Секція: Біологія та біохімія

Комплексний фізіолого-екологічний аналіз адаптацій мурах *Formica rufa* до урбанізованого середовища

Сєров Руслан Валентинович, здобувач другого (магістерського) рівня вищої освіти, природничий факультет
Житомирський державний університет імені Івана Франка, м. Житомир, Україна
Науковий керівник:
Слюсар Микола Вікторович, кандидат сільськогосподарських наук, доцент, Кафедра зоології, біологічного моніторингу та охорони природи,
Природничий факультет
Житомирський державний університет імені Івана Франка, м. Житомир, Україна

Анотація

Досліджено адаптації руди лісової мурашки *Formica rufa* L. до урбанізованого середовища вздовж градієнта урбанізації (міський лісопарк – приміський ліс – природний ліс) у Житомирському регіоні. У міських лісопарках щільність гніздування (0,62 проти 2,08 гнізд/га), об'єм куполів мурашників (у 7,5 раза) і маса робочих особин (на 19 %) були меншими, ніж у природних лісах. Критична максимальна температура (CTmax) робочих особин із міських ділянок була вищою на 2,54 °C (44,72 проти 42,18 °C) і тісно корелювала з температурою ґрунту (r_s = 0,74). Поведінкові зміни охоплюють двопіковий добовий ритм фуражування з денним мінімумом, довший на 18–20 діб активний сезон і розширення трофічної ніші за рахунок антропогенних харчових відходів. Сукупність змін розглянуто як «синдром урбанізаційної адаптації».

Ключові слова: урбанізація, адаптація, термотолерантність, *Formica rufa*, міський тепловий острів, мурашник.

Вступ

Урбанізація – одна з найшвидших форм антропогенної трансформації середовища. Міські ландшафти відрізняються від природних підвищеною температурою повітря й ґрунту (ефект міського теплового острова), хімічним забрудненням субстрату, фрагментацією зелених масивів та ущільненням ґрунту внаслідок рекреації. Для організмів, що заселяють такі території, це означає стресові умови, відмінні від тих, в яких формувалися їхні адаптації (Diamond & Martin, 2021).

Руда лісова мурашка *Formica rufa* Linnaeus, 1761 є ключовим едифікатором лісових біогеоценозів: її колонії регулюють чисельність комах-фітофагів, впливають на структуру ґрунту та беруть участь у перенесенні насіння. У низці європейських країн вид охороняється, а скорочення його популяцій розглядають як ознаку деградації лісових угруповань (Balzani et al., 2022). Стаціонарний спосіб життя, тривале існування колоній і чутливість до мікроклімату роблять

мурах зручними індикаторами стану екосистем (Andersen, 2019). Структурні зміни гніздових комплексів рудих лісових мурашок в урбанізованих лісах уже описано (Стукалюк та ін., 2023), проте комплексних фізіолого-екологічних досліджень аборигенних видів, які поєднують популяційні, фізіологічні та поведінкові показники, залишається небагато.

Мета роботи – комплексно оцінити структурно-демографічні, фізіологічні та поведінкові адаптації *F. rufa* до урбанізованого середовища на основі порівняння міських, приміських і природних популяцій.

Матеріали і методи

Дослідження виконано у 2023–2025 рр. у м. Житомирі та прилеглих районах Житомирської області (зона широколистяно-соснових лісів). Застосовано градієнтний підхід: три категорії стаціонарів, кожна з трьох просторово рознесених реплік. Стаціонар У (урбанізований) – міські лісопарки (68–74 % забудованих поверхонь у радіусі 1 км; 2,5–4,0 км від центру міста); П (приміський) – приміські ліси (28–35 %; 10–14 км); К (контрольний) – природний сосново-дубовий ліс (4–7 %; 26–31 км). Середньолітня температура ґрунту на глибині 5 см становила відповідно 19,4; 17,8 і 16,3 °C, а вміст свинцю в ґрунті – 38,2; 14,7 і 5,8 мг/кг.

