

УДК 595.796:591.543:577.49

© Е. Б. Лопатина, А. А. Имамгалиев и В. Е. Кипятков

ШИРОТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ И ТЕРМОЛАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ КУКОЛОК ТРЕХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ РОДА MYRMICA LATR. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

[E. B. LOPATINA, A. A. IMAMGALIEV a. V. E. KIPYATKOV. LATITUDINAL VARIATION
OF DURATION AND THERMAL LABILITY OF PUPAL DEVELOPMENT IN THREE SPECIES
OF THE ANT GENUS MYRMICA LATR. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)]

ВВЕДЕНИЕ

При исследовании адаптаций насекомых к обитанию в условиях умеренного и бореального климата несомненный интерес представляет вопрос о том, существует ли внутривидовая географическая изменчивость таких параметров, характеризующих развитие насекомых, как скорость, термоллабильность и нижний температурный порог. Эти параметры очень важны, так как температура играет роль ограничивающего фактора, особенно в условиях недостатка тепловых ресурсов и холодного лета. На севере насекомым необходимо максимально эффективно использовать доступное тепло для того, чтобы успеть завершить развитие в течение короткого лета, тогда как на юге продолжительность теплого сезона больше и тепловые ресурсы не столь лимитированы.

Тем не менее несмотря на всю значимость этой проблемы, данных о наличии внутривидовой географической изменчивости термических характеристик развития в настоящее время еще крайне недостаточно.

Данилевский (1957) изучал влияние температуры на длительность развития различных стадий онтогенеза бабочек *Acronycta rumicis* и *Spilosoma menthastri* из сухумской, белгородской и ленинградской популяций. Для *Acronycta rumicis* скорость развития яиц и куколок и значения суммы эффективных температур во всех случаях оказались практически одинаковыми, однако гусеницы сухумской популяции все же развивались несколько медленнее гусениц белгородской и ленинградской популяций при всех температурах, а значение суммы эффективных температур в сухумской популяции было наибольшим, хотя различия оказались невелики. Нижний температурный порог для всех стадий развития, по мнению автора, был одинаковым для всех популяций и равнялся 10°.

У *Spilosoma menthastri* гусеницы ленинградской популяции при температуре выше 20° развивались немного медленнее гусениц сухумской популяции, а при более низкой температуре, наоборот, несколько быстрее, что говорит о приспособленности гусениц ленинградской популяции к развитию при более низкой температуре. Несколько ниже для ленинградской популяции оказался и температурный порог.

По данным Ференца (Ferenz, 1975), личинки жужелицы *Pterostichus nigrita* из популяции, обитающей на севере Швеции, развивались быстрее

при всех температурах и имели более низкий температурный порог развития, чем личинки жужелиц того же вида из Центральной Европы (Кельн, Германия).

В исследованиях, проведенных на златоглазке *Chrysopa oculata* (Tauber et al., 1987), была изучена продолжительность развития всех стадий онтогенеза из пяти североамериканских популяций (50°34' с. ш., 46°37' с. ш., 42°26' с. ш., 30°34' с. ш. и 25°30' с. ш.). Значения нижнего температурного порога для полного онтогенеза златоглазок из двух северных популяций оказались более высокими, а значения суммы эффективных температур — более низкими, чем в южных популяциях. Следовательно, термоллабильность развития у северных популяций златоглазок была выше, чем у южных, и при пониженных температурах они развивались медленнее, а при высоких — быстрее, чем южные. Эти различия были незначительными, но вполне достоверными.

Продолжительность развития личинок куколок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* из трех географических популяций (Белгород, Краснодар и Владикавказ) и значения нижних температурных порогов развития этих онтогенетических стадий достоверно не различались (Горышин и др., 1987).

Аналогичным образом практически одинаковые значения нижних температурных порогов развития и суммы эффективных температур были получены при сравнении скорости развития яиц и куколок златогузки *Euproctis chrysorrhoea* из Тамбовской обл. и с Северного Кавказа и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* с Дальнего Востока и Северного Кавказа (Пантюхов, 1962).

