыльно-разнотравных степях верхней части равнины. Численность *L. alienus* достигает 7 гнезд на 25 м², а *F. pisarskii* – не более 1,0 гнезда на 25 м².

В ложбинах средней части равнины с относительно более густым ковыльно-полынным покровом сходны со степями на плакорах верхней части, муравьев больше, чем на плакорах с мелкодерновинными степями. Доминирует *F. candida*, плотность гнезд в среднем 9,5, максимально достигает 18 на 25 м². Вне учетных площадок встречены еще 5 крайне редких здесь вида (*F. uralensis*, *F. pisarskii*, *M. kasczenkoi*, *M. pisarskii*, *F. pratensis*).

В нижней части подгорной равнины (1500 м над ур. м.) степи по внешнему облику все более приближаются к опустыненным степям Чуйской котловины, ложбины плохо выражены, и растительный покров из-за этого становится монотонным. Доминирующим видом остается *F. candida*, но численность ее очень низка (на разных выделах в среднем 0,5–5, максимально 5–9 гнезд на 25 м²), нередко участки без гнезд. Единично встречены гнезда *M. pisarskii*. Интересно отметить здесь нахождение *P. mongolica*, *C. aenescens*, видов, связанных в Туве [11] и в Чуйской котловине Алтая [4] уже с сухими опустыненными степями.

Итак, рассмотренные ковыльно-полынные, ковыльно-полынно-лапчатковые и мелкодерновинные степи равнины Курайской котловины образуют ряд, в котором по мере движения от основания склонов хребтов к центру котловины происходит снижение численности муравьев. Примыкающие к склонам хребтов ковыльно-полынные и ковыльно-полынно-лапчатковые степи по численности *F. candida* очень сходны с аналогичными степями в Тувинских котловинах, точнее – с относительно влажными вариантами степей Улугхемской и частично Убсунурской котловин [11]. Сухие мелкодерновинные степи в нижней части равнины примерно на несколько порядков беднее муравьями, чем степи ее верхней части, и сходны с аналогичными опустыненными степями в Убсунурской котловине Тувы.

Степи горных склонов. Пояс горно-склоновых каменистых степей вписывается в интервал высот от 1 700–1 800 до 2 300–2 400 м, выше они замещаются субальпийскими лугами. Растительный покров горных степей сильно разрежен, в нем преобладают, наряду со злаками и осоками, полыни, астрагалы (*F. pseudovina*,

Carex pediformis C.A. Meyer, *Artemisia frigida* Willd., *A. Gmelini* Web., *Astragalus austrosibiricus* B. Schischk. и др.) и другое разнотравье. В пределах пояса наиболее увлажнены уступы, поэтому здесь развит более плотный растительный покров, что сказывается на численности муравьев.

В горно-склоновых каменистых степях выявлено четыре вида – *F. candida*, *F. longiceps*, *F. uralensis*, *F. fusca* (табл. 1). Первые два вида встречаются практически во всех выделах. *F. uralensis* редок и отмечен только на уступах вне учетных площадок. Единичные гнезда *F. fusca* приурочены исключительно к опушкам лесов, сохраняющихся в ветровой тени и по долинам ручьев. Плотность гнезд доминирующего здесь *F. candida* (см. табл. 1) от выдела к выделу колеблется в широких пределах (в среднем от 1 до 25 гнезд/25 м², максимально – до 35). Она минимальна (до полного исчезновения) на откосах и наиболее высока на участках с разреженным покровом. Численность второго вида (*F. longiceps*) в горно-склоновых степях составляет в среднем 0,2–1,0 гнезд, максимально – 2/25 м²; на уступах он отсутствует.

