

УДК 591.545

СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ РАСПЛОДА У МУРАВЬЯ *MYRMICA SCABRINODIS* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) В ОКРЕСТНОСТЯХ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

П. Н. Гаманилов, В. Е. Кипятков

С.-Петербургский университет, Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

Получено 14 апреля 1999

Сезонный цикл развития и годичная продукция расплода у муравья *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae) в окрестностях Санкт-Петербурга. Гаманилов П. Н., Кипятков В. Е. — Исследования проводили с мая по сентябрь 1997 г. на верховом болоте в 60 км южнее С.-Петербурга. При этом население гнезд *Myrmica scabrinodis* Nylander полностью выбиралось и производились подсчеты имаго и всех категорий расплода. В результате выяснена численность населения колоний, его сезонная динамика, фенология развития; показана способность колоний адаптировать молодых оплодотворенных самок.

Ключевые слова: *Myrmica scabrinodis*, фенология, сезонный цикл развития, годичная продукция расплода, быстрый расплод.

Seasonal Development Cycle and Annual Production of the Ants *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae) in Vicinity of Saint-Petersburg. Gamanilov P. N., Kipyatkov V. E. — The results of studies of *Myrmica scabrinodis* Nylander in a forest bog 60 km south of St. Petersburg from May to September are provided. Nest populations were completely extracted, and all the adults and other breeding categories were counted. As a result, the population of colonies, its seasonal dynamics, and development phenology were examined; the colonies were shown to be able to adopt young fertilized females.

Key words: *Myrmica scabrinodis*, phenology, seasonal life cycle, annual brood production, rapid brood production.

Введение

Жизнь муравьев, как и многих других насекомых, строго подчинена сезонности климата. Однако исследования, посвященные сезонному циклу и фенологии развития муравьев рода *Myrmica*, очень немногочисленны (Ежиков, 1929; Brian, 1951, 1957 a, b; Sammaerts, 1977; Кипятков, 1974; Кipyatkov, 1993). В литературе практически отсутствуют сведения о географической и, в том числе, широтной изменчивости фенологии видов и популяций этих муравьев (Кipyatkov, 1993). Поскольку сезонный цикл является одной из важнейших адаптаций насекомых (Данилевский, 1961; Beck, 1968), изучение особенностей сезонных стратегий видов и популяций муравьев, обитающих на разных широтах, может помочь в определении путей их приспособления к существованию в бореальных районах Палеарктики.

Одно из первых исследований фенологии развития муравьев рода *Myrmica* было осуществлено в России И. И. Ежиковым (1929). В своей работе он дал сравнительный анализ сезонных циклов развития наиболее обычных для средней полосы России видов муравьев, в том числе *M. ruginodis* Nylander и *M. rubra* L. В работе И. И. Ежикова приведены сроки присутствия в гнездах различных категорий расплода и крылатых репродуктивных особей, а также относительное обилие их на качественном уровне. Он первым установил, что зимующий расплод муравьев рода *Myrmica* представлен только личинками. К сожалению, им не указаны названия географических пунктов исследования, а также не приведены данные для ряда категорий расплода.

Более детальные наблюдения были проведены на юге Англии (Дорсет) М. Брайеном (Brian, 1950, 1951, 1957 a, b), который установил, что личинки *Myrmica* зимуют только в III (последнем) возрасте и обнаружил положительную корреляцию между численностью (и массой) зимующих личинок и численностью (и массой) взрослых муравьев в колонии (Brian, 1950). Он содержал две колонии *M. ruginodis* и *M. rubra* в искусственных гнездах, устроенных таким образом, что в течение всех наблюдений температурные условия в них примерно соответствовали естественным, и впервые показал, что годичный цикл выращивания расплода в колонии разделяется на 2 части — летний и зимний. Летний цикл — это та часть личинок (так называемый быстрый, или летний расплод), появляющихся из откладываемых царицами яиц, которая развивается без диапаузы и окукливается, давая молодых рабочих к концу лета. Остальные личинки (так назы-

ваемый медленный, или зимний расплод) впадают в диапаузу в III возрасте, зимуют и завершают свое развитие на следующий год, давая не только рабочих, но и крылатых репродуктивных особей (это зимний цикл выращивания расплода).