В литературе существуют и другие данные (Tauthong, Brust, 1976; Trimble, Smith, 1978; Baldwin, Dingle, 1986; Tauber et al., 1988; Bensor et al., 1994, и др.) о наличии географической изменчивости температурных характеристик развития насекомых, или наоборот, об отсутствии таковой (Groeters, 1992). Противоречивость подобного рода информации и отсутствие литературных данных по муравьям послужило поводом к проведению исследований термоллабильности развития расплода у муравьев рода *Mur-tica*. В данной работе мы приводим результаты исследований широтной изменчивости продолжительности и термоллабильности развития куколок этих муравьев.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 00-04-49003) и Совета по грантам Президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ (грант 00-15-97934).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Колонии муравьев были собраны в конце августа—начале сентября 1997 г. в 4 географически удаленных районах: Киев — 50°30' с. ш. (*M. ruginodis*), Юрьевец Владимирской обл. — 56°15' с. ш. (*M. ruginodis* и *M. rubra*); пос. Вырица Ленинградской обл. — 59°15' с. ш. (*M. ruginodis*, *M. rubra* и *M. scabrinodis*); пос. Чупа, Карелия — 66°15' с. ш. (*M. ruginodis* и *M. scabrinodis*). Таким образом, в наших экспериментах только вид *M. ruginodis* был представлен 4 географическими популяциями, а остальные виды — только 2 популяциями.

После зимовки в лаборатории весной 1998 г. муравьи были помещены сначала на неделю в температурный режим, равный 10°, а затем в условия, благоприятные для развития личинок (длинный день 22 ч при 22°). Муравьев содержали в искусственных формикариях и кормили два раза в неделю 10%-ным раствором сахарного сиропа и кусочками тараканов *Nauphoeta cinerea*. Формикарии осматривали каждые 3—4 дня в течение всего эксперимента с целью выявления вновь появившихся предкуколок, которых затем изымали и содержали в чашках Петри диаметром 40 мм, по 8—12 предкуколок и 10 рабочих в каждую. В чашки помещали влажную губку и кристаллы сахара для питания рабочих.

После этого экспериментальные группы равномерно распределяли по температурным режимам 16, 18, 20, 22 и 24.5°. Первые чашки были поставлены в режимы 7 VII 1998, а затем по мере появления новых предкуколок в формикариях постепенно добавляли новые экспериментальные группы. Последние чашки были поставлены в режимы 5 и 8 IX.

В ходе эксперимента группы рассматривали ежедневно, отмечая сначала появление куколок, а затем выход из них молодых рабочих, самцов и крылатых самок (цариц) с целью выяснения длительности развития куколок.

Следует отметить, что метод содержания куколок с рабочими в чашках Петри оказался неудобен тем, что находящиеся постоянно в состоянии стресса при ежедневном осмотре рабочие нередко поедали расплод. Но у муравьев имаго не может без помощи рабочих освободиться от куколочной шкурки и, следовательно, при содержании куколок без рабочих невозможно было бы определить момент появления молодых особей.

Обработку полученных данных проводили с использованием программ Quattro Pro 6.0 и Statistica 4.3. Достоверность различий между популяциями по продолжительности развития куколок определяли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA, Kruskal-Wallis ANOVA) и последующего попарного сравнения средних величин с помощью апостериорных (post hoc) критериев (Tukey HSD test) и *t*-критерия Стьюдента. В связи с тем что характер распределения полученных значений нередко достоверно отличался от нормального, при каждом сравнении мы использовали также непараметрические методы (Kruskal-Wallis H-test).

При определении параметров, характеризующих термоллабильность развития куколок, для каждого полученного значения продолжительности развития *D* вычисляли величину скорости развития $V = (1/D)100\%$. После этого вычисляли параметры уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре — константу *a* и коэффициент регрессии *b* с соответствующими статистическими ошибками. Сумму эффективных температур (СЭТ) вычисляли как обратную величину коэффициента регрессии: $СЭТ = 1/b$. Нижний температурный порог (НТП) развития определяли по формуле: $НТП = -a/b$. Статистические ошибки СЭТ и НТП вычисляли по формулам, приведенным в специальной литературе (Campbell et al., 1974; Wermelinger, Seifert, 1998). Достоверность различий между значениями НТП и СЭТ определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента, используя их статистические ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты по продолжительности развития куколок рабочих в различных температурных режимах, а также вычисленные параметры уравнения линейной регрессии скорости развития куколок по температуре, значения нижнего температурного порога и суммы эффективных температур приведены в табл. 1.

