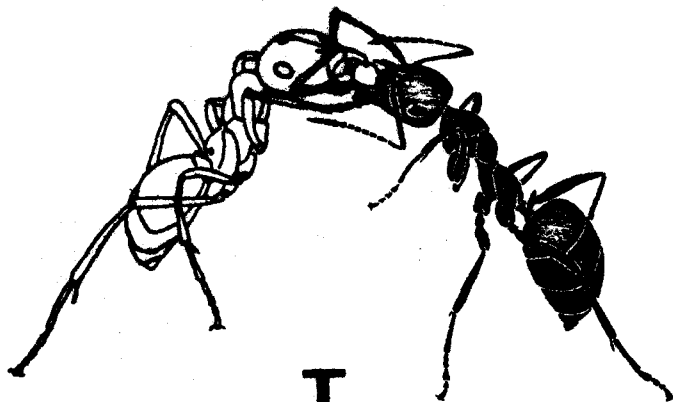


МАТЕРИАЛЫ КОЛЛОКВИУМОВ

**СЕКЦИИ ОБЩЕСТВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ
Всесоюзного Энтомологического Общества**

**PROCEEDINGS OF COLLOQUIA
of All-Union Entomological Society
SECTION for the STUDY of SOCIAL
INSECTS**



I

КОЛЛОКВИУМ

Ленинград

2-8 октября 1990 года

МАТЕРИАЛЫ КОЛЛОКВИУМОВ
Секции Общественных Насекомых
Всесоюзного Энтомологического Общества

PROCEEDINGS OF COLLOQUIA
of All-Union Entomological Society
Section for the Study of Social Insects

I Коллоквиум
Ленинград, 2-8 октября 1990 года

I-st Colloquium, Leningrad, 2-8 october 1990

Ленинград
1990

Публикуется по решению Координационного совета
Секции общественных насекомых Всесоюзного энтомологического
общества.

**Published by the Co-ordination Council of the All-Union
Entomological Society Section for the Study of Social Insects.**

Редакционная коллегия: В.Е.Кипятков /ответственный редактор/
Е.В.Лопатина
А.А.Одинец
К.С.Шатов

**Editors: V.E.Kipyatkov (editor-in-chief)
E.V.Lopatina
A.A.Odinets
K.S.Shatov**

ПРЕДИСЛОВИЕ

I Коллоквиум Секции общественных насекомых ВЭО проходил со 2 по 8 октября 1990 года под Ленинградом в живописном уголке Карельского перешейка в 17 км от Зеленогорска в пансионате Ленинградского университета. Несмотря на то, что некоторые коллеги, планировавшие участвовать в коллоквиуме, по разным причинам не смогли этого сделать, собравшаяся на коллоквиуме выборка специалистов, занимающихся общественными и полуобщественными насекомыми оказалась достаточно репрезентативной для того, чтобы программа встречи стала интересной и насыщенной, а дискуссии продолжительными и жаркими. 46 специалистов из 28 учреждений и организаций, представляющих 21 город и 7 суверенных республик, сделали 34 доклада, большинство из которых публикуется в настоящем сборнике.

Помимо чисто научных проблем участникам коллоквиума удалось обсудить за чашечкой растворимого кофе множество организационных моментов, касающихся структуры и деятельности нашей секции. Был выбран координационный совет секции, намечены основные направления ее работы. Собственно говоря, с этого коллоквиума и началась настоящая жизнь секции общественных насекомых ВЭО, существовавшей до этого лишь формально. По единому мнению всех коллег коллоквиум прошел очень удачно, позволил специалистам различных профилей, работающим с самыми разными насекомыми, пообщаться друг с другом в неформальной обстановке, найти общий язык и наметить совместные цели. Все единогласно решили проводить коллоквиумы по образцу и по подобию первого не реже одного раза в два года и обязательно публиковать обсуждавшиеся на них доклады в виде сборников, составляющих единую серию.

Выполняя это решение, мы издаем первый сборник, начинающий серию под общим названием "Материалы коллоквиумов Секции общественных насекомых Всесоюзного энтомологического общества". В связи с тем, что подготовка сборника должна была уложиться в очень сжатые сроки, она проходила недопустимо сумбурно. Кроме того, авторы слишком легкомысленно отнеслись к требованиям редколлегии по оформлению статей. Поэтому сборник получился таким пестрым, и в нем, конечно же, множество недостатков. Надеемся, что коллеги простят нам все огрехи, учитывая, что это все-таки первый блин.

Уверены, что серия будет успешно продолжена после II Коллоквиума секции в 1992 году следующим сборником, большего объема и гораздо лучшего оформления. Очень хотелось бы также, чтобы статьи в нем были не только на русском, но и на английском языке. Это позволит нашему изданию, а также и нашей секции успешно выйти на международную арену.

От редакционной коллегии

Председатель Координационного совета

Секции общественных насекомых ВЭО

В.Е.Кипятков

Адрес координационного совета секции: 199034, Ленинград,
Университетская наб., 7/9, Ленинградский гос. университет,
Биолого-почвенный факультет, кафедра энтомологии.

P R E F A C E

The Section for the Study of Social Insects was organized within the All-Union Entomological Society in 1989. The main goals of the Section are:

- enlargement of the investigations on social insects in the USSR;
- creation of the better facilities for specialists on social insects for personal contacts, information exchange and joint investigations;
- arrangement of a periodic edition for publication of variable scientific and other information by the members of the Section.

The 1-st Colloquium of the Section was held in Leningrad 2 - 8 October, 1990. 46 specialists took part in the Colloquium and they read 34 papers majority of which are published in this first volume of "Proceedings of Colloquia of All-Union Entomological Society Section for the Study of Social Insects"

Chairman of Co-ordination Council

of the Section for the Study of Social Insects

Vladilen E. Kipyatkov

Address of the Co-ordination Council: Department of Entomology, Faculty of Biology, Leningrad State University, Universitetskaya nab., 7/9, Leningrad, 199034, U.S.S.R.

О ФУРАЖИРОВОЧНОЙ СТРАТЕГИИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

А. В. Андреев, М. И. Котяцы А. В. Пихтовников.

Институт зоологии и физиологии АН ССРМ, Кишинев

Исследовались элементы фуражировочной стратегии, связанные с проблемами пчелоопыления культур. Так, известно, многократное опыление цветка яблони способствует образованию высококачественного плода, но опыление большинства цветков в урожайный год усиливает периодичность плодоношения, в конечном итоге снижает качество плодов и урожайность. Некоторые попытки расчетов потребности количества пчел (Мельниченко, Козин, 1983) основаны (видимо, a priori) на их равномерном распределении по цветкам, что с одной стороны, маловероятно, а с другой, означает невозможность нормировать плодоношение, меняя количество пчелосемей, и оправдывает применение переопыления.

Мазохин-Поршняков, Семенова, Лббарский (1984б), учитывая число пчел, сидящих вместе на одном цветке, и расположение занятых цветков (на кустах шиповника и куртинах одуванчика) установили, что распределение пчел было Пуассоновским. На яблоне, вишне, груше, сирени, где на цветке помещается не более одной пчелы, учитывали только расстояние, на котором садится подлетающая пчела от уже сидящей. Распределение расстояний соответствовало равномерному (прямоугольному) распределению, что как будто свидетельствовало об одинаковом распределении посещений массива цветков.

Следует, однако, отметить следующее. 1. Принять равномерное распределение можно в данном случае только если максимальное из замеренных расстояний (40 см) немногим меньше того, на котором пчела видит свою соседку, иначе не получена представительная выборка, удовлетворяющая условиям этого распределения. 2. Используемая методика предполагает как бы временной срез размещения пчел, в котором есть разреженные и хорошо заполненные участки; неизвестно, как совмещаются размещения разных "срезов". Так как всегда на массиве цветков время от времени появляются свободные от пчел участки, не исключено, что совмещение происходит по нормальному закону или какому-то из его вариантов. 3. Все это означает и то, что полученное равномерное распределение может быть даже частью агрегативного.

Авторы заключили, что если на одних растениях распределение

пчел случайное, то на других, вероятно более удобных для медосбора, оно "периодически-равномерное" или близко к нему, т.е. подчиняется иному закону и, значит, управляется специальным физиологическим механизмом, что подтверждает наличие спонтанного антиаффилиационного рефлекса. Предположение о последнем сделано на основании опытов просто с приманкой и с пчелами - "артистами" при ней, в которых установлено, что в первые прилеты распределение выборов между вариантами случайно, т.е. пчелы-сборщицы не продемонстрировали спонтанной аффилиации, и лишь позднее у них возник условный пищевой рефлекс на "артистов" (Мазохин-Поршняков, Семенова, Любарский, 1984а).

Исходя из этого, был сделан вывод, что антиаффилиационный рефлекс лежит в основе дисперсной трофической стратегии, позволяющей эффективнее использовать ограниченный пищевой ресурс в единицу времени.

Так как обозначенная проблема связана с кратностью опыления цветков яблони, свою работу мы построили, непосредственно учитывая количество их посещений в поле зрения наблюдателей. Посещения отмечали легким надрезом лепестка булавкой, так что метки не исказили вид цветка. Делали это при исключительно высокой (7,1 семьи/га сада третьей возрастной группы) и при низкой (1,3 семьи/га) численности пчел.

В первом случае фактические распределения кратностей посещения с 99% вероятностью соответствовали отрицательному биномиальному. Показатели агрегативности (отношение дисперсии к среднему) были несколько выше единицы, что подтверждает соответствие. Однако их стандартные ошибки допускают возможность трактовать фактические распределения как близкие к таковым по закону редких событий. Известно, что отклонение к отрицательному биномиальному распределению от Пуассоновского может быть вызвано любыми одним или более смешивающими влияниями. Во втором случае фактическое распределение хорошо соответствовало Пуассоновскому. Аналогичные учеты на подсолнечнике продемонстрировали соответствие нормальному распределению.

Таким образом, стратегия фуражировки пчел на цветках основывается на случайном распределении. Видимо, при высокой посещаемости, или при избирательном посещении цветков, отмеченном Wetherwaх (1986), оно смещается к агрегированному. Не исключено,

что при особенно высокой численности оно переходит в равномерное. Спонтанный аффилиционный и антиаффилиционный рефлекс вряд ли имеют место. Как следует из эксперимента (Мазохин-Поршняков, Семенова, Любарский, 1984а), если ничто не препятствует (наличие места), вырабатывается пищевой рефлекс на себе подобных. Не исключена и выработка противоположного рефлекса, так как сталкиваясь на цветках при посадке (в том числе на крупных, где есть место), по крайней мере одна пчела как правило улетает; косвенно об этом может свидетельствовать наличие стереотипа: при учетах на боярышнике и табаке достоверно чаще слетала вторая подлетевшая пчела.

В наших наблюдениях даже при невысокой численности пчел кратность посещений цветков яблони достигала семи, из чего следует, что пчела до контакта с цветком не может определить, имеется ли корм. Однако было установлено (Wetherwax, 1986), что пчелы на полете к цветкам лядвенца достоверно отвергают содержащие мало нектара. Следовательно, отмеченная нами картина может быть обусловлена сбором пыльцы.

Правомерно поставить вопрос, совпадает ли стратегия сбора нектара со стратегией сбора пыльцы? Наблюдавшиеся нормальное и Пуассоновское распределения отвечают на вопрос положительно, но не в полной мере, т.к. потребление белкового корма более связано с размножением, а углеводного, учитывая зимовку, - с поддержанием взрослого населения семьи и ее энергетическими запасами, хотя все это взаимосвязано. Ответить окончательно можно, исследовав посещение источников только нектара и только пыльцы. При несовпадении стратегий, можно будет заключить, исходя из изложенного выше, что стратегия сбора белкового корма, при сборе из источников и того и другого, превальирует.

Что касается смысла пищевой стратегии. Действительно, дисперсная фуражировка оптимальна с точки зрения использования ограниченного пищевого ресурса в единицу времени, но такая ситуация для пчелосемьи - кризисная, ибо означает истощение ресурса. Очевидно, дисперсная фуражировка возникает стохастически как "шапка" нормального и агрегированного распределения при очень высокой численности пчел относительно источника корма. Но для пчелосемьи важнее всего стабильность кормовых ресурсов, значит дисперсная стратегия оптимальна во времени лишь при их неисчерпаемости, что бывает редко. С этих позиций оптимальна, наоборот, стратегия, ос-

нованная на Пуассоновском или нормальном распределениях. Кроме того, она более оправдана в системе опылитель - растение с иной стороны, т.к. гарантирует пыльцевую конкуренцию даже при не очень высокой численности пчел, хотя бы для части популяции растительных гамет.

Частное следствие из всего этого - ненужность безоглядного увеличения нагрузок пчелосемьями при опылении плодовых, что и доказано увеличением урожайности и качества плодов при нормировании члелопыления в зависимости от возрастной группы и силы цветения яблоневого сада (Мантоптин, и др., 1990).

С последним обстоятельством была связана другая часть работы, т.к. гибкое нормирование опыления нуждается в точном расчете количества опылителей (полукторное превышение нагрузки может резко снизить качество плодов и урожайность), а было установлено (Куренной, 1971), что во всяком случае принос нектара зависит от силы семьи не линейно.

Материал получен с помощью пылеуловителей. Пыльца обычно отбирались по два часа трижды в день. Так как было установлено, что характер кривых изо дня в день в серии учетов не менялся, с целью сглаживания отклонений данные от каждой семьи за несколько дней усреднялись.

Анализ материалов двух лет, полученных при цветении яблони, показал, что из проверявшихся уравнений регрессии приноса пыльцы по силе семьи лучше подходят некоторые полиномные и степенные (рис. 1).

Принос пыльцы зависит также от количества открытого расплода (что в свою очередь связано с силой семьи). При регрессионном анализе трех переменных (сила семьи, количество расплода, принос пыльцы) была установлена исключительная точность квадратичной модели (квадрат смешанной корреляции 0,98; коэффициент множественной корреляции 0,99). С учетом этого, для основной задачи принята степенная функция $Y=aX^b$, которая получила также название аллометрической и описывает зависимости многих физиологических и морфологических параметров от размеров тела (Швидт-Нильсен, 1987). Так как принос пыльцы есть функция потребления от размеров биосоциального тела - пчелосемьи, аналогия полная.

Параметр "а" не имеет значения для соотношения силы семей и приноса пыльцы, т.е. летно-опылительной активности: По данным

- * - фактическая кривая (real curve)
 - + - аппроксимация (approximation)

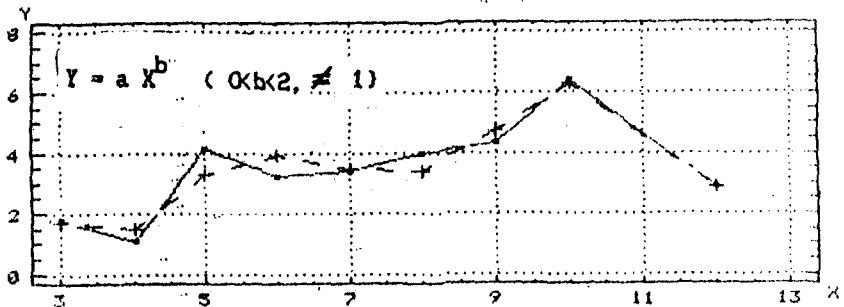


Рис. 1. Зависимость приноса пыльцы (Y) от силы пчелосемьи (X). Май.
 (Dependens of the pollen yield (Y) from the bee family power (X). May).

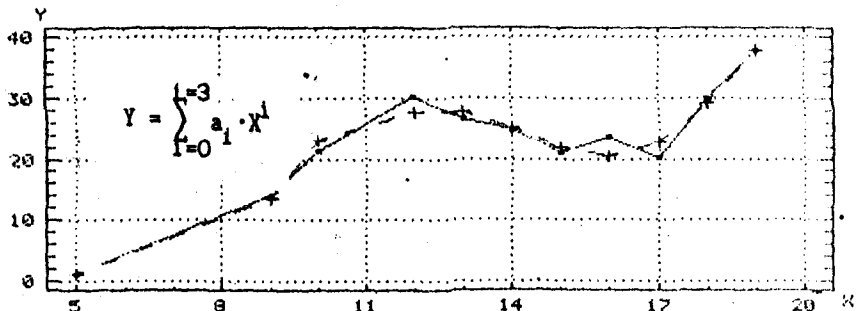


Рис. 3. Зависимость приноса пыльцы (Y) от силы пчелосемьи (X). Июль.
 (Dependens of the pollen yield (Y) from the bee family power (X). July).

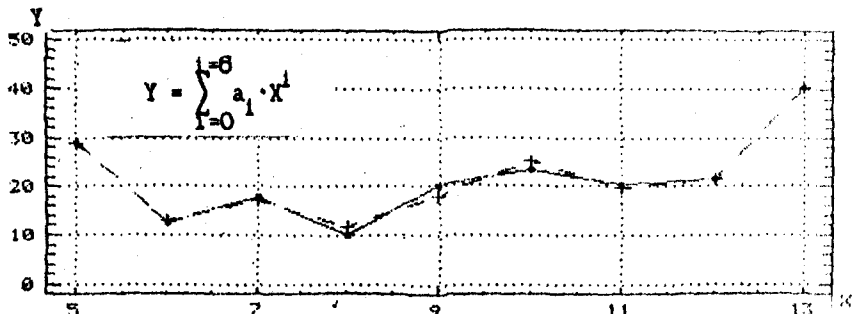


Рис. 3. Зависимость приноса пыльцы (Y) от силы пчелосемьи (X). Август.
 (Dependens of the pollen yield (Y) from the bee family power (X). August.)

185

1989 г., параметр "в" был несколько выше, а по данным 1990 г., несколько ниже 1, что давало практически идентичную форму кривой, судя по которой, с ростом силы семьи, градиент увеличения приноса уменьшается.

Яблоня в условиях Молдовы обычно цветет в начале мая. Аналогичный материал в 1989 г. получен при цветении липы (начало июля), подсолнечника (начало августа) и разнотравья (середина августа). Из проверявшихся зависимостей в первом случае лучше подходит $Y = a_1 \cdot X^3 + a_2 \cdot X^2 + a_3 \cdot X$ (Y - принос пыльцы, X - сила семьи, $a_1 - a_3$ - коэффициенты). Кривая приноса пыльцы липы (рис. 2) при этом весьма напоминала кривую для весенних данных, однако угол ее наклона, наоборот, был велик, что свидетельствует об усилении фактора силы семьи. Две другие - заметно отличались от них, будучи схожи меж собой, хотя условия пыльцесбора очень различались, пыльцы подсолнечника - много, а разнотравья - мало. Начинаются они с высокой отметки при силе семьи 5 улочек и, практически совпадая, понижаются седловидно до силы 8 улочек; затем вновь растут, причем при силе 12 улочек принос пыльцы достигает наблюдавшегося у семей в 5 улочек. При сборе пыльцы разнотравья (рис. 3) с силы 13 улочек принос пыльцы вновь падает, а при сборе пыльцы подсолнечника снижение кривой начинается с силы семьи 15 улочек. Данные по приносу пыльцы подсолнечника в 1990 г. похожи, но кривая начинается с некоторого подъема.

Все эти материалы аппроксимируются уравнениями полиномиальной регрессии вида: $Y = a_1 \cdot X^3 + a_2 \cdot X^2 + \dots + a_6 \cdot X$.

Таким образом, стратегия приноса пыльцы изменяется в течение сезона в зависимости от силы семьи - у более слабых семей весной и к осени она более чем у сильных направлена на ускоренное размножение, причем к осени это стремление обеспечивает более высокий градиент активности, чем собственно сила семьи.

Литература.

Куренной И. М. Биологические особенности перекрестного опыления яблони пчелами в молодых и плодоносящих садах. - Научные тр. Ставропольского сельскохозяйственного института. 1971. Вып. XXXIV, Т. 7. - 284 с.

Мазохин-Поршняков Г. А., Семенова С. А., Любарский Г. Ю. Анализ группового визуального поведения медоносных пчел при фуражировке

- Ж. общей биологии. 1984. Т. XLV, N 1. С. 79 - 87.

Мазохин-Поршняков Г. А., Семенова С. А., Любарский Г. Ю. Правила взаимодействия медоносных пчел при фуражировке. - Зоол. журн. 1984. Т. LXIII, вып. 1. С. 74-80.

Мантоптин А. И., Андреев А. В., Стратан В. С., Пихтовников А. В. Временные рекомендации по рациональному использованию медоносных пчел на опылении интенсивных яблоневых садов. Кишинев, Агропромреклама ССР Молдова. 1990.

Мельниченко А. Н., Козин Р. Б. Опыление пчелами энтомофильных культур - обязательный элемент их агротехники. Использование пчел для опыления сельскохозяйственных культур. М.: Колос, 1983. - 199с.

Wetherwax P. B. Why do honeybees reject certain flowers? - Oecologia. 1986. Т. 69, N 4, P. 567 - 570.

Summary

The direct measuring of the blossoms visits evidents, that the foraging strategy of the honey bee is based on it's distribution in the flowers mass according to the rare events law. Situationly, this distribution transfers to normal and probably aggregative ones. The triangular distribution is expected as a marginal variant when extremal numbers. It was noted as the artifact of the measuring method.

Having the potentially disappearing resources the "accidental" foraging is optimum for the consumption stability. On the other hand this phenomena guarantees the pollen competition if only for the part of the plant gametes, even having the low pollinators numbers.

The dependences of the pollen yield by the honey bee families from their power in the beginning of the season is approximated by the function $Y = a \cdot X^b$ ($0 < b < 2$, $b = 1$), wich in the Morphology and the Physiology is well known as the allometric function.

Later on, the dependence take mode of a polynome, where the count of the degrees and the coefficients increase to the seasonal end, when the intensification of the pollen yield by the little families becomes the most important factor, as the families power itself.

АДАПТИВНЫЕ МОДИФИКАЦИИ СТРАТЕГИИ ПОИСКА ГНЕЗДА У ЖАЛЯЩИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ С СУМЕРЕЧНО-НОЧНОЙ АКТИВНОСТЬЮ

В. Б. Бейко

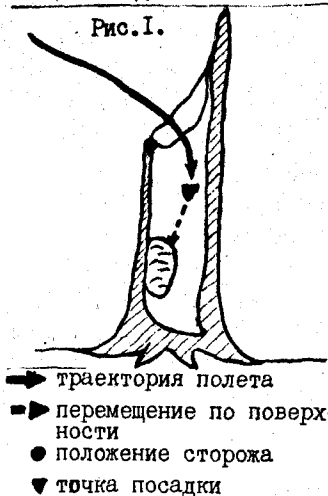
Институт эволюционной морфологии и экологии
животных АН СССР, Москва

Становлению высших перепончатокрылых сопутствовало развитие заботы о потомстве (Мальшев, 1966), причем важным этапом в этом процессе явился переход к воспитанию потомства в гнезде, необходимость неоднократного посещения которого в период постройки и провиантирования потребовала развития способности к пространственной ориентации имаго. Непосредственная зависимость выживаемости потомства от эффективности поиска гнезда родителями способствовала интенсивному естественному отбору наиболее совершенных, энергетически экономичных и надежных стереотипов поиска гнезда у жалающих перепончатокрылых.

Многочисленные наблюдения свидетельствуют о том, что ориентация перепончатокрылых, возвращающихся в гнездо после фуражировки, не является единообразной на протяжении всего полета и может быть подразделена на отдельные этапы, отличающиеся по конкретным задачам, стоящим перед насекомым и решаемым различными способами. Наиболее детально этот вопрос был разработан Хмужинским (Хмузгунски, 1964, 1967), предложившим следующую схему ориентации при поиске гнезда: 1) дальняя ориентация, поиск района гнездования; 2) ближняя ориентация, узнавание ближайшего окружения гнезда; 3) поиск входа в гнездо; 4) узнавание гнезда; 5) ориентация внутри гнезда. Пространственная ориентация высших перепончатокрылых, способных к полету, осуществляется преимущественно визуально (Мазохин-Поршняков, 1965; Бейко, 1987), по астрономическим или наземным ориентирам, причем первые используются на стадии дальней ориентации, а вторые - на всех стадиях околгнездовой ориентации, особенно по мере приближения ко входу в гнездо. Ольфакторные и тактильные ориентиры являются, как правило, вспомогательными, однако их относительная значимость возрастает на последних стадиях поиска гнезда, достигая максимума при внутригнездовой ориентации. Более сильно выражена эта тенденция у kleптопаразитических видов (Киршенблат, 1974; Cane, 1983). Некоторые отличия в ориентационном стереотипе несомненно можно ожидать у видов с сумеречно-ночной активностью.

Среди крылатых жалящих перепончатокрылых, активных при низкой освещенности, значительную часть составляют виды, у которых эта активность носит факультативный характер. В частности известно, что некоторые виды шмелей могут продолжать фуражировку в лунные ночи (Brian, 1955). В глубокие сумерки возвращаются и находят гнездо различные виды общественных ос (Blaskith, 1958, Walz, 1988). По нашим наблюдениям фуражиры европейского шершня *Vespa scabro* L. в сумерки способны продолжать охоту на ночных бабочек, посещающих цветки липы, и затем возвращаются в гнездо при освещенности менее 1 лк. Сходным образом ведут себя фуражиры восточного шершня, летняя активность которых в оазисах Кызылкумов продолжается, по нашим наблюдениям, по крайней мере час после захода солнца. Весной это, видимо, связано с охотой на ночных бабочек на белой акации и на пустынных эфемероидах.

Весьма информативными, с нашей точки зрения, оказались наблюдения в октябре 1989 г. за гнездом европейского шершня, построенном внутри дупла в сломанном дереве (рис. 1). Дерево с гнездом находилось в глубине небольшой прогалины, выходящей на опушку старого смешанного леса и заросшей подростом лещины. Наблюдения за прилетающими после захода солнца фуражирами производили на фоне неба. При необходимости использовали фонарь с темно-красным светофильтром. Температуру воздуха измеряли ртутным психрометром - чешским термометром, а освещенность определяли люксметром Ш16, оснащенным дополнительным усилителем.



Днем траектория полета возвращающихся фуражиров была практически прямолинейной (рис. 2, а) на всех стадиях ориентации. Фуражиры влетали в дупло, лишь несколько снижая перед этим скорость полета, садились на внутреннюю стенку дупла и почти прямолинейно шли к гнезду. Внегнездовое поведение такого типа характерно для уверенной визуальной ориентации фуражиров, хорошо изучивших местность. Ольфакторная ориентация при этом явно не имела места, так как поведение шершней не менялось при слабом боковом и при попутном ветре, исключаяем поиск гнезда по ольфакторным

меткам. Ориентация внутри полости дупла, с нашей точки зрения, осуществлялась по не визуальным стимулам, так как освещенность там была почти на два порядка ниже чем снаружи, а темновая адаптация глаза требует некоторого времени, тогда как шершни не задерживались, попадая в затемненную полость дупла и продолжали двигаться прямолинейно (рис. 1). В этом случае наиболее вероятна ориентация по запаху гнезда, а также ориентация по вектору гравитации (так как гнездо было расположено непосредственно под отверстием дупла, фуражиры могли выйти к нему, руководствуясь положительным геотаксисом с последующей корректировкой по запаху).

При снижении освещенности около дупла до 5,5 лк в сумерки траектория полета возвращающихся шершней менялась (рис. 2б). Полет вдоль опушки, где было относительно светло, оставался прямолинейным, тогда как у гнезда, под пологом леса, наблюдался рекогносцировочный полет с характерной зигзагообразной траекторией, что свидетельствовало о нарушении дневной визуальной ориентации на второй и третьей стадиях. С падением освещенности фуражиры переста-



Рис. 2. Траектории возвращающихся фуражиров.

→ траектория полета

* посадка

дерево с гнездом

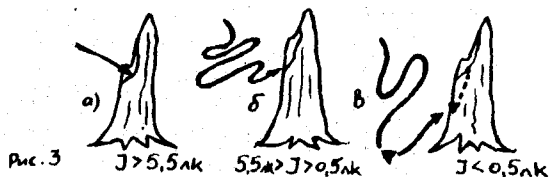
освещенность: а - $> 5,5$ лк; б - $0,5 - 5,5$ лк;

в - $< 0,5$ лк

вали влетать в дупло и совершали посадку снаружи не далеко от его нижнего края. После посадки они заползли в дупло, двигаясь прямолинейно. Их поведение по дороге к гнезду внутри дупла не претерпело существенных изменений по сравнению с дневным.

При дальнейшем снижении освещенности до менее 0,5 лк продолжительность и амплитуда рекогносцировочного полета возрастали (рис. 2в). Фуражиры совершали посадки на близлежащий кустарник, взлетали и продолжали поисковый полет до тех пор пока не садились на дерево ниже дупла, причем иногда место посадки отстояло от нижнего края дупла на расстояние более 0,5 м. После посадки они пол-

зли вверх до нижнего края дупла (рис. 3в). Следует отметить, что на нижнем крае дупла – своеобразном "перевалочном пункте" фуражиров по дороге к гнезду – постоянно находились один или два рабочих-сторожа. Известно, что сидящий на субстрате рабочий служит дополнительным ориентиром для других рабочих складчатокрылых ос во время фуражировки, как это было показано ранее В.Карцевым. В случае околוגнездовой ориентации складчатокрылых ос вид сидящих рабочих-сторожей при высокой освещенности (или их запах ^{при}низкой) может служить, по нашему мнению, дополнительным ориентиром.



То, что при очень низкой освещенности (меньше 0,5 лк) поиск гнезда шершнями был более затруднен, чем в диапазоне 0,5-0,5 лк, явно

свидетельствует в пользу хотя бы частичного использования визуальных ориентиров, по крайней мере при освещенности более 0,5 лк. Очевидно также, что при росте затруднений в оптической ориентации относительно большее значение приобретают не визуальные ориентиры, в частности ольфакторные и тактильные стимулы. Возможность маркировки входа в гнездо складчатокрылыми осами была показана ранее (Butler, Fletcher, Watler, 1969). На то, что при низких освещенностях шершни не подлетают, а подползают к гнезду, указывают также другие авторы (Blaskith, 1958; Walzl, 1988). Таким образом, стереотип околוגнездового ориентационного поведения складчатокрылых ос в условиях экстремально низкой освещенности построен по той же схеме, что и при внутригнездовой ориентации: фуражиры образуют "тропу", ведущую к гнезду, которая может быть легко помечена феромонами (рис. 1 и рис. 3в). Это позволяет надежно находить гнездо по запаховым меткам при таких неблагоприятных для ольфакторной ориентации условиях как попутный или боковой ветер.

Весьма сходную картину ориентации можно наблюдать и у истинно ночных видов пчелиных. Хотя сведения о пространственной ориентации ночных пчелиных немногочисленны, из них прямо или косвенно следует, что даже ночные пчелиные ориентируются преимущественно

визуально (Yansen, 1968; Kerfoot, 1967, 1967a, Бейко, 1987). Наблюдавшаяся нами сумеречно-ночная пчела рода *Proxilosora* гнездилась в обрыве, образуя обширную колонию. Весь период летной активности пчелы предпочитали руководствоваться зрительными ориентирами. Однако у одной из проксилоп вход в гнездо находился в глубокой расселине под нависающим карнизом, где освещенность была значительно ниже, чем на обрыве. В этих условиях пчела тоже устроила "тропу" к гнезду, которая начиналась на хорошо освещенном участке обрыва около заметного оптического ориентира (кустика верблюжьей колючки) и тянулась почти на 40 см вглубь расселины до входа в гнездо. Следует заметить, что подобную стратегию ориентации на пути к гнезду иногда можно наблюдать и у дневных одиночных пчел. В частности, "тропа", соединяющая вход в гнездо, расположенный на густо заросшем травой участке, с хорошо выделяющейся на местности проплешиной в 7 см от входа отмечена нами для галикта *Halictus quadricinctus*. Очевидно, что густая плотная растительность вокруг входа в гнездо пчелы, однообразная на значительной площади, сильно затрудняла поиск входа в гнездо в полете, что и вызвало адаптивную модификацию ориентационного стереотипа у пчелы.

Таким образом мы можем рассматривать образование наземных "троп" на пути ко входу в гнездо как адаптивную модификацию ориентационного стереотипа жалящих перепончатокрылых в условиях малой эффективности обычно доминантной ориентации по оптическим ориентирам, возникающую в условиях экстремально низкой для данного насекомого освещенности или вследствие интенсивных оптических шумов.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бейко В.Б. Ориентиры гнезда у высших перепончатокрылых (Aculeata) // Вопросы экологич.физиол.насекомых. М.: Наука, 1987, с. 47-93.
- Мальшев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. - М., Л.: Наука, 1966. 329 с.
- Мазохин-Норшняков Г.А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965, 263 с.
- Киршенблат Я.Д.- Телергоны-химические средства взаимодействия животных. М.: Наука, 1974, 126 с.

- Blaskith R.E. Visual sensitivity and foraging in social wasps // Insect. Soc., 1958, vol. 5, p. 159-169.
- Butler C., Fletcher D., Watler D. Nest entrance marking with pheromones by the honeybee, Apis mellifera L., and by the wasp, Vespula vulgaris L. // Anim. Behav., 1969, vol. 17, p. 142-147.
- Brian A.D. The foraging of bumblebees // Bee world., vol. 35, p. 61-67.
- Cane O.H. Olfactory evaluation of Andrena host nest suitability by kleptoparasitic Nomada bees (Hymenoptera, Apoidea) // Anim. Behav., 1983, vol. 31, N 1, p. 138-144.
- Chmurzynski J.A. Studies on the stages of spatial orientation in female Bembex rostrata L. // Acta biol. exper., 1964, vol. 24, p. 103-132.
- Chmurzynsky J.A. On the role of relations between landmarks and the nest hole in the proximate orientation of Bembex rostrata. // Acta biol. exper., 1967, vol. 27, p.221-254.
- Yansen D.H. Notes to nesting and foraging behaviour of Megalopta (Hymenoptera:Halictidae) in Costa Rica // J. Kans. Entom. Soc., 1968, vol. 41, N 3, p. 342-350.
- Kerfoot W.B. Nest architecture and associated behaviour of the nocturnal bee, Sphecodogastra texana (Hymenoptera, Halictidae) // J. Kans. Entomol. Soc., 1967, vol. 70, p. 84-93.
- Kerfoot W.B. Correlation between ocellar size and the foraging activities of bees (Hymenoptera, Apoidea) // Amer.natur., 1967, vol. 101, p. 65-70.
- Walzl M.G. Nocturnal nesting activities of the hornet Vespa crabro (Vespidae, Hymenoptera): preliminary results of investigations by means of an infrared night viewing device // Proc. 18th Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3rd-9th, 1988: Abstr. and Author Index, c. 242.

ADAPTIVE MODIFICATIONS OF THE NEST-SEARCHING STRATEGY
IN NOCTURNAL ACULATES (HYMENOPTERA)

V.B. Beiko

Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of
Animals, Academy of Science, Moscow

The spatial orientation of flying aculeate hymenopterans returning to their nests depends on primarily visual stimuli. Such stimuli as smell and touch assist aculeates only at short distances. Returning hornet foragers and nocturnal Proxyclopa bees can modify their nest-searching strategy at low light intensities if the visual cues become ineffective for the nest recognition. These hymenopterans can form a special type of ways to the nest entrance on the substrate surface. Foragers can recognize these "ways" by nonvisual stimuli such as olfactory and tactile ones.

Almost the same adaptive strategy of the nest recognition can be occurred in several diurnal bees as well. It takes place when the visual orientation by terrestrial cues is disturbed or is not enough effective.

М.В. Березин

Всесоюзный институт экспериментальной
ветеринарии, г. Москва

Шмели, как важнейшая группа антофильных насекомых, являются уникальным объектом для изучения возможностей организмов с высоким уровнем социальной организации приспосабливаться к экстремальным условиям среды обитания, т.к. они - единственные среди общественных насекомых, освоившие подзону арктических тундр и зону полярных пустынь до 82° с.ш. (23).

Население шмелей о.Врангеля (71° с.ш.), представленное двумя циркумполярными видами подрода *Alpinobombus*: *B. polaris* Curt. и *B. hyperboreus* и одним видом подрода *Pratobombus*: *B. glacialis* (Sp.-Schm.), который имеет дизъюнктивный ареал на островах Врангеля и Южном Новой Земли, представляет собой удобную модель для сравнения адаптивных стратегий у представителей двух различных филогенетических групп рода *Bombus* (2,12,13,21,23). Существенные различия в биологии этих типичных эварктических видов связаны со способом откладки яиц и типом кормления личинок (7,13,14,23). Экологий *B. glacialis* не исследована.

Широкий диапазон адаптивных изменений в жизненном цикле, успешное завершение которого в сжатые сроки является главной проблемой для арктических насекомых (6), характерен для полярных видов шмелей. Наиболее ярко адаптации к существованию в высоких широтах выражены у *B. hyperboreus* Schönhegg, который практически не имеет рабочих и является социальным паразитом в гнездах других видов шмелей (18,20,23). Для других видов известно значительное сокращение сроков развития семьи и уменьшение численности рабочих (14,17,23,24,26). Особенности терморегуляции и политрофность, обуславливающие их экологическую пластичность, позволяют шмелям сохранить летную активность при отрицательных температурах воздуха и эффективно использовать кормовые ресурсы (8,22,23).

Исследования по экологии и биологии гнездования шмелей о.Врангеля мы проводили в июле-августе 1987 г. и в июле 1988 г. в центральной внутригорной части острова в верховьях древней долины р. Неизвестной, отличающейся наиболее мягким для острова микроклиматом и наибольшим разнообразием растительных сообществ арктической тундры (3). В июне-августе 1988 и 1989 гг. исследования проводили

на южнобережной приморской равнине в долине р. Сомнительной и прилегающим к ней склонам гор Сомнительных. Этот район по теплообеспечению лета (среднемесячная температура июля $+3,1^{\circ}\text{C}$) представляет один из самых холодных вариантов арктических тундр в пределах Азиатской Арктики (10).

Поиск гнезд осуществляли путем визуальных наблюдений за фуражирующими самками и рабочими шмелей на площадках 100×100 м, а в 1989 г. также на 9 км трансектах 10 м ширины по остаткам разрушенных песцами гнезд. Часть гнезд переносили в пенопластовые боксы для дальнейших наблюдений за развитием семей при сохранении свободного вылета для фуражиров. Изучены типы гнездовых убежищ, биотопическое и вертикальное размещение, сроки развития для 98 гнезд трех видов шмелей, а также развитие 32 семей *V. glacialis*.

Для количественной характеристики популяций шмелей, выраженной как плотность перезимовавших самок-основательниц на 1 га территории, проводили весенние учеты самок на постоянных трансектах $2 \text{ км} \times 5 \text{ м}$.

Трофические связи шмелей и фуражировочную активность определяли с помощью регулярных учетов на постоянных площадках фиксированной площади, совпадающих с границами аспектирующих сообществ энтомофильных растений, а также фиксировали все встречи шмелей на растениях при учете на трансектах. Собраны данные о 2380 шмелях посещавших растения.

Результаты

Структура населения шмелей о. Врангеля имеет характерные особенности. Наиболее существенным оказалось многократное численное преобладание во всех исследованных местообитаниях перезимовавших самок-основательниц *V. glacialis* над самками других видов. Так, при средней плотности всех самок-основательниц трех видов шмелей в 1988-89 гг. в долине р. Сомнительной 24,2 и 16,8 га, среднесезонная плотность самок *V. glacialis* составляла 22,9 и 15,2 га соответственно. В верховьях р. Неизвестной средняя плотность всех видов составляла в июле 1987-88 гг. 13,1 и 16,0 самок/га, а средняя плотность *V. glacialis* 12,2 и 15,0 самок/га соответственно. Таким образом, средняя плотность популяций для *V. glacialis*, *V. polaris* и *V. humboldtianus* составляла 16,3, 0,4 и 0,8 самок/га соответственно, а коэффициент доминирования: 92,9%, 2,7%, 4,4%. Оче-

видно, что подобная структура населения шмелей характерна для большей части территории острова, исключая, возможно, ее наиболее холодную северо-восточную часть.

Период сезонной активности с момента появления перезимовавших самок-основательниц до последней встречи самцов и рабочих длится у *V. glacialis* 73-75 дней (9.VI.-20.VIII.87, 8.VI.-21.VIII.88, 7.VI.-20.VIII.89), у *V. polaris* 49-71 день (10.VI.-19.VIII.88, 20.VI.-7.VIII.89), у *V. hyperboreus* 62 дня (19.VI.-19.VIII.89). Средняя многолетняя дата вылета перезимовавших самок *V. glacialis* - 4 июня, наиболее ранняя - 27 мая 1986 г. (сообщение О.Хрулевой). Вылет самок наблюдается раньше всего в центре острова. Самки других видов вылетают на 2-5 дней позже. Основание гнезд и появление самок с пыльцевыми обножками отмечается через неделю после вылета с зимовки. Рабочие I кладки появляются в конце I - начале 2 декады июля, самки нового поколения - в 3 декаде июля - начале августа, самцы, как правило, на несколько дней раньше самок. В первых числах августа происходит спаривание и до середины августа самки уходят на зимовку, используя для этой цели, в частности, норы леммигов.