Виявлено 48 активних мурашників, до аналізу включено 41 (виключено пошкоджені людиною та занедбані гнізда). Видову належність верифіковано за визначником Seifert (2018). Вимірювали висоту та діаметр купола й розраховували його об’єм ($V = \frac{1}{3}\pi r^2 H$); чисельність колоній оцінювали за пастками-цебрами та методом Лінкольна–Петерсена (по одному модельному мурашнику на стаціонар); морфометрію (довжина й ширина голови, довжина мезосоми, маса) виконано на 30 робочих особинах із кожного гнізда. Термотолерантність визначали за динамічним протоколом (зміна температури зі швидкістю 0,5 °C/хв; 20 особин на мурашник; Penick et al., 2017): CTmax – температура теплового нокдауну, CTmin – температура холодового заціпеніння. Фуражувальну активність реєстрували за потоком особин на трьох стежках кожного гнізда (10-хвилинні підрахунки кожні 2 год з 9:00 до 20:00), склад корму – візуально, вміст важких металів у ґрунті – методом атомно-абсорбційної спектрофотометрії. Статистичну обробку проведено в R 4.3.1: ANOVA з тестом Тьюкі або критерій Краскела–Воліса з тестом Данна, критерій Манна–Уітні, кореляція Спірмена; рівень значущості $p < 0,05$.

Результати та обговорення

Структурно-демографічні показники. Щільність гніздування знижувалась зі зростанням урбанізації: 2,08 гнізд/га в природному лісі, 1,19 у приміському та 0,62 у міських лісопарках ($p < 0,001$; табл. 1). Подібне зниження щільності колоній поблизу забудови відзначали й інші автори (Van Buggenum, 2022; Vandegehuchte et al., 2017). Мурашники міських лісопарків були майже вдвічі нижчими (76,4 проти 144,8 см), об’єм куполів – у 7,5 раза меншим, а частка оголених ділянок купола – у чотири рази більшою (28,4 проти 7,3 %). Водночас індекс стрімкості H/D між стаціонарами не відрізнявся ($p = 0,162$): колонії

будують пропорційно зменшені гнізда зі збереженням форми. Робочі особини з міських ділянок були дрібнішими (маса тіла на 19 % меншою; 3,84 проти 4,73 мг), а частка «великих» робочих становила 12,4 проти 23,1 %; цефалічний індекс залишався сталим ($p = 0{,}831$). Оцінки чисельності колоній за методом Лінкольна–Петерсена (68,4; 143,6 і 287,4 тис. особин) отримано лише на трьох модельних гніздах, тому вони мають ілюстративний характер.

Таблиця 1. Основні показники популяцій Formica rufa вздовж градієнта урбанізації (M ± SE)

Показник	У	П	К	p
Щільність гніздування, гнізд/га	0,62 ± 0,08	1,19 ± 0,12	2,08 ± 0,14	<0,001
Висота купола, см	76,4 ± 8,2	113,7 ± 11,4	144,8 ± 14,6	<0,001
Об’єм купола, дм³	326 ± 48	1072 ± 134	2436 ± 287	<0,001
Маса робочої особини, мг	3,84 ± 0,12	4,27 ± 0,13	4,73 ± 0,14	<0,001
CTmax, °C	44,72 ± 0,18	43,35 ± 0,16	42,18 ± 0,14	<0,001
CTmin, °C	4,31 ± 0,14	3,94 ± 0,12	3,62 ± 0,11	<0,001
Максимальний потік фуражерів, ос./10 хв	68,4 ± 6,2	112,7 ± 9,4	151,3 ± 11,8	<0,001
Тривалість денного зниження активності, год	3,8 ± 0,4	2,1 ± 0,3	0	<0,001
Частка харчових відходів у кормі, %	7,5	1,3	0,0	—

Примітка. У – урбанізований, П – приміський, К – контрольний стаціонар; *p* – за результатами ANOVA (для частки харчових відходів статистичного порівняння не проводили).