Т а б л и ц а 1

Муравьи горно-степных ландшафтов Курайской котловины, гнезд / 25 м²

Вид	Горно-склоновые каменистые степи					Шлейфово-равнинные степи					
	Уступ	Край уступа	Склон пологий	Склон крутой	Откос	Верхняя часть		Средняя часть		Нижняя часть	
						Плакор	Ложбина	Плакор	Ложбина	Плакор	Плакор
	Ковыльно-разнотравные	Злаково-разнотравные	Злаково-разнотравные	Злаково-разнотравные	Ковыльно-разнотравно-осоковые	Ковыльно-полынно-лапчатковые степи	Мелкодерновинные степи				
							Типчаково-злаковые степи			Полынно-осочково-злаковые степи	
2300*	2200*	2100*	2000*	1900*	1700*		1600*		1500*		
ПП 80%	ПП 40%	ПП 50%	ПП 40%	ПП 30%	ПП 80%	ПП 80%	ПП 50%	ПП 60%	ПП 50%	ПП 30%	
<i>F. candida</i>	8(2–22)	25(20–35)	9(4–18)	15(14–16)	1(0–2)	24(7–35)	22(6–48)	5(2–12)	9,5(4–18)	5(1–9)	0,5(0–1)
<i>F. longiceps</i>	0	0,2(0–1)	1(1–2)	0,2(0–1)	1(0–2)	0	0	0	0	0	0
<i>F. uralensis</i>	+	0	0	0	0	+	+	0	+	0	0
<i>F. fusca</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. pisarskii</i>	0	0	0	0	0	0	+	0,08(0–1)	+	0	0
<i>L. alienus</i>	0	0	0	0	0	0	0,2(0–2)	0,6(0–7)	0	0	0
<i>M. kasczenkoi</i>	0	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0
<i>M. pisarskii</i>	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	0
<i>P. mongolica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0,01
<i>C. aenescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0,01
<i>F. pratensis</i>	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	0
<i>L. niger</i>	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0

Примечание. Здесь и далее в таблицах средние значения – цифры без скобок, минимальные и максимальные в скобках; знак «+» – единичные встречи вне учетных площадок. ПП – проективное покрытие. * – метров над уровнем моря.

Субальпийские злаково-разнотравные луга (2 400–2 600 м над ур. м.), сменяющие горно-склоновые каменистые степи, имеют относительно высокий (30–40 см) и густой травостой (проективное покрытие 80–90%).

В населении муравьев доминируют 2 вида – *F. candida* и *F. longiceps* (табл. 2). Из-за сильной задерненности растительного покрова численность их невелика. Даже в наиболее благоприятных местах – на склонах – число гнезд *F. candida* составляет в среднем 3,6, максимально 6 на 25 м². На уступах численность *F. candida* сокращается почти в 2 раза, в ложбинах – примерно на порядок. Гнезда *F. longiceps* редки (не более 1 на 25 м²), однако на участках в пределах уступов субальпийского злаково-разнотравного луга, имеющих переходный ха-

актер к луговой тундре, *F. longiceps* встречается несколько чаще (максимально до 2 гнезд на 25 м²). Кроме названных видов по опушкам лесов изредка находили гнезда *F. exsecta* Nylander, 1846; *F. fusca*, *F. gagatoides* Ruzsky, 1904; *F. kozlovi* Dlussky, 1965.

Субальпийские луговые злаково-разнотравные степи. На Курайском хребте в верховьях р. Курайка южные склоны между уступами с луговыми тундрами и субальпийскими лугами на высотах 2600–2800 м над ур. м. располагаются несомкнутые разнотравно-злаковые луговые степи, что вслед за А.В. Куминовой [10] можно рассматривать как инверсию ландшафтов. Здесь численность *F. candida* и *F. longiceps* несколько выше, чем на субальпийских лугах; *L. acervorum* практически отсутствует (табл. 2). Наиболь-

шая плотность гнезд первых двух видов отмечена на пологих, щебнистых участках средней части склона (*F. candida* – в среднем 8, максимально 12, *F. Longiceps* – в среднем 0,5, максимально 2 на 25 м²), причем *F. longiceps* встречается преимущественно по краям степного склона или в западинах, проникая сюда вместе с единичными *F. uralensis* из долин ручьев. В верхней части склона на участках с разреженным травостоем без камней плотность гнезд снижается (*F. candida* – в среднем 4, максимально 9, *F. longiceps* – в среднем