Для устройства гнезд шмели активно используют нежилые выводковые норы сибирского (*Leptus sibiricus* Kerr.) и копытного (*Dicotyles vinogradovi* Ognev) леммигов, которые они обследуют и занимают практически одновременно с леммингами - в I-2 декадах июня. 85,4% (76) гнезд *V. glacialis* и 60% (3) гнезд *V. polaris* размещалось в таких убежищах. Шмели преимущественно селились в местах наибольшей концентрации нор, сосредоточенных в хорошо прогреваемых местах - микросклонах южной экспозиции и краях высоких речных террас. Температура почвы на глубине расположения гнезд шмелей, например, на террасе р. Неизвестной составляла в июле 1987 г. в среднем +8,4°C, а в августе +6,7°C и была на 2-3° выше температуры соседних участков, почти не заселенных шмелями. На р. Сомнительной таким местообитанием являлась 50 м полоса вдоль края террасы, которая наиболее рано освобождалась от снега и быстрее просыхала. Плотность гнезд шмелей в таких местах достигала на р. Неизвестной 13 га, на склонах г. Сомнительных 94 (в среднем 1,8) и на равнине в долине р. Сомнительной - 4 (в среднем 2,2) га. На отдельных локальных участках плотность была более высокой - до 3-х гнезд *V. glacialis* на 60 м², размещавшихся в соседних норах в

микророжбинке террасы р. Неизвестной. На р. Сомнительной среднее расстояние между норами с гнездами шмелей составляло 264,6 м при минимальном 5-10 м.

Биотопически большинство гнезд шмелей было приурочено к участкам сухих плакорных пятнистых разнотравно-кустарничковых и разнотравно-злаково-кустарничковых мохово-лишайниковых арктических тундр с проективным покрытием 50-80% и разнотравно-злаково-осочковых щebinisto-суглинистых арктических тундр на склонах южной и юго-восточной экспозиций с проективным покрытием 90%. В долине р. Сомнительной заняты шмелями норы размещались на высотах от 10 м н.у.м. в устье реки до 190 м (*V. polaris*) и 350 м (*V. glacialis*) н.у.м. на склонах г. Сомнительных, причем 67% гнезд найдено на высотах до 100 м н.у.м. и 23% - на высотах 250-340 м.

Норы леммингов, занимаемые шмелями, имели, как правило, одну гнездовую камеру диаметром 10-20 см на глубине 16-38 см от поверхности почвы (в среднем 26,7 см) и 1-2 хода длиной 5-175 см (ср. 50,1 см), которые имели 1-3 входных отверстия. Одно из гнезд *V. glacialis* находилось в одной из 3 гнездовых камер сложной многолетней колониальной норы копытного лемминга, система ходов которой занимала площадь 11 м² и имела 12 входных отверстий. Шмели трижды меняли ходы длиной 160, 240 и 260 см от входа до гнезда, которые периодически засыпали грунтом лемминги. Засыпание леммингами ходов, используемых шмелями, во время предосенней активизации роющей деятельности мы наблюдали неоднократно. В отдельных случаях это могло привести к гибели семей. Но за весь период наблюдения лишь в 3-х гнездах шмелей лемминги разрушили расплодные и медовые соты шмелей. Разрушение гнезд шмелей грызунами отмечалось в литературе (1,11), но отношения между ними далеко неоднозначны. При высокой численности леммингов между ними и шмелями, вероятно, могут возникать конкурентные отношения при весеннем занятии нор, т.к. несмотря на большое количество входов в норы - до 3650 на га на р. Сомнительной, лишь около 5% из них принадлежат норам с гнездовыми камерами (около 80 нор), а остальные соответствуют защитным норам копытного лемминга, не имеющим гнездовых камер, т.е. даже в благоприятных условиях имеется явный дефицит подобных убежищ. Конкурентные отношения за норы между грызунами и шмелями отмечались в Сев.Америке (16).

Самки шмелей, заняв нору, образовывали гнездовую полость в

верхней наиболее сухой части старого гнезда леммингов, оболочка ^{которого} состоит из большого количества растительной ветоши преимущественно осок (*Carex* sp.) и злаков (*Poa* spp.), редко листьев кустарничков (*Dryas*, *Salix* sp.), мхов и лишайников, иногда встречаются и перья пуночек (определения Н.А.Секретаревой). Под гнездом находится обычно мощный сырой слой органических остатков, включающий экскременты леммингов, иногда останки зверьков, щебень и т.п. В 4-х гнездах на р.Сомнительной отмечалось покрытие шмелями нижней стороны купола гнезда над сотами медо-восковым слоем или его фрагментами. То же наблюдалось и при содержании шмелей в боксах, где они надстраивали купол из предоставленных им волокнистых материалов и покрывали его частично изнутри медо-восковым слоем. Снаружи от входа в гнездо имеется участок испражнений шмелей. 55% нор шмели, судя по остаткам сот, занимали неоднократно.

14,6% (13) гнезд *V. glacialis* размещалось в стенах домов. Так, в полости стены балка на р.Неизвестной ежегодно гнездились 3-5 самок *V. glacialis* на расстоянии 2-25 см друг от друга в слое пакли, служившей утеплителем стены. Однако часть этих гнезд погибла вместе с самками-основательницами на ранних стадиях своего развития, что, по видимому, объясняется воздействием летних заморозков на начальных этапах развития семьи в более ранние сроки, чем в норах леммингов. Одно гнездо также находилось в слое опавшего оленьего волоса под шкурой, оставленной возле балка. Два гнезда (40%) *V. polaris* из растительной ветоши обнаружены в основании осоково-моховых кочек в долине р.Сомнительной в 1986 (сообщение Б.А.Юцева) и 1989 гг.

В развитых семьях *V. glacialis* переднюю часть гнездовой полости занимает слитноячеевый медовый сот, сооружаемый рабочими шмелями на основе первого медового горшка, который строит самка после завершения первой кладки. Медовый сот состоит в среднем из 9,8 ячеек (максимально 22) грушевидной формы, имеющих высоту 15-38 мм и диаметр основания 8-20 мм при внутреннем объеме 0,5-2,1 мм³. Концентрация меда в ячейках составляет 64-80% (в среднем 72%), при чем при хранении его концентрация увеличивается в среднем на 5% за 6 дней. Медовый горшок имеет объем 1,6-3,5 мл и концентрация меда в нем составляет 51-59%. В отдельных семьях мед может также занимать до 70% пустых бесплодных ячеек. Таким образом запасы меда в сильных семьях в середине июля могут составлять 25-30 мл.

Пыльцу шмели помещают в 12-13 пустых расплодных ячеек преимущественно первой кладки. По типу кормления личинок *B. glacialis* является "pollen-storers", т.е. хранящим пыльцу в ячейках, а не в специальных карманах (17). Но нами в нескольких гнездах в расплодном соте обнаружены карманы из воска (по 1-2), в которых был мед и один карман на медовом соте содержал пыльцу. Видимо, функционально эти карманы использовались только как резервные хранилища.

Количество кладок у *B. glacialis* по данным 32 гнезд, колебалось от 2 до 9, составляя в среднем 3,8 кладок на семью. В 6,3% гнезд было 2 кладки, в 31,3% - 3; в 43,8% - 4; и в 16,8% - 5-9 кладок. 94% семей, таким образом, имело не менее 3 кладок. Более 5 кладок появлялось, как правило, в семьях, в которых гибла самка - основательница, в результате откладки неоплодотворенных яиц отдельными рабочими. Кладки образуют компактный расплодный сот, причём на поверхности коконов с окукливающимися личинками первой кладки самка строит из восково-пыльцевой смеси камеры для яиц второй и третьей кладок в виде параллельных друг другу валиков. 4-я и другие кладки находятся между коконов второй и третьей кладок.

В первой кладке развивается 5-14, в среднем 10,8 рабочих, которые после выхода из коконов сильно различаются по размерам и по массе (в одной семье колебания массы могут составлять 70-213 мг) вследствие неодинакового кормления. Яйца в первой кладке находятся по одному в восково-пыльцевых ячейках под общей восковой оболочкой. Развитие от яйца до имаго занимает 21-30 дней. Рабочие живут 25-35 дней, являясь активными фуражирами, а в лабораторных условиях живут до 40-82 дней. Во второй и третьей кладках самка откладывает яйца по четыре в отдельные пыльцевые ячейки. Личинки до окукливания развиваются в общей камере. Каждая кладка содержит в среднем по 10,5 яиц (максимально 25). Продолжительность развития расплода составляет в среднем 38 дней. Из 61% вторых и 74% третьих кладок выходят самцы, из 43% вторых и 58% третьих - плодовые самки, в отдельные годы в 50-73% гнезд из 43% вторых и 21% первых кладок выходят рабочие. Четвертая кладка содержит в среднем 6,4 яйца (максимально 20). Из нее в 60% случаев выходят самцы, в 80% - самки, в 20% - рабочие. Более поздние кладки содержат в среднем по 5,5 яиц.

Таким образом, репродуктивный потенциал семьи *B. glacialis* составляет в среднем 35,7 яиц при максимуме 63. Однако вследствие

различных причин выход имаго составлял в среднем лишь 64,8% (в I кладке - 97,9%, во 2-3 - 56,1%, в 4 - 31,2%). Гибель расплода наблюдалась почти во всех гнездах на всех стадиях развития, но наибольшая смертность характерна для яиц и личинок младшего возраста, в камерах с которыми развивались гамазовые клещи *Pneumolaelaps* sp. (*Acarina*, *Laelaptidae*) , являющиеся форезерами шмелей (15), а также грибы *Mucor* sp. (*Zygomycetes*) и *Oospora* sp. (*Deuteromycetes*) (определение грибов М.М.Сычева). В некоторых гнездах рабочие выбрасывали из ячеек личинок младшего возраста. Около 50% семей не успевают в естественных условиях завершить полного развития к началу августа из-за неблагоприятных погодных условий и дефицита корма, поэтому новое репродуктивное поколение появляется не во всех гнездах. Лишь в 56,7% гнезд вышло от I до 13 самок (в среднем 5,1) и в 70% гнезд вышло от I до 19 самцов (в среднем 7,9). В остальных гнездах в I декаде августа в среднем на 4,7 оставшихся рабочих приходится 4,7 личинок или куколок репродуктивного поколения, которые в основном уже не успевают развиваться до имаго. Самое позднее такое гнездо обнаружено близ устья р.Сомни - тельной 20 августа 1989 г. под металлической бочкой в старом гнезде лемминга. Запасы отсутствовали.

Период полного развития семей, которые успевают произвести новое генеративное поколение, занимает 48-67 дней (в среднем 54-55). Общее население гнезд может составлять от 8 до 44 имаго, в т.ч. 8-29 рабочих (в среднем 13,3 на семью), но в большинстве гнезд представлено 13-26.

О гнездовании шмелей *V. polaris* и *V. hutchingsi* вследствие их очень низкой плотности имеются лишь отрывочные сведения. Три гнезда *V. polaris* в норах песцы (*Alorex lagopus* (L.)) разрушили в начале августа, уничтожив и расплодные, и медовые соты. В этих гнездах оставалось лишь по 3-4 активных рабочих. Гнездо *V. polaris* с рабочими и самкой было найдено на сухой приморской гряде косы Веляка в Колучинской губе в июле 1988 г. П.С.Томкови - чем. Гнездо состояло из растительной ветоши и сухой травы и располагалось на поверхности почвы среди куртин колосника.

В одном из гнезд *V. polaris*, вырытых из норы лемминга песцом, было найдено 2 недавно погибшие самки *V. hutchingsi*, мандибулы одной из которых были сомкнуты на основании переднего крыла другой, а также кладка, внутри которой в двух восково-пыльце -

вых ячейках находилось по 5 яиц. Таким образом, в этом гнезде произошла двукратная узурпация самками *V. hyperboreus*. Такой способ основания гнезд самками *V. hyperboreus* известен в Скандинавии (17,18), Гренландии (20), и на о.Элсмир (23). Рабочие *V. hyperboreus* известны в единичных экземплярах (11,17,18); нами они не обнаружены. Дважды в июле 1989 г. мы наблюдали самок *V. hyperboreus*, собиравших пыльцевые обножки. В 27,3% гнезд *V. glacialis*, находившихся в лемминговых норах, происходила смена одних самок *V. glacialis* основавших гнезда, другими, о чем свидетельствовало нахождение от 1 до 7 трупов самок в этих гнездах, причем в одном случае самка была замурована в медовом соте.

Таким образом, к характерным особенностям экологии и биологии шмелей на о.Врангеля можно отнести своеобразную структуру населения с более, чем 30-кратным превышением плотности самок *V. glacialis* над двумя видами *Alpinobombus*; более высокую, чем в других арктических регионах плотность популяций шмелей (5,25,23); преимущественное использование для гнездования самками *V. polaris* и *V. glacialis* нор леммингов; короткие сроки развития и малочисленность семей *V. glacialis*.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Дождиков А.А. Данные по экологии гнездования шмелей // Экология, 1990, 2, с. 82-84.
- Осычнюк А.З., Панфилов Д.В., Пономарева А.А. Надсем. Apoidea - Пчелиные // Опред.насекомых Евр.ч.СССР, т.3 Перепончатокрылые. Ч. I, Л.: Наука, 1978, с. 279-519.
- Петровский В.В. Счерк растительности острова Врангеля // Бот.ж., 1985, т. 70, № 6, с. 742-751.
- Фридолин В.Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин // Тр.Нольск.базы АН СССР, т.3, 1936, с. 1-296.
- Чернов Ю.И. Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне // Вопр.географ., т.69, М.: Мысль, 1966, с. 76-95.
- Чернов Ю.И. Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны // Ж.общ.биол., 1978, т.39, №3, с.394-402.
- Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978, 168 с.
- Шамурин В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособление растений

- Арктики к условиям среды. Л.: Наука, 1966, с. 5-125.
- Шамурин В.Ф., Тихменев Е.А. Цветение и плодоношение бобовых (Legumin.) и норичниковых (Scrophular.) на острове Врангеля // Бот.ж., 1971, т. 56, № 3, с. 403-413.
- Орцев Б.А. Плакорные арктические тундры острова Врангеля (окрестности бухты Сомнительной) // Бот.ж., 1989, т. 74, № 3, с. 298-313.
- Alford D.V. Bumble bees. London: Davis-Poynter, 1975, 352 p.
- Friese H. Die ertkischen Hymenopteren mit Ausschluss der Tentrediniden // Fauna Arctica, 1902, vol. 2, p. 441-500.
- Hobbs G.A. Phylogeny of Bumble bees based on brood-rearing behavior. // Can. ent., 1964, vol. 96, 1-2, p. 115-116.
- Hobbs G.A. Ecology of species of Bombus (Hym., Apidae) in southern Alberta. VI. Subgenus Pyrobombus // Can. ent., 1967, vol. 99, p. 1271-1292.
- Hunter P.E., Husband R.W. Pneumolaelaps (Acarina, Laelaptidae) mites from North America and Greenland // Flor. ent., 1973, vol. 56, 2, p. 77-91.
- Husband R.W., Fischer R.L., Porter T.W. Description and biology of Bumble bees (Hym., Apidae) in Michigan // Great Lak. ent., 1980, vol. 13, 4, p. 225-239.
- Löken A. Studies on Scandinavian bumble bees (Hym. Apidae) // Norsk. ent. Tids., 1973, vol. 20, p. 1-218.
- The biology and seasonal activity of the tundra species in the Scandinavian bumble bee fauna (Hym., Apidae) // Norw. J. Entom., 1977, v. 24, p. 153-157.
- Lundberg H., Svensson B.G. Studies of the behaviour the Bombus Latr. species (Hym., Apidae) parasitized by Sphaerularia bombi Dufour (Nematoda) in an alpine area // Norw. J. Ent., 1975, v. 22, p. 129-134.
- Pape T. Observations on nests of Bombus polaris Curt. usurped by Bombus hyperboreus Schonh. in Greenland (Hym., Apidae) // Ent. Meddr., 1983, v. 50, p. 145-150.
- Pittioni B. Die borealpinen Hummeln und Schmarotzenhumeln (Hym., Apidae, Bombinae) I //
- Ranta E., Lundberg H. Resources utilization by bumble bee queens, workers and males in a subarctic area // Holarctic Ecol., 4 (3), 1981, p. 145-154.

- Richards K.W. Biology of Bombus polaris Curtis and Bombus hyperboreus Schonherr at lake Hazen, Northwest Territories (Hymenoptera, Bombini) // *Quaestiones entomologicae*, 1973, 9, p. 115-157.
- Svensson B.G., Lundberg H. Distribution of bumble bee nests in Subalpinæ (Alpine area in relation to altitude and habitat (Hymenoptera, Apidae) // *Zoon.*, 1975, vol. 5, p. 63-72.
- Teräs Ilkka. Estimation of bumblebee densities (Bombus: Hymenoptera, Apidae) // *Acta entomol. fen.*, 1983, 42, p. 103-113.
- Talden P. The effect of latitude on colony size in Bombus monticola Smith and B. lapponicus (Fabricius) (Hym., Apidae) // *Fauna norv.*, 1982, N 2, p. 72-73.

ECOLOGY AND NESTING OF BUMBLE-BEES ON WRANGEL ISLAND

M.V. Berezín

All-Union Institute of Experimental Veterinary, Moscow

The population structure, nesting ecology and behaviour of 3 Bombus species were studied on Wrangel Isl. during June till August in 1987-1989. The average population densities for Bombus glacialis (Sp.-Schn.), B. hyperboreus Schonh. and B. polaris Curt. were accordingly 16.32, 0.75, and 0.44 females per ga. Coefficients of dominance were accordingly 92.9%, 4.4% and 2.7%. 89 nests of B. glacialis and 5 nests of B. polaris were excavated and investigated. 85% of B. glacialis nests and 60% of B. polaris nests were situated in lemming burrows. 15% of B. glacialis nests were situated in walls of human buildings and 40% of B. polaris nests were situated in bottoms of sedge hillocks. 27% of B. glacialis colonies were usurped by B. glacialis and probably B. hyperboreus queens. One B. polaris colony was twice usurped by B. hyperboreus queens.

ХАРАКТЕР РАЗВИТИЯ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСОБЕННОСТЕЙ ИХ ПИТАНИЯ

Н.Г.Билаш

Научно-исследовательский институт пчеловодства, Рыбное

Ч.Дарвин (по изданию 1941 г.) считал, что из всех причин, вызывающих изменчивость, "избыток пищи, все равно, обычного или иного состава влияет, вероятно, сильнее всего". А.С.Скориков (1930) одну из главных причин внутрисемейной изменчивости морфологических признаков медоносных пчел видел в кормообеспеченности личинок.

Снижение уровня кормления непосредственно в пчелиной семье может быть вызвано недостаточной силой ее (Е.Ейсер 1929), использованием сотов с ячейками меньшего размера (К.П.Кульжинская, 1955), длительным потреблением сахара (А.Г.Мартынов, 1976) и рядом других причин.

А.С.Михайлов (1928), А.Велих (1929), В.В.Алпатов (1948) и другие авторы регистрировали достоверное уменьшение массы или мерных признаков тела взрослых пчел, возникающее в результате временной изоляции личинок от пчел-кормилиц.

В нашей работе (Н.Г.Билаш, 1977) было показано, что слабые пчелиные семьи откладывают в ячейки с 2-2,5-дневными личинками значительно меньше корма, чем сильные ($1,80 \pm 0,09$ мг против $3,43 \pm 0,25$ мг), а выведшиеся из них рабочие пчелы уступали своим сестрам, выращенным одновременно в сильных семьях, по массе и мерным признакам. Однако объяснить различия в признаках пчел-сестер, выращенных в семьях разной силы только за счет различий в количестве личиночного корма не представляется возможным, т.к. эти семьи отличались друг от друга и по температурному режиму в центре опытного сота. Кроме того, эти данные, как и данные вышеупомянутых авторов не отвечают на вопрос о влиянии на изменчивость имагинальных форм возрастных различий в чувствительности личинок к уровню обеспеченности кормом. Оставался малоизученным и вопрос о влиянии различных факторов на кормообеспеченность личинок. Все это и послужило обоснованием для проведения настоящей работы.

Для определения зависимости снабжения личинок кормом от уровня медосбора опытные семьи в течение всего сезона находи-

лись на весах (контрольные ульи); в гнезда периодически подставляли соты с яйцами строго определенного возраста, полученными путем временной изоляции одних и тех же маток с помощью колпачков, изготовленных из разделительной решетки. Во всех остальных опытах возраст и происхождение расплода контролировали подобным же образом. По достижении личинками определенного возраста их извлекали из ячеек и помещали на фильтровальную бумажку известной массы, с целью учета молочка, оставшегося на их теле. После этого взвешивали их на аналитических весах W A-3I. Затем предварительно взвешенным ватным тампоном выбирали молочко из ячеек. После этого ватный тампон и бумажку, смоченную молочком, также взвешивали на аналитических весах. По разнице в массе сухого и смоченного молочком тампона, а также сухой и смоченной бумажки, определяли количество молочка в данной ячейке.

Влияние запасов корма пчелиных семей на кормообеспеченность 3-дневных личинок изучалось на трех группах семей пчел (3 семьи в каждой группе), практически равных между собой по силе и количеству расплода, но различающихся по количеству запасов меда (4,5; 8,1 и 12,6 кг).

Для изучения влияния уровня кормления личинок на их массу и признаки выращиваемых из них имаго, соты с опытными участками расплода определенного возраста (личинки в возрасте 2-2,5; 2,5-3,0 и 4,5-5,5 суток) изолировали от пчел-кормилиц на 6, 12 или 18 часов, в зависимости от конкретных задач опыта. Изоляция осуществлялась путем постановки опытных сот с расплодом (без пчел) на 6, 12 или 18 часов в термостат, в котором температура воздуха поддерживалась на уровне 35°C, а относительная влажность - 70-80%.

Масса рабочих особей, выведшихся из таких личинок, определялась на торсионных весах марки W T, а их экстерьерные признаки - по методике В.В.Алпатова (1948).

В конце июля - начале августа сильные семьи среднерусских пчел собрали в среднем по 15,9 кг нектара, а серых горных кавказских - 8,3 кг. В ячейках с трехдневными личинками молочка в этот период было, соответственно, в среднем по 4,41±0,24 и 2,45±0,13 мг. Затем в опыте было занято по три семьи одинаковой силы среднерусских и серых горных кавказских

пчел. В течение активного сезона трижды, в мае, июне и августе в каждой из них определяли количество молочка у 3-дневных личинок рабочих пчел, сопоставляя его с количеством приносимого нектара. В мае количество принесенного нектара составило 200-250 г в сутки у семей среднерусских пчел и 900 г - серых горных кавказских, а количество молочка у 3-дневных личинок, соответственно, равнялось $4,03 \pm 0,232$ и $8,04 \pm 0,261$ мг. В июне суточный принос нектара в семьях среднерусской породы остался таким же, а в семьях серой горной кавказской - возрос до двух и более кг. Соответственно и масса личиночного корма в первом случае осталась практически неизменной ($4,10 \pm 0,180$ мг), а во втором - достоверно увеличилась (до $9,99 \pm 0,241$ мг). Самый высокий принос нектара наблюдался в августе: до 4,8 кг в сутки у пчел серой горной кавказской породы и до 2 кг - среднерусской. В этот период и количество личиночного корма достигло своего наибольшего значения: $10,46 \pm 0,386$ мг у личинок серой горной кавказской породы и $8,35 \pm 0,351$ мг - среднерусской. Таким образом, количество принесенного нектара, варьировавшее в зависимости от периода сезона и породных особенностей пчел, оказывало существенное влияние на уровень обеспеченности личинок кормом.

Не менее значительное влияние на уровень личиночного кормления оказывает и количество углеводных кормов в гнездах пчелиных семей. В начале июня были сформированы три группы пчелиных семей с разными запасами углеводных кормов (табл. 1). Этот опыт показал, что в семьях с малыми запасами меда (4,5 кг) корма в ячейках 3-дневных личинок было значительно меньше, чем в семьях такой же силы, но имеющих гораздо большие запасы меда (8,1 и 12,6 кг) (табл. 2).

Достоверных различий в уровне кормления трехдневных личинок в семьях с 8,1 и 12,6 кг меда обнаружено не было, личинки же из этих семей различались по своей массе. Интересен следующий факт: если при увеличении запасов меда в гнездах пчелиных семей до 8 кг масса трехдневных личинок повысилась на 40,8% по сравнению с массой личинок из семей с 4 кг меда, то при дальнейшем увеличении количества углеводных кормов (до 12,6 кг) масса личинок возросла всего лишь на 14%. Таким образом, увеличение запасов меда в гнездах пчели-

Таблица I

Состояние пчелиных семей на период
закладки опыта

Количество пчел в среднем на одну семью по группе, кг	Печатный расплод, сотни ячеек	Мед, кг
1,59 ± 0,089	61,0 ± 19,31	4,5 ± 0,38
1,76 ± 0,149	59,3 ± 14,85	8,1 ± 0,26
1,67 ± 0,091	56,0 ± 13,67	12,6 ± 0,23

Таблица 2

Влияние запасов меда в гнездах пчелиных семей на количество личиночного корма и массу личинок

Показатели	(кол-во личинок или ячеек)	Количество меда в семьях, кг		
		4,5	8,1	12,6

Масса молочка в ячейках с 3-дневными личинками, мг	90	2,11±0,093	4,99±0,292	4,81±0,244
Масса 3-дневных личинок, мг	90	6,71±0,299	9,45±0,303	10,77±0,258

ных семей повышает уровень кормления личинок и их массу только лишь до определенных пределов. Здесь также необходимо отметить, что малые запасы корма в семье прежде всего резко снижают количество расплода. Одна из опытных семей с 4 кг меда в гнезде с наступлением похолодания и прекращением медосбора выбросила из ячеек практически все личинки 4-5-дневного возраста.

Для выявления влияния продолжительности изоляции 2,0-2,5-дневных личинок от пчел-кормилиц на количество личиночного корма и массу самих личинок был поставлен специальный опыт. Изолируя матку сетчатым колпачком на 12 часов, получали участки сота с яйцами, возраст которых колебался в пределах от 0

до 12 часов. При достижении личинками возраста 48-60 часов, их изолировали от пчел-кормилиц: одну партию на 6, вторую на 12, третью на 18 часов, после чего из ячеек выбирали и взвешивали молочко. Одновременно определяли массу молочка в контрольном варианте опыта. В том и другом случае взвешивали и личинок.

С увеличением сроков изоляции масса личиночного корма уменьшалась: при 6-часовой изоляции она составляла 2,10 мг, при 12-часовой - 1,07 мг и при 18-часовой - 0,94 мг. Личинки при этом теряли в массе 7,3%, 20,5% и 45,0%, соответственно, а при 18-часовой изоляции - погибали (табл. 3).

Таблица 3

Влияние продолжительности изоляции личинок от пчел-кормилиц на их массу (n = 33 личинки в каждой пробе)

Продолжительность изоляции личинок от пчел-кормилиц, ч	Масса личинок после изоляции, мг	Масса контрольных личинок (без изоляции), мг	t _d
6	10,94±0,417	11,80±0,293	1,7
12	12,39±0,382	15,59±0,576	4,6
18	8,83±0,383	15,98±0,894	7,4

У ряда видов одиночных насекомых при полном голодании в экспериментальных условиях наблюдалась значительно большая потеря в массе, однако без летального исхода (Н.Я. Кузнецов, 1948). Это объясняется, видимо, тем, что пчелиная семья создает большие запасы корма в гнезде и меньше зависит на каждый данный момент от наличия источников корма в окружающей среде, чем одиночные насекомые, не создающие таких запасов и поэтому лучше приспособившиеся к воздействию экстремальных факторов.

Кроме того, проведенные нами наблюдения показали, что при возвращении после изоляции молодых личинок в гнездо пчелиной семьи с ограниченным количеством расплода, количество корма в их ячейках через 12 часов резко возрастало в сравне-

нии с контролем ($12,4 \pm 1,36$ мг против $6,0 \pm 0,54$ мг, $t_d = 4,4$), а продолжительность постэмбрионального развития при этом осталась неизменной. Если же семья имела много открытого расплода, то через 12 часов после возвращения в ее гнездо изолированных перед этим личинок количество корма в их ячейках практически уравнивалось с контролем, однако продолжительность их кормления и постэмбрионального периода в целом удлинялись в таком случае на 10-15 часов. Эти факты дают основание для вывода о том, что пчелы могут компенсировать недокорм молодых личинок.

Что же касается возвращения в гнездо пчелиной семьи изолированных до этого личинок старшего возраста (непосредственно перед запечатыванием), то оно не сопровождалось удлинением личиночной стадии, так как пчелы запечатывали их при наступлении обычных для того сроков.

Видимо имеются какие-то, еще не известные, факторы, исключающие возможность компенсации недокорма личинок старшего возраста. Как уже говорилось выше, мы наблюдали, что при недостаточных кормозапасах в гнездах пчелиных семей и внезапном прекращении медосбора, пчелы начинают выбрасывать из ячеек личинок именно старших возрастов. Можно предположить, что это не связано с экономией корма, т.к. оставшиеся в гнезде молодые личинки расходуют его гораздо больше, а скорее всего должно предупреждать появление в семье неполноценных особей, недокорм которых на стадии старших личинок уже нельзя было компенсировать.

З а к л ю ч е н и е

Таким образом, на уровень обеспеченности личинок молочком большое влияние оказывает наличие и интенсивность медосбора, а также обилие запасов корма в гнездах пчелиных семей.

Временная изоляция молодых личинок от пчел-кормилиц снижает прирост их массы за этот период, но не влияет на массу и размеры тела выращенных из них пчел.

Недокорм молодых личинок, вызванный их временной изоляцией, компенсируется затем либо удлинением периода выкормки, либо сверхобильным кормлением сразу же после изоляции.

Л и т е р а т у р а

Апатов В.В. Породы медоносной пчелы и их использование в сельском хозяйстве. - М.: МОИП, 1948. - 183 с.

Билаш Н.Г. Качество пчел, выращенных в семьях разной силы. В сб. Докладов XXVI Международного конгресса по пчеловодству, 1977, с. 285-289.

Велих А. Опыт по объяснению причин возникновения карликовых пчел. - Опытная пасека, 1929, № 3-4, с. 121-124.

Кузнецов Н.Я. Основы физиологии насекомых. - М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948, т. I - 380 с., 1963, т. 2 - 402 с.

Кульжинская К.П. Роль кормового фактора в формировании пчелиных особей и их признаков. - Пчеловодство, 1955, № 5, с. 36-37.

Мартынов А.Г. Влияние паратиписических факторов на экстерьерные признаки. В сб. Докладов Межд. симпозиума по генетике, селекции и репродукции пчел в Москве, СССР, август 1976 г. - Изд. Апимондии, Бухарест, 1977, с. 189-195.

Михайлов А.С. Недоедание личинок, как фактор, меняющий экстерьер пчелы. - Опытная пасека, 1928, № 10, с. 444-447.

Скориков А.С. Материалы к генетике домашних пчел (*Apis*). Индивидуальная изменчивость длины хоботка в пределах семьи. Изв. Отд. приклад. энтомол. Гос. и-та, 1929, т. IV, в. 2, с. 525-538.

Шовен Р. Физиология насекомых. - М.: Иностранная литература, 1963, - 494 с., ил.

**МУРАВЬИ СОСНОВЫХ БИОЦЕНОЗОВ
БЕРЕЗИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА**

В. В. Блинов

Институт зоологии АН БССР, Минск

Муравьи Березинского государственного биосферного заповедника изучаются с 1983 года. На первом этапе исследований была выявлена фауна муравьев, в основном при помощи метода случайной выборки на маршруте. Всего в Березинском заповеднике отмечено 36 видов, относящихся к 10 родам 3 подсемейств (Блинов, 1985, 1989). Наиболее обычны здесь *Mutrica ruginodis*, *M. scabrinodis*, *Lasius niger*, *L. flavus*. Муравейники этих четырех видов составляют в заповеднике почти половину от общего числа отмеченных. Свообразие мирмекофауны Березинского заповедника определяют в основном виды, обитающие на верховых болотах: *M. scabrinodis*, *Formica picea*, *F. pratensis*, *F. forsslundi*, что связано с широким распространением верховых болот на территории заповедника. Однако уникальность мирмекофауны не исчерпывается высокой численностью облигатных обитателей верховых болот. Здесь отмечены самые северные на территории Белоруссии точки нахождения *Taripona ambiguus* и *Camponotus fallax*, довольно высока численность некоторых редких в республике видов: *Mutrica lobicornis*, *M. schencki*, *M. sabuleti*; здесь обнаружены *F. forsslundi* и *T. ambiguus* - два вида из трех, включенных в Красную Книгу БССР.

Для более детального изучения населения муравьев были избраны несколько модельных биотопов. В том числе подобран экологический ряд средневозрастных сосновых биогеоценозов на однородных древнеаллювиальных песчаных почвах, не подвергавшихся сельскохозяйственному окультуриванию (Петров и др., 1988). Каждый последующий биоценоз в экологическом ряду отличается на одну градацию по степени участия грунтовых вод в формировании почвы и биоценоза. Всего взято 5 почвенных разностей - от абсолютно автоморфной почвы с уровнем грунтовых вод ниже 7 метров до максимально переувлажненной полугидроморфной песчаной почвы, где УГВ достигает поверхности почвы. Это сосняки лишайниково-мшистый, вересково-мшистый, чернично-мшистый, мшисто-черничный и чернично-сфагновый. Из них три первых относятся к группе глубоководных (УГВ ниже 3,5 м) ат-

мосферного увлажнения, два последних - к группе близководных. В этих биотопах для уточнения видового состава муравьев применяли метод случайной выборки на маршруте и анализировали материал из ловушек Барбера; для выяснения биоценологических характеристик сообществ проводили учет гнезд на пробных площадках 4 x 4 м. Требуемое количество площадок в каждом биотопе определялось индивидуально; в среднем в биотопах поставлено по 40 площадок.

Анализ данных, полученных методом пробных площадок показал, что наиболее высока численность муравейников во влажных близководных сосняках чернично-сфагновом и мшисто-черничном - 2208 и 1646 гнезд/га соответственно (рис. 1). Минимальна она в сосняке чернично-мшистом, где по сравнению с другими биотопами очень бедный живой напочвенный покров, из-за чего этот биотоп по некоторым параметрам выделяется из общей картины.

Обратную картину демонстрирует соотношение числа видов в биотопах (рис. 2). Максимальное число видов (15) отмечено в наиболее сухих сосняках. С увеличением влажности число видов уменьшается.

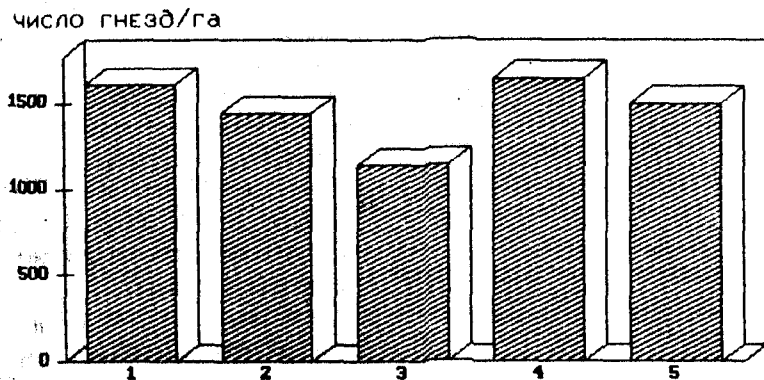


Рис. 1. Число гнезд/га в обследованных биотопах. Цифрами обозначены сосняки: 1 - мшисто-черничный, 2 - вересково-мшистый, 3 - чернично-мшистый, 4 - мшисто-черничный, 5 - чернично-сфагновый.

Fig. 1. Number of nests/ha at biotopes under study. Digits indicate pine forests: 1 - cladinoso-pleuroziosum, 2 - callunosopleuroziosum, 3 - myrtilloso-pleuroziosum, 4 - pleuroziosomyrtillosum, 5 - myrtilloso-sphagnosum.

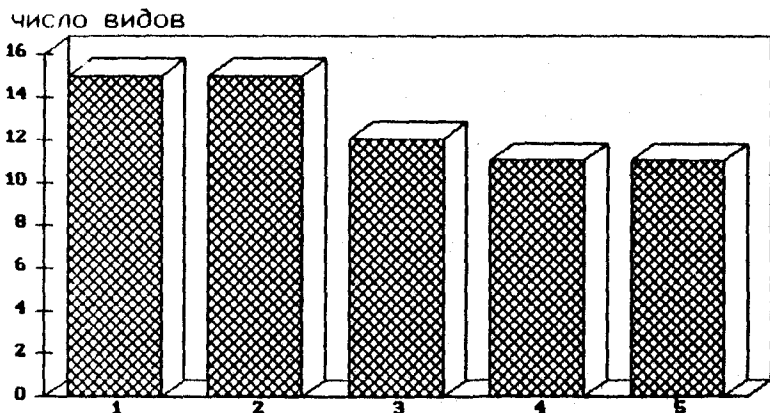


Рис. 2. Число видов в обследованных биотопах.

Fig. 2. Number of species at biotopes under study.

тся: 12 видов зарегистрировано в сосняке чернично-мшистом, по 11 - в наиболее влажных сосняках. Следовательно, в сосняках видовое богатство уменьшается с увеличением влажности, хотя и не очень значительно. Анализ выравненности видов по обилию дает примерно такую же общую тенденцию (рис. 3). Во влажных биотопах высокая численность обеспечивается 1 - 2 фоновыми видами; прочие виды отмечаются единично. Поэтому здесь так низок показатель выравненности, особенно в наиболее влажном сосняке чернично-сфагновом, где он составляет всего 0,18. В сухих сосняках, где виды распределены по численности более равномерно, эти показатели значительно выше. Максимальное значение (0,71) отмечено в самом сухом биотопе - сосняке лишайниково-мшистом. Такую же картину показывает информационный индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (рис. 4). Это закономерно, так как он зависит как от числа видов в биотопе, так и от выравненности их по обилию. Поскольку число видов в разных биотопах различается незначительно, значение индекса в основном будет определяться выравненностью видов по обилию. Относительно велики значения индекса в сухих сосняках: 1,4 нита в сосняке лишайниково-мшистом и 1,46 нита в сосняке чернично-мшистом. Крайне низок - всего 0,26 нита - этот показатель в сосняке чернично-

сфагновом; да и о каком разнообразии может идти речь, если здесь 94% от общей численности всех гнезд приходится на долю одного вида - *Mutrica ruginodis*. Столько же составляют в сумме гнезда *M. ruginodis* и *Lasius niger* в сосняке мшисто-черничном.

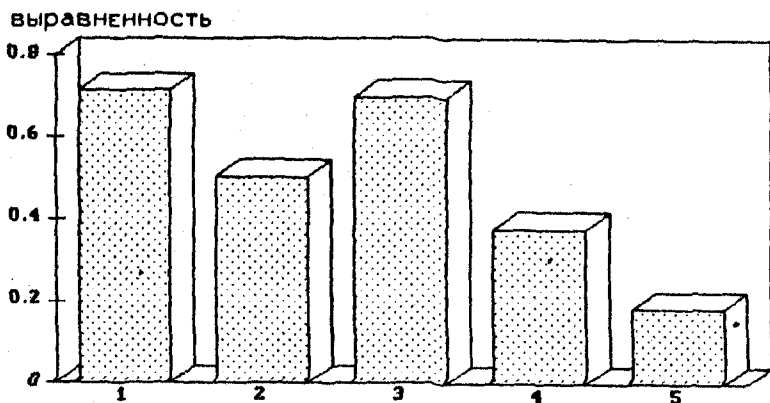


Рис. 3. Выравненность видов по общию.
Fig. 3. Levelling of species abundance.

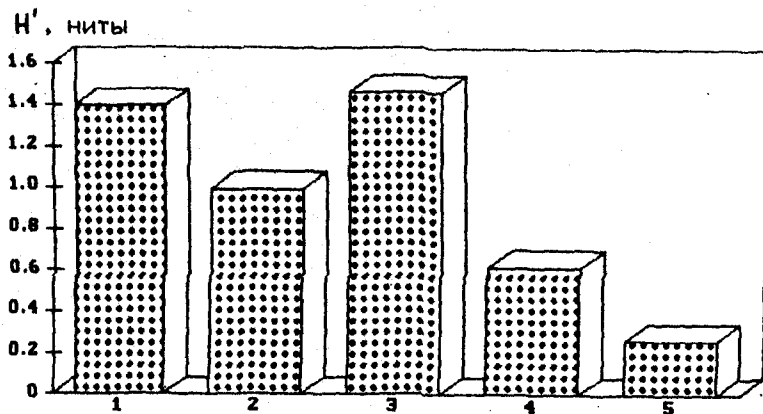


Рис. 4. Индекс Шеннона-Уивера в обследованных биотопах.
Fig. 4. Shannon-Weaver index at biotopes under study.