Летний и зимний расплодные циклы, по наблюдениям М. Брайена, сопряжены таким образом, что откладка и накопление яиц в одном совпадают с окукливанием личинок в другом. Таким образом, в течение теплого сезона года можно наблюдать 2 почти совпадающих пика численности яиц и куколок в гнездах. М. Брайен предполагал, что подобная фазированность во времени адаптивна: новые личинки появляются в то время, когда в колонии возрастает количество выкармливающих их особей. В результате колония проходит две фазы: эмбрионную, когда большую часть расплода составляют яйца и куколки, и трофическую, когда преимущественно выращиваются личинки (Brian, 1951, 1957 a). Однако поиски какого-либо эндогенного для колонии механизма, синхронизирующего протекание циклов развития расплода, не увенчались успехом, и поэтому М. Брайен пришел к выводу о чисто экзогенной синхронизации этих двух циклов, отводя решающую роль температурному фактору (Brian, 1957 b). Этот вывод был подтвержден исследованиями В. Е. Кипяткова (1974), который установил, что в условиях Белгородской обл. пик численности яиц в гнездах не совпадает, а предшествует пику численности куколок, и убедительно объяснил эти различия в фенологии климатическими особенностями регионов. Климат Южной Англии мягкий, океанический, с очень сглаженной сезонной динамикой температур. Уже в марте—апреле температурные условия этого района допускают медленный рост личинок, который, по данным М. Брайена, начинается уже при 7–8°C, в то время как яйцекладка — только при 10°C, а окукливание — при 13–14°C. Поэтому ранней весной личинки медленно растут и достигают значительных размеров, но не окукливаются. После дальнейшего повышения температуры оказывается возможным их дружное окукливание, совпадающее, таким образом, с накоплением яиц весеннего пика (Brian, 1957 b). В условиях умеренного континентального климата европейской части России весна короткая и дружная. Поэтому личинки *Myrmica* не имеют возможности заметно вырасти к моменту начала яйцекладки и окукливаются позже, что и объясняет несовпадение пиков численности яиц и куколок (Кипятков, 1974).

Брайен полагал, что двухпиковость обилия яиц в гнездах объясняется, во-первых, массовым выходом личинок и поеданием ими значительной части яиц и, во-вторых, наличием двух максимумов яйцекладки цариц в течение сезона (Brian, 1951). Появление второго пика яйцекладки также связывали с влиянием высоких температур в середине лета, подавляющих откладку яиц. Однако последующие эксперименты (Weir, 1958) не подтвердили эту гипотезу. В экспериментах В. Е. Кипяткова (1979) бимодальность яйцекладки цариц также не была обнаружена.

Фенология сезонного развития *M. rubra* была также подробно исследована В. Е. Кипятковым (1974) в Белгородской обл. и М. Каммер (Cammaerts, 1977) — в Бельгии. Эти работы показали универсальность основных структурных особенностей годичного цикла развития расплода, впервые обнаруженных М. Брайеном, в частности, наличие быстрого и зимующего расплода и бимодальности динамики численности основных категорий расплода. Теперь ясно, что подобная структура годичного цикла характерна для всех видов *Myrmica* (Elmes, 1991). М. Каммер (Cammaerts, 1977) также привела данные по сезонной динамике размерного распределения личинок, составляющих быстрый расплод и уходящих в зимовку.

Нужно подчеркнуть, что практически все фенологические данные, имеющиеся в литературе, относятся к одному виду — *M. rubra*, а остальные виды этого рода практически не исследованы. В то же время задачи сравнительного анализа экологии муравьев *Myrmica* настоятельно требуют новых данных о сезонных циклах развития разных видов в различных районах их распространения. Данная работа начинает такой цикл исследований с изучения фенологии сезонного развития и продукции расплода у *M. scabrinodis* Nylander в окр. Санкт-Петербурга.

Этот вид был выбран в качестве объекта исследования прежде всего потому, что заметно отличается таксономически от исследованных ранее *M. rubra* и *M. ruginodis*, и относится к другой группе рода *Myrmica* — группе видов *scabrinodis* (Радченко, 1994), а также вследствие его широкого распространения и высокой численности. *M. scabrinodis* широко распространен в лесной зоне Евразии, доходя на восток до Байкала; на севере Европы этот вид заходит за Полярный круг.

Материал и методы

Исследования проведены в 1997 г. вблизи пос. Вырица Ленинградской обл. (примерно в 60 км южнее С.-Петербурга). Местообитание популяции представляет собой типичное верховое болото, образованное вершинным сосново-сфагновым комплексом (Богдановская-Гиенэф, 1969). Отличительными чертами этого экотопа являются повышенная влажность в теплый период года и значительная теплоотдача воды в ночное время, что сглаживает суточный ход температур на болоте в летний период (Богдановская-Гиенэф, 1969).

С начала мая до середины сентября один раз в 7–10 дней раскапывали 3 случайным образом найденных гнезда и полностью выбирали их население. Собранных особей подсчитывали раздельно по следующим категориям: яйца, личинки младших (I–II) возрастов, личинки III возраста, предкуколки, куколки — светлые и темные (пигментированные), царицы, рабочие муравьи — светлые (молодые) и темные (взрослые), крылатые особи — самцы и самки. Куколок также разделяли на куколок рабочих, крылатых самок и самцов. Всего было раскопано 51 гнездо.

Параллельно с помощью 10 ловушек Барбера (pitfall traps) оценивали численность и общую двигательную активность бескрылых самок-основательниц и муравьев-фуражиров, а также определяли период брачного лета по попаданию в ловушки крылатых особей. В качестве ловушек использовали зарытые в моховый покров до краев пластиковые стаканы высотой 12 и диаметром 9 см. Их наполняли до половины водой с добавлением эмульгатора. Выборку попавших в ловушки муравьев проводили один раз в 7–10 дней,

в то же время, когда раскапывали гнезда. Кроме *M. scabrinodis* в ловушки попали также *M. rubra*, *Formica uralensis* Ruzs. и *F. fusca* L.