0,2, максимально 1 на 25 м²). В ложбинах субальпийской степи с относительно высоким травостоем (до 30 см) и проективным покрытием в 100% при отсутствии камней численность муравьев *F. candida* снижается в несколько раз (до 1,2 гнезда в среднем, максимально 3 на 25 м²), а *L. acervorum* не поселяется вообще в ложбинах. Здесь были найдены несколько гнезд *F. fusca*, располагавшихся вблизи долин ручьев в корягах. Численность *F. longiceps* остается практически неизменной.

Т а б л и ц а 2

Муравьи высокогорных ландшафтов Курайской котловины, гнезд / 25 м²

Вид	Горные тундры				Высокогорные холодные альпийские степи (урочище Бугузун)			Субальпийские степи луговые злаково-разнотравные			Субальпийские луга злаково-разнотравные		
	Щебнистые	Мохово-лишайниковые	Луговые кобрезиево-дриадовые	Щебн. склон среди луговых тундр	Склон каменистый от альпийских лугов к луговым тундрам			Склон каменистый от субальпийских лугов к луговым тундрам			Злаково-разнотравный склон		
	3100*	2850*	2800*	2850*	2800*	2700*	2600*	2800*	2700*	2600*	2600*	2500*	2400*
	Склон	Уступ	Уступ	Откос	В. ч. скл.	Ср. ч. скл.	Откос	В. ч. скл.	Ср. ч. скл.	Ложбина	Уступ	Склон	Ложбина
ПП 10%	ПП 80%	ПП 80%	ПП 40%	ПП 60%	ПП 50%	ПП 50%	ПП 60%	ПП 40%	ПП 100%	ПП 90%	ПП 80%	ПП 100%	
<i>L. acervorum</i>	0	0	0	12(3–20)	7(4–11)	3(0–9)	0	+	0	0	0	0	0
<i>F. candida</i>	0	0	0	0	+	2,5(0–4)	3(1–5)	4(2–9)	8(4–12)	1,2(0–3)	2,5(1–4)	3,6(2–6)	0,5(0–1)
<i>F. longiceps</i>	0	0	0	0	+	1(0–2)	1(0–2)	0,2(0–1)	0,5(0–2)	0,2(0–1)	1(0–2)	0,2(0–1)	0,2(0–1)
<i>F. uralensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0
<i>F. exsecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
<i>F. fusca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	+
<i>F. gaga-toides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
<i>F. kozlovi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0

Т а б л и ц а 3

Муравьи северного подножия Чуйского хребта Курайской котловины, гнезд / 25 м²

Вид	Лиственный парк разрезанный			Луговые степи			Злаково-разнотравные степи					
	Остепненный участок	Одиночные лишайники	Редкий лишайник	Злаково-разнотравно-осоковые степи			Ковыльно-разнотравные степи			Типчково-разнотравные степи		
				верх. ч.	сред. ч.	нижн. ч.	верх. ч.	средн. ч.	нижн. ч.	верх. ч.	сред. ч.	нижн. ч.
	1900*			1800*			1600*			1500*		
СК 0%	СК 20%	СК 30%	ПП 90%	ПП 90%	ПП 80%	ПП 65%	ПП 60%	ПП 50%	ПП 50%	ПП 50%	ПП 40%	
<i>F. candida</i>	4(3–5)	1(0–1)	0,8(0–3)	24(16–36)	16(10–27)	12(4–16)	13(7–17)	6(0–14)	8(3–12)	6(4–7)	7(3–9)	6(3–8)
<i>F. longiceps</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. alienus</i>	2(1–4)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,2(0–9)
<i>F. pisarskii</i>	0	0	0	+	+	+	+	+	0	0	0	0
<i>F. uralensis</i>	+	+	+	+	+	0,5(0–1)	+	0,5(0–1)	+	+	+	+
<i>F. exsecta</i>	0,5(0–1)	0,5(0–2)	0,3(0–2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. caespitum</i>	1(0–2)	0,2(0–1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. zojae</i>	+	+	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. transsibirica</i>	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. lemani</i>	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. fusca</i>	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. kozlovi</i>	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. sanguinea</i>	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. herculeanus</i>	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. subpilosa</i>	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>F. brunneonitida</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. muscorum</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. ruginodis</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. СК – сомкнутость крон деревьев.