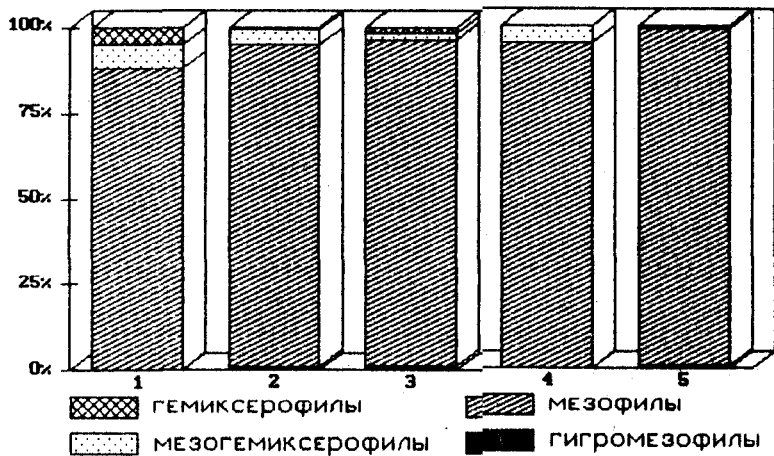


Рис. 6. Соотношение групп муравьев по отношению к влаге.
 Fig. 6. Ant groups ratio in relation of humidity.

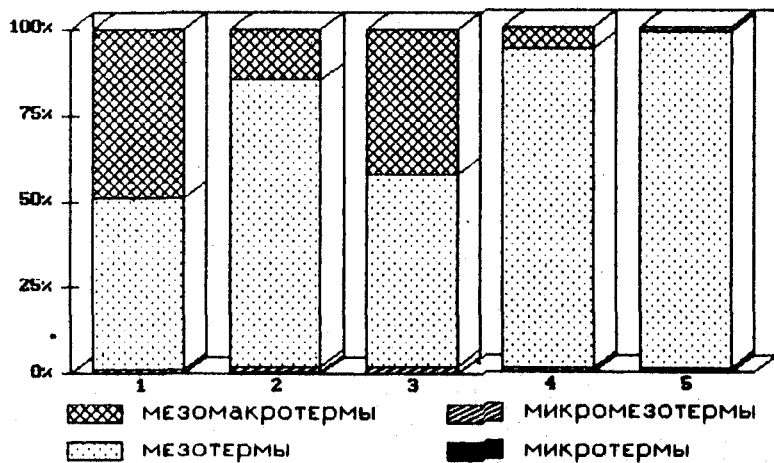


Рис. 7. Соотношение групп муравьев по отношению к теплу.
 Fig. 7. Ant groups ratio in relation to heat.

На дендрограмме сходства мирмекокомплексов обследованных биотопов (рис. 5) видны закономерности, отмеченные при анализе чис

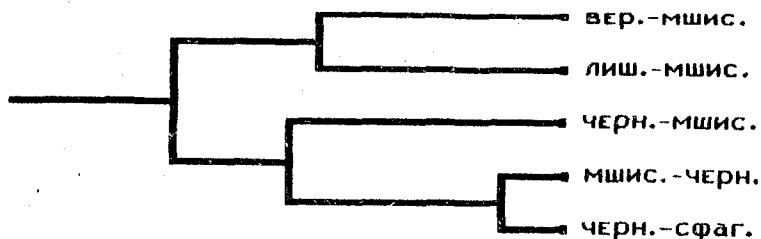


Рис. 5. Дендрограмма сходства населения муравьев.
Fig. 5. Dendrogram of ant population similarity.

ла гнезд и видового разнообразия сообществ муравьев. Первую группу составляют сообщества муравьев двух наиболее сухих сосняков. Сходство между ними относительно невелико, что обусловлено значительным видовым разнообразием и, вследствие этого, большой вероятностью несовпадения видов по численности. В следующей группе мирмекокомплексов влажных биотопов – видовой состав менее богат, резко доминируют по численности одни и те же виды. По этой причине здесь отмечено максимальное сходство сообществ муравьев. К этой группе примыкает еще один биотоп – сосняк чернично-мшистый, промежуточный по влажности между двумя группами. Сходство в данном случае обусловлено тем, что в данном биотопе относительно велика численность *M. ruginodis* и *L. niger*, хотя и не достигающая таких больших значений, как в более влажных биоценозах.

Рассмотрев соотношение экологических групп муравьев по отношению к влаге (рис. 6) можно заметить, что вполне закономерно по мере возрастания влажности биотопа уменьшается доля муравейников сухолюбивых видов и увеличивается доля влаголюбивых. Однако эти изменения очень незначительны, во всех биотопах преобладают мезофилы. То же относится и к группам по отношению к теплу (рис. 7). Здесь существенно изменение только доли теплолюбивых видов, которая значительна в сухих биотопах и низка во влажных; однако и в данном случае во всех биотопах преобладают мезотермы.

Таким образом, в результате проведенных исследований устано-

влено, что фауна Березинского биосферного заповедника в целом богата и разнообразна, изобилует редкими на остальной территории Белоруссии видами. В то же время население муравьев отдельно взятого конкретного биотопа отличается бедностью: ограничено число видов, низок показатель видового разнообразия. Это связано, скорее всего, с высокой стабильностью биоценозов биосферного заповедника. В более сухих глубоководных биотопах число гнезд муравьев на единицу площади ниже, чем во влажных. Но эта высокая численность муравьев во влажных биотопах определяется лишь 1 - 2 резко доминирующими видами. Для более сухих биотопов столь значительное доминирование одного вида над другим нехарактерно; несмотря на относительно невысокую численность муравейников здесь выше видовое богатство и видовое разнообразие.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Блиноу У.В. Мурашки ахоўных тэрыторый Беларусі. - Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1985, № 6, с. 91 - 95.
2. Блинов В.В. Муравьи. - Флора и фауна заповедников СССР. Насекомые Березинского заповедника. М., 1989. с. 98 - 101.
3. Петров В.Е., Березная Л.И., Качановский И.М., Короткевич Н.А. Экологический режим сосновых биогеоценозов. - Минск: Наука и техника, 1988, 160 с.

SUMMARY

Long-term investigations showed that ant fauna of the Beresinsky biosphere reserve in general is rich, diverse and is abundant in species rare for Byelorussian SSR. Simultaneously, ant population at separate concrete biotopes is poor; species number is limited, species variety index is low. It is supposed to be related to high biocenosis stability in biosphere reserve. In dry biotopes, number of ant nests per square unit is lower than in wet ones. However, high ant abundance in wet biotopes is characterized by 1 - 2 markedly dominating species. Such pronounced dominance of one species is not typical for drier biotopes; species diversity and species variety are higher here regardless relatively small number of ant nests.

Н.Р. Богатырёв

Биологический институт СО АН СССР, Новосибирск

Обычно публикации обзорного и обобщающего характера выглядят как перечень достижений и успехов в той или иной области науки. И лишь в конце статьи зачастую ставят небольшой раздел, где скороговоркой в общих фразах обсуждаются перспективы. Вместе с тем, как раз в этих наспех сказанных словах сконцентрированы все методические и методологические трудности, достойные самого пристального внимания и конкретного обозначения. Цель данной работы заключается в том, чтобы попытаться кратко, но конкретно описать проблемы в области изучения экологии шмелей, обозначив при этом пути их решений.

1. Поиск и учет абсолютной численности гнезд шмелей на данной территории. Поскольку шмели устраивают свои гнезда очень скрытно /некоторые подземногнездящиеся виды даже маскируют вход!/ то даже просто отыскать гнездо шмелей - задача непростая. Весьма обычны находки гнезд во время сенокоса, однако для оценки реального количества гнезд этот "способ" совершенно недостаточен, так как не учитываются наземные гнезда /в дуплах деревьев и других защищенных полостях/, а также гнезда вне зоны кошения. С задачей поиска гнезд шмелей превосходно справляется шмель-кукушка, однако, едва ли в ближайшее время исследователям удастся использовать этого социального паразита для своих целей. Гораздо вероятнее ожидать успеха в решении задачи отыскания шмелиных гнезд, применяя обученную для этой цели собаку.

2. Совершенно неизвестен радиус и характер разлёта фуражиров из гнезда. В силу малочисленности активных фуражиров в гнезде, по сравнению, например, с медоносной пчелой, мечение шмелей с последующими попытками найти "своих" фуражиров на цветущих растениях даёт лишь единичные случаи встреч. В США разработана система радиолокационного слежения за мечеными особями медоносных пчел, однако, в нашей стране аналогичных систем /стоимость которых исчисляется миллионами/ не существует. Даже в Америке эта техника задействована только для нужд весьма нешуточной проблемы наступления африканизированных пчел из Южной и Центральной в

Северную Америку.

3. Миграционные возможности самок шмелей после зимовки тоже неизвестны. Причина - та же: невозможность регистрировать траекторию длительного полёта отдельного насекомого. Вместе с тем, насущность определения радиусов фуражировки и миграций очевидна: без знания этих характеристик невозможна достоверная и исчерпывающая оценка состояния популяции шмелей; её границы, репродуктивный потенциал и топографический рисунок использования территории. Все это необходимо для оптимизации мер по охране и использованию шмелей как опылителей в сельском хозяйстве.

4. Оптимизация параметров малых заповедных территорий и мер охраны популяций шмелей носит пока что, как правило, чисто интуитивный или эмпирический характер /Гребенников, 1984/. В последние годы, однако, сделаны попытки количественного обоснования режима заповедности площади, биотехнических мероприятий на территории резерватов /Долгов, 1985; Богатырёв, Богатырёва, Долгов, 1987/. Всё же остается открытым вопрос о необходимом и достаточном количестве резерватов /для данной природной зоны/ для успешного сохранения популяций шмелей.

5. В силу того, что шмели - летающие насекомые, а также невозможности прямого учета их гнезд /п. I/, все существующие методы оценки численности и состояния популяций носят косвенный характер. Разные методы при этом могут сильно различаться по достоверности, а, стало быть, и по прогностической ценности. Например, очень удобная методика приманочных гнездовий /развешивание и вкапывание искусственных гнездилищ/ имеет серьезное ограничение: в различных ландшафтах заселяемость шмелёвников варьирует от 0 до 50-60% /согласно моим данным/, кроме того, ряд видов шмелей неохотно заселяет гнездилища, либо избегают совсем.

6. Как следствие из предыдущего пункта вытекает проблема стандартизации методов оценки популяций. Даже при оценке численности популяции таким общепринятым способом, как развешивание искусственных приманочных гнездовий, каждый исследователь не только изготавливает их из различных материалов /дерево, фанера, керамзитобетон, кирпичи, пенополистирол/ и придает им различные формы /параллелепипеда, куба, веретена и т.д./, но и размещает шмелёвники на местности, исходя из собственных интуитивных представлений о их привлекательности для шмелей или реальных своих воз-

можностей.

7. Солидного технического обеспечения требует и задача зимовки самок в контролируемых условиях и, вслед за зимовкой - задача их принудительного гнездования. Овладение контролем над зимовкой и дальнейшим гнездованием необходимо для успешной охраны шмелей, а также для создания широкой службы опыления в сельском хозяйстве. Немногочисленные краткие сообщения на эту тему не содержат точных данных о режимах содержания шмелей, а также количественной оценки успешности применения предлагаемых методов. В значительной мере такие навыки приобретаются с опытом в течение длительного времени и даже существует мнение, что процедуры зимовки и принудительного гнездования относятся скорее к области искусства, чем к науке.

8. При изучении межвидовых различий фуражировочного поведения до сих пор констатируются лишь фенологические отличия /разные сроки выхода и ухода на зимовку/ и флороспециализация особей разных видов. Флороспециализация тесно связана с длиной хоботка, а та, в свою очередь, "должна" соответствовать глубине нектарной трубки цветка того или иного вида растений для наиболее эффективной фуражировки шмелей. Однако, вся беда в том, что фенология и флороспециализация шмелей весьма изменчивы как в разных ландшафтах и биотопах, так и год от года. Кроме того, межиндивидуальные характеристики фуражировочного поведения подчас перекрывают межвидовые. Возможно, более точными этологическими методами и вскрыются межвидовые различия в фуражировке, но, скорее всего, они всё же будут носить вероятностный характер.

9. До сих пор неоднозначно выглядят взаимоотношения шмелей, медоносных и одиночных пчел и других нектарофагов на местах совместной фуражировки. Вполне обоснованной кажется точка зрения, что каждый вид опылителей занимает свою экологическую нишу /в данном случае подразумевается трофическая/. Однако, это справедливо лишь для ненарушенных и сбалансированных /идеальных/ экосистем. В антропогенных ландшафтах и в трофически обедненных агроценозах насыщение их, например, медоносными пчелами для нужд опыления сельскохозяйственных культур и медосбора может поставить популяции местных диких пчелиных на грань исчезновения из-за конкурентного вытеснения медоносной пчелой.

10. Из методологических трудностей весьма сложной представ-

ляется проблема повторности наблюдений /эксперимента/. Особенно отчетливо эта сложность видна, когда объектом нашего внимания становятся тонкие закономерности. Следует честно признать, что нет двух одинаковых шмелей, гнезд, участков клевера, сезонов наблюдений и т.д. В силу немногочисленности населения шмелиных семей и весьма редкого и дисперсного расположения их гнезд, зачастую мы получаем весьма неоднородную вереницу частных случаев. Применение для самоуспокоения стандартных статистических методов анализа материала далеко не всегда приносит удовлетворение. Весьма характерен пример с определением количества и характеристик нектароотделения растений на данном участке. В процессе сбора проб мы берем каждый раз разные цветки /согласно методике цветков приходится срывать/. Если даже при помощи микрофистулы или пипетки мы будем измерять нектароотделение одного и того же цветка, то самой этой процедурой изъятия нектара мы будем стимулировать его секрецию. Далее, если мы в течение нескольких дней берем многократные пробы /а попросту говоря - срываем цветки для изъятия и измерения характеристик нектара/, в итоге снижаем их количество, а, стало быть, и привлекательность участка для шмелей. Неразрешимость этой ситуации особенно заметна, когда речь идет о небольших /от 10 до 100м²/ индивидуальных и групповых фуражировочных участках, когда процедура измерения нектароотделения прямо влияет на результаты учетов численности шмелей. Если же брать пробы нектара со смежных участков, то в конце концов шмели с этих обедняемых нами участков начнут вторгаться на участки, где ведется учет численности и изучение фуражировки шмелей, опять же искажая картину индивидуального состава и количества фуражиров. Если же брать пробы нектара с отдаленного участка, то там могут быть иные условия микрорельефа, микроклимата и т.д. Иными словами, это будет совсем другой участок. Таким образом, любое измерение при изучении тонких процессов взаимодействия вносит в наблюдаемую картину неприемлемое возмущение. Насколько мне известно, эта проблема остро стоит и в других науках.

II. В области практики охраны популяций шмелей и создания малых заповедных территорий существуют значительные материальные, финансовые и организационные трудности, характерные для всей природоохранной деятельности. Однако, малые резерваты, окруженные интенсивно хозяйственно-используемыми территориями, испытывают не

только обычный набор антропогенных воздействий, но и вызывает волну вандализма по отношению к искусственным гнездовьям и другому оборудованию: любые запрещающие надписи провоцируют запрещаемое. Главной особенностью мероприятий по охране популяций шмелей является обеспечение возможности миграции самок в период расселения и поиска мест гнездования. Ранее было показано, что одиночный резерват наносит сообществу шмелей вред, концентрируя на ограниченной территории не только врагов и паразитов, но и самок-основательниц, конкурирующих за места гнездования /Долгов, 1965; Богатырёв и др., 1987/. В связи с этим задача определения параметров для сети малых резерватов оказывается остро насущной /необходимое количество резерватов, расстояния между ними, "привлэка" их к заповедным территориям более высокого ранга и т.д./.

12. Использование шмелей как опылителей /зачастую единственно возможных/ в сельском хозяйстве наталкивается на низкий культурный и технологический уровень специалистов-исполнителей. Даже общеизвестные способы использования шмелей требуют квалифицированной адаптации для применения в конкретных экологических условиях.

В заключение следует сказать, что многие из перечисленных проблем могут быть успешно решены, если будут приложены усилия и энтузиазм, а также будет соответствующее материально-техническое обеспечение. Другая часть затруднений может быть преодолена лишь в условиях высокой культуры производства и доброжелательного отношения людей. Вместе с тем, ряд задач имеет серьезные принципиальные ограничения в их решении, либо уровень развития техники на современном этапе не позволяет выполнить такие исследования.

И всё же, несмотря на разнообразные трудности, изучение шмелей заманчиво не только с утилитарных позиций. Эти насекомые-прекрасный модельный объект теоретической и прикладной экологии, и их исследование в пределах данной отрасли биологических наук таит в себе огромные возможности.

BOGATYROV N.R. Biological Institute; Novosibirsk.
THE UNSOLVED PROBLEMS OF BUMBLEBEES ECOLOGY

The aim of this paper is to name the unsolved problems of bumblebee ecology and to explain their reasons.

1. Searching the bumblebees nests. There is no any reliable method to find nests because they are camouflaged. The only hope is to try to use dog-bloodhound for this purpose.

2. The question about foraging radius (from the nest) and the picture of the flight-paths (also from the nest to the foraging spot and back to the nest) has no answer.

3. The possibilities of the females for the migration and their real migrations are unknown.

4. All the measures in the sphere of reservate design and bumblebee protection does not have authentic grounds.

5. Those methods, which are used for monitoring of bumblebees populations, have indirect character.

6. The problem of standartization of numerous exploration methods.

7. The queens hibernating in artificial and controlled conditions and making the overwintered queens to start the new colony.

8. Many features of interspecies differences are unknown: interspecies differences are often overlapped by intraspecies differences.

9. The character of relations between bumblebees, honeybees and solitary bees isn't known satisfactorily in many situations.

10. There exists the problem of repeating of observations (experiments). This methodological difficulty is especially sharp because bumblebee colonies aren't so large as honeybees ones. Also, as there are no two identical colonies, bumblebees, clover fields it is very difficult to use common statistical methods.

11. The parameters of the reserves for bumblebees and the net of such reserves are unknown.

12. It's not always easy to use bumblebees as pollinators, because there are the above mentioned problems.

In spite of all these problems bumblebees are worth to explore, to use and to enjoy.

СУЩЕСТВИИ СОЦИАЛЬНЫХ СИСТЕМ :
СМЕНА ПАРАДИГМЫ ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

О.А. Богатырёва

Институт истории, филологии, философии; Новосибирск

Эволюционный подход во всех биологических науках давно уже стал правилом хорошего тона. Единственной областью биологии, где применение классического эволюционизма стало затруднительным, оказалась социозтология. На самом деле, еще задолго до формирования социозтологии как самостоятельной дисциплины неприменимость законов органической эволюции к описанию развития антропоциума отмечали и справедливо отстаивают до сих пор специалисты, изучающие человеческое общество. В философии, по крайней мере в нашей стране, поиск компромисса между социологами и биологами-эволюционистами вылился в бесплодную дискуссию о противоречии социального и биологического в человеке. В итоге, причины эмерджентности человеческого социума свели к постулированию неких мифических социальных свойств человека, как элемента сообщества. Очевидно, что такая позиция социологов и философов грешит тем же редукционизмом, в котором они обвиняют биологизаторов. С другой стороны, в рамках биологических дисциплин возникла социобиология, которая попыталась соединить эволюционное учение с социологией. Очень симптоматично, что ее появление восприняли критически как социологи, так и последовательные эволюционисты, обвиняя, соответственно, в редукционизме /сведение социальных форм поведения к индивидуальным/ и легковесности гипотез эволюции сообществ. Последнее, видимо, связано с тем, что теория органической эволюции претерпела вынужденную адаптацию в гипотезах индивидуального и родственного отбора Р.Александера, эволюции альтруизма У.Гамильтона, эволюционно стабильной стратегии Дж.Майнарда Смита, реципрокного альтруизма Р.Трайверса. Несомненно, эти гипотезы отражают некоторые стороны реальности, но единую картину эволюции социальности на их основе составить трудно. По мнению Е.Н.Панова /1983/ для этого надо "совместить в единой картине эпигенетический взгляд на онтогенез и изменчивость поведенческого фенотипа с современным представлением о популяции как о социальном организме высшего порядка." Однако, законы развития

этого социального организма нам малоизвестны и, возможно, независимы, и уж тем более не сводимы к закономерностям изменения поведенческого фенотипа особей, составляющих его. Поэтому поставленная задача напоминает уравнение с двумя неизвестными, решить которое можно лишь с дополнительными условиями. В силу того, что социум представляет собой надорганизменный уровень организации живого и предметом исследования становится система отношений между особями и их группами, косметического ремонта даже адаптированной формы эволюционизма недостаточно. Основные аргументы в пользу несостоятельности эволюционной парадигмы в описании развития социальных систем можно свести к трем пунктам. 1. Наличие инадаптивности многих форм социального поведения особей и структурных элементов сообщества, их избыточность. 2. Явное несоответствие линий органической эволюции и социальной /сложные структуры социальных отношений присущи зачастую животным филогенетически более древним/. 3. Изоморфность социальных структур на различных биологических субстратах, например, у насекомых и млекопитающих /Панов, 1983; Плюнин, 1990/.

Итак, отвлекшись от эволюционной парадигмы, попробуем представить схему развития социальности, вычленив общие закономерности формирования социума, скрытые за разнообразием форм их проявления в животном мире. Для описания этих закономерностей введем нейтральный к идее эволюционизма термин "социальная сукцессия" - закономерности чередования фаз и/или вариантов развития социальной системы. Проследим возможные этапы и характерные траектории социальной сукцессии. Для этого необходимо выявить основные факторы /внутренние и внешние по отношению к сообществу/ и возможные механизмы перехода от стадии к стадии. В дальнейшем это откроет возможность для построения классификации огромного разнообразия социальных образований в животном мире. Для достижения поставленной цели применим структурно-функциональный анализ социальности, как один из способов осуществления системного подхода.

Определим используемые понятия. Чаще всего в тексте встречаются словосочетания "социальная организация" и "социальная структура". Первая часть выражений - синоним слову "социум" это такая система совместного проживания, в которой индивиды формируют длительные регулируемые ассоциации с целью взаимной выгоды

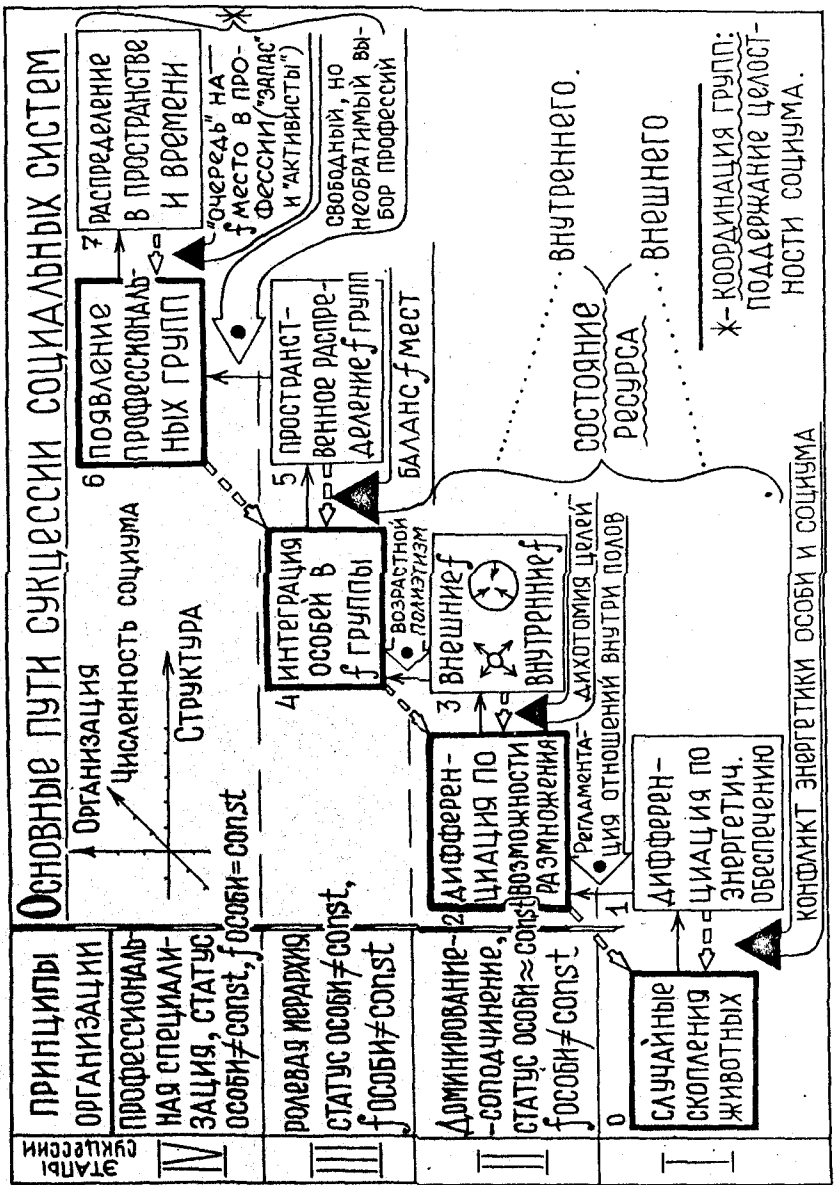
и/или защиты, базирующиеся на дружбе или тесной /родственной, семейной/ связи /Funk & Wagnalls , 1969/. Структуру социальной системы определим как совокупность устойчивых связей между элементами, обеспечивающих стабильность и целостность системы при меняющихся внешних и внутренних условиях. Организацией будем называть все типы взаимодействий между выделенными структурными единицами, совокупность процессов, ведущих к образованию новых и совершенствованию старых связей. Функциональная структура социума определяется количеством и разнообразием функциональных мест, которые определим как совокупность обязанностей /"должности"/; на эти "должности" претендуют особи, формирующие функциональную группу. Состав последней постоянно меняется, т.к. индивиды в процессе онтогенеза меняют свои обязанности /возрастной полиэтизм/. В отличие от функциональных групп, профессиональные группы характеризуются большим постоянством состава, поскольку на соответствующем уровне социальной организации выбор профессии для особи, как правило, необратим. Под энергетической эффективностью будем подразумевать максимальный приток энергии в систему при минимальных энергетических затратах особей и/или социума.

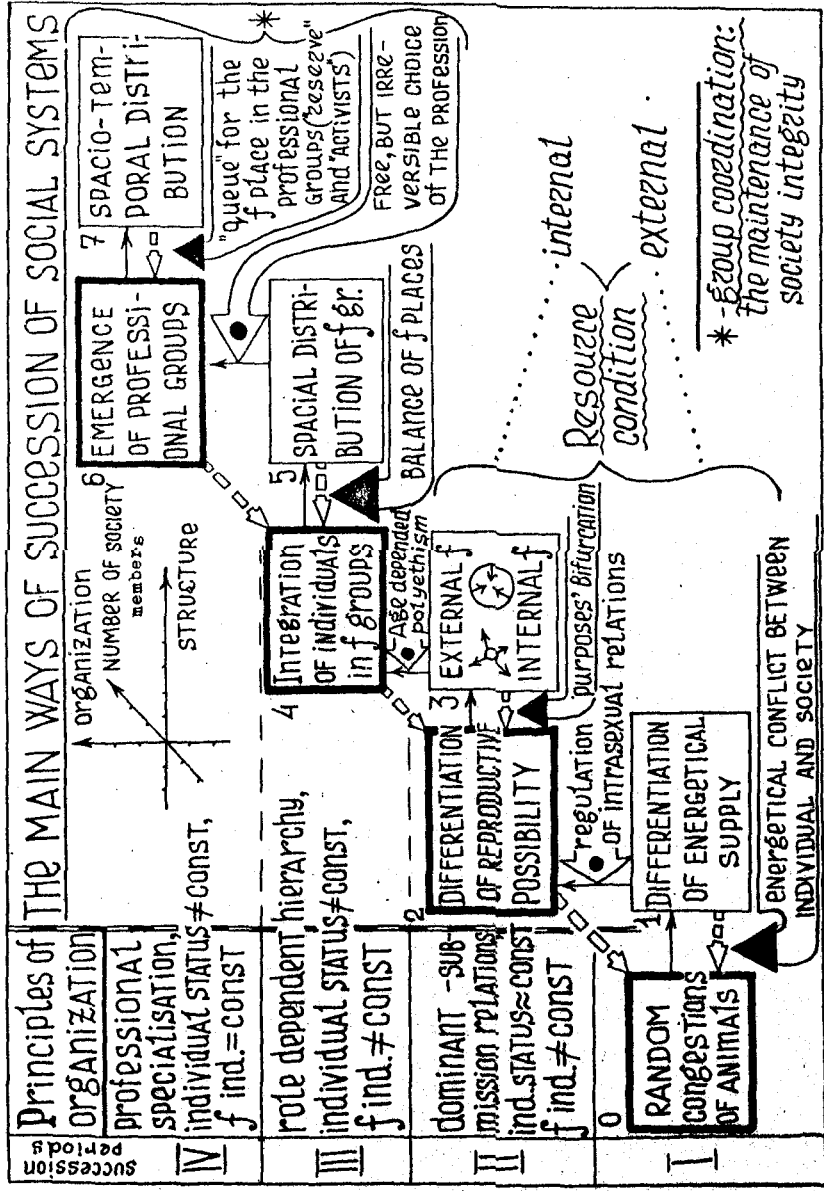
Сообщества животных постоянно пополняются молодыми особями и, если смертность не превышает рождаемость, число их членов увеличивается, с чем и связана последовательность стадий социальной сукцессии. Представим континуальный процесс развития сообществ в виде двух чередующихся фаз: 1- структурных изменений при сохранении стабильной организации и 2- трансформации организации без изменения структуры. Разделение этих, несомненно взаимосвязанных, параметров системы можно рассматривать лишь как удобный методический прием.

В результате, я выявила 4 этапа усложнения организации социальных систем и 8 уровней изменения их структурной сложности /см. табл./. Следующие этапы и уровни, видимо, сравнимы по сложности с человеческим обществом и являются предметом анализа социологии. Начнем изложение гипотезы с описания механизмов и факторов, приводящих к изменениям по отдельности структуры и организации сообщества.









На первых двух этапах сукцессии ведущую роль играет фактор, связанный с энергетическим обеспечением системы, иными словами, с состоянием внешнего /I этап/ кормового ресурса и его "внутренних"

запасов /II этап/. На следующих двух этапах социальной сукцессии движущим фактором становится необходимость поддержания целостности разросшегося социума. Движущие силы этих факторов заключены, соответственно, в противоречиях между энергетическими интересами особей и сообщества и между относительной независимостью специализированных групп особей и необходимостью поддержания целостности всего социального "организма". Суть основного конфликта между сообществом и индивидом заключается в том, что социальной системе энергетически выгодно иметь полифункциональные элементы /Алофф, Эмерш, 1974/, а индивид, в свою очередь, стремится оптимизировать свою деятельность путем специализации. Если условие полифункциональности особи соблюдено, социальная система находится на энергетически стабильной стадии сукцессии. Однако, при постоянном росте численности сообщества система, в силу инерционности, проскакивает это состояние, начиная работать против своей энергетической эффективности, что требует определенного запаса ресурсов в сообществе. Чтобы сохранить полифункциональность элементов системы начинается структурирование их в полифункциональные группы монофункциональных индивидов. Когда количество элементов системы достигает критического значения и дальнейшее структурирование при данном уровне организации невозможно, происходит или социотомия с регрессией структурной сложности с выделением дочернего сообщества, или переход на новый уровень организации без регрессии структурной сложности. Дочернее сообщество в зависимости от сложившихся внешних и внутренних условий может оказаться на любых энергетически стабильных стадиях и начать новый цикл сукцессии. Переход на следующий организационный уровень связан с появлением новых функциональных мест, что вновь увеличивает полифункциональность индивида, так как новые функции сначала не закреплены за определенной функциональной группой. Вероятно, социотомия возможна на любой стадии социальной сукцессии, но если система не накопила определенного количества элементов, она происходит с регрессией организационной и структурной сложности. Механизмы перехода социума на другой этап связаны с ассоциативными процессами в сообществе. Напротив, механизмы обеспечивающие структурирование в системе связаны с диссоциативными процессами в пространственном и временном аспектах. Этапы изменения принципов организации связаны с трансформацией межиндивидуальных отношений.





Условные обозначения к таблице / Legend to the table/:

0, I, 2, ... 7 - стадии социальной сукцессии / stages of social succession /;  - энергетически стабильные / energetically stable /;  - энергетически нестабильные / energetically unstable /;  - движущие факторы социальной сукцессии / motive factors of succession /;  структуры / of structure /;  - организации сообщества / of society organization /; траектории сукцессии / trajectories of succession /;  - с сохранением целостности социума / with reserving of society integrity /,   - с социотомией и выделением дочернего сообщества / with social division and daughter society separating /; f - функция / function /, f гр. - функциональная группа / functional group /, f место - функциональное место / functional place /.

Эти формы связаны с тем, что именно определяет иерархический статус особи в сообществе. Так, на II этапе - это индивидуальные психофизиологические характеристики особи, на III - психофизиологические особенности + индивидуальная склонность к выполнению той или иной роли, на IV - все предыдущие параметры + ограничивающее "сверху" социальное окружение. На III и IV этапах сукцессии механизм трансформации организации касается онтогенетической стратегии особи, а структуры - регламентации отношений особей в профессиональных группах, т.е. на первый план выходят внутренние социальные обстоятельства при условии накопления и/или производства кормового ресурса. Лимитирующими факторами сукцессии могут быть как внешние/состояние кормовой базы, конкуренты-конспецифики и т. д./, так и внутренние /психические возможности особей, ограниченность коммуникативных каналов и т.д./.

BOGATYROVA O.A. Institute of history, philology and philosophy; Novosibirsk.

SUCCESSION OF SOCIAL SYSTEMS : REPLACEMENT OF THE EVOLUTIONARY PARADIGM

The proposed hypothesis shows the alternative way of explaining the mechanisms of social systems development without the paradigm of classical evolutionism. The main factors and motive mechanisms of society transformation are discussed

Е.О. Гречка

Херсонский государственный педагогический институт

Осы-полисты, чрезвычайно интересная во многих отношениях группа общественных насекомых, до недавнего времени в нашей стране была обойдена вниманием исследователей, за исключением, пожалуй, лишь двух небольших работ Э.К.Гринфельда (1972;1977). В 1979 году нами было начато исследование биологии этих ос в условиях Нижнего Приднепровья (Херсонская обл., УССР). Изучался в основном *Polistes gallicus*, а с 1990 года также *P. nympha* и *P. chinensis*.

Как известно, для полистов характерны однолетние сообщества, закладываемые одиночной самкой-основательницей (гаплетроэ) или группой таких самок (плеотроэ). Вначале развивающийся в гнезде расплод дает рабочих, но с определенного момента появляются молодые репродуктивные особи обоих полов, а выращивание рабочих прекращается, и вскоре наступает распад колонии. В таком цикле (его называют "взрывным" - Brian, 1961) выделяются 3 периода: первый - до появления первых основного поколения; второй - период роста и созревания колонии (до начала массового выплода репродуктивных особей); третий - период зрелости и распада колонии. У видов умеренных широт, в отличие от тропических, все эти моменты имеют сезонную приуроченность, а годичный цикл дополняется периодом зимовки покинувших колонии молодых самок - будущих основательниц. Чрезвычайно важно выявить факторы, определяющие последовательность и сроки наступления основных фаз такого цикла и понять механизмы их действия, тем более, что эта проблема тесно связана с проблемой кастовой детерминации.

В своей работе мы стремились приблизиться к разрешению этих проблем путем анализа структуры природных колоний полистов, ее сезонной динамики, а также с помощью специальных экспериментов.

На первом этапе работы, с 1979 по 1982 год удалось проследить развитие 252 гнезд *P.gallicus* в природных местообитаниях и в специально оборудованных домиках. С помощью гнездового картирования были получены данные по динамике роста, развития колоний, определена судьба всех выращенных особей. Проведены 136-часовые наблюдения за 110 мечеными особями, а также измерения 453 и вскры-

тие 103 самок. Таким образом, был накоплен материал для анализа популяционной изменчивости основных параметров сезонного цикла, поведения и кастовых различий у этого вида. Использовались методики, позволявшие собирать данные с минимальным нарушением естественной жизнедеятельности колоний. При этом были разработаны некоторые оригинальные приемы и методы, в частности, поведенческий тест на кастовую принадлежность самок.

Была уточнена классификация категорий самок в колонии ос. Полисты - примитивные эусоциальные насекомые со слабо выраженным кастовым диморфизмом. Самки разных каст сохраняют способность функционально замещать друг друга. Это обстоятельство, а также наличие репродуктивной диапаузы у будущих основательниц усложняет состав колоний. Одновременно в них могут находиться самки 5-6 категорий, различимых по общему физиологическому состоянию (активные и диапаузирующие; зрелые, с уже определившимися кастовыми чертами в поведении, и незрелые, в том числе так называемые переходные); по репродуктивному статусу (яйцекладущие и с угнетенным состоянием яичников); по иерархическому рангу и т.п., но при этом без четких различий в морфологии.

Так, каста рабочих у полистов включает активных самок дочернего поколения, не проходящих диапаузу, и потому короткоживущих. В норме, как известно, эти особи стерильны, но репродуктивный статус их может меняться - благодаря этому рабочие замещают погибших цариц, и даже закладывают собственные гнезда. Потенциальную плодовитость сохраняют, однако, не все рабочие, а лишь несколько старших особей в колонии - так называемая элита (Гречка, 1984). Каста основательниц - это самки, которые проходят фазу зимнего покоя, и живут гораздо дольше рабочих - до года. Те из них, которые уже зимовали и относятся к материнскому поколению, активны, но их репродуктивный статус зависит от ранга. Сохраняет плодовитость всегда только одна основательница - царица; остальные же, если они имеются в колонии, яиц не откладывают и функционируют как рабочие (подчиненные основательницы). Третья категория внутри этой касты - дочерние основательницы - включает молодых, еще не зимовавших самок, находящихся в состоянии диапаузы (неактивных).

В процессе изучения кастовых различий у полистов большое внимание было уделено поведенческим исследованиям. Впервые был сос-

тавлен полный поведенческий каталог *P. gallicus*, проведен сравнительный анализ количественных и качественных характеристик поведения особей разных категорий (Гречка, 1983). Как выяснилось, различия в поведении самок обусловлены в первую очередь не кастовой принадлежностью, а общим физиологическим состоянием (для активных особей также репродуктивным статусом и рангом). Так, рабочие-заместительницы по поведению стоят ближе к царицам, а подчиненные основательницы - к типичным рабочим. В то же время все эти категории активных самок резко отличаются от дочерних основательниц: последние малоподвижны, неагрессивны и обладают обедненным поведенческим репертуаром, хотя и не лишенным некоторых рудиментарных действий по уходу за расплодом. Удалось выявить и собственно кастовые различия, хотя они и менее заметны.

Было исследовано становление поведенческих кастовых признаков в онтогенезе. У большинства самок *P. gallicus* признаки касты обнаруживаются уже при выходе из куколки или формируются в первые сутки имагинальной жизни. Однако, примерно у 1/5 части особей (их мы и назвали переходными) в течение 5-6 суток после выхода из куколок сохраняются черты кастовой промежуточности, и лишь затем устанавливается поведенческий репертуар одной из каст.

Исследовались также некоторые анатомо-физиологические параметры самок *P. gallicus* (Гречка, 1986). Параллельно изучалась сезонная динамика состава колоний. Было показано, что самки разных категорий выращиваются в строгой последовательности: элитные рабочие - неэлитные рабочие - переходные особи - дочерние основательницы. В этом ряду отмечается постепенное увеличение размеров тела особей, степени развития жирового тела, усиление тенденции к репродуктивной диапаузе, в то время как степень развития яичников, потенциальная плодовитость, поведенческая активность и агрессивность, напротив, убывают. Объяснение этой закономерности требует знания механизмов регуляции сезонного развития колонии полистов, равно как и механизмов кастовой детерминации. К настоящему времени сделаны лишь первые шаги в выяснении природы этих механизмов.

Известна точка зрения (Brian, 1965), согласно которой у примитивных общественных насекомых цикл развития колонии регулируется в первую очередь внешними факторами (фотопериод, температура), в то время, как у более продвинутых происходит "освобож-

дение" от прямого влияния внешней среды и переход на преимущественно эндогенную регуляцию. В этом случае полисты должны были бы иметь первый тип регуляции. Однако, данные по фенологии *P. gallicus* свидетельствуют скорее об обратном (Гречка, Кипятков, 1983а, 1984). Так, в природных популяциях этого вида при почти одновременной закладке гнезд весной отмечается усиливающееся рассогласование в сроках наступления последующих фенофаз, особенно созревания и распада колоний. Вместе с тем, общая продолжительность существования колоний относительно стабильна. Интересны результаты сравнения гнезд с разным числом основательниц: плеометричные колонии значительно опережают в развитии гаплетричные и выращивают относительно больше самцов и зимующих самок, причем репродуктивные особи появляются в таких колониях уже в числе первых имаго, чего не бывает при гаплетрозе. Все эти факты говорят о существовании эндогенных регуляторных механизмов. Отсутствие у *P. gallicus* фотопериодической регуляции сроков созревания и распада колонии подтверждено результатами специального эксперимента (Гречка, Кипятков, 1983).