Данных обрабатывали с помощью электронных таблиц Excel'97. Для каждой даты учетов вычисляли следующие показатели: для расплода — абсолютную численность каждой категории и всего расплода в среднем на колонию, относительную численность каждой категории, т. е. долю ее среди всего расплода в среднем на колонию (в %); для имаго — абсолютную численность каждой категории имаго и всех имаго в среднем на колонию, относительную численность каждой категории, т. е. долю ее среди всех имаго в среднем на колонию (в %).

Известно, что размеры колонии и численность отдельных категорий особей в ней у муравьев рода

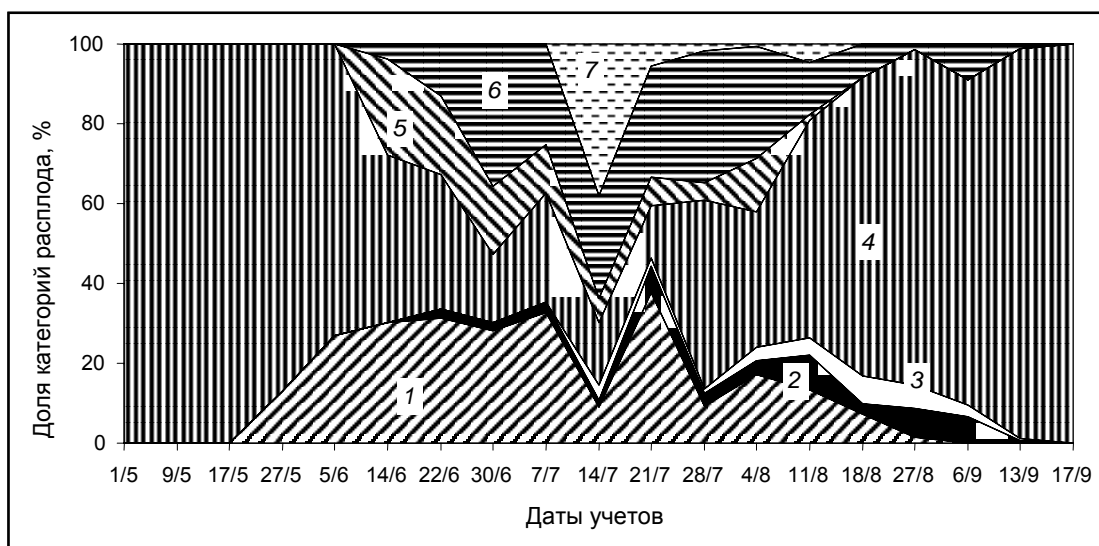


Рис. 1. Сезонные изменения состава расплода в колониях *Myrmica scabrinodis*. Доля каждой категории расплода (в % общей его численности) отражена шириной (по вертикали) соответствующей полосы на диаграмме: 1 — яйца; 2 — личинки I и II возраста; 3 — личинки III возраста; 4 — предкуколки; 5 — белые куколки рабочих особей; 6 — пигментированные куколки рабочих; 7 — куколки крылатых самок и самцов.

Fig. 1. Seasonal changes in brood composition in *M. scabrinodis* colonies. The share of each brood category (percent of the whole brood number) is depicted by the width of an appropriate band in the diagram: 1 — eggs; 2 — I and II instar larvae; 3 — III instar larvae; 4 — prepupae; 5 — white pupae of workers; 6 — dark pupae of workers; 7 — pupae of alates.

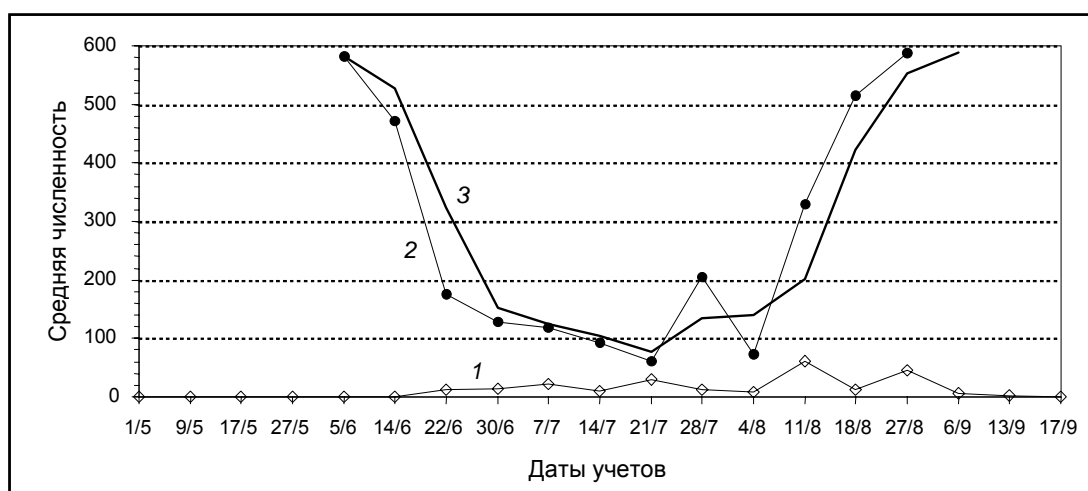


Рис. 2. Сезонные изменения численности личинок в гнездах *Myrmica scabrinodis*: 1 — личинки I и II возраста; 2 — личинки III возраста; 3 — то же после выравнивания методом скользящей средней. Приведены значения абсолютной численности в среднем на одну колонию.

