

ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЙ МУРАВЬЕВ И РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ РЕШЕТЧАТОЙ ИМИТАЦИОННОЙ МОДЕЛИ

© 2009 В.В. Бессонов, Г.Е. Рубашко

Институт математических проблем биологии РАН, Московская область, г. Пущино;
e-mail: bvv-70@mail.ru, grubashko@rambler.ru

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 процессов зарастания муравейников исследованных видов звездчаткой ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.) и зеленчуком желтым (*Galeobdolon luteum* Huds.).

Ключевые слова: *решетчатая модель, взаимодействие травянистых растений и муравьев.*

ВВЕДЕНИЕ

Сообщества муравьев являются одним из важнейших компонентов биогеоценозов. Их вклад в изменение видового состава растительных сообществ определяется влиянием на физико-химические свойства почвы в процессе гнездостроения, нарушением напочвенного покрова, осуществлением различных этапов семенной инвазии биотопа, участием в динамических процессах растительности в пределах своих кормовых участков. Существует ряд работ [1 - 3], посвященных выявлению особенностей территориального размещения трав вблизи муравейников. Однако, исследование взаимодействия муравьев и растений 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 [4].

Для изучения взаимоотношений муравьев и растений мы разработали и исследовали решетчатую имитационную модель на основе представлений о клеточных автоматах для вегетивно-подвижных растений [5 - 8]. Для разработки модели использовался авторский полевой материал 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.) и зеленчуком желтым (*Galeobdolon luteum* Huds.).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве модельных растений были выбраны звездчатка ланцетолистная из семейства

гвоздичных и зеленчук желтый из семейства губоцветных - длительновегетирующие растения. В лесных биоценозах ими чаще всего зарастают муравейники исследуемых нами видов муравьев.

Galeobdolon luteum - многолетнее травянистое растение с длинными укореняющимися в узлах лежачими побегами и прямостоячими цветущими стеблями до 30 см высотой. Стебли, разрастаясь, со временем образуют сплошной ковер. Скорость разрастания особей - 50-100 см/в год. Новые вегетативные побеги развиваются не только весной, но и летом [9]. Элементом популяции является парциальный куст, который существует 3-5 лет [10]. Длина вегетативного побега достигает 80 см.

Stellaria holostea - мезофит, встречающийся в лиственных, хвойных и хвойно-широколиственных лесах. Как кистекорневой многолетник с ползучим ветвистым корневищем, *St. 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 *St. holostea* составляет 40-70 см [11], 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 *St. holostea* в лесу встречаются редко, причем исключительно на лишенных растений участках вследствие низкой конкурентной способности проростков [9]. При таких условиях муравейники, являясь зоогенными нару-

шениями 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 не являются карпофагами, однако, доля семян в их питании, составляет 0,2% [12]. В основном они собирают специализированные мирмекохорные диаспоры, снабженные приманкой для муравьев - элайосомом [13, 14]. Зеленчук желтый является мирмекохором и переносится муравьями *F. rufa* на расстояние до 70 м и муравьями *L. niger* до 10 м (личные наблюдения). 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 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. Такие муравейники обладают наибольшими потенциальными возможностями, как для дальнейшего роста и развития, так и для выделения дочерних отводков - способу деления гнезда при котором особи (рабочие, самка и молодь), принадлежащие одной структурной единице гнезда - колонне, уходят, образуя новое гнездо. Средний ежегодный прирост численности активного жизнеспособного муравейника равен 20%. Вокруг

него существует кольцевая зона шириной до 1,5 м, часто лишенная растительности [12, 15] - выстригаемая территория. Для рассмотренных видов была подсчитана средняя скорость переноса семян - количество семян приносимых муравьями за единицу времени по фуражировочной дороге в муравейник.

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 [5-8].

Расчетная площадка представлялась в виде плоской квадратной решетки, размер ячейки которой индивидуален для каждого вида. Считаем, что *St. holostea* L. и *Galeobdolon luteum* Huds. осуществляют вегетативный захват территории только посредством вегетативных побегов. На каждом вегетативном побеге имеются почки, из которых возможно прорастание нового отбega. При появлении препятствия на пути вегетативного отбega он прекращает свой рост. Длина вегетативного побега, вероятность прорастания почки и другие параметры моделируемых растений приведены в таблице..