Преимущественно эндогенный характер регуляции вполне согласуется с тропическим происхождением полистов. Приспособление к умеренному климату могло ограничиться возникновением диапаузы у основательниц, а также некоторым укорочением продолжительности существования колоний (West-Eberhard, 1969). Синхронизация циклов развития отдельных колоний осуществляется в этом случае только раз в году - весной, при выходе основательниц из диапаузы и закладке гнезд. На дальнейшее развитие сезонные факторы существенного влияния не оказывают. Таким образом, по характеру сезонной циклики полисты стоят ближе к моновольтинным одиночным насекомым с обязательной диапаузой, чем к высокоорганизованным общественным насекомым.

По нашим данным, в качестве эндогенных факторов - регуляторов развития колонии могут выступать: продолжительность нормального функционирования царицы и рабочих; число основательниц; динамика соотношения численности активных самок и расплода и др. Наибольший интерес представляет регуляция сроков созревания колонии, поскольку здесь рассматриваемая проблема тесно сопрягается с проблемой кастовой детерминации.

Было показано, что у *P. gallicus* существует по крайней мере

два механизма детерминации каст – преимагинальный (основной) и имагинальный (вспомогательный). На преимагинальных стадиях, вероятнее всего, в фазе личинки, определяется судьба около 80% самок. Решающую роль при этом играют трофические факторы. Нами исследовалась детерминирующая роль количества пищи. Показано, что в природных колониях *P. gallicus* интенсивность кормления личинок зависит от их числа в расчете на одну взрослую осу-кормилицу. Значение же этого показателя в ходе развития колонии закономерно уменьшается за счет накопления выходящих из куколок рабочих, что обеспечивает поздним личинкам более обильное питание, чем ранним. Выращивание дочерних основательниц всегда приходится на период благоприятного трофического режима (не более 5 личинок на рабочую осу).

В экспериментах с изменением количества скармливаемой личинкам пищи удавалось получить сдвиги в сроках созревания колоний, а также изменение доли дочерних основательниц в числе выращенных самок по сравнению с контролем (Гречка, 1986). Все эти данные указывают на то, что трофический режим в колонии полистов оказывает влияние на кастовую принадлежность выращиваемых самок. Вместе с тем, нельзя считать убедительно доказанным, что именно количество пищи детерминирует касту, поскольку даже самое обильное питание первого расплода в плеометричных колониях и при искусственном докармливании не приводит к развитию всех или хотя бы большинства личинок в дочерних основательниц. Несомненно, существуют и иные детерминирующие факторы. В первую очередь предполагается исследовать роль факторов, связанных с возрастным составом ос-кормилиц.

Детерминация касты на стадии имаго наблюдалась только у переходных особей. Было показано, что появление у переходных самок признаков рабочих возможно только в колонии полного состава, в присутствии активных ос и является специфической формой активации поведенческим воздействием. Признаки репродуктивной касты, напротив, проявляются спонтанно, в отсутствии социальной среды или при недостаточно сильном социальном воздействии (Гречка, 1986). Механизм этого явления нуждается в детальном изучении.

Таким образом, итогом наших исследований к настоящему времени является хорошая изученность жизненного цикла, поведения и кастовых различий оси *P. gallicus*. Удалось доказать преимущественно эндогенный характер регуляции развития колонии у этого вида, обнаружить наличие двух уровней кастовой детерминации, выявить не-

которые факторы, влияющие на кастовую принадлежность выращиваемых самок. В ближайшем будущем изучение еще двух близких видов *Polistes* даст материал для сравнения и обеспечит, как мы надеемся, переход к более углубленному изучению механизмов регуляции сезонного развития и кастовой детерминации у этих ос.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Гречка Е.О. Количественное изучение поведения общественной осы полистес.- В кн.: Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., 1983, т.2, с.138-141.
- Гречка Е.О. Механизмы регуляции сезонного развития и кастовой детерминации у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) : Автореф. дисс. канд. биол. наук. Л., 1984. 18 с.
- Гречка Е.О., Кипятков В.Е. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). I. Фенология и регуляция жизненного цикла. - Энтомол. обозрение, 1983а, т.62, вып. 3, с. 450-461.
- Гречка Е.О., Кипятков В.Е. Сезонный жизненный цикл и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). III. Отсутствие влияния фотопериода. - Вестн. ЛГУ, 1983б, №3, с. 25-33.
- Гречка Е.О., Кипятков В.Е. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) . П. Динамика роста и продуктивность колонии. - Зоол. журн., 1984, т. 63, вып. I, с:81-94.
- Гринфельд Э.К. Влияние фотопериодизма на цикл развития общественной осы *Polistes gallicus* (Hymenoptera, Vespidae).- Вестн. ЛГУ, 1972, №21, с. 148-151.
- Гринфельд Э.К. Питание общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) .- Энтомол. обозрение. 1977, т.56, вып. I, с.34-42.
- Brian M.V. Social insects populations. London, 1965, 135 p.
- West-Eberhard M.J. The social biology of polistine wasps. - Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. of Michigan, 1969, N 140, p. 1-101.

THE RESULTS AND PROSPECTS OF POLISTINE WASPS
STUDIES IN SOUTHERN UKRAIN

H.O. Grechka
Kherson Teacher Training Institute

The Polistine wasps biology (mainly in Polistes gallicus) in Southern Ukrain has been studied by the author since 1979. Some data on colony structure and development have been gathered and analysed during this time. We have evaluated caste differences in body size, behaviour, ovary structure and fat body development. Specific behaviour catalogue has been compiled and the ontogenetic formation of behaviour^{al} caste characters has been studied. A simple test for female caste determination has been elaborated on the basis of these data.

The detailed female wasps classification is proposed including the dividing of workers into elite and non-elite groups and distinguishing a special class of so-called transitional individuals.

The data on colony dynamics (differences in phenology and productivity between haplometrotic and pleometrotic colonies first of all) as well as experimental data allow to consider Polistine wasps having mainly endogenous colony regulation, which agrees well with their tropical origin. Foundress number, worker and queen longevity and worker/larva ratio are likely to be such regulators.

Polistes gallicus was shown to have at least two mechanisms of caste determination: preimaginal (primary) and imaginal (subsidiary) ones. During premature stages (more likely in larva) about 80% of females are determined. The influence of feeding intensity being regulated via worker/larva ratio was demonstrated. Imaginal caste determination takes place only in transitional individuals (20%) and involves social influence. A young transitional female becomes a gyne in deprivation or in poor social environment and becomes a worker under strong behavioral stimulation from the queen and workers.

Since 1990 the study of P. nimpha and P. chinensis has been initiated. The results obtained seem to be of importance for further research on the colony cycle regulation and caste determination in Polistes.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ
ОС-ПОЛИСТОВ В ХЕРСОНСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.О.Гречка, Л.Ю.Русина

Херсонский государственный педагогический
институт

На юге Украины род *Polistes latr.* представлен тремя видами - *P. gallicus*, *P. chinensis* и *P. nympha*, изученными далеко не в равной степени. Первый вид интенсивно исследовался во Франции (Deleurance, 1948, 1952; Gervet, 1962), Италии (Pardi, 1941, 1948; Turillazzi, 1980 и др.), СССР (см. статью Е.О.Гречки в настоящем сборнике). По второму виду имеются данные лишь для Японии (подвид *P. chinensis antennalis* - Morimoto, 1954; Mijano, 1980; Suzuki, 1984 и др.), а по третьему - только единичные сообщения (Cervo, Turillazzi, 1985). В нашей стране биология последних двух видов до сих пор практически не исследована.

Нами получены первые результаты сравнительных исследований перечисленных трех видов полистов в условиях г.Херсона (Нижнее Приднепровье, УССР). Работа выполнялась с мая по сентябрь 1990 г. Было зарегистрировано 80 гнезд *P. gallicus*, 86 - *P. nympha* и 28 - *P. chinensis*. Первые два вида синантропны и поселяются в различных постройках человека - обычно на чердаках, под кровлями сараев и гаражей, внутри металлических труб и других полых конструкций. При этом разные типы укрытий используются не в равной степени. На чердаках гнездятся оба вида, но преобладает *P. nympha* (68,5% гнезд); в трубах же поселяется почти исключительно *P. gallicus* (95,1% гнезд); всего 3 колонии *P. nympha*, заложенные в трубах, погибли, не достигнув зрелости. Таким образом, *P. nympha* проявляет большую избирательность в отношении мест гнездования. *P. chinensis*, по-видимому, не использует укрытий, т.к. все гнезда этого вида были обнаружены на открытых степных участках и прикреплялись к сухим стеблям трав.

На чердаках оси размещают свои постройки неравномерно, предпочитая незатененные скаты крыш южной или юго-восточной экспозиции. Гнезда всегда располагаются вблизи каких-либо небольших отверстий, щелей, которые служат летками. Для обоих видов среднее расстояние до "летка" составляет $8,2 \pm 2,3$ см, что обеспечивает, вероятно, необходимую освещенность в сочетании с недосыгаемостью для птиц. В благоприятных для гнездования местах отмечалась высо-

кая плотность построек; минимальное расстояние между ними при закладке составляло 10-12 см.

Субстратом для прикрепления гнезд служит шифер, рубероид, кровельное железо, дерево. Постройки *P. gallicus* и *P. niphra* очень сходны. Сот всегда параллелен субстрату и располагается чаще горизонтально (отверстиями ячеек вниз) или наклонно, реже вертикально. Форма его зависит от места расположения и размеров. Небольшие (до 50 ячеек) гнезда обычно округлые, со стебельком в центре тыльной стороны сота. При дальнейшем росте такую форму могут сохранить только горизонтально расположенные гнезда. Наклонные и вертикальные растут вниз быстрее, чем вверх и в стороны, приобретая овальную форму; стебелек при этом смещается к верхнему краю. Гнезда с числом ячеек более 90 имеют вторичные стебельки. Ось ячейки в вертикальных и наклонных гнездах располагается наклонно по отношению к плоскости сота; в горизонтальных — перпендикулярно.

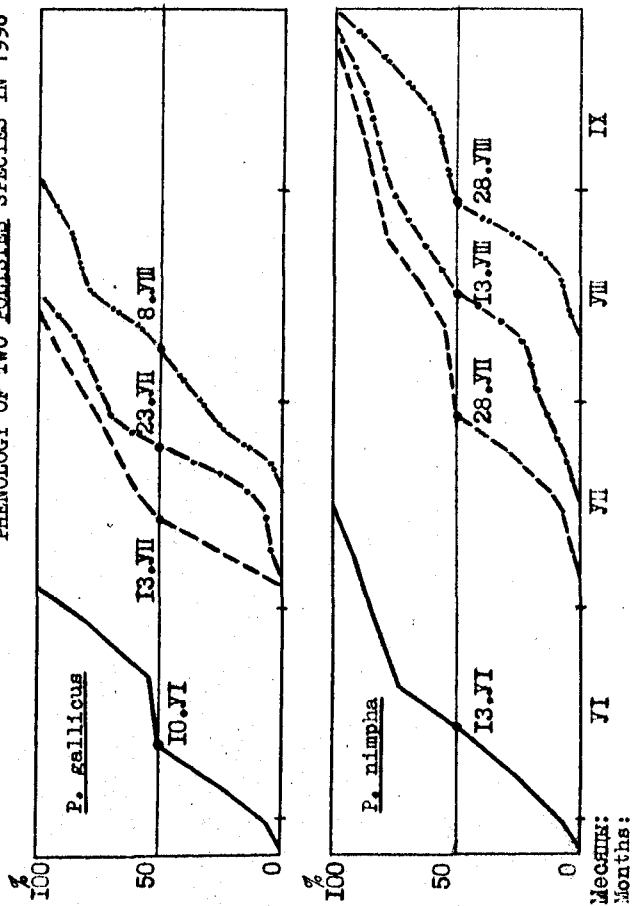
Несколько иначе, чем у *P. gallicus* и *P. niphra* выглядит зрелое гнездо *P. chinensis*. Оно всегда имеет только один стебелек, расположенный у самого верхнего края сота; сам сот ориентирован не параллельно субстрату, а строго в вертикальной плоскости

В 1990 году было зарегистрировано 3 случая повторного использования прошлогоднего гнезда для *P. gallicus* и 4 для *P. niphra* (еще два гнезда *P. gallicus* и одно *P. niphra* были сооружены прямо на старых постройках, прикрепляясь к ним с помощью стебелька. Колонии ос в этих гнездах прошли нормальный цикл развития.

Отмечено также много других сходных черт в биологии *P. gallicus* и *P. niphra*. Так, обоим видам в равной мере присуща групповая закладка гнезд (67% и 71% от общего числа гнезд каждого вида соответственно имели нескольких основательниц, чаще двух). Максимальное число основательниц: 5 для *P. gallicus* и 6 — *P. niphra*. У *P. niphra* были зарегистрированы ранее известные у *P. gallicus* (Гречка, 1986) явления: изгнание подчиненных основательниц после выхода рабочих; раннее появление репродуктивных особей в числе первых имаго нового поколения; наличие в структуре колонии переходных самок и элитных рабочих; способность последних к самостоятельной закладке гнезд, но полная стерильность в присутствии царицы и др.

Проведено сравнительное исследование фенологии *P. gallicus* и *P. niphra* по методике, ранее использованной Е.О. Гречкой для

Рис. 1. ФЕНОЛОГИЯ ДВУХ ВИДОВ ПОЛЛИСТОВ В 1990 ГОДУ
 PHENOLOGY OF TWO POLLISTES SPECIES IN 1990



На оси ординат: % колоний, достигших определенной стадии развития
 Ordinates: % colonies, attaining certain stage of development

P. gallicus. В качестве основных этапов развития колонии были выделены моменты появления первых рабочих; самцов и репродуктивных самок; а также момент гибели расплода, свидетельствующий о распаде колонии. Как видно из рис. 1, выход первых рабочих у обоих видов происходил практически одновременно, однако появление репродуктивных особей и распад колоний у *P. nympha* наблюдался значительно позже, чем у *P. gallicus* (различия статистически достоверны). Отдельные колонии *P. nympha* продолжали существовать до конца сентября, то есть в течение трех недель после гибели последних колоний *P. gallicus*, расположенных рядом и развивавшихся в тех же условиях.

Таким образом, несмотря на сходство в биологии двух видов, между ними обнаруживается существенное различие в сроках развития и продолжительности сезонного цикла. В дальнейшем более детальный анализ этих различий, возможно, приблизит нас к пониманию механизмов регуляции сезонного развития у полистов.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Гречка Е.О. Регуляция сезонного развития и кастовой детерминации у ос-полистов. - В кн.: Чтения памяти Н.А.Холодковского. Доклады на тридцать восьмом ежегодном чтении 4-5 апреля 1985 г. - Л., Наука, 1986, с. 43-74.
- Cervo R., Turillazzi S. Associative foundation and nesting sites in *Polistes nympha*. - *Naturwissenschaften*, 1985, 72, N 1, p. 48-49.
- Deleurance E.PH. Sur le cycle biologique de *Polistes* (Hyménoptères, Vespidae). 6 C.r. Acad. Sci., 1948.
- Gervet J. Etude de l'efet de group sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus* (Hyménoptères, Vespidae). - *Insectes Sociaux*, 1962, vol. 9, N 3, p. 231-263.
- Mijano S. Number of offsprings and seasonal changes in their body weight in a paper wasp *Polistes chinensis antennalis Pérez* (Hymenoptera, Vespidae), with reference to male producting by workers. - *Res. Pop. Ecol.*, 1983, vol. 25, N 1, p. 198-209.

- Morimoto R. On the nest development of Polistes chinensis antennalis Perez. 1. (Studies on the social Hymenoptera of Japan. IV) - Sci. bull. Fac. agricul. Kyushu Univ., 1954, vol. 14, p. 511-522.
- Pardi L. Dominance order in Polistes wasps. - Physiol. Zool., 1948, vol. 21, p. 1-13.
- Suzuki T. Nest Reconstruction and offspring production in a Polistine Wasp, Polistes chinensis antennalis (Hymenoptera, Vespidae). - Kontyu, 1974, vol. 52, N 3, p. 370-377.
- Turillazzi S. Seasonal variations in the size and anatomy of Polistes gallicus L. (Hymenoptera, Vespidae). - Monit. Zool. Ital., 1980, vol. 14, N 1-2, p. 63-75.

COMPARATIVE STUDY OF ECOLOGY AND BEHAVIOUR OF POLISTINE WASPS IN
KHERSON REGION

H.O. Grechka, L.J. Rusina
KherSON Teacher Training Institute

The results of introductory comparative study on 3 Polistes species: P. gallicus, P. nimpha and P. chinensis are discussed. The nesting habits of the first and second species are similar both being synanthropic and occurring in different human constructions. However attics are preferred by P. nimpha and metallic constructions by P. gallicus. The third species nests only in open areas, attaching combs to the stems of dead grasses. Some features of nest architecture are also described.

For Polistes gallicus and P. nimpha there are phenological data on colony development in 1990. They show no marked interspecific differences in early stage chronology (including the dates of first worker emergence), but in Polistes gallicus males and gyne producing begins earlier and the post-emergent period is shorter than in P. nimpha. In both species there are about 70% of pleometrotic colonies, the diplometrotic ones being the most common. Subordinant foundress are always tolerated by queen until worker emergence. Nest reutilization, early male and gyne production, nest foundation by worker occurs in P. nimpha as well as in P. gallicus.

ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМИТОВ В МОСКОВСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

Д. П. Жужиков

В 1964 г. один из институты предложил университету хозяйственную работу по оценке стойкости материалов и изделий к повреждению термитами. С этого момента началось изучение термитов на кафедре энтомологии, где под руководством профессора Е.Х.Золотарева была создана группа сотрудников и студентов, которые начали знакомство с этой интересной, но тогда еще мало известной группой насекомых (58). В итоге целой серии экспедиций в различные районы страны был собран большой коллекционный материал, выявлены очаги наиболее массовых поселений термитов и получена довольно полная картина их распространения на территории СССР (21).

Тщательно обработав собранный материал Н.В.Беляева показала, что в Средней Азии и на юге Казахстана обитает 2 самостоятельных вида *Anacanthotermes* — большой закаспийский и туркестанский термиты, ареалы которых на значительной площади перекрываются. В местах совместного обитания в природе происходит естественное скрещивание между самцами *A. ahngerianus* Jacobs. и самками *A. turkestanicus* Jacobs. (но не наоборот!), в результате чего появляется гибридная форма *septentrionalis*, семья которой строят гнезда и ведут образ жизни как *A. ahngerianus*, но образуют крылатых особей только женского пола. Крылатые самцы в таких гнездах отсутствуют (12).

Очень узкую прибрежную полосу леса на Черноморском побережье Кавказа от Сочи до Сухуми занимает *Kaloterмес flavicoollis* Fabr. (41). Еще более локально — только в городе Владивостоке, обитает *Reticuliterмес speratus* Kolbe, очевидно, завезенный с товарами из Японии или Кореи. В природе он не встречается, вероятно, потому, что не выдерживает суровых зимних холодов.

Светобоязливый термит *R. lucifugus* Rossi занимает довольно широкий ареал по югу Украины, Закавказью и заходит в западный Копет-Даг (Кара-Кала). Отдельные популяции этого вида довольно существенно различаются между собой по ряду экологических особенностей. В связи с этим при почти полном отсутствии стойких морфологических признаков на видовом уровне у термитов этого рода в литературе постоянно дискутируется вопрос о статусе отдельных его представителей в Европе и Америке. То придают отдельным популяциям видовой ранг, то вновь их объединяют в один вид. Н.В.Беляевой и С.Г.Клочковым

проведен сравнительный анализ разных географических популяций не только по морфологическим признакам, но и по составу следовых феромонов и углеводов кутикулы. Наибольшие отклонения по многим параметрам имеются у термитов из Кара-Кала. Возможно, в дальнейшем они будут удостоены видового ранга, но пока этот вопрос открыт (88).

Два представителя высших термитов встречаются довольно редко. Оба они были переисследованы Н.В.Беляевой. Один из них был переопределен заново (I4), а другой вообще оказался новым для науки видом (II). Таким образом, очень немногочисленная фауна термитов нашей страны включает всего 7 видов. Хотя термиты считаются очень древней группой насекомых, эволюционные процессы протекают в ней очень интенсивно, и многие виды выглядят как совсем молодые или еще формирующиеся, что затрудняет их таксономию (55). Общая характеристика термитов дана в работах (51,55,63).

Практическую направленность имеют биологические испытания материалов. Мы разработали оригинальную методику натуральных испытаний с использованием большого закаспийского и туркестанского термитов, а также освоили и наладили лабораторные испытания на светобоязливом и желтошем термитах (46,68,155). В 1975 году эти методы были гостированы (32). За многие годы комплексную проверку прошли более 2 тыс. различных марок материалов. Её результаты обобщены в специальных справочниках и постоянно дополняются (25,26,42,44,50,56,59,62,80,85). В целях сокращения объема биологических испытаний была разработана и проведена классификация материалов, которая позволила в ряде случаев группировать их именно по стойкости к повреждению термитами (47,49,50).

Хотя технические проблемы несомненно важны, но мы прежде всего энтомологи и поэтому уже с самого начала стали знакомиться с термитами как специалисты. Детально была изучена внешняя морфология всех каст термитов. Эти исследования проведены как в целях таксономии (45,48), так и для познания тонкой структуры различных органов (83,107). Позже авторы углублялись в исследование вопросов систематики, физиологии, эмбрионального и постэмбрионального развития термитов. Так, детальное описание морфологии туркестанского термита создало основу для современного описания как новых видов, так и отряда в целом (4,10,15). Тщательное исследование структур сенсорного аппарата, начатое Т.С.Шулёповой (8,9,29,158), составило прочную основу для работ по хеморецепции и поведению термитов (1,

40,43,72,159-161). Не обойдено вниманием и зрение этих скрытно живущих насекомых (105,106). Эмбриологические описания О.А.Мельникова послужили трамплином для проведения широких сравнительно-морфологических обобщений и выводов, далеко выходящих за пределы энтомологии (117-119). Отдельный интерес представляет развитие каст термитов и его регуляция (64,69,108). Описание головной мускулатуры и челюстей термитов-жнецов стало основой биомеханических исследований Н.Н.Дубровина и Д.П.Жужикова и позволило рассчитать те предельные механические параметры материала, которые определяют его стойкость к повреждению термитами, да и другими насекомыми (33-38). Эти результаты позволили вывести из длительных биологических испытаний большой круг современных материалов и делать заключение о их стойкости непосредственно на основании их механических свойств.

Несомненный интерес представляет ксилофагия термитов (55). Она подверглась в нашей лаборатории комплексному и длительному изучению, которое было начато Н.М.Коровкиной с детального сравнительно-анатомического исследования кишечника (53,73-75,94-96). Специально на слюнных железах сконцентрировала свое внимание Т.К.Медникова (109). Конечно эти работы потом перешли на физиологический уровень (110-116). Как известно, термиты переваривают древесину с помощью многочисленных кишечных симбионтов (31). Комплекс работ, связанных с грибами, простейшими и бактериями, выполнен Э.А.Орловой, которая вскрыла тесные взаимосвязи между различными членами микробиоценоза в кишечнике термитов (71,76,120,122-125). К этим работам тесно примыкает изучение фуражировочного поведения термитов и выбор ими пищевого субстрата, в том числе и предпочитаемых древесных пород. Ведь некоторые тропические породы деревьев обладают природной устойчивостью. К сожалению, на территории нашей страны таковых не оказалось (2,5).

В жизни семьи термитов большое значение имеют химические сигналы - феромоны. Их разнообразие довольно велико. Особую известность приобрел следовой феромон, выделяемый стеральной железой. О ее морфологии и было начато исследование этого феромона, которое подкреплено экспериментами по поведению (138-151). С.Г.Клочкову не только впервые удалось выделить и идентифицировать следовые феромоны светобязливого и желтошеего термитов, но и проследить основные пути биосинтеза этих соединений (89-93). От изучения химической сигнализации К.С.Шатов и автор этих строк перешли к более полному

исследованию жизни семьи термитов-жнецов. Здесь открываются очень интересные аспекты биологии и эволюции термитов как общественных насекомых и в этом направлении видятся большие перспективы, особенно при использовании современных методов исследования (86,154,157).

Жизнь термитной семьи протекает в гнезде, строение которого специфично для вида и населено многими сожителями, среди которых встречаются облигатные термитофилы (27,28,39,127-137,162). В гнездах термитов-жнецов создается особый микроклимат (3,13,79), а несколько крупных и мелких гнезд могут составлять систему, населенную одной колонией (22,24). Изучение структуры таких семей и колоний термитов представляет большой интерес (64,78,82,152,153).

Борьба с термитами в населенных пунктах достаточно трудна. Заманчивым представляется уничтожение семьи, все особи которой связаны между собой трофаллаксисом, с помощью микробиологического метода. К этой проблеме не раз подступали наши сотрудники (30,77,98,102,121), однако особых практических успехов достичь пока не удалось, поскольку защитная система термитной семьи очень разнообразна и до конца еще не изучена (70,81). Комплекс работ, проведенных Л.И. Литиновой, показал, что семья термитов весьма надежно защищена от всевозможных инфекций (99,103,104). На современном этапе наиболее надежно можно защитить постройки и различные материалы конструктивными изменениями и химическими обработками (6,7,57,61,84). И здесь наиболее важным мы считаем не просто испытания различных химических средств против термитов, хотя и это нужно, а решение принципиальных вопросов по подбору и составлению действующих рецептов (16,17,19,20,23).

Конечно, интересы лаборатории биоповреждений не ограничиваются только термитами. По мере сил и возможностей энтомологи изучают и других насекомых - вредителей материалов (54,65-67). Была предпринята попытка рассмотрения процессов взаимодействия организмов и материалов с позиций нового научного направления - гиллобиологии (52,56). Но во всех этих работах термиты занимают центральное место.

За четверть века кафедра энтомологии Московского университета подготовила целый ряд специалистов по термитам. Ими защищена одна докторская (60) и 7 кандидатских диссертаций, посвященных различным сторонам биологии этих удивительных насекомых (18,87,97,113,126,156,163); опубликованы 3 книги и более 160 статей. И сейчас наши сотрудники продолжают трудиться, каждый в своей области с тем,

чтобы в конечном итоге продвинуть дальше наши знания о термитах как общественных насекомых и опасных вредителях.

Литература

1. Аксютова Л.Н., Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х. Восприятие вкуса светобоязливым термитом (*Reticulitermes lucifugus* Rossi). - Вестн. Моск. ун-та, Биол., почвовед., 1969, № 4, с.105-106.
2. Аксютова Л.Н., Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х. Поедание древесины разных пород светобоязливым термитом *Reticulitermes lucifugus* Rossi. - Вестн. Моск. ун-та, Биол., почвовед., 1970, № 4, с.10-15.
3. Артемьев М.М. Экология большого закаспийского термита (*Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs.). - Тез. докл. II Всес. совещ. по термитам СССР. Ашхабад, 1966, с.9-10.
4. Артемьев М.М. Морфология и развитие большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. (Isoptera, Hodotermitidae). - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с.42-68.
5. Артемьев М.М., Жужиков Д.П. Сбор корма и питание большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. (Isoptera, Hodotermitidae). - Там же, с.74-78.
6. Беленков Д.А., Беляева Н.В., Воронина Е.В., Сазонова Н.В. Устойчивость древесины, пропитанной промывными водами серноокислотного производства, к повреждению термитами. - В кн.: Химические средства защиты от биокоррозии. - Уфа, 1980, с.226-228.
7. Беленков Д.А., Воронина Е.В., Беляева Н.В., Жужиков Д.П. Препарат "Урал Р-Ш" - эффективное средство защиты древесины от термитов. - В кн.: Защита материалов и техники от повреждений, причиняемых насекомыми и грызунами. - М., 1984, с.57-61.
8. Белоусова Т.А., Игонин Е.Л., Клочков С.Г., Сенченков Е.П., Первухин Г.Я. Исследование структурной организации антенн желтошеего термита. - В кн.: II Всес. совещ. по хим. коммуникации животных, Москва, 1983, - М., 1983, с.28-29.
9. Белоусова Т.А., Игонин Е.Л., Клочков С.Г., Сенченков Е.П., Первухин Г.Я. Электронно-микроскопическое исследование строения антенн желтошеего термита (*Kaloterмес flavicollis* Fabr.). - В кн.: Хим. коммуникация животных. Теория и практика. - М., 1986, с.20-24.
10. Беляева Н.В. Морфология туркестанского термита *Anacanthotermes turkestanicus* Jacobs. (Hodotermitidae). - Тр. энтомол. сектора проблем. н.-и. лаб. по разработке методов борьбы с биол. по-

врежд. материалов биол.-почв. фак. Моск. ун-та, 1972, вып. 2, с. 5-34. х)

11. Беляева Н.В. О видовой принадлежности термитов рода *Amitermes* из Туркмении: *Amitermes rhizophagus* sp.n. (Isoptera: Termitidae). - Тр... (см. IO), 1974, вып. 5, с. 62-73.
12. Беляева Н.В. Естественная гибридизация и экспериментальное скрещивание термитов рода *Anacanthotermes* Jacobs. - Там же, с. 74-83.
13. (Беляева Н.В.) Beljaeva N.V. Les particularités écologiques des termites nuisibles de l'URSS. - Мем. zool., 1978, N 29, s. 3-6.
14. Беляева Н.В. Переописание *Microcerotermes turkmenicus* Lappova (Isoptera, Termitidae). - Тр... (см. IO), 1979, вып. 9, с. 36-46.
15. Беляева Н.В. Отряд Termitidae. Термиты. - В кн.: Историческое развитие класса насекомых. - М., Наука, 1980, с. 145-148.
16. Беляева Н.В. Токсическое и антифидантное действие на термитов пропитанной солями древесины. - В кн.: Химические средства защиты от биокоррозии. - Уфа, 1980, с. 220-222.
17. Беляева Н.В. Принципы подбора защищающих древесину водорастворимых антисептиков. - В кн.: Защита материалов и техники от повреждений, причиняемых насекомыми и грызунами. - М., 1984, с. 54-57.
18. Беляева Н.В. Биологические основы защиты древесных материалов от повреждения термитами. - Автореф. дисс. канд. биол. наук. - М., 1985.
19. Беляева Н.Н., Бутовский Р.О., Жужиков Д.П. Особенности воздействия минеральных антисептиков на термитов. - Вестн. Моск. ун-та, Биол., 1984, № 4, с. 39-47.
20. Беляева Н.В., Бутовский Р.О., Жужиков Д.П. Воздействие смесей минеральных антисептиков на термитов. - Вестн. Моск. ун-та, Биол., 1986, № 2, с. 33-38.
21. Беляева Н.В., Жужиков Д.П. Материалы по фауне и распространению термитов СССР. - Тр... (см. IO), 1974, вып. 5, с. 7-61.
22. (Беляева Н.В., Жужиков Д.П.) Beljaeva N.V., Zhuzhikov D.P. Colonial settlements of the termite *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae). - Proc. 8-th Internat. Congr. IUSSI, Wageningen, 1977, p. 181-182.

х) Далее - Тр... (см. IO).

23. Беляева Н.В., Жужиков Д.П. Пути повышения эффективности химических средств защиты материалов от термитов. - В кн.: Биоповреждения и защита материалов биоцидами. - М., 1988, с. 27-36.
24. Беляева Н.В., Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х. Взаимосвязи между гнездами большого закаспийского термита. - Вестн. Моск. ун-та, Биол., почвовед., 1969, № 6, с. 19-25.
25. Борисова Н.Н., Ребизова В.Г., Жужиков Д.П., Козенкова А.С. Устойчивость различных типов резин к повреждению термитами. - Каучук и резина, 1976, № 12, с. 29.
26. (Борисова Н.Н., Ребизова В.Г., Жужиков Д.П., Козенкова А.С.) Borisova N.N., Rebizova V.G., Zhuzhikov D.P., Kosenkova A.S. Resistance of vulcanisates of different types of rubbers to termite damage. - Internat. polymer sci. and technol., 1976, vol.4, N 4, p. 72-73.
27. Буланова-Захваткина Е.М. Новые орибатидные клещи (Oribatei, Mxomnata) из термитников в Средней Азии. - Энтомол. обозрение, 1978, т.57, № 4, с. 918-922.
28. Буланова-Захваткина Е.М. Находка *Mixasarus zhuzhikovi* sp.nov. (Oribatei, Mxomnata) в термитниках. - Научн. докл. Высш. школы, Биол. науки, 1979, № 9, с.29-32.
29. Буракова О.В., Белоусова Т.А. Внешняя морфология и распределение на антеннах светобоязливового термита различных типов сенсилл, изученных с помощью методов электронной микроскопии. - Реф. 4 Всес. симп. по хеморецепции насекомых. - Вильнюс, 1988, с.12.
30. Выпяч А.Н., Воронкина Г.В., Егоров Н.С., Жарикова Г.Г., Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х., Маркелова С.И., Орлова Э.А. Возможность использования некоторых микроорганизмов в борьбе с термитами. - Тр... (см.10), 1972, вып.2, с. 193-201.
31. Гелтнер В.А., Чибисова О.И. Фауна жгутиконосцев кишечника термитов *Anacanthotermes turkestanicus* Jacobs., *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs., *Microcerotermes* sp. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с. 89-98.
32. ГОСТ 9.058 - 75. Единая система защиты от коррозии и старения. Материалы полимерные, древесина, ткани, бумага, картон. Методы испытаний на устойчивость к повреждению термитами. - М., 1976.
33. Денисов А.П., Жужиков Д.П. Мускулатура головы *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. и возможность повреждения термитами твердых материалов. - Тр... (см.10), 1972, вып.2, с.63-75.
34. Дубровин Н.Н. Мандибулярные усилия и динамика грызущей актив-

- ности термитов (*Insecta, Isoptera*) фауны СССР. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., Наука, 1983, с. 35-42.
35. Дубровин Н.Н., Жужиков Д.П. Динамические характеристики мандибул большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs.- Тр... (см.10), 1979, вып. 9, с. 128-142.
36. Дубровин Н.Н., Жужиков Д.П. Мандибулы большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. как режущий инструмент. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., Наука, 1983, с. 18-35.
37. Дубровин Н.Н., Жужиков Д.П. Микротвердость и термитостойкость материалов. - В кн.: Защита материалов и техники от повреждений, причиняемых насекомыми и грызунами. - М., 1984, с.15-19.
38. Дубровин Н.Н., Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х. Биомеханические основы анализа повреждаемости материалов насекомыми. - I Всес. конф. по биоповреждениям. Тез. докл. - М., 1978, с. 160-162.
39. Дубровин Н.Н., Шатов К.С. Этологические адаптации личинок мух *Villeneuveiella* к сожительству с термитами. - Поведение животного в сообществах. Материалы 3 Всес. конф. по поведению животных. Т. 2. - М., 1983, с. 195-196.
40. Елизаров Д.А., Синицына Е.Е. Хеморецепция большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с. 79-88.
41. Яров А.А. Желтошей термит (*Kaloterme flavicollis* Fabr.) на Черноморском побережье Кавказа. - Там же, с. 134-136.
42. Животные - вредители материалов и изделий на территории СССР (Справочник) под ред. Е.Х.Золотарева и Н.П.Наумова. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1970.
43. Жужиков Д.П. Ориентация светобоязливого термита *Reticulitermes lucifugus* Rossi по запаху. - Научн. докл. Высш. школы, Биол. науки, 1969, № 5, с. 34-39.
44. Жужиков Д.П. Устойчивость материалов к повреждению термитами. - Всес. симп. "Теоретические проблемы биологического повреждения материалов". - М., 1971, с. 54-56.
45. Жужиков Д.П. О строении крыльев термитов рода *Anacanthotermes* Jacobs. - Тр... (см.10), 1972, вып. 2, с. 35-45.
46. Жужиков Д.П. Биологические испытания материалов на устойчивость к повреждению термитами. - Там же, с. 202-213.

47. Жутиков Д.П. Классификация материалов и изделий для оценки их стойкости к зооповреждениям в воздушной среде. - 2-й симп. по биол. поврежд. и обрастаниям материалов, изделий и сооружений. Автореф. докл. - М., 1972, с. 127-129.
48. Жутиков Д.П. Показатель связи и его применение для оценки морфологического сходства солдат термитов *Anacanthotermes* фауны СССР. - Тр... (см.10), 1974, вып.5, с. 84-102.
49. Жутиков Д.П. Классификация материалов и изделий для оценки их стойкости к повреждению термитами. - Там же, с. 181-200.
50. Жутиков Д.П. Справочник по устойчивости материалов и изделий к повреждению термитами. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1976.
51. Жутиков Д.П. Отряд Термиты. - В кн.: Руководство к большому практикуму по энтомологии. Ч.1. Систематика насекомых. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1978, с. 41-44.
52. Жутиков Д.П. Гилобиология - новая отрасль технической биологии. - I Всес. конф. по биоповрежд. Тез. докл. - М., 1978, с. 157-159.
53. Жутиков Д.П. Весовые методы. Определение коэффициента усвоения пищи. - В кн.: Руководство к большому практикуму по энтомологии. Ч.2. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1979, с. 7-12.
54. Жутиков Д.П. Насекомые - разрушители материалов. - В кн.: Проблемы защиты материалов от биоповреждений. - М., Знание, 1979, с. 18-33.
55. Жутиков Д.П. Термиты СССР. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1979.
56. Жутиков Д.П. Лекции по гилобиологии. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1980.
57. Жутиков Д.П. Химическая защита материалов и изделий. - В кн.: Химические средства защиты от биокоррозии. - Уфа, 1980, с. 213-216.
58. Жутиков Д.П. Итоги и перспективы энтомологических исследований в области защиты материалов и изделий. - В кн.: Материалы пленума научного совета АН СССР по биоповреждениям. - Полтава, 1980, с. 69-73.
59. Жутиков Д.П. Устойчивость материалов и изделий к повреждению насекомыми. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., Наука, 1983, с. 7-18.
60. Жутиков Д.П. Принципы гилобиологии и их развитие на примере термитов. - Автореф. дисс. докт. биол. наук. - М., 1983.

61. Жужиков Д.П. Защита деревянных конструкций от повреждений термитами. - В кн.: Биоповреждения в строительстве. - М., Стройиздат, 1984, с. 106-112.
62. Жужиков Д.П. Пищевые и непищевые повреждения материалов термитами. - В кн.: Защита материалов и техники от повреждений, причиняемых насекомыми и грызунами, - М., 1984, с. 8-15.
63. Жужиков Д.П. Термиты. - Большая медицинская энциклопедия, т. 25, - М., 1985.
64. Жужиков Д.П. Особенности структуры и регуляции развития в семье термитов. - Докл. на 38 ежегодн. чтении памяти Н.А.Холодковского, 1985. - Л., 1986, с. 74-105.
65. Жужиков Д.П. Насекомые - технические вредители. - В кн.: Итоги науки и техники, сер. энтомология, т.7, - М., 1987, с. 145-245.
66. Жужиков Д.П., Жантиев Р.Д. Экология насекомых. - В кн.: Ильичев В.Д., Бочаров Б.В., Горленко М.В. Экологические основы защиты от биоповреждений. - М., Наука, 1985, с. 47-63.
- Жужиков Д.П., Жантиев Р.Д. Насекомые - вредители изделий и материалов. - В кн.: Биоповреждения. Учебное пособие. - М., Высш. школа, 1987, с. 88-138.
68. Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х. Методы испытаний синтетических материалов на устойчивость к повреждению термитами. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с.185-190.
69. Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х., Медникова Т.К. Постэмбриональное развитие большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. - Тр... (см.10), 1972, вып. 2, с. 46-62.
70. Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х., Орлова Г.Г. Факторы иммунитета термитов. - Там же, с. 186-192.
71. Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х., Орлова Э.А. Целлюлозолитические бактерии в кишечнике термитов. - Научн. докл. Высш. школы, Биол. науки, 1971, № 5, с. 96-99.
72. Жужиков Д.П., Золотарев Е.Х., Перегуда Т.А. Различение вкусовых качеств термитами *Reticulitermes lucifugus* Rossi. - Тр... (см.10), 1972, вып.2, с. 109-116.
73. Жужиков Д.П., Коровкина Н.М. К вопросу о питании термитов черноморского побережья СССР. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с. 137-141.
74. Жужиков Д.П., Коровкина Н.М. Строение провентрикулуса термитов. - Тр... (см.10), 1972, вып.2, с. 134-143.