Fig. 2. Seasonal variation of number of larvae in nests of *Myrmica scabrinodis*: 1 — I and II instar larvae; 2 — III instar larvae; 3 — 2nd period moving average of the same. The mean absolute numbers per colony per date are given.

Myrmica изменяются в очень широких пределах (Elmes, 1991). Поэтому при небольшом числе колоний в каждом учете (в нашем случае — 3) вычисляемая для них средняя численность особей значительно варьирует от учета к учету по чисто случайным причинам. В связи с этим в ряде случаев мы прибегали к выравниванию кривых динамики численности методом скользящей средней, реализованным в Excel 97 и позволяющим уменьшить влияние случайных вариаций и лучше выявить основные тенденции исследуемых кривых (Лакин, 1990). Более общие тенденции в сезонной динамике состава колоний выявляли с помощью полиномиальной функции 2-го порядка (Лакин, 1990), реализованной в Excel'97.

Результаты

На рисунке 1 приведена общая сезонная динамика состава расплода в исследованной нами популяции, а на рисунках 2–4 — динамика численности отдельных его категорий.

Осенью и весной расплод был представлен только личинками III возраста. В начале лета их численность составляла в среднем около 600 особей на колонию (рис. 2). Окукливание перезимовавших личинок началось между 5 и 14 июня; в это время появились первые предкуколки и куколки — сначала рабочих, а немного позже — крылатых особей (рис. 1, 4). С этого момента численность личинок III возраста в гнездах стала быстро уменьшаться и достигла минимума (в среднем около 60 на колонию) к середине июля (14–21.07), когда окуклились практически все перезимовавшие и начали окукливаться новые личинки III возраста, развившиеся из яиц (см. ниже). Предкуколки исчезли в гнездах в период с 11.08 по 18.08, что означало прекращение окукливания личинок III возраста вследствие наступления у них диапаузы. Численность личинок III возраста постепенно возрастала с середины июля вплоть до начала сентября, когда она опять составила около 600 личинок на колонию (рис. 2). Таким образом, численность личинок III возраста в гнездах варьирует в течение года примерно на порядок.

Первые яйца были отложены между 17 и 27 мая; количество их в гнездах возрастало до середины июня, когда из яиц начали появляться личинки младших возрастов (рис. 1, 2). Относительная численность яиц имела 2 заметных максимума — в июне и в июле (рис. 1). Как было указано выше, это вряд ли связано с бимодальностью яйцекладки цариц, а объясняется происходившим во второй половине июня массовым выходом личинок и поеданием ими части яиц. После этого в июле наблюдалось новое накопление яиц. Небольшой максимум обилия яиц отмечен также в первой половине августа (рис. 1) и, вероятно, был вызван теми же причинами. Данные по сезонной динамике абсолютного числа яиц в гнездах в целом подтверждают эту картину: выравнивание кривой динамики численности яиц методом скользящей средней показывает наличие в течение лета тех же 3 максимумов (рис. 3). Последние яйца были отмечены в гнездах 27 августа, а в начале сентября они уже исчезли, как и личинки младших возрастов (рис. 1–3), что означало прекращение яйцекладки, т. е. наступление диапаузы у цариц.

Первые вышедшие из яиц личинки младших возрастов были отмечены 22 июня (рис. 1, 2). Если исходить из установленной в лабораторных экспериментах продолжительности развития личинок *Myrmica* в оптимальных температурных условиях (Лопатина, 1997), то первые личинки быстрого расплода должны были начать окукливаться примерно через 3 недели после этого, т. е. в середине июля. В это же время (21.07) наблюдался и минимум численности личинок III возраста. Таким образом, мы можем с некоторым приближением рассматривать середину июля как границу между окукливанием зимнего и летнего циклов. Эти расчеты подтверждаются также и тем, что численность предкуколок также достигла минимума в середине июля, а затем начала возрастать в результате окукливания личинок быстрого расплода (рис. 4, А). Такие же 2 волны (максимума) численности, соответствующие зимнему и летнему расплоду, имеет и кривая динамики белых куколок (рис. 4). Однако периоды окукливания зимнего и летнего расплода не разделены отчетливым hiatusом, а численность последнего незначительна. Видимо, поэтому на кривой динамики численности пигментированных куколок, продолжительность развития которых значительно больше,

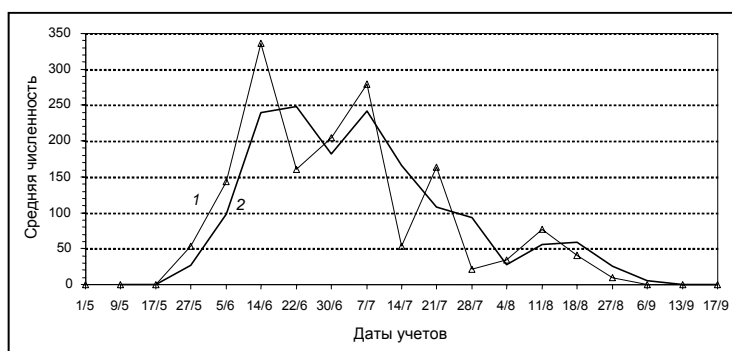


Рис. 3. Сезонные изменения численности яиц в гнездах *Myrmica scabrinodis*: 1 — абсолютная численность в среднем на одну колонию; 2 — то же после выравнивания методом скользящей средней.