Высокогорные холодные альпийские степи обследованы на втором профиле по долине р. Бугузун. Это связано с редукцией пояса альпийских степей на хребтах, обрамляющих Курайскую котловину [10], но частично выраженного в районе среднего течения р. Бугузун на южной оконечности Курайского хребта в месте стыка Курайской и Чуйской котловин. Они занимают склоны южных румбов в пределах тех же высот, что и субальпийские луговые степи (2600–2800 м над ур. м.) на первом профиле в верховьях р. Курайки. Эти степи непосредственно примыкают к луговым кобрезиевым тундрам, расположенным на уступах или в западинах. Население муравьев представлено тремя видами – *L. acervorum*, *F. candida* и *F. longiceps*. На откосах (2600 м) высокогорных альпийских степей отмечено только два вида. Число гнезд *F. candida* составляет в среднем 3, максимально – до 5, *F. longiceps* – в среднем 1, максимально – 2 гнезда на 25 м². Несколько выше (2700 м) плотность гнезд этих двух видов остается почти прежней, но под камнями появляются гнезда *L. acervorum* (в среднем 3, максимально до 9 на 25 м²). Этот вид поднимается в горы выше других видов (до 2800 м) в пределах данного профиля. Он проникает сюда по каменистым участкам высокогорных степей (в среднем 7 гнезд, максимально – до 11 на 25 м²).

Южные склоны (2800–2900 м над ур. м.) в пределах пояса горных тундр (начиная от луговых и мохово-лишайниковых к вышерасположенным щепнистым) заняты группировками, рассматриваемыми как фрагменты альпийских степей, пояс которых на первом профиле (в междуречье Курайки и Кызыл-Ташки) редуцирован (см. выше). Здесь наблюдается вертикально-поясная инверсия ландшафтов [10]: степные группировки на склонах располагаются выше тундр, лежащих на уступах, и местами непосредственно контактируют с ними. На нижней более крутой («откос») и щепнистой части рассматриваемого нами склона (2850 м над ур. м.) участки злаковых степей имеют ксерофитный облик (проективное покрытие до 40%). Верхняя часть склона более пологая, с большим количеством щебня, занята разнотравно-злаковыми ассоциациями. На откосе находится высотный предел распространения муравьев (табл. 2), представленный многочисленными гнездами *L. acervorum* (в среднем 12, максимально до 20 на 25 м²). Численность гнезд прямо зависела от обилия плоских камней, под которыми (и только под ними) были устроены гнезда. Многочисленные прогретые камеры находились прямо под камнями и достигали значительных для этого вида размеров. Иногда они объединялись в одну большую (диаметром в 2–3 см³), располагавшуюся под всей площадью камня. От нее на глубину до 5–7 см уходил вертикальный ход, заканчивающийся небольшой камерой. Количество особей в гнезде не превышало обычно 100–150.

Горные тундры, изучавшиеся нами на южном макросклоне Курайского хребта в окрестностях пос. Курай, представлены тремя типами: луговые, мохово-лишайниковые и щепнистые.

Луговые кобрезиевые тундры постепенно переходят от нижерасположенных альпийских лугов к мохово-лишайниковым тундрам на высотах 2800 м, места мы вкраплены в них. Покров образован плотными дер-

нинами *Cobresia Bellardi* (All) Degl. с пятнами дриады *Dryas oxyodontha* Juz. Проективное покрытие до 80%. Поверхность участков незадернованной почвы занята мхами. Муравьи отсутствуют.