75. Жутиков Д.П., Коровкина Н.М. Особенности пищеварения термитов. - Там же, с. 144-156.
76. (Жутиков Д.П., Морозова Э.А.) Zhuzhikov D.P., Morozova E.A. Hindgut microbiocenosis in lower termites. - Proc. 8-th Internat. Congr. IUSI, Wageningen, 1977, p. 101-103.
77. Жутиков Д.П., Морозова Э.А., Ткаченко А.Н. Опыт применения бактериальных препаратов для уничтожения термитов. - I Всес. конф. по биоповрежд. Тез. докл. - М., Наука, 1978, с. 168-170.
78. Жутиков Д.П., Муравицкий О.С., Шатов К.С. Структура семьи большого закаспийского термита. - 2-я Всес. конф. по биоповрежд. Тез. докл., Ч.2, - Горький, 1981, с. 172-173.
79. Жутиков Д.П., Ниязова М.В., Судницын И.И. Потребление термитами *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson и *Reticulitermes lucifugus* Rossi почвенной влаги. - Тр... (см.10), 1974, вып.5, с. 110-120.
80. Жутиков Д.П., Рудакова А.К. Термитоустойчивость синтетических материалов. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с. 191-200.
81. Жутиков Д.П., Ульченко В.М. Лизоцим термитов. - Тр... (см.10), 1972, вып.2, с. 179-185.
82. Жутиков Д.П., Шатов К.С. Структура семьи большого закаспийского термита. - В кн.: Поведение насекомых. - М., Наука, 1984, с.26-43.
83. Жутиков Д.П., Эльнаггар М.З. Строение надплоточного ганглия (мозга) большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Тр... (см.10), 1979, вып.9, с. 5-15.
84. Жутиков Д.П., Якоби В.Э. Защита от повреждений насекомыми и птицами, гл. 51. - В кн.: Защита от коррозии, старения и биоповреждений машин, оборудования и сооружений. Справочник, т.2, под ред. А.А.Герасименко. - М., Машиностроение, 1987, с. 550-558.
85. Золотарев Е.Х., Жутиков Д.П. Термитоустойчивость некоторых материалов и покрытий по результатам лабораторных и полевых испытаний (1964-1966 гг.). - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с. 201-203.
86. Карнаухов В.Н., Татарюнас А.В., Шатов К.С. Фотодекомпозиционный эффект - отличительная черта липофусциновых гранул от лизосом. - В кн.: Структура и функции лизосом. - М., Наука, 1986, с. 67.
87. Клочков С.Г. Следовые феромоны термитов. - Автореф. дис. канд. биол. наук, М., 1989.
88. Клочков С.Г., Беляева Н.В., Жутиков Д.П. Популяционная изменчи-

- вость следового феромона светобоязливоего термита. - Реф. 4 Всес. симп. по хеморецепции насекомых. - Вильнюс, 1988, с. 24.
89. Клочков С.Г., Пушин А.Н., Дубровская Е.С., Васин Ю.А. Выделение и идентификация следового аттрактанта для термита *Reticulitermes lucifugus* Rossi из растения *Zephyrus* sp. - Там же, с. 33.
90. Клочков С.Г., Пушин А.Н., Ткаченко С.Е. Идентификация и исследование механизма биосинтеза следового феромона желтошеего термита. - Там же, с. 39.
91. Клочков С.Г., Шатов К.С., Жужиков Д.П., Первухин Г.Я. Специфичность и возможные пути биосинтеза следовых феромонов термитов. - II Всес. совещ. по хим. коммуникации животных. - М., 1983, с. 57.
92. Клочков С.Г., Шатов К.С., Жужиков Д.П., Первухин Г.Я. Специфичность следовых феромонов термитов. - В кн.: Химическая коммуникация животных. Теория и практика. - М., 1986, с. 88-94.
93. Клочков С.Г., Шатов К.С., Первухин Г.Я. Выделение и хроматографический анализ следового феромона желтошеего термита. - В кн.: Хроматография в биологии и медицине. - Тез. докл. I Всес. конф. - М., 1983, с. 56-57.
94. Коровкина Н.М. Концентрация водородных ионов в кишечнике термитов. - Вестн. Моск. ун-та, Биол., почвовед., 1968, № 5, с. 24-28.
95. (Коровкина) Kоровкина N.M. pH of termite intestine. - Тр. XII Междунар. энтомол. конгр., Москва, 1968. - Л., Наука, 1971, т. I, с. 402-403.
96. Коровкина Н.М. Сравнительная анатомия кишечника и питание термитов СССР. Тр... (см. 10), 1972, вып. 2, с. 117-133.
97. Коровкина Н.М. Питание и пищеварение термитов. - Автореф. дисс. канд. биол. наук, - М., 1973.
98. Лютикова Л.И. Восприимчивость термитов трех видов к энтомопатогенному грибу *Beauveria bassiana*. - В кн.: Защита материалов и техники от повреждений, причиняемых насекомыми и грызунами. - М., 1984, с. 39-42.
99. Лютикова Л.И. Фунгистазис в гнезде большого закаспийского термита. - Пробл. почв. зоологии. Материалы докл. IX Всес. совещ. - Тбилиси, 1987, с. 172-173.
100. Лютикова Л.И. Проблемы борьбы с термитами с помощью энтомопатогенных грибов. - 3 Всес. конф. по биоповрежд., Тез. докл., Донецк. - М., 1987, с. 335-336.
101. Лютикова Л.И., Кононова Э.В. Результаты испытаний боверина на

- термитах. - В кн.: Производство и применение грибных энтомопатогенных препаратов. - М., 1985, с. 55-59.
102. Лютикова Л.И., Морозова Э.А. О применении бактериальных препаратов на основе *Bacillus thuringiensis* для борьбы с термитами *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Тр... (см. 10), 1979, вып 9, с. 143-150.
103. Лютикова Л.И., Морозова Э.А. Реакция термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson на запах и вкус бактериальных препаратов - 2 Всес. конф. по биоповреждениям. Тез. докл., - Горький, 1981, с. 174-175.
104. Лютикова Л.И., Морозова Э.А. Репеллентность микробиологических препаратов для большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., Наука, 1983, с. 110-115
105. Мазохин-Поршняков Г.А., Вишневская Т.М., Голубцов К.В., Бочаров О.И. Зрение большого закаспийского термита - *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. (Insecta, Isoptera) по данным электрофизиологических опытов- Зоол. журн., 1967, т. 46, № II, с. 1668-1675.
106. Мазохин-Поршняков Г.А., Вишневская Т.М., Голубцов К.В., Бочаров О.И. Электрофизиологическое изучение зрения большого закаспийского термита. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с. 104-115.
107. Медникова Т.К. Анальная железа рабочих и солдат большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae). - Тр... (см. 10), 1974, вып. 5, с. 103-109.
108. (Медникова Т.К.) Mednikova T.K. Caste differentiation in the termite *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae). - Proc. 8-th Internat. Congr. IUSSI, Wageningen, 1977, p. 118-120.
109. Медникова Т.К. Слонные железы большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Тр... (см. 10), 1979, вып. 9, с. 19-35.
110. Медникова Т.К. Карбогидразы слонных желез и кишечника термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson разных каст. - В кн.: Защита материалов и техники от повреждений, причиняемых насекомыми и грызунами. - М., 1984, с. 19-22.
111. Медникова Т.К. Ксиланаза в слонных железах и кишечнике термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae).

- tidae). - Вестн. Моск. ун-та, Биол., 1984, № 3, с. 13-15.
- II2. Медникова Т.К. Роль слюнных желез в жизнедеятельности большого закаспийского термита. - 3 Всес. конф. по биоповреждениям, Донецк. - М., 1987, с. 322-323.
- II3. Медникова Т.К. Структура и функции слюнных желез термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. в связи с кастовой дифференциацией. - Автореф. дисс. канд. биол. наук. - М., 1987.
- II4. Медникова Т.К. Роль резервуаров слюнных желез в водном обмене термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Научн. докл. Высш. школы, Биол. науки, 1988, № 6, с. 32-38.
- II5. Медникова Т.К., Тиунова Н.А. Активность лизоцима и I-3- β -глюконазы в слюнных железах и кишечнике у разных каст термита *Anacanthotermes ahngerianus*. - Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1984, т.20, № 2, с. 145-150.
- II6. Медникова Т.К., Тиунова Н.А. Целлюлазы в слюнных железах и кишечнике термита *Anacanthotermes ahngerianus*. - Там же, 1984, т.20, № 4, с. 356-361.
- II7. Мельников О.А. Эмбриогенез *Anacanthotermes ahngerianus* (Isoptera, Hodotermitidae), ларвальная сегментация и природа лабрума. - Зоол. журн., 1970, т.49, № 6, с. 838-854.
- II8. Мельников О.А. О первичной гетеронии сегментов тела *Articulata*. - Журн. общей биол., 1971, т.32, № 5, с. 597-612.
- II9. (Мельников О.А., Расницын А.П.) Melnikov O.A., Rasnitsyn A.P. Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes; Das Acron. - Beitr. Entomol., 1984, B. 34, N 1, S. 3-90.
- I20. Морозова Э.А. Влияние грибной деструкции древесины на развитие термитов. - Тр... (см. I0), 1979, № 9, с. 47-60.
- I21. Морозова Э.А., Лютикова Л.И. Восприимчивость термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. к энтомопатогенным препаратам на основе *Bacillus thuringiensis*. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., Наука, 1983, с. 116-120.
- I22. Орлова Э.А. Состав и значение симбионтов кишечника у термита *Reticulitermes lucifugus* Rossi. - Тр... (см. I0), 1972, вып. 2, с. 157-166.
- I23. Орлова Э.А. Микрофлора кишечника термитов. - Там же, с. 167-178.
- I24. Орлова Э.А. Целлюлолитические ферменты в кишечнике терми-

- тов. - Там же, 1974, вып. 5, с. 150-164.
125. Орлова Э.А. Влияние состава кишечных симбионтов на интенсивность питания и продолжительность жизни термитов рода *Reticulitermes*. - Там же, с. 165-180.
126. Орлова Э.А. Роль микроорганизмов в физиологии пищеварительных процессов у термитов. - Автореф. дисс. канд. биол. наук, - М., 1976.
127. Петрова-Никитина А.Д. О взаимоотношениях клещей *Acotyledon absoloni* Sams. (Acaridae) и термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. - В кн.: Проблемы почвенной зоологии. - Минск, 1978, с. 181-182.
128. Петрова-Никитина А.Д. Структура акарофауны гнезд *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson в юго-западной Туркмении (Acarina: Isoptera). - Тез. докл. 9 Междунар. коллокви по почвенной зоологии, - Вильнюс, 1985, с. 209.
129. (Петрова-Никитина А.Д.) *Petrova-Nikitina A.D. Acarofauna structure of the Anacanthotermes ahngerianus Jacobs. nests in Southwestern Turkmenia (Acarina: Isoptera)*. - Soil fauna and soil fertilites. Proc. 9-th Internat. Coll. Soil Zoology. -M, p. 575-578.
130. Петрова-Никитина А.Д. Массовое разведение клещей *Acotyledon absoloni* Samsh. для научных и учебных целей (Acariformes, Acaridae). - Тез. докл. II Всес. конф. по промышл. разведению насекомых. - М., Изд-во Моск. ун-та, с. 20-21.
131. Петрова А.Д., Желтикова Т.М. Особенности акарофауны гнезд большого закаспийского термита. - В кн.: Проблемы почвенной зоологии, - Ашхабад, 1984, с. 45-46.
132. Петрова-Никитина А.Д., Желтикова Т.М. Роль различных каст термитов в расселении клещей *Acotyledon absoloni* Samsh. - Тез. докл. 5 Всес. акарологич. совещ. - Фрунзе, 1985, с. 227-229.
133. Петрова А.Д., Жужиков Д.П., Шаханова Е.М. Особенности размножения клещей *Acotyledon absoloni* Samsh. (Acariformes, Acaridae). - Тр... (см.10), 1979, вып. 5, с. 115-121.
134. Петрова А.Д., Иоффе И.Д., Сивоклокова Н.Ю. Влияние аналога квинильного гормона насекомых альтозара на клещей *Acotyledon absoloni* Sams. (Acariformes, Acaridae). - Тр... (см.10), 1979, вып. 9, с. 122-127.
135. Петрова А.Д., Сизова Т.П., Мирчинк Т.Г., Покровская И.В. Изучение пищевой специализации *Acotyledon absoloni* (Acariformes, Acari-

- дае) в связи с его массовым размножением в лабораторных культурах термитов. - Зоол. журн., т.58, № 8, с. II4I-II47.
- I36. Петрова А.Д., Сизова Т.П., Мирчинк Т.Г., Покровская И.В. Почвенные грибы из гнезд большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. в западной Туркмении (Isoptera: Hodotermitidae). - Микология и фитопатология, 1980, т.14, № I, с.13-20.
- I37. Петрова А.Д., Шаханова Е.М. Клещи *Acotyledon absoloni* Sams. (Acariformes, Acaridae) из гнезд большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae). - Тр...(см.10), 1979, вып.5, с. 97-II4.
- I38. Солдатова Т.А. Стерральная железа большого закаспийского термита - источник следового феромона и вещества, определяющего запах семьи. - Тр...(см.10), 1972, вып.2, с. 76-80.
- I39. Федосеева Е.Б., Шатов К.С. О возможности применения люминесцентных красителей в групповом мечении муравьев и термитов. - Пробл. соврем. биол., Тр. 18 научн. конф. молодых ученых биол. фак. Моск. ун-та, М., 1987, Ч.3, с. 69-73. (Рукопись, деп. в ВИНТИ I4.09.87, № 6654-B87).
- I40. Шатов К.С. Экспериментальное изучение следовой реакции большого закаспийского термита - *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Тр...(см.10), 1974, вып.5, с.12I-I33.
- I4I. Шатов К.С. Функции стеральной железы у представителей разных каст большого закаспийского термита - *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Там же, с. 134-I40.
- I42. Шатов К.С. Реакция большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. (Isoptera, Hodotermitidae) на биологически активные вещества. - В кн.: Проблемы экологии и морфологии животных. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1976, с. 50-52.
- I43. (Шатов К.С.) Shatov K.S. Chemical signals in the termite *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae). Proc. 8-th Internat. Congr. IUSSI, Wageningen, 1977, p. 50-51.
- I44. Шатов К.С. Газожидкостная хроматография феромонов насекомых. - В кн.: Руководство к большому практикуму по энтомологии. - М., Изд-во Моск. ун-та, 1979, с. 37-40.
- I45. Шатов К.С. Полевые испытания приманок на привлекательность для большого закаспийского термита. - 10-я конф. молодых ученых биол. фак. Моск. ун-та, 1979, с. II6-II8. (Рукопись деп. в ВИНТИ 5.10.79, № 3506-79).

146. Шатов К.С. Поведение и ориентация большого закаспийского термита. - Тр... (см.10), 1979, с.61-73.
147. Шатов К.С. Химическая сигнализация у большого закаспийского термита. - Тез. докл. I Всес. совещ. по хим. коммуникации животных. - М., 1979, с. 36-37.
148. Шатов К.С. Вещества, определяющие следовую реакцию, и возможность их использования в приманках для термитов. - В кн.: Химические средства защиты от биокоррозии. - Уфа, 1980, с. 223-225.
149. Шатов К.С. Видоспецифичность следовых феромонов. - В кн.: Хемотропия насекомых. - Вильнюс, 1980, № 5, с. 113-121.
150. Шатов К.С. Устройство для отлова термитов. - Авторское свидетельство № 954084. М.кл. А 01 М 5/20, опубл. 30.08.82.
151. Шатов К.С. Метод отлова почвообитающих термитов. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., 1983, с. 45-59.
152. Шатов К.С. Полиэтизм рабочих большого закаспийского термита. - В кн.: Поведение животного в сообществах. Тез. докл. 3 Всес. конф. по поведению животных. - М., Наука, 1983, т.2, с.152-153.
153. Шатов К.С. Семья термитов-жнецов. - Природа, 1987, № 8, с. 50 - 52.
154. (Шатов К.С.) Shatov K.S. Accumulation of age pigment in large transcaucasian termites Anacanthotermes ahngerianus Jacobson (Isoptera, Hodotermitidae). - "Lipofuscin - 1987; State of the Art", Internat. Symp., Debrecen, Hungary, 1987, p. 52.
155. Шатов К.С. Стандартизация термитов для лабораторных испытаний. - 3 Всес. конф. по биоповреждениям, Донецк. - М., 1987, с. 324-325.
156. Шатов К.С. Структура семьи и химическая сигнализация большого закаспийского термита. - Автореф. дисс. канд. биол. наук, - М., 1988.
157. Шатов К.С., Овчинников И.В., Жужиков Д.П. Липофусцин у термита Anacanthotermes ahngerianus. - Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1988, т.24, № 2, с. 165-170.
158. Шулепова Т.С. Некоторые типы сенсилл у рабочих большого закаспийского термита Anacanthotermes ahngerianus Jacobs. - Тр... (см.10), 1972, вып.2, с. 81-108.
159. Шулепова Т.С. Функциональная характеристика контактных орга-

нов чувств у рабочих особей большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Там же, 1974, вып. 5, с. 141-149.

160. Шулепова Т.С. Специализация вкусовых хеморецепторов термита *Kaloterмес flavicollis* Fabr. - Там же, 1979, вып. 9, с. 74-83.
161. Шулепова Т.С. Соотношение электрофизиологических ответов органов чувств и поведенческих реакций большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson. - Там же, с. 84-90.
162. Щербак Г.И., Петрова А.Д. Новые виды клещей рода *Protogamasellus* (*Parasitiformes*, *Gamasina*) из термитников Туркмении. - Вестн. зоол., 1987, № 3, с. 23-31.
163. Эльянгар М.З. Строение мозга большого закаспийского термита - *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (*Isoptera*, *Hodotermitidae*). - Автореф. дисс. канд. биол. наук. - М., 1976.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЕРМИТОВ НА ПОЧВУ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Д.П. Жужиков

Московский университет

В тропических и субтропических областях термиты составляют значительную часть биомассы почвы. Сложилось устойчивое мнение, что в лесах и саваннах они повышают качество почвы. Этому же мнению придерживаются некоторые авторы, работавшие в нашей стране (Димо, 1916; Козлова, 1951; Луппова, 1958; Союнов, 1973; Какалиев и др., 1985). Вместе с тем имеются некоторые основания сомневаться в исключительно положительном воздействии термитов на плодородие (Мамаев, Союнов, 1977; Валиахмедов, 1979; Ломов, 1983).

Особое внимание исследователей привлекают земляные гнезда термитов, состав которых существенно отличается от расположенной вокруг них почвы. В них накапливаются органические и минеральные вещества, в том числе микроэлементы (Lee, Wood, 1971). Обычно такие термитники полностью лишены растительности. Причины отсутствия травяного покрова на их поверхности не совсем ясны. Предполагают, что на крутых и гладких боковых поверхностях термитника семена не задерживаются, а на его плотной корке они не прорастают. Однако эти причины вряд ли следует признавать универсальными, поскольку у ряда видов термитов холмики гнезд очень пологие, а в период дождей их поверхность существенно увлажняется и размягчается.

В задачу настоящей работы входило выявление факторов, подавляющих развитие растений на поверхности гнезд большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. Семья этого термита строит довольно компактное гнездо в земле с холмиком высотой до 60 - 80 см и диаметром до 3 м (Луппова, 1958; Какалиев, 1968; Союнов и др., 1973; Жужиков, 1979).

Материал и методы исследования

В окрестностях пос. Душак Туркменской ССР, а также в ряде других мест ареала большого закаспийского термита (Ашхабадская, Марыйская и Ташаузская обл. Туркменской ССР; Кара-Калпакская АССР; Мангышлакская обл. Казахской ССР) были взяты образцы почвы из гнезд термитов. Пробы брали с вершины купола или с его юго-восточной стороны, где сконцентрирована основная масса жилых камер, а также из шлейфа термитника, где термиты обычно отсутствуют. В каждом из этих мест одну пробу брали с поверхности, а другую - с глубины 20 - 25

см. В качестве контроля использовали образцы целинной почвы, взятые с такой же глубины в нескольких метрах от термитника. Образцы почвы до опыта хранили в сухом виде в полотняных мешочках.

Для опыта 50 мл измельченной почвы помещали в чашку Петри, смачивали 25 мл воды и накрывали лоскутом марли. На нее рядами выкладывали семена различных видов растений, экспонировали их в закрытых чашках и ежедневно учитывали количество проростков и в некоторых случаях измеряли их длину. Водную вытяжку из образцов почвы готовили по стандартной методике. В чашку Петри помещали бумажные фильтры (3 слоя), смачивали их 5 мл вытяжки и на поверхность фильтров помещали семена. В водной вытяжке определяли массу сухого остатка (общую соленость). Потенциометрическим методом измеряли pH и pNa, титрованием - общую и карбонатную щелочность.

Результаты

Первые же опыты с почвой из окрестностей пос. Душак и ее водной вытяжкой выявили сильное угнетение процесса прорастания семян ряда видов растений (Табл. I). Ингибирующее воздействие оказывала и контрольная почва, причем пробы, взятые с глубины 20-25 см, обладали в среднем большей активностью, чем поверхностные. В термитнике наиболее активная зона расположена в куполе, хотя угнетающее действие сохраняла и почва шлейфа, особенно с глубины 20-25 см, в которой термиты уже не живут. Из таблицы I видно, что различные виды растений обладают неодинаковой чувствительностью к изучаемому фактору. Если за критерий чувствительности принять отношение долей прорастающих семян в пробах из термитника и контрольной почвы, то получим следующий ряд: горох - 0,96; огурец - 0,62; редис - 0,57; пшеница - 0,54; кресс-салат - 0,37; горчица - 0,31; салат - 0,1; в котором горох обладает наименьшей, а салат - наибольшей чувствительностью. Вещества, ингибирующие прорастание семян, достаточно хорошо растворяются в воде, что позволяет путем нескольких последовательных промываний практически полностью удалить их из пробы почвы. Проверка устойчивости исследуемого фактора к термическому воздействию показала, что высушивание при комнатной и повышенной температуре (105°C), нагревание на водяной бане и кипячение в течение получаса не снижает активности почвы и водной вытяжки. И лишь длительное прокалывание в тигле на пламени газовой горелки дезактивировало почву.

В более масштабном опыте исследовали 49 проб почвы, взятых в

Таблица I
Прорастание семян на почве и водной вытяжке из нее (в %).
Пос. Душак, среднее по 5 термитникам

Название растения	Глубина взятия пробы	Почва			Водная вытяжка		
		Контроль	Термитник		Контроль	Термитник	
			Купол	Шлейф		Купол	Шлейф
Горох	0 - 5	65	7	40	90	30	67
	20 - 25	70	4	1	73	47	43
Огурец	0 - 5	100	0	70	87	60	83
	20 - 25	60	0	0	87	57	47
Салат	0 - 5	75	1	32	57	1	14
	20 - 25	95	0	0	40	0	0
Редис	0 - 5	60	12	72	70	60	85
	20 - 25	80	8	8	83	80	73
Пшеница	0 - 5	90	1	45	90	60	82
	20 - 25	70	2	0	93	72	59
Гречиха	0 - 5	70	3	1	83	92	95
	20 - 25	50	0	0	87	90	83
Кресс-салат	0 - 5	85	0	59	92	47	90
	20 - 25	65	0	0	85	39	33
Горчица	0 - 5	95	0	35	90	33	58
	20 - 25	30	0	0	75	32	18
М	0 - 5	80	3	44	82	48	72
	20 - 25	65	2	1	78	52	45

Таблица 2
Коэффициенты корреляции между прорастанием и ростом растений и некоторыми факторами почвы

Факторы	Прорастание семян (в %)		Длина проростков гороха
	в почве	в водной вытяжке	
Сухой остаток водной вытяжки	0,93	0,78	0,71
Натрий в водной вытяжке	0,80	0,63	0,67
Обменный натрий в почве	0,73	0,59	0,66
pH водной вытяжки	0,50	0,47	0,46
Общая щелочность	0,50	0,21	0,22
Карбонатная щелочность	0,06	0,11	0,33
Бикарбонатная щелочность	0,43	0,30	0,32

различных пунктах ареала большого закаспийского термита, и с высокой достоверностью показали, что выявленное свойство не является специфическим для почвы из окрестностей пос. Душак, а проявляется в различной степени у всех гнезд термитов этого вида. В этом опыте подсчитывали также средний процент прорастания семян по 10 видам растений и среднюю длину стеблей гороха. Между всеми этими показателями и факторами почвы были рассчитаны коэффициенты корреляции. В табл. 2 представлена часть полученных результатов. Анализ этой таблицы показывает, что в наибольшей степени все 3 биологические показателя зависят от общего содержания солей в почве. Довольно высокая корреляция имеется с содержанием натрия в почве и ее водной вытяжке. С четырьмя другими факторами коэффициенты корреляции не превышают 0,5. Как было отмечено, это - средние показатели. В некоторых же термитниках уровни карбонатной и бикарбонатной щелочности довольно высоки и в этих случаях угнетается прорастание семян.

Таким образом, фактором, препятствующим развитию растений на термитнике, является повышенное содержание в его почве солей и прежде всего обменного натрия. Возможно, действуют и другие факторы, но они маскируются мощным действием солей.

Обсуждение результатов

По содержанию солей почва термитника всегда отличается от окружающих контрольных участков. Само по себе это утверждение не ново. Уже в начале века Н.А.Димо (1916) показал, что на незасоленных сероземах термитники являются своеобразными болевыми фокусами, в которых сконцентрировано свыше 1,3% солей, что в 22 раза больше, чем в окружающей почве. А.В.Козлова (1951) отметила, что в почве термитника повышено содержание обменных оснований. На повышенное содержание солей в куполе термитника указано в работах С.П.Ломова и А.А.Коннова (1984), Б.М.Мамаева и О.Союнова (1977). Эти авторы предполагают, что высокое засоление является причиной отсутствия растений на термитниках.

Более высокое по отношению к окружающей почве содержание солей в термитнике проявляется часто и в их внешнем виде, особенно на участках с повышенной соленостью почвы. Здесь почва термитников обладает большой гигроскопичностью и за счет этого после короткого дождя термитники резко выделяются в виде влажных и потому более темных холмиков или пятен на фоне более сухой светло-серой почвы. При последующем высыхании под действием интенсивной инсоляции на

поверхности термитника кристаллизуются соли, и холмики вследствие этого выделяются белым цветом.

Одним из факторов, ограничивающих распространение термитов, является глубина залегания грунтовых вод. В тех случаях, когда грунтовые воды (обычно минерализованные) располагаются близко к поверхности, устанавливается постоянная их связь с капиллярной влагой атмосферного происхождения и под действием интенсивной инсоляции развивается выпотной тип водного режима, приводящий к быстрому и интенсивному засолению почвы. На таких солончаках гибнет растительность, а вслед за ней и термиты.

Если водоносный горизонт располагается неглубоко, но вода в нем бывает только весной, да и то не каждый год, то выпотной тип водного режима существует более или менее короткий период, что сопровождается меньшим засолением почвы и не оказывает на выживании термитов. При более глубоком залегании грунтовых вод связь между почвенной капиллярной влагой и грунтовой не устанавливается вообще. В таких условиях засоления не происходит. Трудно судить о максимальной глубине, на которую способны термиты опускаться за водой. Н.А. Димо (1916) находил ходы термитов на глубине до 15 м. Возможно, это не предел, но и эта глубина представляется нам очень большой. В районе пос. Душак, где грунтовая вода находится весной на глубине 2 - 2,5 м, термиты достигают ее лишь на третий год развития семьи, используя до этого лишь атмосферную и конденсационную воду (Дужиков, 1985). Естественно, что в аридных условиях это приводит к очень высокой смертности среди молодых семей термитов.

С того момента, как термиты добираются до капиллярной каймы грунтовых вод, они начинают регулярно носить воду наверх, для чего в семье формируется специальная группа рабочих - водоносов (Шатов, 1983). Одновременно резко интенсифицируется строительная активность для обеспечения которой необходимо много воды. Прокладку подземных ходов, камер и других полостей под землей термиты обычно ведут одновременно со строительством надземных земляных корочек (лепок). При этом вынутые и смоченные влагой комочки грунта термиты не просто выносят на поверхность, а сразу пристраивают в нужном месте. Под прикрытием лепки термиты срезают все стебли, оставляя практически голую поверхность почвы. Кроме того, при рытье камер в почве они существенно повреждают корни растений. В течение нескольких лет этот процесс повторяется и в результате над растущим гнездом обра-

зуется такриовидная корка, в которой новые растения не приживаются, а корни многолетних трав уничтожаются термитами. В итоге формируется лишняя растительности площадка (плешина). Холмик гнезда образуется в основном из почвы глубинных горизонтов как за счет деятельности термитов, так и климатических факторов. В результате в его составе возрастает содержание глины, а корка сильно уплотняется. Молодой холмик имеет вид правильного низкого конуса. Со временем его юго-восточная часть начинает прогреваться лучше северо-западной. В более теплую часть гнезда перемещается основная масса термитов и там концентрируется их строительная деятельность. В результате постепенно год за годом термитник нарастает в юго-восточном направлении, а его северо-западный нежилой шлейф постепенно разрушается и нарастает растительность.

Принесенной в гнездо водой термиты в основном поят других членов семьи и частично смачивают ею стенки жилых камер. За счет этого в летнее время, когда в верхнем полуметровом слое почвы в Туркмении устанавливается очень сухой режим (Артыков, 1985), термитники представляют собой островки повышенной влажности, которая поддерживается за счет искусственной связи с грунтовой водой. И если на автоморфных сероземах преобладает периодическое движение воды с поверхности в глубь, то в термитниках устанавливается почти постоянный выпотной тип водного режима, который основан на перемещении воды из нижних горизонтов в верхние. Этот процесс осуществляется термитами более или менее интенсивно в зависимости от силы семьи.

С лишней растительности почвы влага испаряется очень быстро. Кроме того, с холмика термитника, как и с любого бугорка в условиях аридной зоны, влага испаряется сильнее (Родин, 1954). Иными словами, почва холмика термитника формируется по гидроморфному типу. При этом все соли в холмике откладываются практически на одном уровне, а натрий в виде водорастворимых солей прежде всего включается в почвенный поглощающий комплекс. В итоге устанавливается коллоидальное диспергирование почвенных агрегатов и образование прочной корки (Орлов, 1985; Добровольский, 1989). В ней резко сокращается объем пор, по которым происходит инфильтрация воды в почву, и возрастает количество тонкокапиллярных пор, по которым вода быстрее подается к поверхности почвы и испаряется (Воронин, 1986).

По данным Б.В.Валихмедова (1979), сухой остаток водной вытяжки из почвы термитника увеличивается по сравнению с таковым из ис-

ходной почвы в 20, хлор - в 216, а натрий - в 118 раз. В соответствии с этим автор выдвинул гипотезу об участии термитов в отакиривании почв Средней Азии. Действительно, обогащение поверхностных горизонтов почвы фракцией физической глины как за счет выноса термитами частиц из горизонтов с более тяжелым механическим составом, так и вследствие усиленного диспергирования минералов при солонцовых процессах ведет к деструкции почвы и образованию плотной корки термитника, что вполне соответствует процессам формирования такры. Они происходят до тех пор, пока живет семья термитов. После ее гибели холмик термитника постепенно разрыхляется и становится более проницаем для воды. Как правило, в таких термитниках поселяются муравьи. Если же во время обильного дождя в такой термитник проникает вода, то она размывает в нем почву, и весь холмик резко просаживается. При этом почти все его камеры сплющиваются и смыкаются, а на месте бывшего холмика образуется небольшая впадина (Нурбердиев, 1979). Таким образом, нет оснований приписывать термитам участие в процессах отакиривания почвы на больших площадях, но на поверхности их гнезд аналогичные процессы происходят постоянно.

В заключение отметим, что хотя гнездо термитов-жнецов концентрирует и органические, и минеральные вещества, происхождение их различно. Источником органики служат сухие растительные остатки, которые термиты в виде небольших кусочков корма транспортируют в гнездо с фуражировочной территории (горизонтальное перемещение). Затем корм перерабатывается в биомассу самих термитов и их экскременты, которые постепенно гумифицируются. Их минерализация происходит очень медленно и заканчивается, как правило, в уже нежилой части гнезда. Основная масса минеральных веществ попадает в гнездо с водой и частицами грунта, которые термиты извлекают из глубины и перемещают вертикально вверх. Оба процесса происходят за счет активной деятельности рабочих термитов и являются неотъемлемым свойством семьи термитов.

ПРОБЛЕМА НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ФЕРОМОНОВ НАСЕКОМЫХ (НА ПРИМЕРЕ АГРЕГАЦИОННОГО ФЕРОМОНА АМЕРИКАНСКОГО ТАРАКАНА)

М.И. Жуковская, Д.А. Уголев

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова, АН СССР, Ленинград

Изучение химической коммуникации насекомых ведется довольно давно (Wilson, 1963). Чаще всего внимание исследователей привлекают половые аттрактанты одиночных насекомых. С одной стороны, они являются удобным объектом для изучения рецепции запахов и дальнейшей обработки ольфакторной информации, а с другой стороны, синтетические половые феромоны и их аналоги используются для борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства (Скиркявичус, 1988).

Относительно простая феромонная система у тараканов, соответствующая уровню их группового поведения, а также довольно близкое систематическое положение тараканов и термитов, делает последних очень интересным объектом для исследования хемокоммуникации и её эволюции. Так, например, для американского таракана *Periplaneta americana*, кроме полового феромона, показано наличие агрегационного феромона (Burk, Bell, 1973), а также есть указания на существование "вещества агрессии" (Raisbeck, 1976) и, предположительно, следового феромона (Brousse-Gaury, 1975). Наиболее подробно исследуется половой феромон. Выделены его главные компоненты - перипланон-А и перипланон-Б (Perwoons, Ritter, 1974). При изучении одного из главных компонентов полового феромона американского таракана был сначала получен нестойкий продукт, структура которого была принята за перипланон А (Perwoons et al, 1982). Дальнейшие исследования помогли уточнить химическую структуру перипланона А, однако вопрос о том, какой из энантиомеров является компонентом феромона остается открытым (Hauptman et al, 1986; Macdonalds et al, 1986).

Прогресс в этой области обеспечивается разработкой методов выделения, накопления, очистки и идентификации феромонов, выявления их активных центров, а также методики биотестов (Hummel, Miller, 1984). Однако одновременно все чаще появляются сообщения о формировании артефактов на всех стадиях анализа летучих органи-

ческих соединений (Sugisawa, Hirose, 1981).

При работе с агрегационным феромоном американского таракана мы столкнулись с некоторыми трудностями, которые, вероятно, являются общими при выделении, накоплении и идентификации семиохемиков, выяснении химической структуры сигнальной молекулы. На каждом этапе изучения феромона возникают неопределенности, связанные как со способом получения экспериментальных данных, так и с их интерпретацией. Целью данной работы и явилась попытка рассмотреть возможность появления артефактов, а также предложить некоторые конструктивные шаги, которые позволяют получить достоверный результат в условиях неопределенности.

Экспериментальная часть. Используемые методы, аппаратура и материалы.

I. Методика биотеста

Для проведения биотестов была сконструирована установка (Рис.1), в которой тараканы жили постоянно при фотопериоде 12:12, при этом температура в светлое время поддерживалась на уровне 28°, а в темное время опускалась до комнатной. В светлое время тараканы обычно находились в "гнезде", которое было выкрашено черной краской, а в период темноты насекомые выходили в "вольер", где находилась вода и пища. Тестовая часть, закрытая сверху красным светофильтром, отделялась от вольера дверцей, которую открывали только во время биотеста. Тестируемый и контрольный образцы помещали в правый (П) и левый (Л) отсеки тестовой части в случайном порядке. После каждого опыта тестовую часть тщательно промывали.

Биотесты проводили не менее чем через час после наступления темновой фазы. При этом закрывали дверцу, соединяющую гнездо с вольером и включали свет. Таракан, в поисках убежища, попадал в свободное поле (СП) тестовой части, после чего дверцу закрывали. Если животные достоверно чаще посещали отсек с тестируемым образцом, делали вывод о наличии агрегационного феромона. Эта методика биотеста позволяла нам проверять на биологическую активность большое количество материала.

Биотесты сопровождали все стадии выделения и очистки; проверялись на биологическую активность также и отработанные материалы.

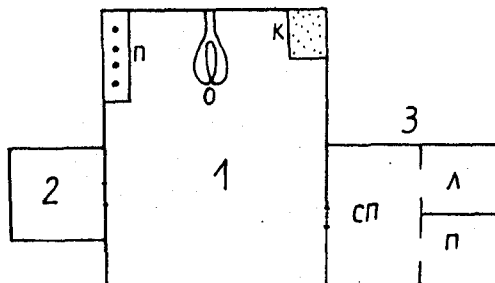


Рис.1. Схема установки для проведения биотестов.

1 - вольер; 2 - "гнездо"; 3 - тестовая часть; П - поилка; К - кормушка; О - обогреватель.

Fig.1 The apparatus for behavioural bioassay.

1 - cage; 2 - "nest"; 3 - test block

2. Выделение и накопление активного материала.

Исходный материал (фильтровальная бумага, пропитанная выделениями насекомых) получали от имаго и нимф тараканов-самцов, чтобы исключить присутствие полового феромона самок. Материал собирали каждые 7 дней и хранили при температуре -20°C , а затем экстрагировали гексаном (сутки при комнатной температуре), хлористым метилом (2 часа в аппарате Сокслета) или водой ("динамическая экстракция").

Гексановый экстракт упаривали с помощью роторного испарителя при пониженном давлении. Затем его очищали и фракционировали на колонке, заполненной силикагелем для тонкослойной хроматографии (размер гранул 5-40 мкм, LASCHEMA, Чехословакия).

Органические вещества из полученного водного экстракта улавливали на твердом гидрофобном сорбенте. Полученные экстракты разделяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) (сорбент C18, элюент 20% раствор метанола в воде, скорость подвижной фазы 1 мл/мин), на хроматографе "System Gold" (Beckman, USA). Масс-спектрометрическая идентификация проводилась при помощи комплекса газовый хроматограф - масс-спектрометр (ГХ-МС) - ЭВМ MSD-700 "FINNIGAN", колонка (синтетический кварц, неподвижная

жидкая фаза SE54 химически привитая) внутренний диаметр 0,25 мм, длина 30 м, газ-носитель He, 2 мл/мин, $t_{\text{кол}}^{\circ} = 100-220^{\circ}\text{C}$, $10^{\circ}/\text{мин}$, $t_{\text{инжектора}} = 250^{\circ}\text{C}$, доза 1мкл, сброс 1:40.

Результаты и обсуждение

Первым этапом нашей работы была разработка методики биотеста для определения агрегационного феромона в исследуемых пробах. В предложенных ранее методиках (Burk, Bell, 1973; Randall, Brower, 1986) образцы предъявлялись группе насекомых, а затем, через некоторое время, сравнивалось количество животных, находящихся на опытной и контрольной площадке. Однако при такой постановке биотестов нельзя было исключить влияние стресса, зрительных и тактильных стимулов, вместе с тем, тараканы могли выделять заметное количество феромона в течение биотеста. К тому же, для получения статистически достоверных результатов необходимо было проводить несколько тестов.

Обычно выделение феромона осуществляется по определенной схеме, включающей сбор выделений насекомых, экстракцию, отгонку растворителя, очистку и разделение полученной смеси путем многоступенчатой жидкостной и газовой хроматографии. Так был получен гексановый экстракт.

Вместе с тем, оказалось, что экстракция органическими растворителями была неполной - проэкстрагированный материал вызывал характерное для агрегационного феромона поведение. Таким образом, мы могли потерять не только определенное количество активного материала, но и исключить из дальнейшего анализа компоненты феромона, нерастворимые в гексане и других испытанных экстрагентах. Одновременно мы обнаружили (для полового феромона), что при отгонке экстрагента, в его парах теряется большое количество активного материала, что также может приводить к потере части наиболее летучих компонентов, т.е. к изменению количественного и даже качественного состава смеси.

Предварительные эксперименты показали, что оптимальным экстрагирующим агентом является вода. Чтобы минимизировать объем экстрагента нами был разработан специальный способ динамической экстракции феромона, который позволил резко снизить объем экстрагента. Далее органические вещества из полученного экстракта улавливались на твердом сорбенте, с которого затем смывались

метанолом. Элюат поступал непосредственно в жидкостной хроматограф (Рис.2).

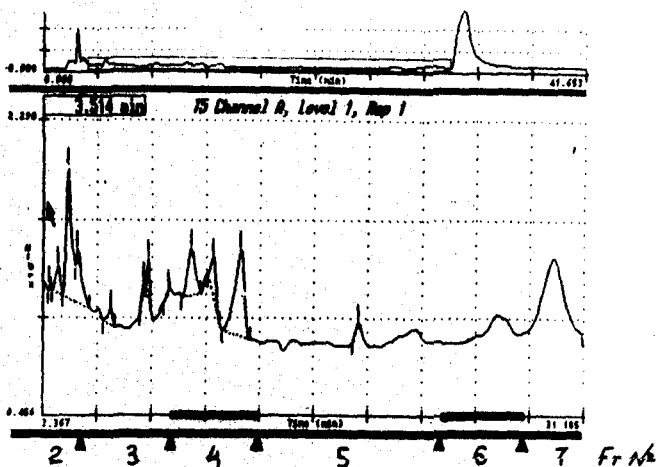


Рис. 2. ВЭЖХ разделение экстракта из подстилок, на которых содержались самцы *Periplaneta americana*. Черным отмечены поведенчески активные зоны.