Fig. 3. Seasonal variation of number of eggs in nests of *Myrmica scabrinodis*: 1 — mean absolute number per colony per date; 2 — 2nd period moving average of the same.

чем предкуколок и белых куколок (Лопатина, 1997), максимум, соответствующий быстрому расплоду, практически не выражен (рис. 4). Молодые рабочие начали выходить из куколок в начале июля (рис. 6), т. е. примерно через 3 недели после появления первых куколок (рис. 4). Следует учитывать, что молодые рабочие довольно быстро темнеют, и поэтому уже через несколько недель вышедшие из куколок особи мало отличались от старых и при учетах уже не попадали в категорию молодых. Поэтому кривая динамики численности молодых рабочих имеет 2 максимума, соответствующих зимнему и летнему расплодам (рис. 6).

Следует отметить также, что максимум численности яиц в гнездах не совпадает, а предшествует периоду массового появления куколок (рис. 1–4), точно так же, как это происходит у *M. rubra* в Белгородской обл. (Кипятков, 1974), и, очевидно, по тем же причинам (см. выше). Такое отставание развития перезимовавших личинок приводит к менее четкому по сравнению с Англией разделению расплодных циклов: перезимовавшие личинки не успевают все окуклиться ко времени появления новых личинок из яиц и смешиваются с ними. Поэтому мы не наблюдали полного исчезновения личинок III возраста в гнездах муравьев, а лишь снижение численности данной категории расплода (рис. 1, 2).

Для того, чтобы количественно оценить долю куколок летнего и зимнего расплода в общей продукции колонии, следует принять во внимание тот факт, что продолжительность стадии предкуколки при оптимальной температуре составляет около недели (Лопатина, 1997), т. е. практически все предкуколки, обнаруженные в гнезде в некоторый момент, появились в течение предшествующей недели. Это означает, что мы можем суммированием значений абсолютной численности предкуколок, найденных во всех гнездах, раскопанных до середины июля и после этой даты, оценить относительное обилие быстрого и медленного расплода. Соответствующие расчеты, проведенные в 2 вариантах, т. е. для 2 дат (15.07 и 22.07), предположительно разграничивающих окукливание зимнего и летнего расплодов, дали следующие результаты: 1922 и 233 (для 15.07) и 1955 и 160 (для 22.07) предкуколок медленного и быстрого расплода, соответственно. Таким образом, быстрый расплод дает всего порядка 7–10% годичной продукции имаго в колонии, т. е. его доля, вероятно, меньше, чем у *M. rubra* и других видов в более южных регионах (Кипятков, 1974; Sammaerts, 1977; Elmes, 1991; однако у всех этих авторов приведены лишь качественные оценки). Столь незначительная доля быстрого расплода, вероятно, объясняется относительно коротким вегетационным сезоном в районе проведения исследований.

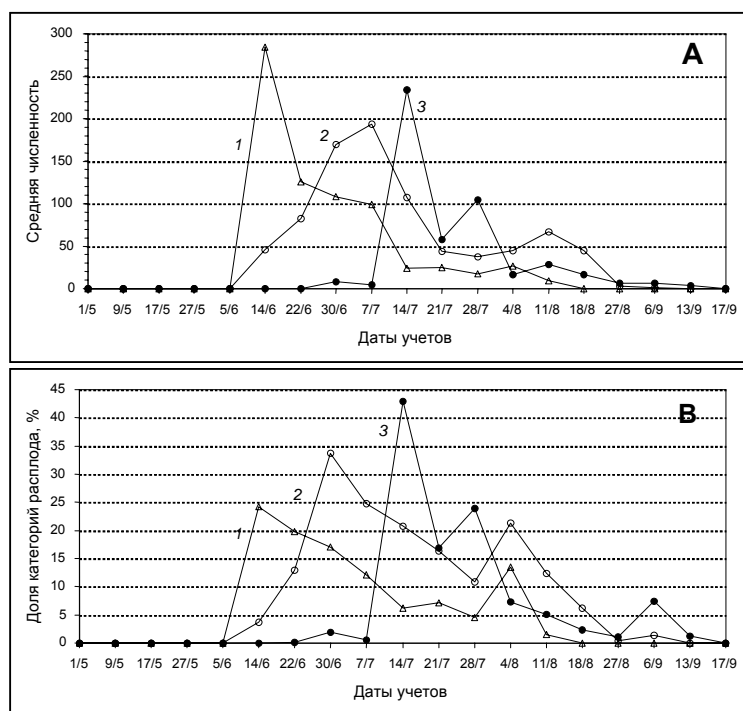


Рис. 4. Сезонные изменения численности предкуколок и куколок в гнездах *Myrmica scabrinodis*: А — средняя абсолютная численность; В — процентная доля каждой категории во всем расплоде в среднем на одну колонию. 1 — предкуколки; 2 — белые куколки; 3 — темные куколки.