Дисперсионный анализ всего массива данных, полученных для *M. ruginodis*, показал достоверное влияние фактора географического происхождения на продолжительность развития куколок как в целом (ANOVA: $F = 11.2$; $p < 0.002$), так и отдельно для каждого температурного режима (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 8.1-29.7$; $p < 0.000-0.045$), кроме 24.5°. Только популяция из Вырицы в целом достоверно отличается (Tukey HSD: $p < 0.001$) от всех остальных по средней продолжительности развития. Однако при попарном сравнении популяций в каждом температурном режиме отдельно был выявлен еще ряд достоверно различающихся средних (табл. 1).

Интересно, что куколки рабочих муравьев из Чупы продемонстрировали наиболее быстрое развитие в каждом из температурных режимов. В то же время куколки из популяции из Вырицы при 16 и 18° развивались медленнее по сравнению с куколками из Киева и Юрьевца, а при более высоких температурах — быстрее: при 20 и 22° только по сравнению с киевской популяцией, а при 24.5° по сравнению с куколками из обеих популяций. Продолжительности развития куколок из Киева и Юрьевца оказались наиболее близкими, однако и в этом случае особи из более северной популяции развивались немного медленнее при низких (16 и 18°) и немного быстрее при более высоких (20, 22 и 24.5°) температурах.

Очевидно, это связано с различиями порогов развития и углов наклона (т. е. коэффициентов регрессии b) линий регрессии скорости развития по температуре между исследованными популяциями: наблюдается отчетливая тенденция к возрастанию значений обоих этих параметров по мере продвижения на север (табл. 1). Это ведет к тому, что линии регрессии пересекаются в центральной части исследованного температурного интервала, и поэтому скорости развития у более северных популяций муравьев выше при высоких и ниже при низких температурах.

Самым высоким ($12.3 \pm 0.33^\circ$) и достоверно отличающимся от всех остальных оказался порог развития у популяции *M. ruginodis* из Вырицы. У чупинской популяции НТП немного ниже, но угол наклона почти такой же, отчего линия регрессии для этой популяции проходит выше всех остальных. По мере изменения угла наклона линий регрессии изменяется и СЭТ: 210 ± 5.1 , 203 ± 3.6 , 178 ± 6.8 и 184 ± 6.1 гр.-дн. для популяций из Киева, Юрьевца, Вырицы и Чупы соответственно. Таким образом, развитие куколок рабочих у муравьев *M. ruginodis* из более северных популяций в целом отличается большей термоллабильностью по сравнению с более южными.

Куколки рабочих *M. scabrinodis* из чупинской популяции, так же как и в случае *M. ruginodis*, развивались в среднем несколько быстрее по сравнению с куколками из Вырицы при всех использованных температурах; характер различий между параметрами термоллабильности (b , НТП, СЭТ) этих популяций также оказался аналогичным различиям между симпатричными популяциями *M. ruginodis* (табл. 1). Хотя при попарном сравнении средних продолжительностей развития в каждом температурном режиме они достоверно различались только при 16 и 20° (табл. 1), дисперсионный анализ продемонстрировал достоверность различий по продолжительности развития между популяциями в целом (ANOVA: $F = 10.7$, $p < 0.001$; Tukey HSD: $p < 0.001$; Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 5.8$, $p < 0.061$).

В то же время для *M. rubra* была обнаружена прямо противоположная тенденция по сравнению с *M. ruginodis*: продолжительность развития куколок рабочих из Вырицы была достоверно выше, чем у особей из Юрьевца, во всех температурных режимах, кроме 22° (табл. 1). Различия между этими популяциями по продолжительности развития также достоверны и в целом (ANOVA: $F = 57.3$; $p < 0.000$; Tukey HSD: $p < 0.000$). Значение НТП оказалось немного выше у более северной популяции, хотя эти различия недостоверны. Коэффициенты регрессии и СЭТ, вычисленные для этих популяций, оказались практически одинаковыми (табл. 1).

Данные по продолжительности развития куколок самцов не столь детальны, поскольку в экспериментальных колониях было выращено значительно меньше самцов, чем рабочих особей (табл. 2). Тем не менее их анализ позволил выявить в основном те же тенденции, что и для куколок рабочих.