Fig. 2. HPLC separation of contaminated paper extract from *Periplaneta americana* male's shelters. (Black zones - behavioural activity).

Неопределенности могут возникнуть и на стадии идентификации полученных биологически активных веществ. Проверенные на присутствие феромона активные фракции, полученные в результате препаративной ВЭЖХ, анализировались методом для анализа следовых количеств органических соединений ГХ-МС. Был получен набор из нескольких десятков альтернативных структур веществ, содержащихся в активных фракциях. Вместе с тем, нельзя исключить и вероятность того, что хотя сама выделенная препаративно фракция и обладает биологической активностью, каждый ГХ- определяемый компонент этой активностью не обладает, т.е. необходимо было бы проверить все ГХ-МС идентифицированные компоненты каждой из двух исходных фракций, используя синтетические соединения. Однако получаемый

этим, наиболее чувствительным методом, результат зависит также и от библиотеки веществ и алгоритма поиска в системе компьютерного анализа результатов масс-спектрометрии (Луковникова, Николаева, Уголев, 1987). Неопределенность также возрастает из-за возможности появления артефактов, возникающих из-за химических превращений нестабильных соединений в течение анализа (Григорьева, Уголев, Шевченко, 1986). Частично она снимается за счет проведения биотестов на каждой стадии. Поиск феромона (компонента) среди предложенных компьютером вариантов, видимо, можно проводить путем тестирования всех соединений. Правда, в этом случае мы можем выявить не только феромон, но и его имитаторы, что само по себе также интересно. Для выявления феромона из группы имитаторов можно предложить определение абсолютных значений пороговых концентраций восприятия этих веществ за счет использования специального устройства для формирования равновесной паровой фазы

Таким образом, каждая стадия выделения феромонов связана с появлениям разного рода неопределенностей. Для выявления систематических погрешностей исследования необходим постоянный контроль на биологическую активность, а также использование на каждой стадии разных способов получения данных и сравнение получаемых результатов.

Литература.

1. Григорьева А.Н., Уголев Д.А., Шевченко З.А. (1986) Некоторые сложности в задачах качественного хроматографического анализа. Вестн. ЛГУ. Сер.4., вып.3, с.84-91.
2. Луковникова Г.А., Николаева С.Л., Уголев Д.А. (1987) Качественный анализ эфирных масел петрушки и сельдерея. Известия АН Молдавской ССР. Серия биол. и хим. наук, N2, с.24-28.
3. Скирквявичус А.В. Феромоны: справочник. (1988), Вильнюс, 368 с.
4. Brousee-Gaury, P (1975). C.R.Acad.Sc.Paris, 280, Serie D, 319-322.
5. Burk, T., Bell, W.J. (1973) Cockroach aggregation pheromone: inhibition of locomotion. J.Kansas Ent.Soc.46, 36-41.
6. Hauptmann H., Muhebauer G., Suss, H. (1986) Identifizierung und synthese von Periplanon A. Tetrahedron letters, 27, 51:6189-6192
7. Hummell, H.E., Miller, T.A. (Eds.) (1984) Techniques in pheromone research. New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, 464 p.
8. Macdonald, T.L., Delahunty C.M., Sawyer J.S. (1987) Synthetic

studies of Periplanone A, a sex pheromone of *Periplaneta americana*. *Heterocyclus*, 25:305-313.

9. Persoons, C.J., Ritter, F.J., Lichtendonk, W.J. (1974) Sex pheromones of the American cockroach *Periplaneta americana*. Isolation and partial identification of two excitants. *Proc. K. Ned. Acad. Wet.-Amsterdam, Series C*. 77: 201-204.

10. Persoons C.J., Verwie P.E.J., Ritter F.J., Nooyen W.J. (1982) Studies on sex pheromone of American cockroach, with emphasis on structure elucidation of periplanone-A. *J. Chem. Ecol.*, 8:439-452.

11. Raisbeck B. (1976) An aggression stimulating substance in the cockroach, *Periplaneta americana*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 69, (5): 793-796.

12. Randall J.B., Brower D.O. (1986) A new method to determine repellent, neutral or aggregation properties of chemicals on *Blattella germanica* (dictyoptera, Blattellidae). - *J. Med. Entomol.* 23(3): 251-255.

13. Sugisawa H., Hirose T. (1981) Microanalysis of volatile components biological materials in small quantities. - *Flavour '81*. 3rd Weurman Symposium Proceedings of the International Conference, Munich April 28-30, 287-299.

14. Wilson E.O. (1963) Pheromones. *Sci. Amer.* 157:1-12.

THE UNCERTAINTY IN INSECT PHEROMONES STUDIES: INTERPRETATION OF FUZZY OBTAINED ON AGGREGATION PHEROMONE OF *PERIPLANETA AMERICANA*.

M.I. Zhukovskaya, D.A. Ugolev

Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, USSR Academy of Sciences, Leningrad

SUMMARY

The problem of uncertainty of experimental data on aggregation pheromone of *Periplaneta americana* is arisen. The results obtained depend on a solvent used for the pheromone extraction, the method of preliminary purification of the extract, condition of concentrating of the active components, HPLC analytical and preparative techniques, MS registering conditions, the library and searching algorithms. To minimize the probability of artifact occurrence at every chemical procedure, a new behavioural bioassay of the pheromone activity is designed.

РОЛЬ МОТИВАЦИОННЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ РЕШЕНИЙ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ЗАДАЧ У МУРАВЬЕВ

А.Я.Карась, Г.П.Удалова, Б.А.Дашевский
Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова
Ленинградский государственный университет

Одним из аспектов сравнительно-физиологических исследований поведения животных является изучение взаимосвязи процессов обучения и мотивации. Использование в эксперименте мотивационного подхода способствует лучшему выявлению общности и специфичности закономерностей обучения и более адекватной оценке способности животных к изменению поведения соответственно сдвигам внешней среды. Влияние на обучение мотивационных факторов у насекомых изучено недостаточно полно. В русле этой проблемы исследовалось поведение муравьев *Mutisica rubra*, обучавшихся в многоальтернативном симметричном лабиринте при двух видах социальной мотивации: защитной (транспортировка расплода) и пищевой (фуражировка).

Эксперименты проводили в летне-осенний период на семьях из 200-700 особей (рабочие, самки, расплод), взятых в окрестностях г.Пушино Московской области и Старого Петергофа Ленинградской области. Семью помещали в искусственное гнездо. Над гнездом находилась арена, а на ней устанавливали лабиринт из съемных мостиков. Лабиринт состоял из двух половин, на каждой из которых находились целевая площадка с подкреплением (сахарный сироп или расплод собственного вида) и "ложная" площадка без подкрепления. Законченный цикл передвижения состоял из захода в лабиринт, взятия подкрепления и выхода на арену по одной из двух боковых лесенок. После каждого цикла все части лабиринта меняли. Муравьев метили индивидуально нитролаками или проволочными метками. Частота посещения лабиринта и траектории передвижения определялись самим животным. Участки лабиринта обозначали буквами, с помощью которых записывали траектории, при этом прохождение каждого участка принимали за одно движение. Структура лабиринта допускала реализацию многих решений. Правильными считали решения, в которых муравей брал подкрепление, не заходя предварительно на "ложные" площадки. Решения были собственно-правильными с траекториями разной длины, но без лишних и многократных подходов к уже пройденным участкам, и избыточно-правильными, включавшими такие подходы. Подсчитывали число движений в цикле и на его первом этапе (от входа в лабиринт до

100

подхода к целевой площадке со взятием подкрепления) и их продолжительность. Определяли первое правильное решение, стабилизацию навыка, соотношение числа подходов к целевым площадкам со взятием подкрепления и исследовательских подходов к ним.

В условиях, когда семья имела достаточное количество корма, были выявлены существенные различия в обучении муравьев при защитной и пищевой мотивациях (Карась, Удалова, Загораева, 1986; Карась Удалова, Дашевский, 1990). При транспортировке расплода в первых же циклах выделялось 1-2 правильных решения, которые быстро становились собственно-правильными, обычно асимметричными и воспроизводились почти стереотипно. Число движений в цикле и на его первом этапе, а также их продолжительность, резко снижались, т.е. поведение оптимизировалось. При фуражировке использовалось несколько различных траекторий и поведение казалось стохастическим. Правильные решения возникали в первые пять циклов, но оставались избыточными. Все количественные показатели были хуже, чем при защитной мотивации. Исследовательских подходов было больше, чем подходов со взятием подкрепления. Оптимизация навыка отсутствовала или была слабо выраженной.

Различия, выявленные при защитной и пищевой мотивациях, определялись особенностями поведения муравьев изученного вида. Для них в естественных условиях при фуражировке характерна отчетливая поисково-исследовательская активность. В эксперименте при низком уровне пищевой мотивации она не угасала. При защитной мотивации адекватным является быстрая реализация лабиринтного навыка, необходимая для обеспечения комфортных условий расплоду. Итак, важным фактором, определяющим различия в стратегиях обучения муравьев в лабиринте, оказалась доминирующая мотивация.

На примере фуражировочного поведения рассматривалась гипотеза о том, что стратегия и успешность обучения зависят от соотношения исследовательской и специфической мотиваций. Предполагалось, что усиление уровня пищевой мотивации ослабит исследовательскую компоненту, что будет способствовать оптимизации лабиринтного навыка. Проведено шесть серий опытов, которым предшествовала 36-часовая пищевая депривация семьи. По целому ряду показателей обучение происходило успешнее, чем в опытах на "сытых" семьях и сопровождалось отчетливой оптимизацией. Наиболее демонстративно влияние уровня пищевой мотивации проявилось в сериях опытов с перево-

дом семьи из "голодного" состояния в "сытое" и наоборот (рис. 1).

Таким образом, количественные и качественные показатели обучения: скорость, стабильность, способность к оптимизации, типы используемых стратегий, определяются не только видом, но и уровнем доминирующей мотивации.

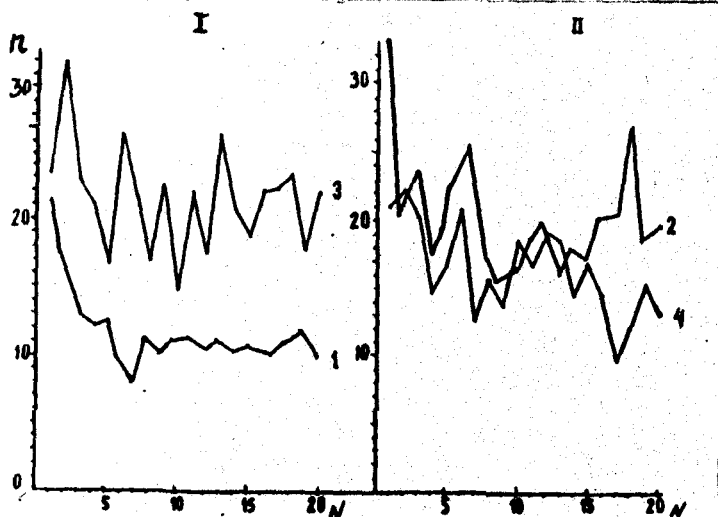


Рис. 1. Зависимость числа движений в цикле от его порядкового номера в экспериментах с переводом семьи с высокого уровня пищевой мотивации на низкий (1,2) и с низкого на высокий (3,4)

Пластичность поведения муравьев изучали в двух направлениях. Одно из них состояло в исследовании их способности реализовать лабиринтный навык при изменении вида мотивации: защитной на пищевую (модель 1) и пищевой на защитную (модель 2). Опыты осуществляли в двух вариантах: при различном или одинаковом функциональном состоянии (уровне пищевой мотивации).

В первом варианте модели 1 18 муравьев "сытой" семьи обучали при защитной мотивации. Затем проводили пищевую депривацию, после чего животных тестировали при подкреплении сиропом. В обучении наблюдалась обычная для защитной мотивации картина формирования

навыка, в том числе, и оптимизация, хотя и относительно слабая. При смене вида подкрепления сначала резко увеличивалось число движений в цикле и его продолжительность, наблюдалась вариабельность решений. В последующем количественные показатели снижались, а поведение муравьев оптимизировалось (рис. 2, I). Существенно, что при смене мотивации исследовательская реакция актуализировалась уже после взятия подкрепления. Во втором варианте модели весь эксперимент на 10 муравьях проводили при повышенном уровне пищевой мотивации, созданной пищевой депривацией (рис. 2, II). При обучении наблюдались некоторые отклонения от типичной картины: несколько больше было движений в цикле и выше его продолжительность, очень краткими оказались первые два цикла, что затруднило выявление оптимизации. Преобладали избыточно-правильные решения. Однако, первый этап был оптимальным, а большинство животных реализовало одну из нескольких возможных схем передвижения (подход к целевой площадке со взятием подкрепления - выход из лабиринта). Обнаруженная картина отражала, по-видимому, конкуренцию между высоким уровнем исходной пищевой мотивации и собственно защитной мотивации. При смене подкрепления на пищевое во всех десяти циклах выявилось небольшое возрастание числа движений, т.е. отмечалась слабая ориентировочно-исследовательская реакция. Среднее число движений в цикле при пищевой мотивации было меньше, чем при защитной, что указывало на положительное влияние предшествовавшего обучения на реализацию навыка при смене вида подкрепления.

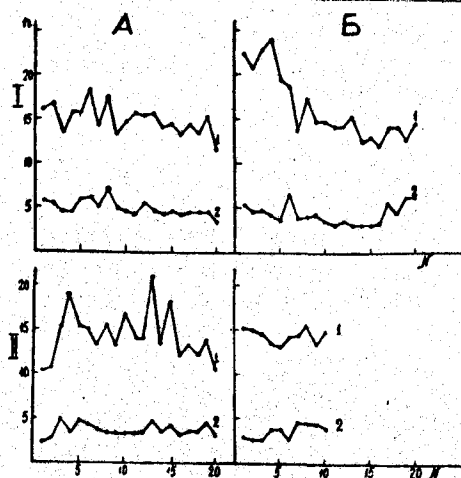


Рис. 2. Зависимость числа движений в цикле (I) и на первом его этапе (2) от порядкового номера цикла в эксперименте со сменой защитной (А) мотивации на пищевую (Б). Первый вариант - I, второй - II,

В первом варианте модели 2 семь муравьев обучали фуражировке. Потом семью кормили и проводили тестирование на транспортировку расплода. Обучение лабиринтному навыку происходило типично для повышенного уровня пищевой мотивации. При смене подкрепления только три муравья восстановили навык. У них проявилась отчетливая ориентировочно-исследовательская реакция, которая лишь постепенно затормаживалась. Наибольшие трудности животные испытывали при поиске целевой площадки и взятии подкрепления, а остальная часть траектории реализовалась в оптимальном режиме (рис. 3, I).

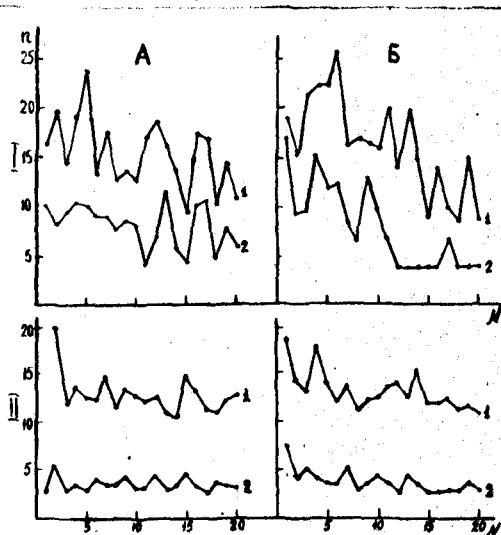


Рис. 3. Зависимость числа движений в цикле (I) и на его первом этапе (2) от порядкового номера цикла в эксперименте со сменой пищевой (А) мотивации на защитную (Б). Первый вариант - I, второй - 2

Во втором варианте модели 2 эксперимент осуществляли на 10 муравьях при исходном повышенном уровне пищевой мотивации. При обучении наблюдалась характерная стратегия обучения, в частности, и динамика числа движений (рис. 3, II). При смене подкрепления отмечалась исследовательская реакция, выраженная слабее, чем в первом варианте. Значительно быстрее, чем в первом варианте, восстанавливались количественные показатели навыка.

Итак, муравьи проявили способность к реализации лабиринтного

навыка при переходе от одного вида мотивации к другому. При этом наиболее характерной особенностью изменения поведения была актуализация ориентировочно-исследовательской реакции, постепенное ее угашение и оптимизация навыка при новом виде подкрепления. Исследовательская реакция была более выражена, когда менялись вид подкрепления, а также функциональное состояние животного. У разных особей обнаружались различные способы реализации лабиринтного навыка при смене мотивации: а) постепенная выработка новых стратегий; б) чередование старых и новых решений; в) перенос ранее сформированных стратегий.

Второе направление исследования пластичности поведения муравьев заключалось в выработке навыка транспортировки распада, а затем проведении экзаменов, в которых менялась структура лабиринта или его ориентация (Дашевский, Карась, Удалова, 1989). Обнаружилась отчетливая способность муравьев к адекватному изменению поведения соответственно измененным условиям. Успешность переделок зависела от степени сложности задачи. Выявилась тренируемость способности к переделкам.

В целом полученные результаты показали, что применение мотивационного подхода позволило выявить у муравьев *Mutisica rubra* высокую пластичность при осуществлении различных, зачастую довольно сложных форм поведения. Продемонстрирована способность их к реализации лабиринтного навыка при разных видах и уровнях мотивации, а также при изменении пространственной среды. Все вышесказанное расширяет существующие представления о возможностях высших общественных насекомых к обобщенному анализу пространства (Schneirla, 1952; Мазохин-Поршняков, Карцев, 1984; Мазохин-Поршняков, Семенова, Карцев, Рабинович, 1987; Резникова, 1983; Францевич, 1986 и др.).

Л И Т Е Р А Т У Р А

Дашевский Б.А., Карась А.Я., Удалова Г.П. О пластичности поведения муравьев *Mutisica rubra* при обучении в многоальтернативном симметричном лабиринте // Журнал высш.нervн.деят. 1989, т. 39, № 1, с. 81-89.

Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А. Некоторые биологические факторы, определяющие функциональную организацию памяти и обучения (на примере изучения поведения насекомых). В кн.: Исследования памяти. М.1990. Изд.Наука. С. 119-136.

- Карась А.Н., Удалова Г.П., Загораева Е.В. Роль мотивации при обучении муравьев *Myrmica rubra* в многоальтернативном симметричном лабиринте // Вестник ЛГУ, Биология, 1986, вып. 4, с. 43-52.
- Мазохин-Поршняков Г.А., Карцев В.М. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых // Поведение насекомых. М., 1984. С. 64-79.
- Мазохин-Поршняков Г.А., Семенова С.А., Карцев В.М., Рабинович А.З. Способность насекомых дифференцировать пространство по признаку "справа - слева" // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 3. С. 368-372.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск, 1983. 206 с.
- Францевич Л.И. Пространственная ориентация животных. Киев, 1986. 198 с.
- Schneirla T.C. Learning and orientation in ants, studies by means of the maze method // Insect Physiol. 1952. vol. 27, N 4. P. 723-747.

SIGNIFICANCE OF THE MOTIVATION FACTORS FOR THE FORMING OF SOLUTIONS OF SPACE TASKS IN ANTS

A.J. Karas, G.P. Udalova, B.A. Dashevsky
 • Moscow State University, Leningrad State University

The peculiarities of learning in ants *Myrmica rubra* were studied in experiments when a habit of passing through a multi-alternative symmetric maze was forming in accordance with either brood care (larvae and pupae transportation) or food (foraging) motivations. Quantitative and qualitative patterns of learning were shown to depend on the type and level of motivation. The ability of ants of realizing the habit of passing through the maze after a sudden change of motivation type was discovered. Also the ability of ants to modify the habit elaborated during posterity motivation was explored in exams with structure of maze or its orientation changed. All the results obtained indicate to the high plasticity of behaviour in ants.

ИЕРАРХИЯ СИСТЕМ ОРИЕНТАЦИИ У РЫЖЕГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ

Р.М.Кауль, Н.В.Коростелева

НИИ биологии и биофизики при Томском госуниверситете

Несмотря на равнообразие тематических интересов у исследователей, изучающих общественных насекомых, всех их объединяет стремление познать с разных сторон единое целое: особенности структурно-функциональной организации этой удивительной группы животных. Но, выбрав объект для исследования (неважно, орган это, организм, сообщество или популяция), каждый пытается выделить его из окружающего мира, изолировать от разнообразия отвлекающих факторов, устранить все мешающее в эксперименте. В результате волюн или неволюн нарушаются у объекта тонкие связи со средой обитания, особенно в лабораторном эксперименте. При этом могут значительно изменяться его характеристики и реакция, а выводы, полученные в рафинированных условиях часто бывают верны только в узких рамках конкретного случая. Следовательно, при постановке биологического эксперимента нужно знать и учитывать место выбранного объекта в природном комплексе. Для этого необходимо иметь хотя бы схематичное представление об основах организации биоты.

Жизнь на Земле существует в виде множества биологических систем разного уровня организации от клетки до биосферы. Иерархическая лестница основных уровней состоит из живой клетки, органа, организма, популяции, биоценоза и биосферы. В этот ряд с полным правом может быть включено понятие "семья". Это образование по своей структурно-функциональной организации соответствует понятию "система" суперорганизменного уровня. Как видно из предложенного списка биосистем, каждая вышестоящая состоит из всех предыдущих, и каждая нижестоящая является частью всех последующих. Это обуславливает сложную информационно-энергетическую взаимосвязь и взаимозависимость внутри биосферы. В то же время, каждая биосистема имеет свои структурно-функциональные особенности, направленные с одной стороны на сохранение стабильности своей организации (своего гомеостаза), с другой - на стремление рациональнее использовать энергию внешней среды и тем самым - на уменьшение своей локальной энтропии.

Все биосистемы функционируют по открытому типу и, активно участвуя в круговороте вещества и энергии в природе, взаимодейст-

вуют с внешним миром по принципу обратных связей. При этом тенденция к стабильности нуждается в укреплении отрицательных обратных связей, а тенденция поиска более рационального использования внешних вещества и энергии требует формирования положительных обратных связей. Соотношение этих двух противоречивых тенденций в жизнедеятельности системы поддерживает ее в динамическом равновесии и определяет скорость эволюции.

Главной отличительной чертой биосистем является способность их к саморегуляции, которая возможна только при наличии памяти (накопителя информации), эталона, на который настроена система для оценки информации, и регулятора, т.е. механизма, выполняющего процесс регуляции. Саморегуляция в биосистемах происходит тремя способами:

1. по заданной программе,
2. по заданному циклу с обратной связью,
3. с учетом факторов, обуславливающих отклонение от программы.

Все биосистемы, имея индивидуальные признаки организации, функционируют, подчиняясь одним правилам, присущим любой системе, будь то техническая или биологическая. Одним из главных всеобщих объективных функциональных признаков любой системы является надежность. Она определяется соответствием структурно-функциональной организации системы условиям ее существования и выражается обычно в многообразии способов жизнеобеспечения и их взаимозаменяемости.

Занимаясь изучением любой стороны жизнедеятельности биосистемы, нужно знать и учитывать не только то, с системой какого уровня организации имеешь дело, не только структурно-функциональные особенности выбранного объекта, но и общебиологические и общесистемные правила функционирования подопытного объекта. Необходимость системного подхода при изучении любого биологического объекта или явления можно рассмотреть на конкретном примере пространственной ориентации рыжих лесных муравьев.

Известно, что в естественных условиях рыжие лесные муравьи ориентируются с помощью зрения по пологу леса и неспособны в полевом эксперименте быстро перейти на альтернативные системы ориентации. До середины 70-х годов так и считалось, что они ориентируются в пространстве только с помощью зрения (Jander, 1957; Rosengren, 1977 и др.). Но, если исходить из того, что муравей яв-

ляется сложной биосистемой организменного уровня, то жесткая программа на единый способ ориентации делает эту систему ненадежной. Ведь пространственная ориентация — это важный элемент жизнеобеспечения муравья, и логично предположить наличие у него разнообразия систем ориентации и их взаимозаменяемость в зависимости от условий. И с середины 70-х годов стали появляться публикации о ситуациях, когда рыжий лесной муравей вынужден перейти на ориентацию по запаху следа и что предпочтение ориентира той или иной модальности может зависеть от индивидуального опыта и условий жизнеобитания (Henquell, 1976; Horstmann, 1976; и др.).

Если условия существования определяют выбор способа жизнеобеспечения системы, то не исключено, что в незнакомой обстановке муравьи могут переключиться на другую систему ориентации. Следовательно, перенес эксперимент в лабораторию, нельзя рассчитывать на те же способы проявления жизнеобеспечения биосистемы. Со сменой условий они могут существенно измениться.

Для того, чтобы получить ответ на вопрос, с каким запасом ориентационных возможностей муравей приступает к освоению абсолютно нового участка, необходимо было обеспечить в лаборатории наличие ориентиров разной сенсорной модальности, адекватных естественным условиям, т.е. обеспечить муравьям возможность выбора способа ориентации, выбрать достаточно сильную и длительно действующую мотивацию, побуждающую муравья на выполнение поставленных перед ним задач и изготовить экспериментальную установку, которая позволяла бы при необходимости пространственно разводить для муравья все предложенные ориентиры и количественно учитывать одновременно особей, предпочитающих в ориентации любой из них.

Основной лабораторной установкой служила круглая арена диаметром 50 см с выходом из гнезда в центре. Параллельно арене на высоте 18 см устанавливалась модель полога леса. Моделью служили или фотокопия одного из секторов обзора муравья с естественной дороги, или рассчитанный и изготовленный на основе нескольких фотокопий секторов обзора с помощью ЭЭМ двумерный рисунок-транспарант, сходный по статистическим характеристикам с естественным пейзажем. Пригодность ориентира проверялась с помощью условно-рефлекторной методики. Для этого обучали муравьев уносить куколок с одной из площадок, расположенных вдоль периметра арены, в гнездо, ориентируясь по модели пейзажа. Выяснилось, что муравей обучается поль-

оваться моделью полога леса в качестве ориентира за 5-7 пробежек с куколкой от площадки до входа в гнездо. Траектория его экскурсий становилась почти прямой и сокращалось время переноски куколок.

Получив рабочую модель ориентира, создав разность в освещенности отдельных частей арены и сохранив возможные следы муравья, достигли того разнообразия сигналов, которое могло бы спровоцировать муравьев, если это в принципе возможно, включить альтернативные системы ориентации.

При выборе мотивации исходили из того, что в летний период наиболее устойчивой незатухающей мотивацией, стимулирующей муравья на многократные выходы из гнезда длительный промежуток времени, является забота о потомстве.

Чтобы иметь возможность пространственно смещать предложенные ориентиры относительно друг друга, была изготовлена на арене система из 4-х приподнятых дорожек, радиально расходящихся от выхода из гнезда к площадкам для приманки. Дорожки жестко закреплялись друг с другом, но могли свободно вращаться относительно арены и модели зрительного ориентира. Приподнятость дорожек на 1,5 см над ареной не позволяла муравьям переходить с одного направления на другое, не вернувшись к выходу из гнезда.

В эксперименте муравьи обучались находить приманку, состоящую из 30-50 куколок, на конце одной из дорожек в присутствии всех ориентиров. После того, как куколки были унесены с площадки все ориентиры смещались относительно друг друга и проводился экзамен на протяжении 5 минут. Поворотом всей установки относительно окна достигалось смещение запаха следа и модели полога леса относительно разности в освещенности частей арены. Поворотом дорожек смещался запах следа относительно модели наземного ориентира. При этом оказывалось, что пространственно разводились все предполагаемые ориентиры и одна дорожка оставалась нейтральной, т.е. не указывала ни на один ориентир. Во время экзамена учитывали всех муравьев, дошедших до любой из 4-х площадок, отдельно.

Спытывались днем в солнечную и пасмурную погоду, и в темное время суток.

В результате проведенного эксперимента выяснилось, что рыжие лесные муравьи в лабораторных условиях могут в равной мере использовать в качестве ориентиров и запах следа, и разность в освещенности частей арены, и модель полога леса (Рис. I.).

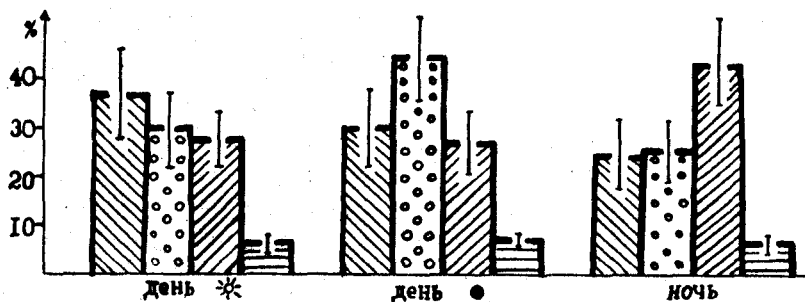


Рис. I. Способы ориентации *Formica polyctena* в лабораторных условиях.

▨ - по градиенту освещенности, [⊙] - по запаху,
 ▩ - по модели пейзажа, ≡ - без ориентиров.
 ⊙ - солнечно, ● - пасмурно.

Опыты, проведенные в разных условиях освещения, обнаружили некоторое смещение в предпочтении того или иного способа ориентации. В солнечную погоду, когда возрастала разность в освещенности деталей арены, муравьи оказывали предпочтение градиенту освещенности. В пасмурную погоду лучше воспринимался в качестве ориентира запах следа. Ночью модель пейзажа выигрывала в контрасте, и, вероятно, поэтому чаще использовалась как ориентир. Колебания в предпочтении того или иного ориентира в зависимости от условий говорят о взаимозаменяемости способов ориентации. Выявленное разнообразие способов ориентации у рыжих лесных муравьев, находящихся в незнакомой обстановке лабораторного эксперимента, и колебания в предпочтении ориентиров свидетельствуют о надежности процесса ориентации, как способа жизнеобеспечения муравья, являющегося сложной биологической системой организменного уровня. Возникает вопрос. Чем же объясняется явный приоритет зрения в пространственной ориентации у рыжих лесных муравьев в естественных условиях? С одной стороны, это может говорить о том, что все авторы, пришедшие к такому выводу, проводили свои эксперименты в условиях наиболее благоприятствующих проявлению именно блока зрительной ориентации. С другой стороны, эти выводы скорее всего были получены по реакциям большинства насекомых в функциональных группах. И было бы интересно проследить за ориентацией отдельных

индивидов, т.к. способность ориентироваться - это свойство особи, а не коллектива. Даже если насекомые кооперируются для выполнения определенной задачи, каждая особь оценивает обстановку и принимает решение самостоятельно.

Экранируя муравьев от наземных ориентиров на ограниченном участке маршрута цилиндром, ранее мы получали эффект их дезориентации, который сохранялся столько времени, сколько оставался экран на участке (Кауль, 1977). Показателем дезориентации служило увеличение ширины потока на экранированном участке, являющееся следствием активного поиска муравьями утерянного ориентира. Муравьи оказались неспособными восстановить двунаправленное движение на экспериментальном участке и нормализовать ширину потока за 72 часа. В результате был сделан логический вывод, что рыжие лесные муравьи ориентируются на местности в основном по наземным зрительным ориентирам и без предварительного обучения не способны перейти на ориентир другой модальности. Однако, позднее, наблюдая за мечеными особями, мы обнаружили, что в 28 % случаев муравьи не замечали экран и свободно проходили экспериментальный участок (Рис.2.).

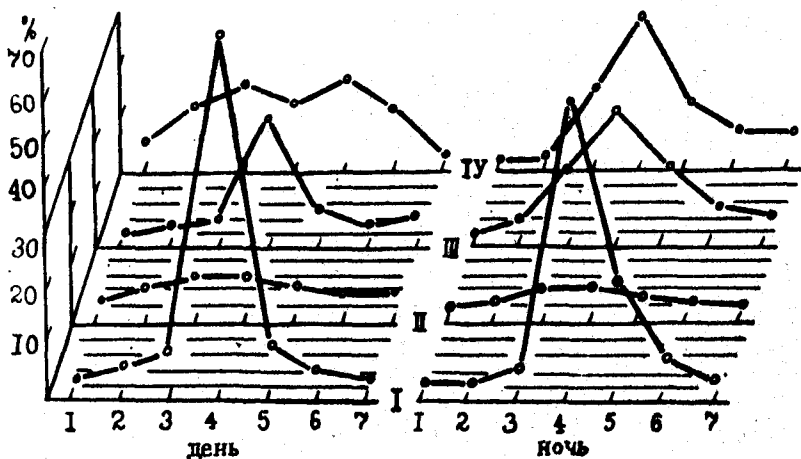


Рис.2. Влияние экрана-цилиндра на ориентацию рыжих лесных муравьев.

Контроль: I - сорентированные, II - несорентированные;
экран: III - сорентированные, IV - несорентированные.

Кроме того выяснилось, что, зайдя на экранированный участок, муравей не находился на нем более 20 минут. А эффект дезориентации сохранялся за счет вновь прибывших особей. Следовательно, вывод, сделанный ранее, верен только для муравьев, находящихся на экранированном участке дороги.

Особи, ориентирующиеся не по кронам деревьев, были выявлены и в другом эксперименте. При чем точно в том же соотношении. При закрытом смещении муравьев вдоль прямолинейного маршрута на разные расстояния (на 2-10 м) выяснилось, что независимо от расстояния смещения в 28-30 % случаев муравьи не теряли способности ориентироваться на местности. Этот факт еще раз подтвердил заключение о том, что около трети фуражиров в естественных условиях могут ориентироваться не по наземным предметам. Они, скорее всего, способны сохранить информацию об охотничьей территории при сплошных вырубках и любых других изменениях условий, ведущих к значительному сокращению зрительной информации на контролируемой территории, и определяют надежность жизнеобеспечения семьи муравьев в экстремальных условиях.

Анализ полученных результатов позволяет заключить, что рыжие лесные муравьи в лабораторном эксперименте в равной мере могут ориентироваться по запаху следа, по градиенту освещенности и по контрасту крон деревьев. В естественных условиях примерно треть их ориентируется не по пологу леса. На конкретном примере пространственной ориентации рыжих лесных муравьев показано, сколь необходим системный подход при изучении любого биологического объекта или явления.

HIERARCHY OF ORIENTATION SYSTEMS IN RED WOOD ANTS

R.M.Kaul, N.V. Korosteleva

Institute of biology and biophysics, Tomsk.

In laboratory conditions red wood ants are able to orientate themselves equally with the aid of odour trails, light gradient and trees canopy. In nature conditions about one third of foragers do not orientate themselves by forest canopy. This example of ants orientation illustrates the necessity of system approach in investigation of each biological phenomena.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ МУРАВЬЕВ

В. Е. Кипятков

Кафедра энтомологии Ленинградского университета

Сезонное развитие муравьев изучено крайне недостаточно /обзоры см. Vriens, 1977; Кипятков, 1981/. Совершенно отсутствуют исследования, посвященные сравнительному анализу сезонных циклов и механизмов их регуляции у разных видов семейства Formicidae из различных климатических и природных зон. Проведение подобного анализа на примере муравьев фауны СССР явилось целью данной работы.

Материал и методика исследований

Всего к настоящему времени нами экспериментально исследовано с различной степенью полноты более 50 видов муравьев, относящихся к 19 родам. Материал для лабораторных экспериментов собирали в Белгородской, Ленинградской, Магаданской, Московской, Новосибирской областях, в Западной Украине, Крыму, Приморском крае и в Туркмении.

Муравьев собирали из природных гнезд обычно весной и содержали в лаборатории в портативных пластиковых формикариях без гнездового материала, позволявших проводить учеты всех стадий развития. Каждая группа имела полный состав: рабочие, расплод и царицы /или одна царица у моногинных видов/. Формикарии с муравьями содержали в фототермостатах при различных температурах и фотопериодах. Кормили два раза в неделю раствором сахара и измельченными насекомыми /тараканы, pupарии мясных мух/. Осмотры и учеты состояния групп проводили обычно один раз в неделю.

Проведенные исследования позволяют сформулировать ряд обобщений относительно структуры, классификации, механизмов регуляции и направлений эволюции сезонных циклов развития муравьев.

I. Классификация и эволюция типов развития и сезонных циклов

Для множества видов муравьев, обитающих в тропических районах со слабо выраженной сезонностью климата, характерен гомодинамный тип развития, когда в любое время года в гнездах имеются все стадии онтогенеза, а продолжительные задержки развития типа диапаузы отсутствуют. Такую ситуацию мы наблюдали у *Pheidole vexariposa* с архипелага Тонга и *Tetramorium semillimum* с Сейшельских островов, содержавшихся в лаборатории до 1,5 лет. При любых экологических до-

пустынных температурах /до 17°C/ и фотопериодах у этих муравьев происходило непрерывное развитие.

При проникновении муравьев из тропических районов в субтропики и далее на север /или на юг в южном полушарии/ гомотинамный тип развития мог сохраняться на первых этапах их приспособления к условиям умеренного климата. Гомотинамность отмечена в литературе у ряда субтропических видов. В фауне муравьев СССР она характерна для видов рода *Pheidole*. В экспериментах с ними установлено, что при любых температурах выше порога продолжается развитие личинок и откладка яиц царицами, т.е. какие-либо формы диапаузы отсутствуют. У обитающего в Средней Азии и на Кавказе *P. pallidula* при температурах ниже 20° развитие не прекращается, но расплод постепенно вымирает, и муравьи зимуют без него. Распространенный на юге Приморского края *P. ferrida* лучше приспособлен к условиям достаточно сурового умеренного климата: при понижении температуры личинки не погибают, и на зимовку уходят все стадии развития от яиц до куколок, однако, во время зимовки куколки и большая часть яиц гибнут.

Для предотвращения подобных потерь расплода необходимо возобновление тех или иных форм диапаузы, т.е. формирование гетеродинамного типа развития. При этом сезонный цикл развития может приобретать такую структуру, когда к концу летнего сезона в гнездах остаются только диапаузирующие стадии онтогенеза, способные успешно перезимовать.

Виды муравьев с гетеродинамными циклами могут быть разделены на две группы. Для первой характерна возможность непрерывного и неограниченного развития при температурах, близких к оптимуму и возникновение задержек только при понижении температуры. Такое развитие может быть названо экзогенно гетеродинамным. Оно обнаружено нами у всех исследованных видов родов *Messor*, *Monomorium*, *Tarbioma* и *Tetramorium*. При температурах выше 25° эти муравьи фактически являются гомотинамными: мы наблюдали в таких условиях непрерывное развитие в экспериментальных группах в течение более 1,5 лет. В то же время при температурах 20° и ниже быстро прекращается окукливание /а у *Monomorium ruzskyi* и *Tetramorium* - и яйцекладка/. Если после этого повысить температуру до оптимального уровня, развитие возобновится, и затем вновь может быть блокировано понижением температуры. Подобные эксперименты с одной и той же группой муравьев можно повторять неоднократно с одинаковым результатом.

Таким образом, у видов первой группы диапауза формируется экзогенно - воздействием низких температур, превышающих, однако, величину нижнего порога развития. Диапауза является неустойчивой и легко снимается повышением температуры. Существование диапаузы у экзогенно гетеродинамных видов можно доказать экспериментами по холодовой реактивации: после пребывания в холодильнике при 3-5° в течение 2-3 месяцев развитие возобновляется и длительное время продолжается даже при температуре 20°.

Большинство видов муравьев фауны СССР относится ко второй группе с эндогенно гетеродинамным типом развития. Даже при наиболее оптимальных температурах и длинном дне развитие этих видов в конце концов прекращается, т.е. возникновение диапаузы обусловлено у них, прежде всего, эндогенными факторами. Это не исключает, однако, участия и экзогенных механизмов в регуляции сезонного развития этих видов, что будет рассмотрено ниже. Вероятно, экзогенно гетеродинамное развитие является первым этапом в эволюции гетеродинамности у муравьев, а эндогенно гетеродинамное возникает в процессе их дальнейшего приспособления к умеренному климату.

Гетеродинамные циклы развития муравьев можно разделить на три типа в зависимости от состава зимующей колонии. Для большей части видов характерна зимовка с расплодом. У групп, избравших этот путь приспособления, вероятно, вначале эволюции возникла диапауза личинок. Она наступает в конце лета достаточно рано для того, чтобы все имеющиеся в гнезде куколки успели завершить развитие до холодов, а новые куколки уже не появляются, и муравьи уходят на зимовку с яйцами и личинками всех возрастов. Такие циклы можно отнести к типу Arhaenogaster /Кипятков, Лопатина, 1989/. У исследованных нами *A. gibbosa*, *A. sinensis* и *A. subterranea* в конце лета формируется диапауза личинок 3-го /последнего/ возраста, но у цариц диапауза отсутствует, и они откладывают яйца до глубокой осени /в лаборатории яйцекладка не прекращается даже при температурах ниже 17°. Поэтому у *Arhaenogaster* зимуют все стадии развития, кроме предкуколок и куколок.