Fig. 4. Seasonal variation of number of prepupae and pupae in nests of *Myrmica scabrinodis*: А — mean absolute numbers; В — the share (%) of each category in the whole brood per colony per date. 1 — prepupae; 2 — white pupae; 3 — dark pupae.

Учитывая, что для каждого учета было использовано по 3 гнезда, мы можем оценить число куколок и, соответственно, имаго, выращиваемых в одной колонии в течение года в среднем, разделив приведенные выше числа на 3. Эти величины составили 640–665 куколок зимнего и 53–78 куколок летнего расплодов; или же в сумме около 720 куколок. Следует отметить, что средняя продукция куколок зимнего расплода (640–665) очень близка к определенной выше средней численности личинок в колонии в начале лета (около 600, рис. 3), что указывает на хорошее совпадение выполненных разными способами оценок.

Куколки репродуктивных особей впервые отмечены в учете от 14.07 (рис. 1), причем одновременно и самок и самцов. Хорошо известно (Elmes, 1991), что у всех видов *Myrmica* крылатые самки появляются далеко не во всех колониях популяции, тогда как самцы — почти во всех. Поэтому неудивительно, что мы нашли куколок самок только в 2, а самцов — в 10 гнездах, причем период появления куколок самцов довольно продолжителен, и последние из них были найдены 11.08. Крылатые имаго впервые появились 21.07, причем также самки и самцы одновременно (рис. 5). Самки найдены в одной колонии 21.07 и в двух 28.07, а после этого не встречались, за исключением одного гнезда, раскопанного 6.09, в котором были обнаружены 2 самки, почему-то не вылетевшие в период брачного лета. Самцы были найдены в 10 колониях, причем в отдельных гнездах они встречались до окончания работы, в середине сентября (рис. 5). Брачный лет отмечен нами в середине августа; в этот период крылатые самки и самцы были один раз (11.08) найдены в ловушках Барбера, а число попадающихся в них бескрылых самок значительно возросло (рис. 8). С чем связано наличие самцов в некоторых гнездах в сентябре, т. е. после завершения брачного лета, недостаточно ясно. Возможно, самцы, вышедшие из поздних куколок, не успевают принять участие в размножении и остаются в гнездах. Вероятно, все они погибают

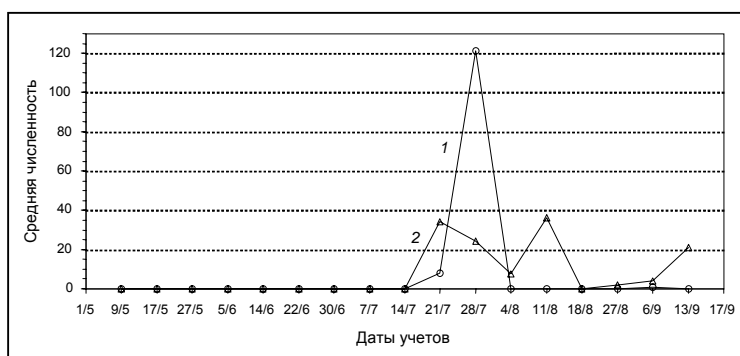


Рис. 5. Сроки появления и численность крылатых репродуктивных особей в гнездах *Myrmica scabrinodis*: 1 — самки; 2 — самцы. Приведены значения абсолютной численности в среднем на одну колонию.

Fig. 5. Dates of appearance and numbers of alates in nests of *Myrmica scabrinodis*: 1 — gynes; 2 — males. The mean absolute numbers per colony per date are given.

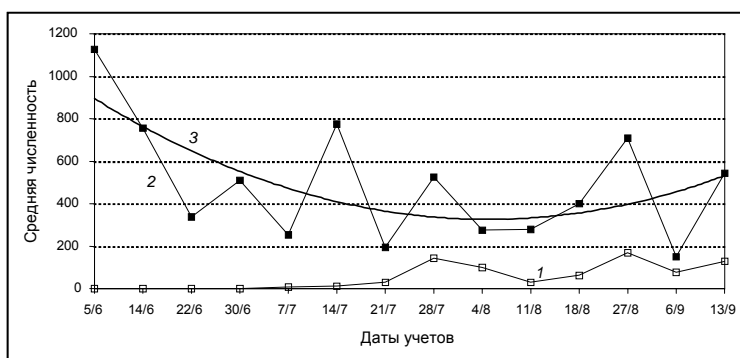


Рис. 6. Сезонные изменения численности рабочих особей в гнездах *Myrmica scabrinodis*: 1 — молодые (светлые) рабочие; 2 — все рабочие; 3 — то же после выравнивания с помощью полиномиальной функции 2-го порядка. Приведены значения абсолютной численности в среднем на одну колонию.

Fig. 6. Seasonal variation of number of larvae in nests of *Myrmica scabrinodis*: 1 — callow workers; 2 — all workers; 3 — 2nd-order polynomial function of the same. The mean absolute numbers per colony per date are given.