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние фактора географического происхождения на продолжительность развития куколок самцов *M. ruginodis* в целом (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 11.1$, $p < 0.011$), хотя при попарном сравнении средних продолжительностей развития в каждом температурном режиме они достоверно различались только в некоторых случаях, что может быть связано в основном с небольшим объемом выборок при каждой температуре (табл. 2). В целом развитие куколок самцов из более северных популяций короче при высоких и продолжительнее при низких температурах по сравнению с особями из южных популяций. Значения коэффициента регрессии и НТП возрастают с юга на север, а величина СЭТ уменьшается (табл. 2).

Продолжительность и термолабильность развития куколок муравьев рода *Mutilla* из различных географических популяций

Вид	Популяция	Продолжительность развития (дни) при температурных режимах (°C)							Коэффициенты уравнения		НТП (°C)	СЭТ (гр.-дн.)	
		основные показатели	16°	18°	20°	22°	24.5°	a	b				
<i>M. ruginodis</i>	Клев, 50°30'	n	15	27	13	25	20	100	100	100	100	100	100
		min	33.5	26	21	16.5	14						
		max	42.5	35.5	26	23	18						
		Среднее	37.3	28.21	23.11A	18.41	15A						
		Ошибка	0.71	0.35	0.38	0.28	0.27						
	Юрвец, 56°15'	n	26	24	44	45	35	174	174	174	174	174	174
		min	33.5	27	19	16.5	12.5						
		max	41	31	25.5	20	18						
		Среднее	37.6	28.62	21.81	18.22	14.7						
		Ошибка	0.31	0.17	0.22	0.12	0.2						
Вырица, 59°15'	n	5	13	13	14	13	58	58	58	58	58	58	
	min	37.5	28	20.5	16	12							
	max	41	36.5	25	20	19							
	Среднее	39.9	31.23	22.8	18.33	14.3							
	Ошибка	0.71	0.64	0.41	0.34	0.47							
Чула, 66°15'	n	3	11	4	13	6	37	37	37	37	37	37	
	min	36.5	25	22	15	13.5							
	max	38	29	22	19.5	15							
	Среднее	37	27.33	22A	16.7123	14.1A							
	Ошибка	0.5	0.34	0	0.31	0.2							
<i>M. scabrinodis</i>	Вырица, 59°15'	n	9	9	16	19	20	73	73	73	73	73	73
		min	40	22	23	17	15						
		max	46.5	35.5	28	22.5	17.5						
		Среднее	42.81	30.2	25.31	19.7	15.8						
		Ошибка	0.75	1.42	0.4	0.29	0.16						
	Чула, 66°15'	n	29	23	14	19	18	103	103	103	103	103	103
		min	33	28	22	18	14						
		max	45	34.5	26	21	17						
		Среднее	39.71	30	24.21	19.5	15.5						
		Ошибка	0.61	0.33	0.23	0.25	0.19						

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Популяция	Продолжительность развития (дни) при температурных режимах (°C)						Коэффициенты уравнения		НТП (°C)	СЭТ (гр.-дн.)	
		основные показатели	16°	18°	20°	22°	24.5°	a	b			
<i>M. rubra</i>	Юрьевец, 56°15'	п	23	22	23	20	22	24.5°	116	116	116	116
		min	34	35	20.5	16.5	20	28				
		max	37	31	24.5	20.5	15.5					
		Среднее	35.51	28.31	22.21	18.5	14.31		-5.4	0.5	10.8	200
		Ошибка	0.19	0.35	0.27	0.31	0.13		0.315	0.01	0.19	3.8
	Вырица, 59°15'	п	13	36	36	34	26		145	145	145	145
		min	38	25	18.5	16	14					
		max	43	33.5	25.5	21.5	17.5					
		Среднее	40.21	29.61	231	18.1	15.11		-5.61	0.5	11.2	199
		Ошибка	0.46	0.33	0.21	0.26	0.17		0.328	0.01	0.2	4.1

Примечание. Цифрами или буквами в каждой колонке над числами отмечены значения средней продолжительности развития, НТП и СЭТ, достоверно (при $p < 0.05$) отличающиеся друг от друга при сравнении между собой популяций каждого вида. Результаты сравнения с помощью тестов Tukey HSD (для *M. ruginidis*) или Kruskal-Wallis (для двух других видов) отмечены цифрами. Буквами отмечены результаты сравнения с помощью t -критерия Стьюдента.