Таблица 1. Параметры растений, используемые в модели

Параметры	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Galeobdolon luteum</i>
Размер ячейки, см	4,2	5,5
Длина вегетативного побега, м/год	0,42	0,77
Число вегетативных зачатков на вегетативный побег, шт	10	7
Вероятность прорастания почки вегетативного побега в первый год жизни, %	0	20
Вероятность прорастания почки вегетативного побега в течение жизни, %	40	40
Длительность жизни, годы	2	5

При формализации наблюдаемых явлений 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 ее с численностью муравьиной семьи, которая является важным показателем мощности и жизнедеятельности муравейника. Численность семьи определяет возможности муравьев поддерживать оптимальные условия внутри муравейника, защитные способности, количество колонн, численность особей в колоннах, интенсив-

ность движения на дорогах и величину кормового участка. В рассматриваемом случае сила муравейника C_i , описываемая формулой (1), безразмерная величина. За единицу силы муравейника принята сила одной гипотетической колонны муравьев, придерживающейся определенного сектора гнезда, имеющей свою группировку самок, обслуживающей отдельные кормовые дороги. Усиление одной из колонн семьи ведет к увеличению размеров гнезда и к отделению колонны – отводка от материнского муравейника в пределах одной колонии (процесс сходный с роением медоносных пчел). Следовательно, сила,

забираемая уходящим отводком, C_k также равна единице.

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 муравьиного холма, захваченного растениями, $C_k = 1$ - сила, забираемая отводком, $P_k = 0,5$ - вероятность появления отводка, $C_m = 2$ - сила муравейника, при которой возможно появление нового отводка.

По литературным данным через 3-4 благоприятных года после своего появления муравейник может образовывать отводок [15, 16]. 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 году жизни в нашей модели достигает силы более двух единиц ($C_5 = 2,0736$). Таким образом, принимаем в качестве условия появления отводка достижение муравейником силы в две единицы ($C_m = 2$).

Купол муравейника располагался в центре расчетной площадки. Для удобства сравнения диаметр купола был принят 1 м для обоих видов, поскольку этот размеренный класс характерен для активных жизнеспособных муравейников. Вследствие активности муравьев возрастает вероятность гибели растений на муравейнике по сравнению с фоном. Эта вероятность зависит от силы муравьиной семьи. Способность муравьев освобождать купол муравейника от определенного вида растений характеризуется коэффициентом гибели растений $k_{deahthill0}$ на муравейнике при $C_i = 1$. При изменении состояния муравейника также меняется коэффициент гибели растений:

$$k_{deahthilli} = k_{deahthill0} C_i.$$

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 оставляются 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 составляют 20% от общего количества перенесенных семян [13]. 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 $k_{deahthill0}$ изменяли от 0,4 до 1,0, учитывался сбор семян муравьями.

При коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deahthill0} = 0,6$ единичные особи прорастают (рисунок). Несмотря на отсутствие выстригаемой территории у муравейника *L. niger*, характер освоения растениями муравейника при тех же значениях $k_{deahthill0}$ качественно повторяет картину, наблюдаемую для *F. rufa*. При коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deahthill0} > 0,6$ у растений практически нет шансов появиться на муравейнике любого из исследуемых видов. Сила муравейника во времени изменяется пилообразно при периодическом уходе отводка, либо бурно растет в период до появления нового.

При коэффициенте смертности растений на куполе $k_{deahthill0} < 0,6$ 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе полевых наблюдений и литературных данных разработана решетчатая имитационная модель для исследования взаимодействия популяций травянистых растений и муравьев.

Таким образом, с помощью разработанной модели проведено сравнение характера освоения территории муравейников *L. niger* и *F. rufa*. Показано, что возможность захвата территории муравейника растениями зависит от состояния