зимой, поскольку весной и в начале лета мы никогда не находили крылатых в гнездах.

Исходя из общего количества собранных при учетах куколок и имаго, мы можем оценить соотношение полов репродуктивных особей в исследуемой популяции. Всего собрано 376 куколок самок и 307 куколок самцов; 390 крылатых самок и 389 самцов. Таким образом, соотношение полов очень близко к 1:1. Поскольку всего за лето было собрано 3994 куколки, из которых 683 — это куколки самок и самцов, доля репродуктивных особей составляет около 17% общей годовой продукции куколок, численность которых, как показано выше, около 720 в среднем на колонию. Следовательно, одна колония за год выращивает в среднем около 600 куколок рабочих и 120 куколок крылатых особей. Реальная продукция имаго должна быть немного ниже этих величин, поскольку некоторая часть особей погибает при выходе из куколки.

Численность рабочих в собранных за сезон колониях варьировала от 110 до 1779, составив в среднем $(542 \pm 66,3)$ особи (здесь и далее приведена стандартная ошибка средней арифметической). Эта величина очень близка к средней годовой продукции куколок рабочих (600 особей). Исходя из этого, мы можем утверждать, что средняя продолжительность жизни рабочей особи-имаго в исследуемой популяции составляет в среднем около одного года и что за год население рабочих в гнездах практически полностью сменяется новым. По данным М. Брайена (Brian, 1972), продолжительность жизни рабочих *M. rubra* на юге Англии составляет 1–1,5 года, что несколько больше величины, полученной нами.



Рис. 7. Сезонные изменения численности цариц в гнездах *Myrmica scabrinodis*: 1 — абсолютная численность в среднем на одну колонию; 2 — то же после выравнивания с помощью полиномиальной функции 2-го порядка.

Fig. 7. Seasonal variation of number of queens in nests of *Myrmica scabrinodis*: 1 — mean absolute number per colony per date; 2 — 2nd-order polynomial function of the same.



Рис. 8. Результаты учетов муравьев *Myrmica scabrinodis* в исследуемом биотопе с помощью ловушек Барбера в течение лета: 1 — число рабочих муравьев, попавших в 10 ловушек за одни сутки; 2 — то же для бескрылых цариц.

Fig. 8. Results of pit-fall trapping of *Myrmica scabrinodis* in the study site during the summer: 1 — the number of workers captured per 10 traps per day; 2 — the same for the wingless queens.

Несмотря на значительные случайные вариации числа рабочих в одном гнезде от учета к учету, при использовании полиномиальной функции 2-го порядка удается выявить определенную тенденцию в сезонной динамике их численности (рис. 6). Как и следовало ожидать на основании небольшой продолжительности жизни рабочих, численность их постепенно уменьшается с весны до середины лета вследствие гибели перезимовавших особей, занятых фуражировкой, а затем опять возрастает к осени за счет выхода из куколок молодых рабочих. Следует отметить, что минимум численности на полиномиальной кривой хорошо совпадает с началом массового выхода молодых рабочих из куколок (рис. 6).

Число цариц в раскопанных гнездах варьировало от 0 до 23. Отсутствовали они в 26% гнезд. Среднее число цариц в одной колонии составило $(2,95 \pm 0,71)$ особи. Подобная широкая вариабельность числа цариц является нормой для муравьев рода *Myrmica* (Elmes, 1991). При использовании полиномиальной функции 2-го порядка в сезонной динамике среднего числа цариц в гнездах отчетливо выявляется тенденция к постепенному сокращению их численности с начала и до конца лета и последующему увеличению к осени (рис. 7). Подобная динамика представляется вполне реалистичной. Известно (Elmes, 1991), что средняя продолжительность жизни цариц *Myrmica* около 3 лет, следовательно, их гибель и замещение новыми — очень частые события. Присоединение к колониям новых цариц происходит в конце лета после брачного периода, а также в начале следующего летнего сезона (Elmes, 1991). Это вполне объясняет выявленные нами тенденции в сезонной динамике численности

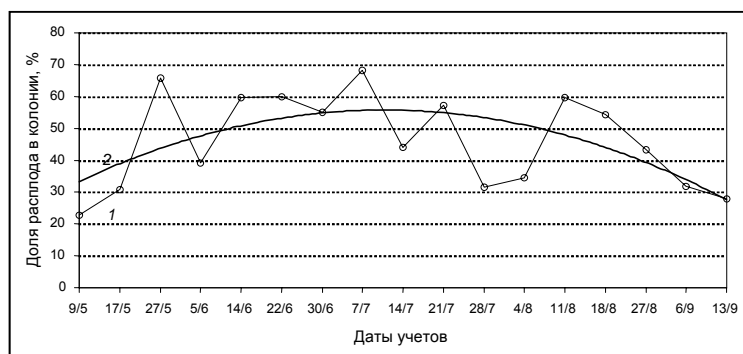


Рис. 9. Сезонные изменения процентной доли расплода в колониях *Myrmica scabrinodis*: 1 — средняя доля расплода в % от полного числа особей в колонии; 2 — то же после выравнивания с помощью полиномиальной функции 2-го порядка.