Таблица 2

Вид	Популяция	Продолжительность развития (дни) при температурных режимах (°C)						Коэффициенты уравнения		НТП (°C)	СЭТ (гр.-дн.)	
		основные показатели	16°	18°	20°	22°	24.5°	a	b			
<i>M. ruginidis</i> , самцы	Киев, 50°30'	п	2	8	4	—	2		16	16	16	16
		min	30.5	23	18.5	13	13					
		max	30.5	26	20	15.5	15.5					
		Среднее	30.5A	24.9	19.3	14.3	14.3		-4.27	0.47	9.2	215A
		Ошибка	0	0.36	0.43	1.25	1.25		0.308	0.032	0.71	14.9
	Юрьевец, 56°15'	п	2	4	3	3	2		14	14	14	14
		min	31.5	23.5	17.5	16.5	12.5					
		max	31.5	25.5	21.5	19	12.5					
		Среднее	31.45	24.5	19.2	17.5A	12.5		-5.41	0.53	10.2	189
		Ошибка	0	0.48	1.2	0.76	0	0.429	0.043	0.81	15.3	

Продолжительность и термоблабильность развития куколок репродуктивных особей муравьев рода *Mutilla* из различных географических популяций

Куколки самцов чупинской популяции *M. scabrinodis*, так же как и куколки рабочих, развивались в среднем быстрее по сравнению с особями из Вырицы, причем эти различия достоверны как в целом (Tukey HSD: $p < 0.044$), так и для каждого из температурных режимов (табл. 2). Значение НТП оказалось чуть ниже (10.7 ± 0.91 °C), а СЭТ — чуть выше (196 ± 21.3 гр.-дн.), чем для куколок самцов из Вырицы (11.1 ± 0.59 ° и 190 ± 11.5 гр.-дн. соответственно), т. е. как у куколок рабочих.

Продолжительность развития куколок цариц была измерена только для чупинской популяции *M. scabrinodis* (табл. 2). Она оказалась наибольшей по сравнению с длительностью развития куколок как рабочих, так и самцов во всех температурных условиях. Значение НТП для куколок цариц составило 10.3 ± 0.30 ° и оказалось немного ниже порога развития куколок как рабочих, так и самцов из той же популяции (10.6 ± 0.17 и 10.7 ± 0.91 °), хотя эти различия недостоверны. Величина СЭТ (242 ± 6.9 гр.-дн.) для куколок цариц оказалась достоверно выше, чем у куколок рабочих (219 ± 3.9 гр.-дн.) и самцов (196 ± 21.3 гр.-дн.).

Представляет интерес также сравнение продолжительности и термолабильности развития куколок рабочих и самцов. Во всех температурных режимах куколки самцов изученных видов *Myrmica* из всех исследованных популяций развивались быстрее, чем куколки рабочих. Эти различия достоверны как в целом (для *M. ruginodis* ANOVA: $F = 154.6$, $p < 0.000$; Tukey HSD: $p < 0.000$; для *M. scabrinodis* ANOVA: $F = 20.32$, $p < 0.000$; Tukey HSD: $p < 0.000$), так и для отдельных температур (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 3.7-44.7$, $p < 0.000-0.053$).

При этом куколки самцов всех исследованных популяций *M. ruginodis* имели более низкие пороги развития, по сравнению с куколками рабочих; величина СЭТ для самцов оказалась ниже, чем для рабочих, в Чупе и в Юрьевце, но почти такой же в Киеве. В отличие от *M. ruginodis* НТП куколок самцов *M. scabrinodis* из обеих популяций практически совпали по значению с порогами куколок рабочих из этих же популяций, но значения СЭТ оказались у самцов немного меньше. Куколки самцов *M. rubra* из Вырицы, как и куколки *M. ruginodis*, имели более низкий НТП по сравнению с куколками рабочих, но практически такое же значение СЭТ.