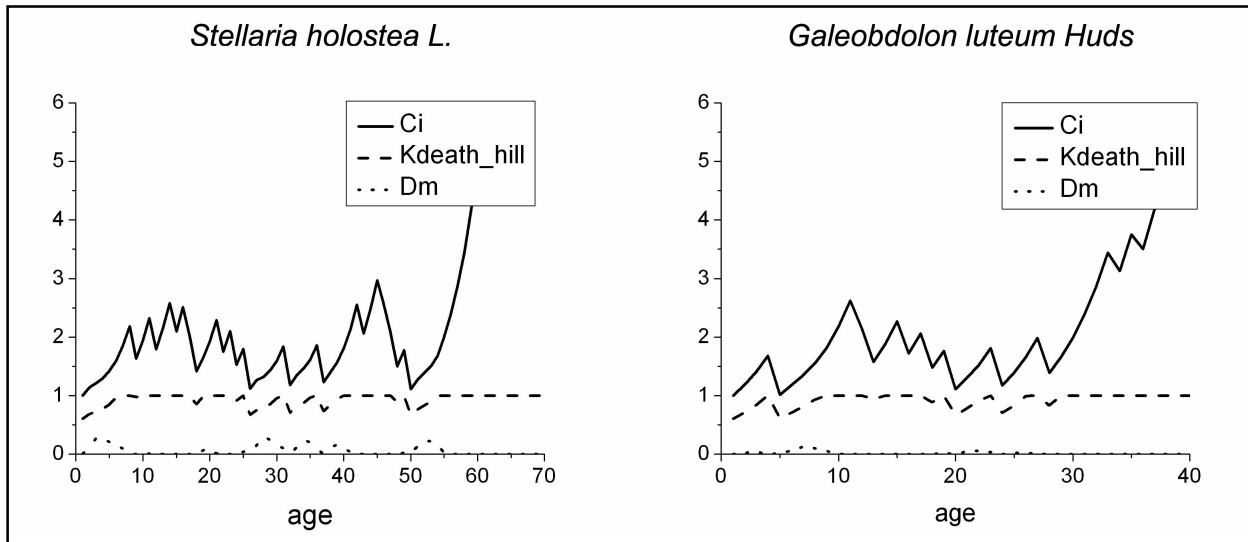


Рис. Развитие муравейников *F. rufa* при $k_{deathhill0} = 0,6$. По оси ординат отложены безразмерные величины: C_i - сила муравейника на i -м шаге; $k_{deathhill}$ - коэффициент смертности растений на куполе на i -м шаге; D_m - доля муравьиного холма, захваченного растениями на i -м шаге

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. 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 $k_{deathhill0} < 0,6$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Малоземова Л.А. Связь муравьев с растениями. М., 1985. 17 с. Деп. в ВИНТИ 8.07.85, № 4922 - В 85.
2. Бугрова Н.М., Пиеницына Л.Б. Трансформация пространственной структуры травяного покрова вокруг гнезд *Formica aquilonia* // Успехи совр. биол. 2003. № 3. С. 273-277.
3. Зрянин В.А., Новоселова Н.А., Петрушова Е.С. Анализ растительных группировок вокруг муравейников рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). // Поволжский экол. журн. 2004. № 1. С. 48-57.
4. Захаров А.А. Реальные и мнимые проблемы использования муравьев в биологической защите леса // «Муравьи и защита леса»: Материалы XII Всерос. мирмекологического симпозиума. Новосибирск, 2005. С. 224-229.
5. Комаров А.С., Паленова М.М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, № 5. С. 35-41.
6. Комаров А.С. Клеточно-автоматные модели сообществ вегетативно-подвижных растений, учитывающие поливариантность онтогенеза // Материалы X междунар. конфер. «Математика, компьютер, образование». Ижевск, 2003. Вып. 10. Ч. 3 С. 112-124.
7. Михайлова Н.В., Богданова Н.Е., Михайлов А.В. Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 1. С. 37-44.
8. 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 // Бюл. МОИП. 2008. Т. 113, вып. 5. С. 68-75.
9. Алексеев Ю.Е., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник. М.: Агропромиздат, 1988. 223 с.
10. Восточноевропейские широколиственные леса: история в голоцене и современность / Под редакцией Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
11. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов М.: Наука, 1987. 206 с.
12. Длусский Г.М. Муравьи рода формика. М.: Наука, 1967. 236 с.
13. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. - М.: Издательство Моск. ун-та, 1957. 358 с.
14. Новиков В.П. Диаспоры, распространяемые муравьями. // Учен. Зап. Ленингр. пед. ин-т им. А.И. Герцена. 1939. Т. 25. С. 43-45.
15. Дьяченко Н.Г., Русакова Н.Н. Роль рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* L. и *Formica Polictena* Foerst.) в экосистемах Беловежской пушчи. // Сохранение биологического разнообразия

разия лесов Беловежской пущи. Каменюки
Минск, 1996. С. 191-201.
16. Дьяченко Н.Г. Размеры, количество колонн и

интенсивность движения в семьях рыжих лес-
ных муравьев. // Муравьи и защита леса. Пермь,
2001. С. 72-75.

STUDY OF ANTS AND PLANTS INTERACTIONS BY LATTICE SIMULATION MODEL

© 2009 V.V. Bessonov, G.E. Rubashko

Institute of Mathematical Problems in Biology of RAS, Moscow Region, Pushchino;
e-mail: bvv-70@mail.ru, grubashko@rambler.ru

A lattice simulation model was developed to investigate interaction of herbaceous plant and ant populations. Colonization of *Lasius niger* L. and *Formica rufa* L. ant-hills by *Stellaria holostea* L. and *Galeobdolon luteum* Huds 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.

Key words: *lattice model, simulation; ant-plant interaction, ant, plant.*