Мохово-лишайниковые тундры расположены выше луговых, поднимаясь до высоты 2900 м. Они представляют собой сухой вариант луговых кобрезиевых тундр с большей долей пятен мхов и лишайников и редкими куртинами березы *Betula rotundifolia* Spas. Муравьи не найдены.

Щепнистые тундры, находящиеся на высотах 2900–3100 м, занимают привершинные части хребтов вблизи границы вечных снегов. Муравьи не заселяют эти территории.

Муравьи северного подножия Чуйского хребта. На профиле, заложенном на северном подножии Чуйского хребта (1900 м над ур. м.), включающем нижнюю часть склона и верхнюю часть равнины, зарегистрировано 18 видов (см. табл. 3). Из них в парковом лиственничнике – 17, в луговой степи и в злаково-разнотравной – 4. Везде наблюдается абсолютный доминант *F. candida*. Максимальное число гнезд – 36 на 25 м² (в среднем – 24), отмечено в верхней части луговых степей. В целом в пределах лугово-степных урочищ численность муравьев снижается от верхних частей к нижним: в луговых степях – в среднем с 24 до 12 (максимально с 36 до 16) и в различных вариантах злаково-разнотравных степей – в среднем с 13 до 6 (максимально с 17 до 7).

В парковом лиственничнике плотность гнезд существенно ниже. Доминирующая практически по всему профилю *F. candida* здесь поселяется преимущественно на остепненных полянах, реже – среди лиственниц. Плотность гнезд в лиственничнике колеблется в зависимости от сомкнутости крон, густоты травостоя и освещенности максимально в пределах от 0 до 5 на 25 м² (в среднем от 0 до 4). Отсутствуют гнезда в тени лиственниц и в кустарничковых группировках.

Кроме *F. candida* на опушках паркового лиственничника, особенно на остепненных его участках, реже среди редких лиственниц найдены *L. alienus* (2 гнезда в среднем и 4 максимально на 25 м²), *Tetramorium caespitum* (Linne), 1766 (0,2–1 гнездо в среднем и 2 максимально на 25 м²). *F. exsecta* едва выходит из-под тени крон лиственниц, поселяясь по опушкам паркового леса. Число ее гнезд не превышает 2 максимально и 0,3–0,5 в среднем на 25 м². Одновременно с *F. candida* практически по всему профилю, но в отличие от нее с низкой численностью обнаруживается *F. uralensis*. Наибольшее число его гнезд в пределах всего профиля отмечено в луговых и ковыльно-разнотравных степях (0,5 в среднем и до 1 максимально на 25 м²), в парковом лиственничнике крайне редок. В типчакowo-разнотравной степи встречен единично. Здесь был отмечен *L. alienus* (максимально до 9 гнезд на 25 м², в среднем – 2).

Единичные гнезда еще 7 видов (*M. transsibirica* Radtschenko, *F. lemani* Bondroit, *F. fusca*, *F. kozlovi*, *F. sanguinea* Latreille, *F. subpilosa* Ruzsky, *C. herculeanus* Linnaeus) были зарегистрированы как на остепненных участках, так и на опушках. И только на остепненных участках среди лиственниц обнаружены

F. longiceps, *L. muscorum* Nylander, *F. brunneonitida* Dlussky, *M. ruginodis* Nylander. *M. zojae* Radtschenko был найден и в лиственничниках, и в луговой степи, и в лиственничных поймах рр. Курайки и Гете (левый приток р. Чуя в Курайской котловине).