Сезонные циклы некоторых видов *Mezozor* и *Monomorium kaszabowi* также относятся к этому типу, но их яйца не выживают зимой; успешно зимуют только личинки всех возрастов. Яйца других муравьев также не могут перезимовывать. Наши эксперименты с несколькими видами показали, что яйца при температурах ниже пороговых быстро

погибает. Вероятно, у видов рода *Aphaenogaster* возникли какие-то специальные физиологические механизмы, повышающие жизнеспособность яиц при низких температурах.

Можно предполагать, что неспособность яиц муравьев успешно зимовать обусловила необходимость возникновения в эволюции вслед за диапаузой личинок и диапаузы цариц. У всех исследованных нами видов она формируется в сезонном цикле позже диапаузы личинок, что позволяет использовать тепловые ресурсы конца лета для накопления большего количества зимующих личинок. Такие сезонные циклы, зимующие стадии в которых представлены только личинками, относятся к типу *Mutisca*. При этом зимовать могут личинки только одного /*Diplochortum*, *Mutisca*, *Tetramorium*, *Manica* / или нескольких возрастов /прочие роды/.

Некоторые виды муравьев избрали совершенно иной путь формирования гетеродинамности: у них возникла устойчивая диапауза цариц, наступающая летом задолго до осеннего похолодания. При этом последние отложенные летом яйца успевают завершить развитие до имаго тем же летом, и в результате муравьи зимуют без расплода. Такие сезонные циклы относятся к типу *Formica* и характерны для всех родов трибы *Formicini*, а также для *Ponera coarctata* /другие *Ponerini* не изучены в этом отношении/.

2. Механизмы регуляции гетеродинамных циклов

При экзогенной регуляции гетеродинамных циклов развития в качестве основных регуляторных факторов выступают температура и фотопериод. Возникновение диапаузы у личинок в конце лета в ответ на укорочение дня обнаружено нами у *Mutisca* и *Aphaenogaster sinensis*, а фотопериодическая индукция диапаузы цариц - только у *Mutisca*. Кроме того у некоторых видов *Acantholepis*, *Camponotus*, *Leptothorax* и *Manica* выявлены количественные фотопериодические эффекты: увеличение процента диапаузирующих личинок или более раннее наступление диапаузы при коротком дне по сравнению с длинным.

Температурная регуляция сезонного развития значительно шире распространена у муравьев. У всех исследованных нами видов понижение температуры способствует индукции диапаузы и ускоряет ее наступление. Кроме того, прекращение диапаузы также регулируется у всех муравьев экзогенно механизмом холодной реактивации. Для реактивации большинства видов по нашим данным достаточно воздействия

температуры 3-5° в течение 1-4 месяцев, после чего активное развитие становится возможным даже при 17-20°, т.е. при температурах, встречающихся в летний период быстрого наступления диапаузы.

Эндогенная регуляция сезонных циклов, видимо, появилась в эволюции позже экзогенной. У многих видов муравьев при содержании в константных лабораторных условиях можно наблюдать спонтанные ритмы развития: откладка яиц и окукливание личинок сначала прекращаются, а затем самопроизвольно возобновляются через больший или меньший промежуток времени; такие циклы повторяются неоднократно вне какой-либо связи со сменой времен года, происходящей за стенами лаборатории /что свидетельствует об эндогенной природе ритмов развития/, до тех пор, пока муравьи сохраняют достаточную жизнеспособность. Впервые подобный эндогенный ритм был обнаружен В. Хеллдоблером (Heldobler, 1961) у *Camponotus herculeanus* и *C. ligniperda*. Л. Плато (Plateaux, 1970) отметил аналогичную цикличность развития у *Leptothorax nylanderi*. Мы наблюдали спонтанные ритмы развития у видов *Acantholepis*, *Aphaenogaster*, *Camponotus*, *Cataglyphis*, *Crematogaster*, *Formica*, *Lasius*, *Leptothorax*, *Myrmica*, *Monomorium*, *Plagiolepis*, *Tetramorium*.

Эндогенные ритмы, конечно, не могут быть реализованы в природе в условиях умеренного климата. Возобновление развития весной определяется не эндогенным ритмом, а механизмом холодовой реактивации. Следует подчеркнуть, что при спонтанном возобновлении развития оно обычно не бывает столь полным, как после холодовой реактивации: продуктивность цариц невелика, окукливаются не все личинки. Для полного восстановления способности к развитию и сохранения жизнеспособности муравьям необходима холодовая реактивация.

Экологическое значение имеет лишь та часть спонтанного ритма, которая определяет постепенное уменьшение потенции к развитию и увеличение тенденции к диапаузе в течение активного периода сезонного цикла, т.е. действует по принципу "песочных часов". Этот механизм нам удалось обнаружить у подавляющего большинства исследованных видов, в том числе и у относящихся к группе экзогенно гетеродинамных. Например, при содержании муравьев рода *Tetramorium* с ранней весны при 20° можно наблюдать у них полноценное развитие в течение 2-4 месяцев, но затем оно полностью прекращается, хотя условия содержания не изменились. В то же время при оптимальной для *Tetramorium* температуре 25-30° развитие продолжается неограниченно долго.

Эндогенная регуляция через механизм песочных часов всегда сочетается с экзогенной. Можно дать следующую принципиальную схему регуляции сезонного цикла муравьев в условиях умеренного климата. Во время холодной реактивации, протекающей осенью и весной при низких положительных температурах, происходит восстановление способности к активному развитию, которое начинается весной после возрастания температуры среды выше порога, что синхронизирует циклы развития колоний одного вида в каждом местообитании. Весной и в начале лета тенденция к бездиапаузному развитию очень велика, и оно возможно даже при довольно низких температурах, которые в конце лета вызывают быстрое наступление диапаузы. Фотопериодическая чувствительность после зимовки также отсутствует. В течение активного периода сезонного цикла в результате протекания эндогенного физиологического процесса /"пересыпание песка в часах"/ происходит постепенное уменьшение потенции к развитию и нарастание тенденции к диапаузе, что выражается в появлении чувствительности к фотопериоду /у некоторых видов/ и изменении реакции на температуру. Теперь понижение температуры вызывает быстрое наступление диапаузы. В результате прекращение развития в конце лета обусловлено, с одной стороны, эндогенным процессом, а с другой стороны, экзогенными факторами, играющими корректирующую роль и позволяющими более точно согласовывать сроки наступления диапаузы с климатическими условиями конкретного года. Так, если в конце лета будет более теплая погода, диапауза наступит позже, и напротив, похолодание в это время приведет к более раннему прекращению развития. В осенний период цикла, когда диапауза уже сформировалась, осуществляется подготовка муравьев к зимовке: углубление гнезда, строительство зимовочных камер, накопление в жировом теле питательных веществ и т.д.

У муравьев с экзогенно гетеродинамным развитием эндогенные механизмы регуляции играют подчиненную роль, но могут быть выявлены в эксперименте. Среди эндогенно гетеродинамных видов у одних /*Arhaenogaster sinensis*, *Lasius*, *Mutrica* / экзогенные факторы могут существенно корректировать продолжительность активного периода сезонного цикла, а у других /*Camponotus s. str.*, *Cataglyphis*, *Formica*, *Leptothorax* / они оказывают значительно меньшее влияние на сроки наступления диапаузы.

Л и т е р а т у р а

Кипятков В.Е. Механизмы регуляции процессов развития у муравьев. - В кн.: Чтения памяти Н.А.Холодковского. Доклады на 33 чтении 3-4 апреля 1980 г., Л.:Наука, 1981, :59-91.

Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. Сезонное развитие *Arhaenogaster sinensis* на юге Приморского края: новый тип сезонного цикла у муравьев. - Зоол. журн., 1990, 69, вып.7, :69-79.

Brian M.V. The synchronisation of colony and climatic cycles. - Proc. 8-th Int. Congr. I.U.S.S.I., Wageningen, 1977, :202-206.

Bildobler E. Temperaturunabhängige rhythmische Erscheinungen bei Rossameisenkolonien (*Camponotus ligniperda* Latr. und *Camponotus herculeanus* L.). (Нум., Form.). - *Insectes Sociaux*, 1961, 8, №1, :13-22.

Plateaux L. Sur le polymorphisme sociale de la fourmi *Leptothorax nylanderii* (Förster). II. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. - *Ann. Sci. Nat. Zool. et Biol. Anim.*, 1971, 13, №1, :1-90.

COMPARATIVE STUDY OF ANTS SEASONAL DEVELOPMENTAL CYCLES

V.E.Kipyatkov

Department of Entomology, Leningrad State University

Ants seasonal developmental cycles were investigated by the means of laboratory experiments and field phenological observations. More than 50 species of ants belonging to 19 genera and 4 subfamilies from different regions of the USSR were experimentally studied in 1980-1990.

Great number of tropical ants has homodynamous type of development: diapause is absent and all ontogenetic stages are present in the nests all the year round. When primarily tropical ants penetrated to subtropics and farther to the North (or to the South) they might remain homodynamous at first stages of adaptation to temperate climate. Two species of Pheidole found in the USSR are homodynamous. In *P. pallidula* at temperatures lower than 20° development proceeds but the brood gradually died out and the ants hibernate without brood. In *P. fervida* from South Primorye all stages hibernate but prepupae, pupae and eggs perish during the winter.

The diapause appearance in seasonal cycle and forming of heterodynamous type of development in evolution allow ants to prevent such brood mortality during hibernation. Heterodynamous

ant species may be divided into three groups according to composition of their hibernating colonies. The cycles of the type Aphaenogaster is characterised by the forming of diapause in last instar larvae by the end of summer and by the absence of diapause in queens which continue to lay eggs up to the late autumn. All stages of development except prepupae and pupae hibernate, therefore, in species of this group. The eggs hibernate successfully in Aphaenogaster gibbosa, A. sinensis and A. subterranea but in Messor and Monomorium kuznezovi also belonging to this cycle type egg do not survive and only larvae of all instars hibernate.

Majority of heterodynamous ant species cycles belong to the type Myrmica characterised by the forming of diapause at the end of summer at first in larvae and then in queens. All eggs and pupae have, therefore, enough time to develop upto the larvae and the imagoes, correspondingly, and the ants hibernate with larvae of only one (Diplorhoptrum, Myrmica, Tetramorium, Manica) or some instars.

All species of Formicini and Ponera coarctata (other Ponerini are not investigated) have cycles of the type Formica which is characterised by the forming of diapause in queens in summer and by the absence of diapause in larvae. All eggs in colonies of these species develop up to the imagoes by the beginning of cold weather and the ants hibernate without brood.

Heterodynamous seasonal cycles of ants may be divided into two groups according to their regulation mechanisms. The exogenously heterodynamous cycles are characterised by the possibility of uninterrupted and unlimited development at the temperatures near the optimum and by the forming of diapause only as a result of low temperatures influence. The species of genera Messor, Monomorium, Tapinoma and Tetramorium were observed to develop continuously during more than 1.5 years at temperatures 25° and higher. At the same time the temperatures lower than 20° cause diapause and cessation of oviposition and development. Subsequent temperature rise lead to renewal of development.

Majority of ant species in the USSR has endogenously heterodynamous cycles. In these species the forming of diapause mainly depends on the endogenous factors and development ceases sooner or later even at optimal temperatures. Their diapause is more

stable and it cannot be broken so easily by temperature rise.

Ants seasonal cycles regulation is carried out by two groups of factors - exogenous and endogenous. The main factors of exogenous regulation are temperature and photoperiod. Photoperiodic induction of diapause has been found only in Myrmica and Aphaenogaster sinensis. In some species of Acantholepis, Camponotus, Leptothorax and Manica there are quantitative photoperiodic effects: the influence of day length on the percent of diapausing larvae or on the dates of diapause forming. Temperature is the most universal regulator of seasonal cycles: in all species studied the fall of temperature results in more rapid diapause induction in larvae and queens.

Endogenous regulation of seasonal cycles is based on the spontaneous physiological rhythms of development which have been found in numerous ant species in experiments under constant laboratory conditions. These rhythms operate in natural circumstances in all species investigated in the form of the "sand glass" mechanism: during spring and summer the potential for development gradually decreases and the tendency to diapause simultaneously increases in ants and in their brood. In early spring the tendency for development is high in ants and the development may proceed even at temperatures lower than 20°; but at the end of summer the tendency for development is so low and such temperatures cause the rapid induction of diapause and the cessation of development.

The restoration of developmental potential is a result of cold reactivation which proceeds at low positive temperatures in autumn and winter. The majority of ant species studied needs to stay for 1-4 months at 3-5° for full reactivation. The process of cold reactivation acts as though it winds up the ants "sand glass".

In exogenously heterodynamous species the endogenous regulative factors are of little importance, but they may be revealed in experiments. Among the endogenously heterodynamous species in some (Aphaenogaster sinensis, Lasius, Myrmica, Acantholepis) the exogenous factors may correct substantially the duration of the active period of seasonal cycle: but in others (Camponotus s.str., Cataglyphis, Formica, Leptothorax) these factors affect the dates of development cessation in lesser extent.

ТЕМПЕРАТУРА ХОЛОДОВОГО ОЦЕПЕНЕНИЯ РЯДА ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ И
ВЫБОР ОПТИМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМОВ ЗИМОВКИ
МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ

А. Д. Комиссар

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, г. Киев

Медоносные пчелы зимуют в шарообразных скоплениях по 10-40 тысяч особей, формируя так называемый зимний клуб, на поверхности которого они поддерживают температуру 10°C , а в центре $28-30^{\circ}$; известны температурные карты клуба при разных режимах зимовки. Оптимальными для зимовки медоносных пчел считаются температуры $4-6^{\circ}$ (McCutcheon, 1984) - в этих условиях каждая пчела при собственной массе 100 мг потребляет в среднем 2 мг меда в сутки. Рекордно низкий уровень обмена веществ зафиксирован не в зимний период, а у пчел роя в состоянии покоя при внешней температуре $16-18^{\circ}$ (Heinrich, 1981). Вопрос о том, достижим ли такой низкий уровень обмена на протяжении всего зимнего периода, остается открытым.

Принято считать, что на медоносная пчела приспособилась к низким температурам, так как пчелиные семьи способны продолжительное время переносить морозы. О степени приспособления насекомых к жизнедеятельности при низких температурах обычно судят по температуре максимального переохлаждения (ТМП), характеризующей наличие антифризных веществ в организме, или по нижнему температурному порогу развития. Для медоносных пчел эти показатели не имеют смысла, так как пчелы никогда не переохлаждаются, а расплод воспитывают при постоянной температуре 34° . Единственный показатель, по которому можно судить об индивидуальной холодоустойчивости пчел - температура холодого оцепенения (ТХО). Этот показатель имеет для пчел реальный биологический смысл, так как именно ТХО определяет потери тепла зимним клубом, поскольку на его поверхности пчелы вынуждены поддерживать ту минимальную температуру, при которой они еще в состоянии передвигаться.

Мы определяли ТХО у пчел и других перепончатокрылых путем медленного нагрева ($1^{\circ}\text{градус/час}$) полностью оцепеневших насекомых. Критерием ТХО служила способность насекомых самостоятельно передвигаться при встряхивании пробирки. В некоторых работах в качестве критерия ТХО используют способность насекомого реагировать на прикосновение, что делает результаты разных авторов труд-

носоставимыми. Наши результаты хорошо совпали с данными J. Free и Y. Spence - Booth (1960) полученными с помощью менее точной методики определения процента застывших пчел при одночасовой их экспозиции при разных температурах. Такая методика скорее отражает разную способность пчел противостоять переохлаждению в течение часа, так как застывают пчелы, исчерпавшие возможность поддерживать повышенную температуру тела.

Сравнение ТХО у некоторых перепончатокрылых (таблица), показывает, что медоносные пчелы имеют высокую ТХО - такую же, как и испытанные нами насекомые тропического происхождения, или отдельные виды перепончатокрылых из подотряда Aculeata, имагинальная фаза которых приурочена исключительно к летним месяцам (например, теплолюбивая пчела-листорез *Megachile rotundata*). У испытанных нами насекомых из двух подотрядов Symphyta и Parasitica ТХО очень низкая - 0-3°, в подотряде Aculeata только у некоторых видов муравьев зимой ТХО опускается до нуля градусов и ниже, хотя в активный период она такая же, как и у большинства других жалящих перепончатокрылых.

ТМП у зимующих пчел, по нашим определениям - - 6°..-9°, а по данным Е. К. Есьнова (1984) - -6°..-12°. Такую высокую ТМП обычно имеют насекомые, не имеющие холодоустойчивых приспособлений.

Основываясь на концепции Л. А. Зенякина (1937), согласно которой термопреферендум - это динамическая реакция организма, приводящая к условиям с минимальными энергетическими затратами, можно предположить, что оптимальным режимом для зимовки пчел будет режим, при котором все пчелы в семье смогут выбирать предпочитаемую ими температуру. Эта гипотеза была нами проверена. Были сконструированы нуклеусные ульи с электрообогревом, обеспечивающим вертикальный градиент температуры от 0° в нижней части улья в зоне летка, до 30° в верхней части улья. Получено высокое качество зимовки нуклеусов (до 3000 особей) с затратами меда 2 мг на пчелу в сутки (Комиссар, 1980). В специальных градиент-приборах с вертикальным градиентом температуры был определен термопреферендум пчел в составе небольшой семейки в зимних условиях. В наших опытах пчелы располагались почти равномерно в интервале температур от 15° до 36°. Активные пчелы смещались в зону с более высокими (>25°) температурами, а матки всегда располагались в интервале 26-34° (Комиссар, в печати).

Таблица

Температура холодого оцепенения (ТХО) перепончатокрылых
из фауны Киевской области и некоторых тараканов.

наименование насекомого		кол-во видов	ТХО град.	
подотряд	Symphyla	сидячебрюхие	27	0-3
Нупено- ptera	Parasitica	паразитические	43	0-2
	Aculeata	жалящие	124	3-14
Жалящие перепончатокрылые Aculeata				
медоносные пчелы	зимние особи		--	9.0-9.6
	+ 24 часа при 30 град.		--	9.8-10.3
	летние особи		--	11-12
	самцы (трутни)		--	13-15
одиночные пчелы	ранневесенние виды		21	3-8
	летние виды **		20	6-12
муравьи	весной и летом*		36	3-8
	зимой		4	-1-1
шмели	самки и рабочие		6	4-8
осы	самки и рабочие **		33	3-12
Тропические по происхождению насекомые				
муравьи	Monomorium pharaonis		-	9-10
Formicidae	Среднеазиатские виды		8	8-12
Blattoptera	лабораторные культуры		4	8-13

* - только небольшое число летних видов имеют ТХО > 9 градусов

Согласно нашим оценкам на основании существующих температурных карт зимнего клуба, в зимнем клубе более 50% пчел находится постоянно при температурах ниже 15°. Очевидно, что температурный режим зимнего клуба не оптимален, так как при возможности выбора пчелы избегают температур ниже 15°, где интенсивность обмена у них может быть повышена.

Как считает В. З. Кауфман (1985), по термопреферендуму можно судить о температурах в районе происхождения и становления вида - высокий термопреферендум пчел зимой, как и высокая ТКО, могут свидетельствовать о недавнем продвижении вида в районы с суровыми климатическими условиями.

Был испытан также другой режим зимовки при повышенных температурах. Ульи с небольшими семьями располагали в отапливаемых помещениях и обеспечивали выход пчел на улицу через тоннель - такую зимовку мы предлагаем называть высокотемпературной (ВТЗ). Этот способ зимовки известен, видимо, со времен изобретения наблюдательных ульев, которые часто располагали в помещении. Имеются отдельные сообщения о качественной ВТЗ (Шевелев, 1893; Сушко, 1894; A. and E. Root, 1923), однако нестабильность результатов такой зимовки, а то и просто устойчивые отрицательные результаты (Ван Ляре, 1971) в дальнейшем способствовали созданию мнения об отрицательном влиянии повышенных зимних температур на пчел (A. and E. Root, 1959). Нам удалось выяснить причины нестабильных результатов ВТЗ. Ими оказались чрезмерное обезвоживание пчел и нарушения ряда требований к конструкции улья. Нами получено высокое качество ВТЗ (низкие затраты корма и низкая каловая нагрузка) и хорошее весеннее развитие пчел (сохранение способности к воспитанию расплода иногда считают главным критерием качества зимовки).

Не противоречат ли полученные нами результаты закону увеличения интенсивности обменных процессов при увеличении температуры? Обычно у насекомых с повышением температуры интенсивность обмена увеличивается: температурный коэффициент Q_{10} составляет 2-3, хотя можно привести множество примеров, где он близок к 1 (Тыщенко, 1976). У пчел в состоянии покоя Q_{10} - 2,2, но у активных особей интенсивность обмена на порядок - два выше и уменьшается приблизительно в 10 раз при увеличении температуры с 15° до 35° (Heusner, Stussi, 1964; Stussi, 1967). Поэтому активные пчелы в градиент-приборе и смещаются в зону повышенных температур в полном

соответствии с концепцией Л. А. Зенякина. Так как жизнедеятельность пчел в клубе состоит из чередования периодов активности и покоя (Esch, 1960), то минимальный уровень обмена веществ у пчел при зимовке может быть достигнут при режиме, обеспечивающем их минимальную активность. Резкое понижение интенсивности обмена у активных пчел при повышении температуры дает больше шансов высокотемпературным режимам.

Выводы. Медоносные пчелы - теплолюбивые насекомые, предположительно произошедшие в Южной Азии, где в настоящее время в диком виде встречаются три других вида рода *Apis*: *A. indica*, *A. dorsata* и *A. florea* (Butler, 1977). Медоносные пчелы имеют малую индивидуальную холодоустойчивость, что выражается в высоких температурах холодового опеченения ($9-12^{\circ}$), максимального переохлаждения ($-6^{\circ}..-12^{\circ}$) и в высоком ($15-36^{\circ}$) зимнем термопреферендуме. Проникнув в бореальную зону, медоносные пчелы, по сути, остались такими же тропическими насекомыми, а их адаптации к низким температурам проявились на поведенческом уровне, не вызвав резких физиологических изменений. Видимо, приспособление медоносных пчел к низким температурам проходило на фоне уже имеющихся у них приспособлений к теплому засушливому зимнему периоду. Аналогично у других насекомых зимняя диапауза, по предположению Р. С. Ушатиной (1957), возникла, как усложнение простого замедления обмена веществ под влиянием неблагоприятных условий, в частности под влиянием недостатка воды.

Наиболее вероятно найти оптимальный для зимовки температурный режим в области температур, характерных для зоны возникновения медоносных пчел как вида. Проведенные опыты по высокотемпературной зимовке и зимовке в режиме свободного выбора предпочитаемых температур показывали, что для сохранения пчелами состояния покоя и репродуктивной диапаузы достаточно низкотемпературной зоны за пределами их расположения.

Мы предлагаем сместить поиск оптимальных температурных режимов зимовки пчел в зону температур выше ТХО ($>9^{\circ}$) или даже выше нижнего порога зимнего термопреферендума ($>15^{\circ}$), устраняя возможность их вылета из улья низкотемпературной зоной.

Ван Ларе О. (1971) - Влияние ряда факторов на зимовку пчелиной семьи, *Апиакта*, 2: 55-58.

Еськов Е. К. (1984) - Температура максимального переохлаждения у медоносных пчел и ее филогенетическая специфичность, *Известия АН СССР, Сер. биол.*, 4: 535-542.

Зенякин Л. А. (1937) - К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена на температуру у *Oreophrthera brumata* L. и *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera), *Энтомологическое обозрение*, 27(3-4): 174-180.

Кауфман Б. З. (1985) - Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных, *Журнал общей биологии*, 46(4): 509-515.

Комиссар А. Д. (1980) - Зимовка нуклеусов, *Пчеловодство*, 8: 12-13.

Комиссар А. Д. (1987) - Высокотемпературная зимовка отводков, *Пчеловодство*, 9: 24-26.

Комиссар А. Д. (в печати) - Термопреферендум медоносных пчел и маток зимой в составе небольшой семьи.

Сушко В. (1894) - О зимовке пчел в наблюдательных ульях, *Вестник Русского общества пчеловодства*, 12: 394.

Тыщенко В. П. (1976) - Основы физиологии насекомых. Физиология метаболических систем, том 1, Ленинград: 362 с.

Шевелев Е. (1893) - Зимовка пчел в стеклянном учебном улейке, *Русский пчеловодный листок*, 7: 213-214.

Esch H. (1960) - Über die Körpertemperaturen und Wärmehaushalt von *Apis mellifica*, *Z. vergl. Physiol.*, 43(1): 305-335.

Free J., Spencer-Booth Y. (1960) - Chill-coma and cold death temperature of *Apis mellifera*, *Ent. exp. et appl.*, 3: 222-230.

Heinrich B. (1981) - The mechanism and energetics of honeybee swarm temperature regulation, *J. Exp. Biol.*, 91: 25-55.

Heusner A., Stussi T. (1964) - Metabolisme energetique de l'abeille isolee: son role dans la thermoregulation, *Ins. Soc.* 11(3): 239-266.

McCutcheon D. M. (1984) - Indoor wintering of hives, *Bee world*, 65(1): 19-37.

Root A. & E. (1935, 1959) - The ABC and XYZ of Bee Culture.

Stussi T. (1967) - Thermogenes de l'abeille et ses rapports avec le niveau thermique de la ruche, *These Doct. Sci. natur. Fac. sci. Univ. Lyon*: 367 pp.

CHILL-COMA TEMPERATURE OF SOME HYMENOPTERA AND THE CHOICE OF THE
OPTIMAL TEMPERATURE RATE FOR WINTERING OF HONEY BEES

A. D. Komissar

Shmalhausen Institute of Zoology, Kiev

Summary.

The individual cold resistance of honey bees can be characterized only by chill coma temperature (CCT). We investigated this value in some Hymenoptera using the method of slow heating (one degree per hour) of insects completely immobilized by cold. We have tested 70 species of insects from hymenopteran suborders Symphyta and Parasitica (CCT= 0-3°C) and 124 species from the suborder Aculeata (CCT= 3-12°). Only tropical insects (13 species) and some Aculeata with summer imaginal phase had CCT as high as in honey bees (9-12°).

Our investigations on thermopreferendum in honey bees of a small colony showed that wintering bees preferred the temperatures from 15 to 36°. According to L. A. Zeniakin (1937), the thermopreferendum in insects is the dynamic reaction which leads to minimal energy expenditure. From this point of view the thermal conditions with minimal waste of energy for wintering bees will be in the zone of thermopreferendum (15-36°). Thermal regime in a winter cluster is far from optimum because not less than 50% of bees in the cluster suffer unfavourable conditions at the temperatures cooler than 15°. This fact provides a reason to search for high temperature regimes of wintering. We obtained high quality of wintering in small colonies of bees, subjected to new temperature regimes: in hives with the vertical gradient of temperature and at the room temperature (Komissar, 1980, 1987).

Having in mind high values of CCT, supercooling point and winter thermopreferendum of honey bees, we assume that they practically possess no individual cold resistance and can be considered as a tropical insects in this respect. Honey bees intervened regions with hard winter not due to their individual cold-resistance properties, but succeeded to resist low temperature conditions with the behavioural adaptations.

We propose to shift the search of optimal regimes of wintering of bees to the zone of temperature higher than CCT (>9°) or even higher than the lower threshold of their winter thermopreferendum (>15°).

ИТОГИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
ИНСТИТУТА ПЧЕЛОВОДСТВА

Н. И. Кривцов

Научно-исследовательский институт пчеловодства, Рыбное

В комплексе биологических исследований Института постоянно уделяется внимание вопросам вывода маток, сохранения генофонда медоносных пчел, генетики, селекции. А. С. Михайлов (1925) обнаружил закономерное изменение морфологических признаков пчел в зависимости от географической широты, что дало возможность В. В. Алпатову ввести в зоологию понятие клинальной изменчивости. Обнаруженная закономерность успешно используется для объективного выделения внутривидовых таксономических единиц. А. С. Михайлов выявил также сезонные изменения морфологических признаков, их изменения в зависимости от условий кормления и выращивания личинок, описал белоглазую и безфасеточную мутации пчелы, установил доминантный характер наследования желтой окраски хитина, впервые в стране осуществил в 1927 г. инструментальное осеменение пчелиной матки.

Д. В. Маскольский в 1934-1936 гг. предложил оригинальный способ генетического анализа признаков у медоносной пчелы, позволяющий устанавливать чистоту спаривания матки с трутнями избираемого происхождения по признакам гемизиготных трутней-стнов, полученных от ее дочерей - отрутневевших рабочих пчел, предложил позднее оригинальную теорию определения пола у пчел.

П. М. Комаров в 30-е годы выполнил серию блестящих исследований по разработке методов селекции пчел, и его изданная в 1937 г. монография "Разведение пчел" не потеряла своего значения и в настоящее время.

В. В. Тряско (1955) дала гистологическое описание отдельных участков половых путей матки, установила, что сперма находится в парных и непарном яйцеводах и влагалище, а мукос только в карманах преддверия влагалища и камере жала. Путем сопоставления объема парных яйцеводов и семенных пузырьков, количества спермы в них, количества сперматозоидов в сперме из парных яйцеводов и семенных пузырьков и, наконец, по количеству излишков спермы, выделяемой одной маткой В. В. Тряско установила

факт многократного спаривания (с 2-10 трутнями) в течение одного брачного вылета, сделав, тем самым, открытие мирового значения.

К.П.Истомина-Цветкова (1958; 1963), используя оригинальные методики, изучила особенности поведения рабочих особей медоносной пчелы и установила, что пчелы выполняют отдельные работы по уходу за гнездом в различных сочетаниях в одни и те же дни и с различной повторяемостью на протяжении условного периода жизни. Эти работы сочетаются с уходом за личинками всех возрастов, обогреванием печатного расплода. Чаще всего отдельные виды работ осуществляются непрерывно в течение коротких отрезков времени.

В 1948 г. была осуществлена экспедиция в Грузию, положившая начало работам по сравнительному испытанию популяций серых горных кавказских пчел, в результате которых был отобран исходный материал для выведения породной группы "Приокская".

В 1953-56 гг. разработан метод промышленного скрещивания серых горных кавказских и среднерусских пчел, позволяющий планомерно использовать эффект гетерозиса (Г.Ф.Таранов, Г.Д.Билаш).

В 1960-1970 гг. были проведены крупномасштабные испытания пород пчел в различных зонах страны и с учетом их биологических особенностей разработан план породного районирования пчел в СССР (Билаш Г.Д., Макаров Ю.И., Гасанов Ш.О., и др.).

Ш.О.Гасанов (1970) выявил избирательное отношение пород пчел к цветкам различных видов растений, а также их флоромитрацию.

Было установлено, что породы пчел различаются по количеству собираемого меда, активности летной деятельности, нагрузке медовых зобиков, массе пыльцевых обножек, способности возвращаться в гнездо с различных растений и интенсивности использования новых источников корма. Наибольшей миграционной активностью отличаются итальянские и серые горные кавказские пчелы.

Проведены работы по сохранению генофонда и чистопородной селекции районированных пород пчел: среднерусской - на Орловской (Н.И.Кривцов, 1974; 1978; 1989) и Башкирской ОСП, серой горной кавказской - на Краснодарском опорном пункте, итальянской - на Майкопском опорном пункте. Разработана методика селекции линий пчел с повышенной способностью опыления гречи-

хи (Д.В.Гирник, Н.И.Кривцов, 1981; 1983; 1989). Изучены вопросы наследования признаков и их комбинационных способностей при сложном скрещивании различных пород и выявлены лучшие варианты межпородных помесей для ряда зон страны (А.Я.Шекшуев, 1967, Н.И.Кривцов, А.В.Седых, 1982). Усовершенствован метод косвенного отбора в пчеловодстве, позволяющий давать оценку пчелиных семей и маток на основании крупноты ящ, из которых они выведены (В.Т.Городачева, А.Е.Тимошинова, 1981).

Разработаны усовершенствованные технологии производства плодных пчелиных маток (Г.Ф.Таранов, 1974; А.Е.Тимошинова, 1985) и их инструментального осеменения, начаты работы по длительному сохранению спермы трутней, разработан способ ускоренного воспроизводства пчелиных семей.

В исследованиях Института серьезное внимание уделялось изучению летно-опылительной деятельности пчел. Так, был разработан способ "дрессировки пчел" на трудноопыляемые культуры, получивший мировую известность. Сущность его заключается в следующем. Для мобилизации пчел на опыление, например, участка красного клевера, в ульи раздают сироп, ароматизированный настояем его цветков и добавляют каплю какого-либо душистого масла (например, анисового, мятного). Утром, когда на кормушках соберется много пчел, их закрывают марлей или сеткой и уносят на клеверное поле. Как только пчелы начнут брать сироп, кормушки открывают и большая часть пчел улетает по направлению к пасеке. Через некоторое время они возвращаются и мобилизуют на посещение кормушки пчел своего улья. Пчелы привыкают к участку и продолжают хорошо посещать клевер до тех пор, пока он выделяет нектар. Урожай семян повышается в 2-3 раза (А.Ф.Губин, 1948).

Институт пчеловодства разработал также прием дрессировки пчел на определенном участке посредством приманочных посевов (Е.Г.Пономарева, 1957). Для этого при посеве красного клевера одновременно с ним высевает клевер розовый в смеси или отдельными полосами через 200 м. Клевер розовый зацветает раньше красного на 10-12 дней и охотно посещается пчелами. Когда это растение начинает отцветать, пчелы, привыкнув к данному участку, постепенно переключаются на посещение цветков клевера красного.

Л.Н.Брайнес и К.П.Истомина-Цветкова (1957) для направле-

ния пчел на опыление сельскохозяйственных культур предложили метод управления летной деятельностью пчел отраженными ультрафиолетовыми лучами солнечной радиации. При этом применялись экраны из полированного алюминия, на которых устанавливались кормушки с сахарным сиропом.

Разработаны технологии разведения и использования пчел-листорезов для опыления люцерны, а также использования медоносных пчел для опыления люцерны (А.Н.Бурмистров и др., 1987) и огурцов в блочных теплицах. Изучена сидеральная и медоносная ценность нектароносных культур в специальных севооборотах и заложена база по возделыванию сельскохозяйственных культур в экологически чистых условиях без применения гербицидов, пестицидов и минеральных удобрений.

М.В.Жеребкин (1964, 1971) исследовал некоторые процессы пищеварения у медоносных пчел. Он показал прямую зависимость между степенью развития глоточных желез и количеством распада и обратную с активностью ферментов этих желез (инвертазы и диастазы). Изучал ректальные железы пчел, выделяющие фермент каталазу, которая предохраняет организм пчел от вредных воздействий скопления каловых масс в толстой кишке при зимовке. Установлены породные различия в активности этого фермента. Был предложен метод оценки зимостойкости по активности каталазы. Занимаясь исследованиями по физиологической подготовке пчел к зимовке, М.В.Жеребкин изучал роль химозина в образовании перитрофической мембраны. Согласно его исследованиям более высокая активность химозина соответствует формированию более плотной перитрофической оболочки, препятствующей проникновению спор ноземы, что позволило ему обосновать новые подходы к разработке профилактики нозематоза пчел.

Одним из направлений биологических исследований Института является изучение алиментарных вопросов. В середине 30-х годов Г.Ф.Таранов определил затраты корма на производство воска, изучал усвояемость меда и сахара взрослыми пчелами. В.А.Темновым разработан метод качественного и количественного определения пади в меду. Этот метод (уксусно-свинцовая реакция) применим на любой общественной и любительской пасеке, что очень важно при формировании кормовых запасов на зиму.

В.Ф.Шеметков (1956) изучал кормление пчел в условиях

закрытого грунта. К.И.Михайлов (1957-1960) выявил влияние за-
пасов перги на зимовку пчел. В.Г.Чудаков (60-е годы) выполнил
ряд исследований по определению качества меда и сахарного си-
ропа, инвертированного медом, разработал ГОСТ на мед. Т.М.Ру-
саковой проведена дальнейшая работа с этим стандартом, она
разрабатывает методы определения остаточных количеств пести-
цидов в меде.

И.А.Мельничук (1961-1963) провел исследования процесса
созревания меда в гнезде пчелиной семьи, разработал практи-
ческий метод инвертирования сахара для пчел с помощью инвер-
тазы меда. Он также предложил способ вакуумного заполнения
сотов искусственным медом с последующим нанесением воскового
покрытия, шнтрирующего естественную мокрую печатку сотов.

Работы по кормлению пчел развиваются и современными ис-
следователями. Л.А.Шагун (1985) определила оптимальный состав
и дозы минеральных премиксов, содержащих наиболее важные мак-
роэлементы для улучшения полноценности сахарных подкормок.

П.Г.Гилаш работает по количественной оптимизации белковой
фракции рациона пчел в различные периоды года.

На основе работ Института разработаны и утверждены нормы
замены меда сахаром для различных зон СССР.

Впервые в пчеловодстве проведена стандартизация углевод-
ных и белковых кормов для пчел. Разработаны белковые смеси,
улучшена конструкция пыльцеуловителя для заготовки цветочной
пыльцы (Стройков С.А.). Им же начато изучение в качестве заме-
нителя пыльцы для пчел клореллы, аутолизина и аутолизата дрож-
жей различных рас, биомассы личинок синантропных мух, травяно-
го белка. Разработан и апробирован в производственных условиях
метод инвертирования сахара с помощью свободной и иммобилизо-
ванной инвертазы.

Е.К.Езьков (1969, 1975) доказал способность пчел воспри-
нимать звуки, передаваемые воздушным путем и локализовать их
источник. Звуки, издаваемые пчелами, несут для них определен-
ную информацию. Им была дифференцирована и изучена звуковая
компонента гнезда, установлено наличие связей между акустичес-
кими показателями пчелиного гнезда и биологическим состоянием
пчел. Исследования были продолжены и на других насекомых и
сделаны выводы, что по звукам, издаваемым общественными насе-

комми, можно контролировать их физиологическое состояние, а воздействуя звуками, управлять поведением.

Возглавляемой Е.К.Еськовым лабораторией был выполнен цикл работ по изучению микроклимата жилища пчел и его оптимизации.

Эти вопросы получили дальнейшее развитие в работах А.И.Торопцева с использованием климакамер и компьютерной информационно-измерительной системы.

В Институте проведены исследования по ряду заболеваний пчел: европейскому гнильцу, нозематозу, варроатозу. Впервые в мировой практике было установлено лечебное действие бактериофагов на европейский гнилец пчел (В.И.Красикова, 1949), затем были выявлены альвеиный бактериофаг и фаговаякцина в качестве профилактических препаратов против европейского гнильца (Н.И.Смирнова, 1964). Продолжается изучение биологии клеща варроа Якобсоны. Большая работа ведется по изучению влияния на пчел пестицидов (С.С.Назаров, Л.Ф.Соловьева).

В настоящее время в отделах и лабораториях Института продолжают биологические исследования по ряду проблем, направленных на повышение продуктивности и резистентности пчелиных семей. Совершенствуются и разрабатываются методы биологического тестирования в области селекции пчел, изучаются оптимальные условия зимнего содержания и полноценного кормления пчел, а также рационального их использования в целях получения разнообразных видов продукции, в том числе и нетрадиционных, таких как пчелиный яд, прополис, цветочная пыльца, маточное молочко.

Изучаются возможности создания экологически чистых зон сельскохозяйственного производства, способствующего охране полезной энтомофауны и получению полноценных продуктов питания, а также разработки экологически безопасных способов лечения пчел, предупреждающих засорение продуктов пчеловодства вредными для здоровья людей веществами.

Изучиваются совместно с научными учреждениями другие направления возможности использования продуктов пчеловодства в качестве биологически полноценных пищевых добавок и разработки новых лекарственных, тонизирующих, косметических, защитных и др. средств.

Н. И. Кривцов

Научно-исследовательский институт пчеловодства, Рыбное

К настоящему времени опубликовано множество работ, посвященных изучению морфологических признаков медоносных пчел различного происхождения. Простое их перечисление заняло бы слишком много места. Здесь мы отметим лишь работы основоположника методики морфологических измерений Г. А. Кожевникова (1900), а также А. С. Михайлова (1924), В. В. Алпатов (1925; 1948), применивших, пожалуй, впервые для анализа промеров хитиновых частей вариационно-статистический метод и обнаруживших закономерное изменение длины хоботка рабочих пчел в зависимости от широты местности. Этот яркий пример клинальной изменчивости приводится во многих работах по систематике и изменчивости насекомых. Обнаруженная закономерность позволяет достаточно надежно идентифицировать породы (подвиды, расы) пчел. Вместе с тем, есть необходимость вновь рассмотреть некоторые аспекты морфологии пчел, поскольку однозначного ответа на вопрос об их точных экстерьерных характеристиках нет.

Разногласия объясняются, прежде всего, тем, что разные исследователи производят отбор проб пчел в различные периоды сезона без учета сезонных изменений признаков. Неточности могут вкрасться и в результате индивидуальных особенностей специалистов, делающих промеры, техники измерений, а также от различных способов фиксирования материала. Пробы иногда берутся ошибочно от метизированных пчел, а не от чистопородных. В ряде случаев не рассчитывается достоверность различий изучаемых выборок, и поэтому случайные различия принимаются за объективные.