Термотолерантність. CTmax робочих особин зростав в урбанізованому градієнті: 44,72 °C у міських лісопарках, 43,35 °C у приміських і 42,18 °C у природних лісах ($p < 0{,}001$). Різниця між крайніми стаціонарами (2,54 °C) співмірна з різницею літніх температур ґрунту (3,1 °C). CTmin міських особин також був дещо вищим (4,31 проти 3,62 °C), тож термічне вікно активності (CTmax – CTmin) розширилося на 1,85 °C переважно за рахунок верхньої межі. Коефіцієнт варіації CTmax знизився з 9,2 % у контролі до 5,8 % у місті, що може відображати дію добору в жорстких умовах міста. CTmax найтісніше корелював із температурою ґрунту ($r_s = +0{,}74$) і відстанню до меж забудови ($r_s = -0{,}68$), помірно – зі вмістом свинцю ($r_s = +0{,}31$; $p = 0{,}048$), причинний зв’язок з яким потребує окремої перевірки. Частка особин із морфологічними аномаліями (асиметрія кінцівок, деформація антен) у місті становила 8,7 %, у контролі – 2,1 % ($p < 0{,}001$) і корелювала зі вмістом свинцю ($r_s = +0{,}62$).

Після 72-годинної витримки за однакової температури (+22 °C) зберігалося 70–75 % початкових відмінностей у CTmax, тому їх не можна пояснити лише короткочасною акліматизацією. Водночас розрізнити генетичну основу та тривалу фенотипову пластичність можливо лише в експериментах зі спільним вирощуванням або молекулярно-генетичними методами. Підвищення верхньої

межі термотолерантності в міських популяціях узгоджується з даними для інших видів мурах (Diamond et al., 2017, 2018); разом з тим є свідчення, що в міських парках добір на холодостійкість може бути сильнішим, ніж на теплостійкість (Bujan et al., 2024).

Поведінкові та екологічні адаптації. У міських колоніях добовий ритм фуражування був двопіковим: ранковий пік припадав на 08:15 (у природному лісі – на 09:45), вечірній – на 18:45 (17:50), а між ними спостерігався денний мінімум (14:30–15:00) тривалістю 3,8 год, що збігався з максимумом температури ґрунту; у природному лісі значущого денного мінімуму не виявлено. Максимальний потік фуражерів у місті був у 2,2 раза меншим (68,4 проти 151,3 ос./10 хв). Активний сезон міських колоній був довшим на 18–20 діб (початок масового фуражування близько 14 квітня проти 24–26 квітня), проте сумарна ефективність фуражування за сезон лишалася нижчою через літній денний мінімум. У раціоні міських колоній зменшилася частка гусениць і лялечок Lepidoptera (6,1 проти 16,8 %) та медвяної роси (38,2 проти 47,6 %), натомість з'явилися харчові відходи людини (7,5 %) і невизначені органічні рештки (14,7 %). У спекотні дні (температура повітря понад 28 °C) міські колонії значно частіше, ніж контрольні, «відкривали» купол для вентиляції. Видове багатство мурах у міських лісопарках було меншим (6 проти 13 видів) із домінуванням *Lasius niger*.

Інтегральна оцінка та природоохоронне значення. Кореляційний аналіз виявив узгоджену систему зв'язків: об'єм купола – чисельність колонії (rs = 0,81), максимальний потік фуражерів – об'єм купола (rs = 0,72), тривалість денного мінімуму – CTmax (rs = 0,61). Це дозволяє говорити про «синдром урбанізаційної адаптації», що поєднує морфологічні, фізіологічні й поведінкові зміни, хоча кореляції не доводять причинності. Міські колонії функціонують на межі ресурсного мінімуму (менша щільність, коротший ефективний час фуражування, здрібніння особин), тому подальше зростання рекреації чи забруднення або скорочення площі лісопарків може призвести до зникнення колоній. Для збереження виду в міських лісопарках доцільно створювати навколо мурашників буферні зони (не менше 15 м) із забороною витоптування, зберігати лісову підстилку, обмежуючи санітарні рубки, та проводити моніторинг (висота купола, щільність гніздування, потік фуражерів) раз на 3–5 років (Balzani et al., 2022).

Висновки

1. Вздовж градієнта урбанізації достовірно знижуються щільність гніздування (у 3,4 раза: 0,62 проти 2,08 гнізд/га), розміри мурашників (об'єм купола – у 7,5 раза) і маса робочих особин (на 19 %), тоді як форма купола та цефалічний індекс не змінюються.