Горные и котловинные леса. Курайский хребт прорезан долинами притоков р. Чуи, протекающей по центру Курайской котловины. Склоны бортов глубоко врезанных притоков заняты горными лиственничными лесами, которые поднимаются в горы по восточным и юго-восточным, но не южным склонам почти до пояса луговых тундр. По долинам узкой полосой тянутся влажные лиственнично-еловые леса, при выходе из гор сменяющиеся тополевыми. В долине р. Чуя располагаются заболоченные елово-лиственничные леса и болота.

В горных и котловинных лесах, луговых и заболоченных ландшафтах на маршрутах, проведенных с целью фаунистических сборов без учета численности, найдено 26 видов муравьев. Среди них типичные лесные виды (*C. herculeanus*, *F. lemni*, *F. fusca*, *M. ruginodis*, *F. sanguinea*), встреченные повсеместно в разных типах лесов от пойменных на днище котловины до верхнего предела их распространения. Гнезда других видов единичны. *L. muscorum*, *L. nassonovi* Ruzsky, 1895 найдены только на опушках пойменных лесов, а *F. lugubris* Zetterstedt – на опушках лиственничников. *F. pratensis* поселяется в ложбинах ковыльно-разнотравных и мелкодерновинных степей, а также в поймах рек и ручьев на остепненных лесных полянах, *F. truncorum* Fabricius – по опушкам еловых пойменных лесов. *L. flavus* (Fabricius) и *L. niger* обнаружен на опушках и лугах, в том числе заболоченных в пойме р. Курайка, *F. brunneonitida* – на остепненных полянах в лиственничниках и в ложбинах мелкодерновинных степей, *F. subpilosa* – в злаково-полюнных степях и поймах рек на опушках, песчаных косах и засоленных лугах. Единичные гнезда *M. kasczenkoi* найдены на заболоченных лугах в поймах рек и в равнинных степях, *M. transsibirica* и *M. zojae* – в разреженных лиственничниках и пойменных лугах р. Курайка, *F. Gagatoides* – только в субальпийских лугах. *F. kozlovi* встречается на опушках лиственничных лесов, в пнях либо под камнями; этот вид в Монголии Б. Писарский [12] находил в лиственничных и кедровых лесах.

Строительная деятельность *F. candida*

Внешний вид гнезд *F. candida* при изменении окружающей среды (южные склоны – северные, горные леса – горные степи, плакоры – ложбины) меняется. В равнинных степях *F. candida* строит гнезда под камнями или в виде маленьких холмиков (диаметром до 10 см и высотой не более 2 см), состоящих из земляных выбросов с входным отверстием в центре. В микроложбинах, где имеются лучшие условия увлажнения и более высокие и плотный травостой, земляные холмики несколько крупнее. Гнезд с конусом из сухой травы нет. В горно-склоновых каменистых степях и на щебнистых склонах тундростепных участков практически все гнезда расположены под камнями, и только на уступах в западинах могут встретиться гнезда с насыпным холмиком.

В субальпийских лугах при отсутствии камней, особенно по ложбинам с густым и высоким травостоем, гнезда *F. candida* имеют всегда хорошо выраженный конус, сложенный преимущественно из сухой травы, напоминающий молодые гнезда *F. longiceps*. Такими были все 40 гнезд, обнаруженные на трансекте в 200 м при ширине 2 м; 25 из них достигли размера 25×25×20 см, 10 – 20×20×10 см, остальные 5 – молодые с существенно меньшим конусом.

На опушках горных котловинных лесов и разнотравно-злаковых лугах северных склонов хребтов в густом травостое, особенно в понижениях с растительностью мезофильного типа, реже в тени лиственниц и кустарников обычны гнезда с наружным конусом из сухой травы размером 20×20×15 см. Гнезда с земляными выбросами (10×10×3 см) и гнезда под камнями характерны для открытых остепненных участков. На маршруте в 360 м при ширине 5 м было встречено 25 гнезд с конусом (20×20×15) из сухой травы и только 5 – с отверстиями, окруженными земляными выбросами.

Таким образом, лабильность строительного поведения расширяет экологическую валентность рассматриваемого вида и дает возможность заселять широкий спектр ландшафтов от пойм рек до горных тундр.