Необходимо также обсудить возможные различия по продолжительности и термолабильности развития куколок между исследованными видами. При этом сравнение коэффициентов регрессии, НТП и СЭТ имеет смысл проводить только между симпатричными популяциями видов. Дисперсионный анализ всего массива данных показал отсутствие достоверных различий по средней продолжительности развития между *M. rubra* и *M. ruginodis* и, напротив, наличие таковых между *M. scabrinodis* и двумя другими видами как для куколок рабочих (Kruskal-Wallis ANOVA: $H = 7.1$ и 13.4 , $p < 0.008$ и 0.000), так и для куколок самцов (Tukey HSD: $p < 0.0001$). Следовательно, *M. scabrinodis* достоверно отличается от *M. rubra* и *M. ruginodis* более продолжительным развитием куколок рабочих и самцов при любых температурных условиях. Этой особенностью, несомненно, объясняется и тот факт, что значения коэффициента регрессии для куколок как рабочих, так и самцов *M. scabrinodis* ниже, а значения СЭТ выше по сравнению с таковыми у симпатричных популяций *M. rubra* и *M. ruginodis* (различия достоверны только при сравнении с куколками рабочих *M. ruginodis*). Таким образом, развитие куколок *M. scabrinodis* характеризуется меньшей термолабильностью. Кроме того, НТП для куколок рабочих *M. scabrinodis* ниже, чем у куколок *M. ruginodis* (достоверно только для популяций из Вырицы).

Популяции *M. rubra* и *M. ruginodis* из Юрьевца имеют практически одинаковые значения коэффициента регрессии, НТП и СЭТ. Однако более

северные популяции этих двух видов (Вырица) достоверно различаются по всем показателям термолабильности, причем популяция *M. ruginodis* характеризуется более высоким порогом и большей зависимостью развития куколок рабочих от температуры (табл. 1).

Все обнаруженные нами межвидовые различия находятся в соответствии с системой рода *Myrmica*, в которой *M. rubra* и *M. ruginodis* являются близкими видами и относятся к одной таксономической группе, а *M. scabrinodis* принадлежит к другой таксономической группе и значительно сильнее отличается от первых двух видов (Радченко, 1994).

ВЫВОДЫ

1. Выявлено достоверное влияние географического происхождения на продолжительность и термолабильность развития куколок рабочих и самцов всех трех исследованных видов муравьев.

2. У *M. ruginodis* продолжительность развития куколок в более северных популяциях меньше при высоких и больше при низких температурах по сравнению с южными популяциями. Это связано с повышением температурного порога и термолабильности развития муравьев этого вида (и соответствующим уменьшением суммы эффективных температур) при продвижении к северу. Скорость развития куколок *M. ruginodis* и *M. scabrinodis* из самого северного района (Чупа, 66°15' с. ш.) достоверно выше, чем в более южных популяциях, во всем диапазоне использованных температур за счет некоторого уменьшения температурного порога при сохранении высокой термолабильности развития.

3. Термолабильность развития куколок рабочих *M. rubra* из двух исследованных популяций (Юрьевец, 56°15' с. ш. и Вырица, 59°15' с. ш.) не различается, но в более северной из них температурный порог немного выше, а скорости развития достоверно ниже во всем диапазоне температур.

4. Куколки самцов всех исследованных видов из всех популяций развиваются достоверно быстрее куколок рабочих во всем диапазоне температур.

5. Куколки цариц *M. scabrinodis* из Чупы развиваются немного медленнее, чем куколки рабочих и самцов той же популяции, во всем диапазоне температур.

6. Развитие куколок рабочих и самцов *M. scabrinodis* характеризуется меньшей термолабильностью и более продолжительно при любых температурных условиях по сравнению с куколками *M. rubra* и *M. ruginodis* симпатричных популяций из Вырицы и Чупы. Нижний температурный порог развития куколок *M. scabrinodis* ниже, чем у куколок *M. ruginodis*.

7. Популяции *M. rubra* и *M. ruginodis* в Юрьевце имеют практически одинаковые пороги и термолабильность развития куколок. Более северная популяция *M. ruginodis* (Вырица) характеризуется более высоким порогом и большей зависимостью развития куколок рабочих от температуры по сравнению с симпатричной популяцией *M. rubra*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилевский А. С. Фотопериодизм как фактор образования географических рас у насекомых // Энтомолог. обозр. 1957. Т. 36, вып. 2. С. 5—27.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Шахова Н. Н. Сравнительно-экологическое изучение популяций колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) из европейской части СССР // Энтомолог. обозр. 1987. Т. 66, вып. 2. С. 225—235.
- Пантюхов Г. А. Влияние положительных температур на различные географические популяции златогузки *Euproctis chrysosorghoea* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) // Энтомолог. обозр. 1962. Т. 16, вып. 2. С. 274—284.