2. CTmax робочих особин із міських лісопарків на 2,54 °C вищий, ніж у природних лісах (44,72 проти 42,18 °C), і найтісніше пов'язаний із температурою ґрунту (rs = 0,74). Збереження 70–75 % відмінностей після акліматизації вказує на стійкий компонент цих змін, природу якого (генетичну чи фенотипову) потрібно з'ясувати додатково.

3. Поведінкові адаптації міських колоній включають двопіковий добовий ритм фуражування з денним мінімумом тривалістю 3,8 год, довший на 18–20 діб активний сезон, вентиляцію купола в спеку та розширення трофічної ніші за рахунок антропогенних харчових відходів.

4. Морфологічні, фізіологічні й поведінкові зміни взаємопов'язані та формують «синдром урбанізаційної адаптації», проте адаптація не компенсує втрат: міські колонії мають нижчу чисельність, коротший ефективний час фуражування й потребують охорони (буферні зони, збереження підстилки, регулярний моніторинг).

Список використаних джерел

1. Стукалюк, С. В., Гончаренко, І. В., & Козир, М. В. (2023). Зміни у структурі гніздових комплексів рудих лісових мурашок *Formica rufa* та *F. polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) в урбанізованих лісах [Changes in the structure of nest complexes of red wood ants *Formica rufa* and *F. polyctena* in urbanized forests]. *Zoodiversity, 57*(5), 421–434. https://doi.org/10.15407/zoo2023.05.421
2. Andersen, A. N. (2019). Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology, 88*(3), 350–362. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907
3. Balzani, P., Dekoninck, W., Feldhaar, H., Freitag, A., Frizzi, F., Frouz, J., Masoni, A., Robinson, E. J. H., Sorvari, J., & Santini, G. (2022). Challenges and a call to action for protecting European red wood ants. *Conservation Biology, 36*(6), Article e13959. https://doi.org/10.1111/cobi.13959
4. Bujan, J., Klinger, C., Christenson, E., Sherrer, D., Trager, M., Meisel, J., & Tewksbury, J. (2024). Insects in temperate urban parks face stronger selection pressure from the cold than the heat. *Ecology and Evolution, 14*(8), Article e11335. https://doi.org/10.1002/ece3.11335
5. Diamond, S. E., Chick, L., Perez, A., Strickler, S. A., & Martin, R. A. (2017). Rapid evolution of ant thermal tolerance across an urban–rural temperature cline. *Biological Journal of the Linnean Society, 121*(2), 248–257. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw047
6. Diamond, S. E., Chick, L., Perez, A., Strickler, S. A., & Martin, R. A. (2018). Evolution of thermal tolerance and its fitness consequences: Parallel and non-parallel responses to urban heat islands across three cities. *Proceedings of the Royal Society B, 285*, Article 20180036. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0036
7. Diamond, S. E., & Martin, R. A. (2021). Physiological adaptation to cities as a proxy to forecast global-scale responses to climate change. *Journal of Experimental Biology, 224*, Article jeb229336. https://doi.org/10.1242/jeb.229336
8. Penick, C. A., Diamond, S. E., Sanders, N. J., & Dunn, R. R. (2017). Beyond thermal limits: Comprehensive metrics of performance identify key axes of thermal adaptation in ants. *Functional Ecology, 31*(5), 1091–1100. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12818

9. Seifert, B. (2018). *The ants of Central and North Europe*. Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft.
10. Van Buggenum, H. J. M. (2022). Presence after three decades of red wood ants (*Formica rufa* group; Hymenoptera: Formicidae) in forests in an agricultural landscape. *European Journal of Entomology, 119*, 85–91. https://doi.org/10.14411/eje.2022.009
11. Vandegehuchte, M. L., Wermelinger, B., Fraefel, M., Baltensweiler, A., Düggelin, C., Brändli, U.-B., Freitag, A., Bernasconi, C., Cherix, D., & Risch, A. C. (2017). Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. *Biological Conservation, 212*, 366–375. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.008