Заключение

Фауна муравьев Курайской котловины насчитывает 32 вида, из которых в лесолуговых ландшафтах найдено 26, в горно-котловинных степных – 12, в высокогорных – 8, в горных тундрах – 1 вид. В целом для фауны характерна высокая степень общности с фауной соседних территорий. Общими со смежной Тувой оказались 25 видов, т.е. примерно 70% фауны, с Монголией – 23, т.е. 55% фауны, в то время как с лесным Северо-Восточным Алтаем – только 14 видов.

Во всех рассмотренных горно-степных ландшафтах Курайской котловины доминирует с очень высокой численностью один вид – *F. candida*. Исключение составляет щебнистый остепненный склон в горной тундре, где в массе встречается *L. acervorum* (12 гнезд / 25 м²). Максимальное число гнезд *F. candida* характерно для ковыльно-разнотравных и луговых степей на шлейфах и в верхней части равнины и для щебнистых горно-склоновых степей (24–25 гнезд / 25 м²). В каждом поясе численность убывает по мере увеличения крутизны склонов, наименьшая отмечена на откосах. Уменьшение численности *F. candida* наблюдается также при снижении абсолютной высоты местности над уровнем моря от склонов гор к долине р. Чуя; в этом же направлении происходит смена растительности со степной на опустыненную.

Ландшафтное доминирование *F. candida* определяется ее выдающейся экологической пластичностью, проявляющейся на огромном ареале. Вид заселяет самые разнообразные ландшафты и биотопы – болота, леса, степи, долины рек, высокогорье [13]. В Европе и на Урале характерна для торфяных болот, в подзоне южной тайги Сибири (Прииртышье, Приобье, Приангарье) встречается на болотах, рьях, в сырых смешанных лесах, в Центральной Якутии – в остепненных и степных местообитаниях, а также в сухих типах сосня-

ков и лиственничников. Везде численность ее едва достигает 2 гнезд на 100 м² [14–17]. Ярко выраженная эвритопность и высокая численность особенно проявляются в горно-котловинных ландшафтах Тувы и Онон-Аргунских степях Забайкалья, где может достигать 140 гнезд на 100 м² [11, 18] почти так же, как в Курайской котловине.

Доминирование *F. candida* проявляется благодаря как экологической пластичности, так и, вероятно, отсутствию в Курайской котловине ксерофильных или мезоксерофильных видов, способных освоить горно-степные биотопы и таким образом быть конкурентами *F. candida*. Из группы формика обитающие по соседству виды (*F. pratensis*, *F. uralensis*, *F. sanguinea*, *F. exsecta*, *F. lemani*, *F. pisarskii*, *F. brunneonitida*, *F. subpilosa*), как было показано, занимают лишь ложбины, северные склоны, опушки и песчаные косы в поймах, но не выходят на основные поверхности со степным типом растительности. Встречающиеся в поясе субальпийских и альпийских степей *F. fusca*, *F. kozlovi* тяготеют к опушкам, *F. gagatoides* – к ложбинам и уступам, тогда как *F. candida* занимает самые прогреваемые уча-

стки с редким травостоем, на которых (особенно при наличии камней) достигает значительной численности.

Описанную ситуацию с распределением *F. candida* в Курайской котловине ЮВ Алтая, так же как в Южной Туве и ЮВ Забайкалье, можно назвать ландшафтным доминированием. Она позволяет предполагать, что условия названных степных котловин оптимальны для этого вида. Подобная монодоминантность, но уже пустынно-степных видов *C. aenescens* и *P. Mongolica*, выявлена нами ранее [3] в Чуйской котловине ЮВ Алтая, более аридной, с преобладанием опустыненных горно-степных ландшафтов.