- Радченко А. Г. Таксономическая структура рода *Myrmica* Latreille (Hymenoptera, Formicidae) Евразии // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 6. С. 39—51.
- Baldwin J. D., Dingle H. Geographic variation in the effects of temperature on life-history traits in the large milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* // *Oecologia*. 1986. Vol. 69. P. 64—71.
- Bensos E. P., Zungoli P. A., Smith L. E. Comparison of developmental rates of two separate populations of *Periplaneta fuliginosa* (Dictyoptera: Blattellidae) and equations describing development, preoviposition, oviposition // *Env. Ent.* 1994. Vol. 23. P. 979—986.
- Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. Temperature requirements of some aphids and their parasites // *J. Appl. Ecol.* 1974. Vol. 11. P. 431—438.
- Ferenz H.-J. Anpassungen von *Pterostichus nigrita* F. (Col., Carab.) an subarktische Bedingungen // *Oecologia*. 1975. Vol. 19. P. 49—57.
- Groeters F. R. Geographic conservatism of development rate in the milkweed-oleander aphid, *Aphis nerii* // *Acta Oecol.* 1992. Vol. 13. P. 649—661.
- Tauber C. A., Tauber M. J., Nechols J. R. Thermal requirements for development in *Chrysopa oculata*: a geographically stable trait // *Ecology* 1987. Vol. 68. P. 1479—1487.
- Tauber C. A., Tauber M. J., Gollands B., Wright R. J., Obrycki J. J. Preimaginal development and reproductive responses to temperature in two populations of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Ann. Ent. Soc. Am.* 1988. Vol. 81. P. 755—763.
- Tauthong P., Brust R. A. The effect of temperature on the development and survival of two populations of *Aedes campestris* Dyar and Knab (Diptera: Culicidae) // *Can. J. Zool.* 1976. Vol. 55. P. 135—137.
- Trimble R. M., Smith S. M. Geographic variation in development time and predation in the treehole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // *Can. J. Zool.* 1978. Vol. 56. P. 2156—2165.
- Wermelinger B., Seifert M. Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) // *J. Appl. Ent.* 1998. Vol. 122. P. 185—191.

Кафедра энтомологии Санкт-Петербургского
государственного университета

Поступила 25 XII 2000.

SUMMARY

The duration and thermal lability of pupal development were studied in three species, *Myrmica rubra*, *M. ruginodis* and *M. scabrinodis*, from four geographically remote regions: Kiev (50°30' N); Yurievets, Vladimir Province (56°15' N); Vyritsa near St. Petersburg (59°15' N); Chupa, Karelia (66°15' N). A significant effect of on geographic origin the duration and temperature dependence of development of worker and male pupae was discovered in all three species studied. In *M. ruginodis* the pupal development in more northern populations was shorter at higher temperatures and longer at lower temperatures as compared to the more southern populations. This was connected with the increase of temperature threshold and thermal lability of development (and the respective decrease of the sum of effective temperatures) with the advance to the North. The rate of pupal development in *M. ruginodis* and *M. scabrinodis* from northernmost region (Chupa) was significantly higher than in more southern populations over the whole temperature range from 16 to 24.5° because of some decrease of temperature developmental threshold with the thermal lability of development being as high as before. An entirely opposite situation was found in *M. rubra*. Thermal lability of development of *M. rubra* worker pupae from the two populations studied (Yurievets and Vyritsa) did not differ, but in the more northern of them the temperature threshold was a bit higher and the developmental rates were significantly lower at all temperatures. Male pupae of all three species had shorter developmental times in comparison with worker pupae at all temperatures studied. The queen pupae from Chupa developed more slowly than the worker and male pupae from the same population over the whole temperature range.

The development of *M. scabrinodis* worker and male pupae was found to be less dependent on temperature and was longer in comparison with *M. rubra* and *M. ruginodis* pupae from sympatric populations from Vyritsa and Chupa. The temperature threshold of pupal development was lower in *M. scabrinodis* than in *M. ruginodis*. Populations of *M. rubra* and *M. ruginodis* in Yurievets had almost identical developmental thresholds and thermal lability of pupal development. The pupal development in a more northern *M. ruginodis* population (Vyritsa) was more temperature-dependent and had a higher threshold in comparison with a sympatric *M. rubra* population.