Fig. 9. Seasonal variation of brood share in colonies of *Myrmica scabrinodis*: 1 — mean share of brood (%) in the full number of colony's members; 2 — 2nd-order polynomial function of the same.

цариц. Вероятно, именно поэтому минимум численности цариц на полиномиальной кривой хорошо совпадает с периодом брачного лета, после которого и появляются в гнездах новые царицы (рис. 7).

При учетах муравьев, перемещающихся по поверхности болота, ловушками Барбера, мы постоянно отлавливали небольшое количество бескрылых самок (рис. 8). Постоянное присутствие одиночных самок в природе и их активные перемещения по поверхности почвы отмечал также Г. Элмс (Elmes, 1982) для 5 видов *Myrmica* на юге Англии. Это объясняется отчасти фуражировочной деятельностью цариц, самостоятельно основывающих новые гнезда, но в большей степени тем, что оплодотворенные самки могут очень долго (как до зимовки, так и после нее) искать возможности присоединиться к уже существующим колониям. Мы наблюдали 2 заметных пика их численности и активности — в середине июня и во второй половине августа (рис. 8). Первый пик, видимо, связан с активизацией перезимовавших одиночных цариц при наступлении летнего тепла. Второй же, несомненно, был следствием прошедшего брачного лета.

При описании годичной динамики колонии муравьев определенный интерес представляют также численные соотношения между взрослыми особями и расплодом. Для исследования этого вопроса мы вычислили процентную долю, которую расплод (включая яйца) составляет в численности всех особей в колонии. Несмотря на значительные случайные вариации этого параметра, хорошо заметна отчетливая тенденция: доля расплода постепенно увеличивается с весны до середины лета, а затем опять уменьшается (рис. 9). Ясно, что это происходит по 2 причинам: 1) количество расплода к середине лета возрастает за счет откладки яиц и появления новых личинок, а к осени уменьшается, поскольку все перезимовавшие личинки постепенно переходят в фазу имаго; 2) в то же время динамика численности рабочих особей имеет противоположный характер (см. выше). Необходимо также отметить, что максимальная доля расплода в колонии в середине лета в среднем немного не достигает 60%, зимой же личинки составляют около 30% численности колонии (рис. 9).

Благодарности

Работа была проведена при финансовой поддержке ИНТАС (грант № 94–2072) и РФФИ (грант № 97–04–48987). Мы искренне признательны этим организациям за помощь. Мы также благодарны А. В. Майсову за оказанную помощь при сборе и обработке материала.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа. — Л.: Наука, 1969. — 186 с.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. — 243 с.

- Ежиков И. И.* К сравнительной экологии общественных насекомых // Тр. отд. экологии гос. Тимирязевского ин-та. — 1929. — 4, № 1. — С. 7–24.
- Кипятков В. Е.* Фотопериодическая реакция и регуляция сезонного развития у муравьев *Myrmica rubra* L. : Дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1974.
- Кипятков В. Е.* Экология фотопериодизма у муравья *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae) // Энто-мол. обозрение. — 1979. — 58. — С. 490–499.
- Лакин Г. Ф.* Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Лопатина Е. Б.* Термолабильность развития и температурная регуляция сезонного цикла у муравьев : Дис. ... канд. биол. наук. — С.-Пб., 1997.
- Радченко А. Г.* Таксономическая структура рода *Myrmica* Latreille (Hymenoptera, Formicidae) Евразии // Зо-ол. журн. — 1994. — 73, вып. 6. — С. 39–51.
- Beck S. D.* Insect photoperiodism. — New York ; London : Acad. Press, 1968. — P. 288.
- Brian M. V.* The stable winter population structure in species of *Myrmica* // J. Anim. Ecol. — 1950. — 19. — P. 119–123.
- Brian M. V.* Summer populations changes in colonies of the ant *Myrmica* // Physiol. Comp. et Oecol. — 1951. — 2. — P. 25–36.
- Brian M. V.* The growth and development of colonies of the ant *Myrmica* // Insect. Sociaux. — 1957 a. — 4. — P. 177–190.
- Brian M. V.* Serial organization of brood in *Myrmica* // Insect. Sociaux. — 1957 b. — 4. — P. 191–210.
- Brian M. V.* Population turnover in wild colonies of the ant *Myrmica* // Ekol. Pol. — 1972. — 20. — P. 43–53.
- Cammaerts M.-C.* Étude démographique annuelle des sociétés de *Myrmica rubra* L. des environs de Bruxelles // In-sect. Sociaux — 1977. — 24. — P. 147–161.
- Elmes G. W.* The phenology of five species of *Myrmica* from south Dorset, England // Insect. Sociaux. — 1982. — 29. — P. 548–560.
- Elmes G. W.* The social biology of *Myrmica* ants // Insect. Sociaux. — 1991. — 7. — P. 17–34.
- Kipyatkov V. E.* Annual cycles of development in ants: diversity, evolution, regulation // Proc. Colloq. Soc. Insects: Rus.-speak. Sect. IUSSI. — 1993. — 2. — P. 25–49.
- Weir J. S.* The effect of temperature variation on queen oviposition and colony foundation in *Myrmica* // J. Ins. Physiol. — 1958. — 1. — P. 352–360.