В пределах вертикально-поясных зон в населении муравьев проявляются зоны, в которых складываются наиболее благоприятные условия для муравьев. Таких зон с наибольшей численностью в рассматриваемом ряду степных ландшафтов от высокогорий до дна котловин можно выделить две: высокогорная (тундрово-лугово-степная) и в нижней части хребта и верхней части подгорной равнины. Это согласуется с данными по другим группам беспозвоночных животных [19, 20], в том числе характерно и для коллембол Тувы [21].

ЛИТЕРАТУРА

1. Омельченко Л.В. Муравьи бассейна реки Эдиган (Центральный Алтай) // Сибирский экологический журнал. 2004. № 4. С. 493–500.
2. Чеснокова С.В. Пространственно-типологическая организация населения муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Северо-Восточного Алтая : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 21 с.
3. Жигульская З.А. Муравьи горно-степных ландшафтов Чуйской и Курайской котловин Юго-Восточного Алтая // Чтения памяти академика К.В. Симакова : тез. докл. Всерос. науч. конф. Магадан, 2007. С. 136–137.
4. Жигульская З.А., Берман Д.И. Распределение, экология и возможная роль муравьев *Proformica mongolica* в опустыненных степях Юго-Восточного Алтая // Муравьи и защита леса: Материалы 5-го Всесоюз. симп. по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса. М., 1975. С. 82–86.
5. Жигульская З.А. Муравьи Чуйской котловины и бассейна р. Юстыд Юго-Восточного Алтая // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 3. С. 387–393.
6. Агроклиматический справочник по Горно-Алтайской автономной области. Л. : Гидрометеиздат, 1962. 83 с.
7. Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы. Л. : Гидрометеиздат, 1965. Вып. 20. 396 с.
8. Иванов Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара // Записки Всесоюзного географического общества. 1948. Т. 1. 224 с.
9. Днепровский Ю.М. Экологическая физиология горных растений Юго-Восточного Алтая (в связи с интродукцией) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 21 с.
10. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 451 с.
11. Жигульская З.А. Население муравьев (Formicidae) степных ландшафтов Тувы // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск, 1968. С. 115–139.
12. Pisarski V. Myrmecidae und Formicidae Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr.Z. Kaszab in der Mongolei (Hymenoptera) // Faunistische Abhandlungen Staatliches Mus. fur Tierk. in Dresden. 1969. Band. 2, № 29. P. 295–316.
13. Длусский Г.М. Муравьи рода Формика (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*). М. : Наука, 1967. 236 с.
14. Длусский Г.М. Сезонная динамика развития семей *Formica candida* в изолированной болотной популяции // Муравьи и защита леса : материалы XI Всерос. мирмеколог. симп. М., 2001. С. 69–71.
15. Гридина Т.И. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123, № 3. С. 289–298.
16. Омельченко Л.В., Жигульская З.А. Эколого-фаунистический анализ населения муравьев южной тайги Западной и Средней Сибири // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, № 3. С. 299–305.
17. Пешанов А.С. Семейство Formicidae муравьи // Вредители лиственницы сибирской. М., 1966. С. 194–302.
18. Жигульская З.А. Муравьи *Formica picea* как фактор почвообразования в каштановых и солонцово-солончаковых почвах Юго-Восточного Забайкалья // Проблемы почв. Зоология : материалы Второго Всесоюз. совещ. М. : Наука, 1966. С. 54–55.
19. Мордкович В.Г. Население жуужелиц и чернотелок (Coleoptera, Carabidae, Tenebrionidae) Курайской и Чуйской котловин Юго-Восточного Алтая как показатель особенностей местных почв // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск, 1968. С. 178–208.
20. Стебаев И.В., Волковинцер В.В. Животное население каштановых и сопутствующих им почв Тувы и южной части Хакасии // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск, 1968. С. 7–78.
21. Стебаева С.К. Экология ногохвосток (Collembola) Юго-Восточного Алтая // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая: Вопросы экологии. Новосибирск : НГУ, 1973. Вып. 2. С. 24–138.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 12 июля 2011 г.