Необходимость уточнения морфологических признаков пород возрастает в связи с внедряемой бонитировкой пчелиных семей и совершенствованием плана породного районирования.

Мы проанализировали морфологические признаки среднерусских пчел из Башкирского заповедника (бураянских бортевых), отобранных в бортиях с. н. с. М. Н. Косаревым и сравнили с ними пчел двух импортных пород (итальянской и краинской), полученных из Италии и Австрии. Пчелы этих пород районированы в неко-

торых областях СССР. Для анализа отбирали рабочих пчел последней осенней генерации для исключения сезонных влияний. Из фиксированных в 70° спирте пчел изготавливали временные глицериновые препараты и измеряли под микроскопом МБС-9 отдельные части по методике В.В.Алпатова (1948) с частичной модификацией НИИ пчеловодства (Г.Д.Билаш, Н.И.Кривцов, 1983). Всего проанализировано 11 мерных признаков и 2 индекса.

Для определения объема выборки (количества пчел в пробе), достаточного для объективных выводов, использовали формулу

$$n = \frac{Cv^2 \times t^2}{E^2} \quad (\text{по Е.К.Меркурьевой, 1970}), \text{ где } Cv -$$

коэффициент изменчивости, t - критерий достоверности при том или ином уровне вероятности ($t_{0,95} = 1,96$; $t_{0,99} = 2,576$;

$t_{0,999} = 3,291$), E - допускаемая процентная ошибка.

В методическом отношении важно определить объем выборки, по возможности, небольшой, не затрудняющей анализа, и, в то же время, дающей объективное представление о всей совокупности (в данном случае о пчелиной семье в целом). Большинство исследователей при проведении морфологических исследований берут, на наш взгляд, завышенный объем выборки (50 и более штук пчел от каждой пчелиной семьи). В то же время Ш.Руттнер (1976) считает допустимым измерять 20 и менее особей. При уточнении этого вопроса мы выяснили, что Cv экстерьерных признаков пчел, как правило, не превышает 3%. Если поставить в приведенную выше формулу $Cv = 3\%$, принять высший уровень вероятности ($t_{0,999} = 3,291$) и взять ошибку E всего лишь в 2%, то в этом случае $n = \frac{3^2 \times 3,291^2}{2^2} \approx 24$. Таким образом, от пчелиной семьи для изучения морфологических признаков рабочих пчел с учетом возможных случайностей достаточно брать 25-30 пчел. Этим достигается необходимая точность, а объем работы сокращается вдвое по сравнению с выборкой в 50 пчел.

Данные промеров морфологических признаков пчел трех исследованных пород приведены в таблице. Хоботок достоверно короче у среднерусских пчел ($P > 0,999$), различия между итальянскими и крайскими пчелами по этому признаку недостоверны.

Таблица

Морфологические признаки пчел последней
осенней генерации различных пород

Признак	П о р о д а		
	итальянская, n = 33	крайнская, n = 23	среднерусская, n = 57
Длина хоботка, мм	6,0 \pm 0,019	6,57 \pm 0,049	6,25 \pm 0,008
С _v , %	1,61	3,61	0,91
Длина правого перед- него крыла	9,14 \pm 0,013	9,23 \pm 0,002	9,28 \pm 0,017
С _v , %	0,85	1,29	0,14
Ширина правого перед- него крыла	3,19 \pm 0,013	3,19 \pm 0,001	3,10 \pm 0,005
С _v , %	2,33	1,57	1,26
Длина 3 тергита	2,26 \pm 0,007	2,27 \pm 0,008	2,36 \pm 0,005
С _v , %	1,91	3,08	0,17
Расстояние между выс- тупами 3 тергита	4,80 \pm 0,012	4,91 \pm 0,016	5,01 \pm 0,001
С _v , %	1,47	1,59	0,20
Длина 3 стернита	2,81 \pm 0,010	2,82 \pm 0,008	2,88 \pm 0,005
С _v , %	2,03	1,38	1,39
Ширина 3 стернита	4,62 \pm 0,009	4,67 \pm 0,001	4,74 \pm 0,011
С _v , %	1,11	1,41	0,19
Длина воскового зеркальца	1,45 \pm 0,001	1,44 \pm 0,009	1,58 \pm 0,006
С _v , %	2,78	2,30	2,66
Ширина воскового зеркальца	2,42 \pm 0,005	2,44 \pm 0,007	2,57 \pm 0,006
С _v , %	1,20	1,47	1,87
Длина I членика задней лапки	2,10 \pm 0,003	2,12 \pm 0,008	2,13 \pm 0,005
С _v , %	0,96	1,74	1,74
Ширина I членика задней лапки	1,18 \pm 0,006	1,19 \pm 0,007	1,14 \pm 0,002
С _v , %	2,89	2,86	1,40
Кубитальный индекс, %	47,0 \pm 0,584	43,2 \pm 1,080	59,1 \pm 0,460
С _v , %	7,14	12,0	5,84
Тарзальный индекс	55,9 \pm 0,293	56,1 \pm 0,270	53,6 \pm 0,120
С _v , %	3,01	2,29	1,74

Наибольшей длиной крыла отличаются среднерусские пчелы ($P > 0,999$), наименьшей - итальянские, однако ширина крыла среднерусских пчел достоверно меньше ($P > 0,999$), у остальных двух пород ширина крыла одинакова. Размеры 3 тергита и 3 стернита, а также воскового зеркала у среднерусских пчел достоверно больше ($P > 0,999$). У итальянских и крайних пчел различия по длине 3 тергита, 3 стернита, воскового зеркала недостоверны, по ширине 3 тергита и воскового зеркала достоверны при $P > 0,95$, а по ширине 3 стернита - при $P > 0,999$. Различия в длине I членика задней лапки недостоверны, однако он достоверно шире ($P > 0,999$) у среднерусских пчел.

Наибольшая величина кубитального индекса отмечена у среднерусских пчел ($P > 0,999$), наименьшая - у крайних.

Тарзальный индекс у среднерусских пчел достоверно меньше, чем у остальных пород ($P > 0,999$), различия по этому признаку между итальянскими и крайними пчелами недостоверны.

Обращает на себя внимание меньшая фенотипическая изменчивость морфологических признаков среднерусских пчел (сумма C_v II мерных признаков равна 11,9%, тогда как у итальянских она составила 19,1%, а у крайних - 22,3%). Меньшая изменчивость морфологических признаков среднерусских пчел является, очевидно, следствием длительного их обитания в относительно изолированных условиях заповедника.

Кроме различий в размерах имеют место различия в окраске хитина. Пчелы итальянской породы отличаются желтой окраской, среднерусские - пчелы темно-серые, крайние - серые с серебристым оттенком.

З а к л ю ч е н и е

Таким образом, среднерусские, итальянские и крайние пчелы сравнительно хорошо различаются по комплексу морфологических признаков, а также по окраске.

Среднерусские пчелы отличаются от остальных по размерам всех признаков, за исключением длины I членика задней лапки,

крайняя и итальянская достоверно различаются по длине крыла, ширине тергита и стернита, ширине воскового зеркальца, длине I членика задней лапки и кубитальному индексу, т.е. по 6 признакам из 13.

По результатам выполненной работы можно сделать и несколько выводов методического характера.

Для анализа морфологических признаков целесообразно брать пробы от последней осенней генерации, что исключает влияние сезонных различий. Объем выборки рабочих пчел, достаточный для объективной оценки всей пчелиной семьи, составляет 24 особи, а с учетом всяких случайностей не больше 30.

Для выявления межпородных различий кроме окраски существенное значение имеют такие морфологические признаки, как длина хоботка, длина и ширина 3 тергита и коррелирующие с ними длина и ширина 3 стернита и воскового зеркальца, размеры крыла, кубитальный и тарзальный индексы. Целесообразно учитывать также степень фенотипической изменчивости морфологических признаков.

Л и т е р а т у р а

Алпатов В.В., 1948. Породы медоносной пчелы и их использование в сельском хозяйстве. Изд. МОИП, М.

Билаш Г.Д., Кривцов Н.И., 1983. Измерение экстерьера пчел (методические рекомендации). Рыбное.

Кожевников Г.А., 1900. Материалы по естественной истории пчелы. (*Apis mellifera* L.), вып. I, изв. о-ва любит. естеств. антроп. и этногр. XIX Труды зоол.отд. XIV, 144 с.

Меркурьева Е.К., 1970. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. Изд. "Колос", М.

Михайлов А.С., 1924. Длина хоботка череповецкой пчелы в связи с вопросом о длине хоботка пчел различных местностей. Пчеловодное дело, 2, с. 43-54.

Руттнер Ф., 1956. Породы пчел Африки. Сб. работ XXV Международного конгресса Ашимондии, Бухарест, с. 330-349.

Alpatov W.W. 1925. Über die Verkleinerung der Russelänge der Honigbiene von Sudan nach den Norden hin, Zool. Anzeigen 65, n. 3-4, s.103-111.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПЧЕЛ-СБОРЩИЦ НЕКТАРА В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ КОЛИЧЕСТВА ОСОБЕЙ В СЕМЬЕ

В. И. Лебедев

Научно-исследовательский институт пчеловодства, Рыбное

На основании изучения закономерностей весеннего роста и развития семей дано теоретическое обоснование целесообразности формирования отводков. Опытным путем доказано, что за счет ранне-весенних отводков можно повысить продуктивность пасеки на 30-50% (Г.Ф.Таранов, 1946; А.С.Яковлев, 1972; В.И.Лебедев, 1982).

В последние годы предложено и используется на практике частичное или полное объединение пчел основных семей и их отводков, подсиживание основных семей за счет вспомогательных, сотами печатного расплода или летними пчелами. Другая часть авторов рекомендует использовать пчел основных семей и их отводков самостоятельно.

В связи с отмеченным перед нами были поставлены задачи:

1. Провести наблюдения за поведением пчел и характером распределения в гнезде основных семей летних пчел, переведенных из их отводков в связи с выполняемой ими работой.

2. Дать сравнительную оценку разным способам использования на главном медосборе пчел основных семей и их отводков.

Для опыта были сформированы две группы по 10 пчелиных семей-аналогов, от которых были сформированы одинаковые по силе и составу отводки. В дальнейшем отводки были использованы следующим образом:

1 группа - пчелы основных семей и их отводков использовали медосбор самостоятельно (контроль);

2 группа - на главном медосборе всех летних пчел отводка переводили в основные семьи.

Во время медосбора провели наблюдения за поведением пчел и маток, используя различия в естественной окраске хитина пчел различных рас, при налете пчел отводка в основные семьи. Регистрировалось распределение летних пчел отводка по гнезду основной семьи. Используя методики, предложенные Л.И.Перепеловой (1928), К.П.Цветковой (1957), М.Линдауэра (1966) проследили за характером работ, выполняемых пчелами отводка в гнезде основной семьи.

Работа выполнена на фоне медосбора, резко отличающегося

по уровню и продолжительности: в 1984 г. общая продолжительность медосборного периода, после передачи летных пчел отводка в основные семьи, составила 18 дней со среднесуточным привесом в среднем лишь 0,6 кг, а с максимальным — 4,9 кг в сутки; в 1985 г. общая продолжительность медосборного периода составила 31 день со среднесуточным привесом 2,2 кг, а с максимальным — 6,5 кг нектара в сутки, т.е. общая продолжительность медосборного периода в 1985 году была в 1,7 раза, а по уровню медосбора — в 3,7 раза выше, чем в 1984 году.

Выявлено, что на коротком невысоком по уровню медосборе не все пчелы, выполнявшие в отводке работы по сбору нектара и пыльцы, используются в основных семьях на выполнении тех же функций. Пчелы-фуражиры отводков выполняли в основных семьях, практически, все работы, как внутри улья, так и вне его. Летные пчелы отводка распределялись по гнезду основной семьи следующим образом (в процентах от общего их количества): в первом корпусе — 54,8%, во втором корпусе — 28,0% и в магазинной надставке — 17,1%. Их находилось от общего количества летных пчел отводка в основной семье) на сотах с расплодом и медом — 54,8%, на сотах исключительно с медом — 23,8%, на пустых сотах — 3,2% и на вошине — 2,3%. Прямыми наблюдениями установлено, что "старые пчелы" (летные пчелы отводка) выполняли наряду с выполнением своих прямых функций — сбор нектара и пыльцы, работы, которые обычно входят в обязанности более молодых особей: чистили ячейки, кормили расплод, строили соты в магазине. От общего количества пчел, участвующих в сборе нектара и пыльцы, летные пчелы отводка составляли лишь 10,8%. Кроме того, из общего числа летных пчел основной семьи, 29,6% пчел возвращалось в улей с обножкой, а из общего количества летных пчел отводка — лишь 0,5% возвращались в улей с обножкой. В большинстве случаев обножка, с которой возвращались летные пчелы основной семьи и отводка различались по цвету, т.е. пчелы семьи и отводка собирали пыльцу с разных видов растений.

Наблюдения за молодыми мечеными пчелами в отводках, лишенных летных пчел, показали, что в отдельных случаях они начинали вылетать на сбор нектара и пыльцы в возрасте 9 дней.

Полученные данные указывают на то, что любые нарушения сложившегося соотношения между молодыми и летными пчелами приводят к перераспределению пчел по выполнению тех или иных

функций в семье. При необходимости молодые пчелы могут выполнять работы по сбору нектара и пыльцы, а летные пчелы секретировать воск и строить соты, кормить расплод и чистить ячейки, если это необходимо и целесообразно для благополучия их семей.

Установлено, что на обильном медосборе летные пчелы отводков, попавшие в основные семьи, вели себя по-иному, чем в условиях скудного медосбора.

В начале мы проследили за характером летной деятельности пчел основной семьи и отводка.

Выявлено, что уже через 1,5 часа после перевода летных пчел отводка в основную семью незначительная их часть (4,8% от общего числа пчел-фуражиров) выполняла ту же работу, что и будучи в отводке, т.е. собирали нектар и пыльцу. Через 3 часа это соотношение составило 5,9%, а через 5 часов — 6,0%. На следующий же день летные пчелы отводка составляли в среднем 39,3% от общего количества пчел, участвующих в сборе корма. Полученные материалы указывают на то, что не все летные пчелы отводка сразу же включились в характерную для них работу. Как минимум в течение суток, после передачи пчел, происходит перераспределение пчел семьи по выполнению тех или иных функций, исходя из сложившихся условий внутри и вне гнезда (количества пчел, открытого расплода, объема гнезда, наличия свободного пространства для строительства сотов, наличия медосбора в природе, и его уровня).

На третий день в сборе корма участвовало в среднем 29,8% летных пчел отводка по отношению к общему числу пчел-фуражиров, но уже на 14 день — лишь 9,9%. Резкое снижение отмеченного соотношения произошло по причине естественного отхода летных пчел отводка. Спустя 16 дней, со времени передачи летных пчел отводка, в основных семьях регистрировали лишь единичные случаи их присутствия. Данный факт позволяет заключить, что продолжительность жизни летных пчел отводка в основных семьях составляет около 16 дней.

Наблюдения, проведенные за характером выполняемых работ летными пчелами отводков в основных семьях, подтвердили правильность выводов, сделанных по первому году наблюдений. Летные пчелы отводков, попав в основные семьи, выполняли как те же работы, что и в отводке — сбора нектара и пыльцы, так и работы

не свойственные их возрасту - чистка ячеек, кормление расплода, строительство сотов. Однако, отмечены и глубокие различия, которые выражаются в следующем: на слабом медосборе летные пчелы отводков составляли в среднем лишь 10,8% от общего количества пчел, участвующих в сборе нектара и пыльцы, а на обильном медосборе - 39,3%. Подсчет количества летных пчел отводка в основных семьях в вечерние часы, когда их основная масса находилась в гнезде, показал, что до 81,6% их находилось в первом корпусе исключительно на сотах с медом и пергой. За все дни наблюдений в области расплода (с регистрацией пчел, участвующих в его кормлении) находилось в среднем 11,7%, а в области сотов с медом - в среднем 88,3% летных пчел отводка. На слабом медосборе этот показатель составлял, соответственно, 54,8 и 29,3%.

Выявленные различия в поведении пчел-фуражиров определили и различия в медопродуктивности их семей (см. таблицу).

Показатели в среднем на семью $n = 10$	Способ использования пчел семей и их отводков на медосборе			
	Самостоятельное (контроль)	Летные пчелы отводка в основных семьях		
		M ± m	M ± m	К КОНТ-роль, %
<u>1984 г.</u>				
Собрано меда пчелами семей, кг	21,5±2,42	25,6±4,25	119,1	0,550
Собрано меда пчелами отводков, кг	23,4±2,84	10,2±2,38	43,6	0,991
Собрано меда в сумме пчелами семей и их отводков, кг	44,9±2,62	35,8±4,08	79,6	0,901
<u>1985 г.</u>				
Собрано меда пчелами семей, кг	35,8±4,86	50,8±6,29	141,9	0,901
Собрано меда пчелами отводков, кг	25,1±2,86	19,7±4,28	78,5	0,692
Собрано меда в сумме пчелами семей и их отводков, кг	62,7±5,73	70,6±7,44	112,6	0,550
Получено товарного меда от семьи с отводком, кг	47,4±7,42	56,0±8,13	118,1	0,550

Проведенные наблюдения позволяют заключить, что на обильном медосборе до 88% летних пчел отводков от общего их количества в основных семьях выполняли функции по сбору нектара и пыльцы, а на слабом медосборе — лишь около 29%, что и определило в конечном счете различия по продуктивности семей и отводков в различных условиях медосбора. Передача летних пчел отводков в основные семьи на слабом медосборе не дала положительного эффекта по той причине, что лишь незначительная часть их использовалась по прямому назначению — на оборе корма, а большая часть — на работах, не связанных с этой функцией. Объем работ по сбору корма и объем работ внутри гнезда оказывает наряду с другим фактором (возраст пчел), достаточно сильное влияние на распределение пчел и характер выполняемых ими работ.

Данные дисперсионного двухфакторного анализа подтвердили сделанные выводы, что на основной результирующий признак — продуктивность семьи с отводком, очень сильное и достоверное влияние (на 51,7%) оказали условия медосбора (его длительность и уровень).

Л и т е р а т у р а

1. Линдауэр М. Поведение пчел. Пчеловодство, 1966, № 2, с. 10-12.
2. Лебедев В.И. Эффективный способ использования отводков. В сб. "Экологическое обоснование технологий производства продуктов пчеловодства", Рыбное, 1982, с. 10-18.
3. Перепелова Л.И. Материалы по биологии пчелы. Опытная пасека, 1928, № 12, с. 551-557.
4. Таранов Г.Ф. Закономерности выращивания расплода в семьях медоносных пчел. Зоологический журнал, 1946, 25, № 3.
5. Цветкова К.П. Материалы к изучению деятельности рабочих пчел. Зоологический журнал, 1957, том XXXVI, вып. 9, с. 1359-1370.
6. Яковлев А.С. Использование ранних плодных маток. Пчеловодство, 1972, № 8, с. 12-14.

ВЛИЯНИЕ СУТОЧНЫХ РИТМОВ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАЗВИТИЕ МУРАВЬЕВ.
I. СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ

Е. Б. Лопатина, В. Е. Кипятков

Кафедра энтомологии Ленинградского государственного университета

Хорошо известно, что температурные условия в местах естественного обитания живых организмов за редкими исключениями не являются постоянными, а претерпевают изменения, характеризующиеся суточными и годовыми ритмами. Мы знаем также, что во многих случаях именно ритмически изменяющиеся температуры создают оптимальные условия для роста и развития организмов, в то время как постоянные температуры оказывают отрицательное, иногда даже подавляющее воздействие /Одум, 1986/.

Экспериментальных данных о воздействии суточных ритмов температуры на насекомых немного /Яхонтов, 1964; Дажо, 1975; Одум, 1986/. Вообще можно утверждать, что колебания в пределах зоны оптимальных для вида температур не оказывают заметного влияния на его развитие. Если же вариации температуры выходят за пределы оптимума, то это может сказываться на характере развития как положительно, так и отрицательно. Как правило, если за пределы оптимума выходят верхние температуры, то это подавляет развитие и уменьшает его скорость по сравнению с таковой при постоянной температуре, равной среднесуточной температуре терморитма. И напротив, если терморитм включает температуры значительно ниже оптимальных, то это стимулирует развитие и увеличивает его скорость. Экспериментальные данные о влиянии ритмов температуры на выживаемость и плодовитость насекомых практически отсутствуют.

Многие виды муравьев обитают в таких условиях, что расплод в их гнездах подвергается воздействию отчетливого суточного ритма температуры. Такая ситуация складывается в гнездах с расплодными камерами, расположенными под камнями, в земляных холмиках, под корой пней и стволов деревьев и в тому подобных, открытых солнечным лучам и ночной прохладе местах. Особенно выражены суточные терморитмы в гнездах муравьев в весеннее время.

Экспериментальные исследования влияния терморитмов на муравьев ограничены двумя работами (Buschinger, 1973; Elmes, Wardlaw, 1983). Подбирая условия, наиболее оптимальные для лабораторного культивирования видов рода *Leptothorax*, А. Бушингер обнаружил,

что суточные терморитмы значительно благоприятнее для их развития, чем постоянные температуры. В результате ему удалось создать программу из трех терморитмов, наиболее оптимальных для различных периодов сезонного цикла: для весны и осени $10^{\circ}/20-24^{\circ}$, для лета $20-24^{\circ}/35^{\circ}$ и для зимы $0^{\circ}/20^{\circ}$. Эта программа позволила воспроизводить полный годичный цикл видов в лаборатории всего за 3,5-4 месяца, вместо 12.

Бушингер установил, что в период активного развития и окукливания личинок /весна и начало лета/ терморитмы и константные высокие температуры одинаково благоприятны для муравьев. Но формирование диапаузы и рост диапаузирующих личинок во второй половине лета требуют наличия температурного ритма; при постоянных же температурах много личинок погибает. Однако Бушингер не приводит никаких данных относительно влияния терморитмов на скорость развития расплода и на продолжительность периодов сезонного цикла.

В 1989-90 гг. мы поставили ряд экспериментов с целью подробнее исследовать влияние суточных ритмов температуры на развитие и сезонный цикл муравьев. Получены данные для 9 видов: *Acantholepis semenovi* Ruzsky, *Camponotus xerxes* Forel, *Monomorium kuznezovi* Santachi, *M. ruzskyi* Dlussky et Zabelin, *Plagiolepis pallescens* Forel, *Tapinoma karavajevi* Emery (из Ашхабадской области Туркменской ССР), *Formica cinerea* Mayr и *Tetramorium caespitum* L. (из Межгорского района Закарпатской области Украинской ССР), *Myrmica rubra* L. (из Гатчинского района Ленинградской области).

Материал и методика экспериментов

Муравьев собирали в природе, как правило, весной и содержали в лаборатории в портативных пластиковых формикариях, состоящих из затемненной и увлажняемой гнездовой части и открытой для света и сухой арены, куда даются кормушки с пищей - 10% раствором сахара и измельченными тараканами или пупариями мясных мух. Использовали группы рабочих с одной или несколькими /в зависимости от вида/ царицами и расплодом. Формикарии с муравьями содержали в фототермостатах при длинном /18-20 ч света в сутки/ дне и различных постоянных температурах или терморитмах. Применяли суточные П-образные терморитмы с 12-часовыми периодами высокой и низкой температуры $15^{\circ}/25^{\circ}$, $16^{\circ}/30^{\circ}$, $20^{\circ}/30^{\circ}$. Переход от высокой к низкой температуре и наоборот занимал около 1 часа. Скотофаза в фотопериодичес-

ком цикле продолжительностью 4-6 ч находилась в середине периода низкой температуры терморитма. Параллельно эксперименты проводили при постоянных температурах 20, 23 и 25°; равных среднесуточным температурам использованных терморитмов, а также при 17, 26,5 и 30°. При определении скоростей развития формикарии с муравьями осматривали каждые 1-2 дня, определяя наличие или отсутствие тех или иных стадий онтогенеза и вычисляя затем их продолжительность. В других экспериментах осмотры проводили один раз в неделю.

Результаты и их обсуждение

Нам удалось выявить три аспекта в воздействии терморитмов на развитие муравьев: влияние на скорость развития, на возможность развития и его успешность и на продолжительность активного периода сезонного цикла. Ниже изложены данные относительно первого аспекта; остальные результаты, а также общее обсуждение проблемы даны в следующей статье /Лопатина, Кипятков, в настоящем сборнике/.

Продолжительность развития при терморитмах и при постоянных температурах, равных среднесуточным температурам терморитмов, была измерена для яиц на 8 видах муравьев, для личинок на трех и для куколок на одном виде. Параллельно мы определяли по данным не менее чем для трех температур зависимость скорости развития от температуры и, исходя из этой зависимости, рассчитывали величину нижнего температурного порога развития. Данные суммированы в табл. I.

У S. хегхес, M. kusnezovi и T. karavajevi нижние пороги развития оказались неожиданно высокими и превышали нижнюю температуру использованных терморитмов. В этих случаях средняя эффективная температура $/T_{эфф}/$ терморитма оказывается выше, чем в константных условиях, и возникает эффект ускорения развития при терморитме, вызванный не его специфическим физиологическим воздействием на насекомых, а всего лишь различиями эффективных температур. Например, нижний порог развития личинок S. хегхес равен 22°. В терморитме 20°/30° развитие при нижней температуре вообще не происходит $/T_{эфф} = 0/$, но возможно при верхней температуре $/T_{эфф} = 30° - 22° = 8°/$. В среднем за каждые сутки $T_{эфф} = (0° + 8°) / 2 = 4°$. В то же время при постоянной температуре 25° $T_{эфф} = 25° - 22° = 3°$. Следовательно, в данном случае необходимо сравнивать продолжительность развития личинок при терморитме с теоретически рассчитанной продолжительностью при 26° $/T_{эфф} = 26° - 22° = 4°/$, составляющей по нашим данным

16,6 суток. Таким образом, терморитм ускоряет развитие только на 4,2%, а не на 27,7%, как можно было бы подумать на основании сравнения продолжительностей развития при терморитме и постоянной температуре 25° /таб. I/. Подобный перерасчет проведен во всех случаях, когда порог развития превышал нижнюю температуру терморитма; его результаты приведены в таблице I.

В целом у всех видов, за исключением A. zemenovi, терморитмы заметно и достоверно ускоряли развитие. Наибольшее ускорение отмечено для M. kusnezovi (38,8%) и T. cinerea (33,8%), наименьшее - для M. rubra (5-10%). У S. xerxes значительное ускорение развития (порядка 20%) удалось наблюдать только при 20°/30° для яиц и куколок, т.е. в случаях, когда нижняя температура терморитма была немного выше порога. В тех же вариантах, где температура опускалась ниже порога, стимулирующее влияние оказалось незначительным. Вероятно, у данного вида температуры ниже порога сильно подавляют морфогенетические процессы. Напротив, у M. kusnezovi и T. karavajevi терморитм 16°/30° существенно ускорял развитие, несмотря на то, что в этих условиях температура опускалась ниже порога.

Особого внимания заслуживают результаты, полученные на M. rubra. Элмс и Вардлоу (Elmes, Wardlaw, 1983) сообщают, что в их предварительных экспериментах скорости развития перезимовавших личинок M. rubra при 12-часовых терморитмах с колебаниями температуры в пределах 15-25° и при соответствующих им по среднему уровню постоянных температурах достоверно не различались. Однако, терморитмы с иной периодичностью (6 ч тепла/18 ч холода) несколько замедляли развитие. К сожалению, эти авторы не описывают методику работы и не приводят полученные цифровые материалы. В наших экспериментах удалось обнаружить небольшое, но достоверное ускорение развития M. rubra под влиянием терморитма 15°/25°. Можно предполагать, что это ускорение столь невелико потому, что нижняя температура терморитма далеко не достигала порога развития. Для проверки этого предположения необходимы эксперименты с терморитмами, имеющими нижнюю температуру 5-10°.

Трудно сказать, почему терморитм не ускорял развитие A. zemenovi, несмотря на то, что нижняя температура ритма была очень близка к порогу развития. Попытаться ответить на этот вопрос можно будет только после накопления достаточного объема экспериментальных данных о влиянии терморитмов на развитие многих видов.

Таблица I. Влияние суточных ритмов температуры на

Table I. Influence of daily rhythms of temperature on

Вид Species	Стадия развития Developmental stage	Нижний порог развития Lower threshold of development	Терморитм Thermorhythm (tr)
<i>Formica cinerea</i>	яйцо - egg	14-15 ²⁴	16°/30°
<i>Monomorium ruzskyi</i>	яйцо - egg	15.8°	16°/30°
<i>M. kuznezovi</i>	яйцо - egg	19.4°	16°/30°
<i>Plagiolepis pallescens</i>	яйцо - egg	16.0°	16°/30°
<i>Tariponoma karavaievi</i>	яйцо - egg	18.5°	16°/30°
<i>Camponotus kerkas</i>	яйцо - egg	17.2°	16°/30°
	личинка - larva	22.0°	20°/30°
	куколка - pupa	17.8°	16°/30°
<i>Myrmica rubra</i>	яйцо - egg	4.1°	15°/25°
	личинка - larva	4.3°	15°/25°
	яйцо+ личинка egg + larva	4.4°	15°/25°
<i>Acantholepis semechovi</i>	яйцо - egg	17.8°	20°/30°
	личинка - larva	19.0°	20°/30°

Примечания: + - по данным для других видов *Formica*.

а - порог развития выше нижней температуры терморитма и поэтому среднесуточная эффективная температура при терморитме выше, чем в варианте с постоянной температурой; в скобках - влияние терморитма /в процентах/ по отношению к расчетной продолжительности развития при такой же, как эффективная, но постоянной температуре.

? - все яйца погибли, данные отсутствуют.

на - влияние терморитма недостоверно.

а - некоторые личинки развивались значительно дольше.

продолжительность развития муравьев
the duration of development in ants

Постоянная температура Constant temperature (ct)	Продолжительность развития /сутки/ при: Duration (D) of development (in days) under:		Влияние терморитма Influence of thermorhythm $\left(\frac{D_{tr}}{D_{ct}} - 100\% \right)$
	Constant temperature (D _{ct})	Thermorhythm (D _{tr})	
23°	16.0	10.6	66.2
23°	18.7	14.3	76.5
23°	27.0	14.5	53.7(61.2) ^k
23°	19.5	16.7	85.6
23°	22.0	15.3	69.5(79.2) ^k
23°	?	32.7	-- (91.6) ^k
25°	29.2	23.2	79.5
23°	34.0	15.0	44.1(90.4) ^k
25°	22.0	32.0 ^Б	94.1
25°	22.0	15.9	72.3(95.8) ^k
23°	35.0	30.0	85.7(94.6) ^k
25°	29.5	23.6	80.0
20°	19.7	18.8	95.3 ^{ns}
20°	20.8	18.8	90.1 ^{ns}
20°	40.2	37.5	93.3
25°	10.7	11.0	102.8 ^{ns}
25°	11.0	11.0	0.0

Legend: + - based on data for other species of *Formica*.

^k - threshold of development is higher than the lower temperature of the thermorhythm and the mean effective temperature is, therefore, higher under thermorhythm than in replicate with constant temperature; in parentheses - the influence of thermorhythm (in %) in respect of calculated duration of development under the same as the effective but constant temperature.

? - all eggs died out; data not available.

ns - the influence of thermorhythm is nonsignificant.

Б - some larvae developed significantly longer.

Л и т е р а т у р а

- Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975, 415 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986, т. I, 328 с.
- Яхонтов В. В. Экология насекомых. М.: Высшая школа, 1964, 459 с.
- Buschinger A. The role of daily temperature rhythms in brood development of ants of the tribe Leptothoracini (Hymenoptera: Formicidae). - In: "Eff. Temp. Ectothermic Organisms", Berlin e.a., 1973, :229-232.
- Elmes G.W., Wardlaw J.C. A comparison of the effect of temperature on the development of large hibernated larvae of four species of Myrmica (Hym. Formicidae). - Insectes Sociaux, 1983, 30, N 1, : 106-118.

INFLUENCE OF DAILY RHYTHMS OF TEMPERATURE ON THE DEVELOPMENT OF ANTS I. RATE OF DEVELOPMENT

E. B. Lopatina, V. E. Kipyatkov

Department of Entomology, Leningrad State University

Three daily thermorhythms with 12-hour periods of low and high temperature $15^{\circ}/25^{\circ}$, $16^{\circ}/30^{\circ}$ and $20^{\circ}/30^{\circ}$ and three constant temperatures 20, 23 and 25° corresponding to mean daily temperatures of thermorhythms were used in laboratory experiments under long-day conditions to measure the duration of brood (mainly eggs) development in 8 species of ants. Three additional temperatures 17, 26.5 and 30° were also used. The regression of developmental rate (in percents) on temperature was determined for each species and the lower threshold of development was calculated from this linear equation.

The results (see table 1) show the significant and as a rule substantial acceleration of development under thermorhythms as compared with corresponding constant temperatures in 7 species and the absence of acceleration in Acantholepis semenovi Ruzsky.

It was concluded thermorhythms accelerate significantly the development of ants when the lower temperature of thermorhythms is close to the lower threshold of development of a species.

ВЛИЯНИЕ СУТОЧНЫХ РИТМОВ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАЗВИТИЕ МУРАВЬЕВ.
2. ВОЗМОЖНОСТЬ РАЗВИТИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ АКТИВНОГО ПЕРИОДА
СЕЗОННОГО ЦИКЛА

Е. В. Лопатина, В. Е. Кипятков

Кафедра энтомологии Ленинградского государственного университета

А. Бушингер /см. предыдущую статью в настоящем сборнике/ установил, что для муравьев рода *Leptothorax* суточные ритмы температуры создают более благоприятные по сравнению с константными температурами условия для развития расплода. В особенности необходимы терморитмы для успешного роста диапаузирующих личинок во второй половине лета и для подготовки их к зимовке. Аналогичные данные для муравьев других видов в литературе отсутствуют. В то же время в связи с наличием ярко выраженной суточной периодичности температуры в гнездах множества видов муравьев подобные исследования представляются очень важными для более полного понимания экологии муравьев и механизмов регуляции их сезонных циклов. В 1989 г. мы начали экспериментальное изучение этой проблемы. В предыдущей работе /Лопатина, Кипятков, в настоящем сборнике/ мы привели краткий обзор литературы по данному вопросу, описание материала и методики экспериментов, а также полученные результаты о влиянии терморитмов на продолжительность развития расплода муравьев. В данной работе мы обсуждаем два других аспекта влияния терморитмов на развитие муравьев.

I. Возможность развития и его успешность

В эксперименте с *Camponotus caryoc* бескрылые самки-основательницы были собраны на стационаре Института пустынь АН Туркменской ССР в Центральных Каракумах в конце апреля 1990 г. сразу же после брачного лёта и рассажены по одной в пластиковые чашки Петри с регулярно увлажняемой ватой. Самок содержали без пищи при температурах 23, 25, 26,5, 30° и терморитмах 16°/30° и 20°/30°. Наблюдали за выращиванием самками первого расплода. Результаты эксперимента суммированы на рисунке I.

Все самки отложили яйца, но успешность их дальнейшего развития отчетливо зависела от температурных условий. При температурах 26,5 и 30° все самки благополучно вырастили первых рабочих, при 25° таких особей было только 50%, а при 23° - 20%; у остальных

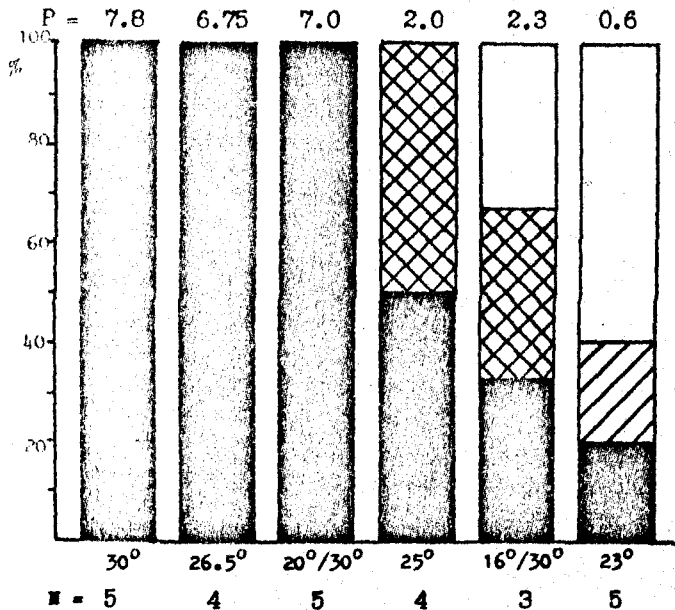


Рис. I. Влияние терморитмов и постоянных температур на развитие первого расплода у самок *Camponotus kerkes*.

Fig. 1. Influence of thermorhythms and constant temperatures on the development of the first brood in females of *Camponotus kerkes*

На оси абсцисс - % самок, вырастивших потомство до стадии:

Abscissa - % of females raised the brood up to the stage of:



яйца
egg



куколки
pupa



личинки
larva



рабочего
worker

P - среднее количество куколок, выращенных одной самкой

- mean number of pupae, raised by one female

- число самок в каждом варианте опыта

N - number of females in each replicate

самок расплод погибал на разных стадиях развития. Продуктивность самок, измеренная числом выращенных куколок в среднем на одну особь, также сильно зависела от температуры /рис. I/.

Терморитмы оказали значительное влияние на выживаемость расплода и продуктивность самок. Так, при терморитме $20^{\circ}/30^{\circ}$ эти показатели находились на уровне, наблюдавшемся при $26,5$ и 30° , и достоверно не отличались от них, в то время, как при температуре 25° , соответствующей среднесуточной температуре терморитма $20^{\circ}/30^{\circ}$, самки вырастили в среднем только по 2 куколки, что достоверно $P < 0,001$ отличается от средней продуктивности при $20^{\circ}/30^{\circ}$. Причем у половины самок при 25° все куколки погибли. При терморитме $16^{\circ}/30^{\circ}$ успешность выращивания расплода была значительно меньше /вероятно, потому, что нижняя температура терморитма была гораздо ниже порога развития - см. предыдущую статью/, чем при $20^{\circ}/30^{\circ}$ и даже 25° , но все-таки достоверно выше, чем при соответствующей этому терморитму постоянной температуре 23° /рис. I/.

В экспериментах с *Monomorium kuznezovi* и *M. ruzsaki* собранных весной муравьев содержали с 20 мая при 23° и терморитме $16^{\circ}/30^{\circ}$ /по три группы каждого вида в каждом режиме/. Царицы отложили яйца и из них появились личинки в обоих режимах. Однако, окукливание личинок наблюдалось только при терморитме, а при 23° личинки развивались до последнего возраста, но не окукливались, оставаясь в диапаузе, или же погибая. В конце августа группы муравьев из 23° были переставлены в терморитм. Вскоре после этого у обоих видов началось нормальное развитие.

Известно /Кипятков, в настоящем сборнике/, что муравьи рода *Monomorium* имеют экзогенно гетеродинамный тип развития и при оптимальных температурах способны развиваться неограниченно долго; понижение температуры вызывает диапаузу и блокирует их развитие. В данном эксперименте мы наблюдали у этих муравьев подобное непрерывное развитие в течение более чем полугодия при терморитме $16^{\circ}/30^{\circ}$, а при постоянной температуре 23° развитие было невозможно. Следовательно, температура 23° , хотя она и выше порога развития, вызывает у личинок мономориеумов диапаузу, а терморитм с такой же в среднем температурой создает условия для непрерывного развития.

В другом эксперименте группу муравьев *Tetramorium caespitum* содержали с царицей в течение 10 месяцев при терморитме $20^{\circ}/30^{\circ}$. Все это время в гнезде происходило нормальное развитие. Следова-

тельно данный терморитм создает условия для непрерывного развития этого экзогенно гетеродинамного вида. Затем гнездо поместили в постоянную температуру 23°, и менее чем за два месяца развитие личинок и откладка яиц царицами полностью прекратились; в гнезде остались только диапаузирующие личинки. После этого режим содержания изменили на терморитм 16°/30°, что привело к возобновлению развития уже через две недели.

Еще один эксперимент был поставлен на 10 лишенных цариц группах рабочих *Tarionia karavajevi* содержавшихся с конца мая при 23, 26,5 и 30° и при терморитме 16°/30° /по 2-3 группы в каждом режиме/. Рабочие во всех группах отложили гаплоидные яйца и вырастили из них личинок среднего размера. Дальнейшее развитие расплода было затруднено /известно, что рабочие в отсутствие царицы нередко недостаточно успешно выкармливают личинок/. При 26,5 и 30° в группах появились лишь по 1-3 куколки, а остальные личинки диапаузировали. При 23° во всех трех группах окукливания не было вообще. А при 16°/30° оно было достаточно массовым: 5, 25-30 и 50-60 куколок. Таким образом, терморитм явно стимулировал бездиапаузное развитие личинок самцов даже в отсутствие царицы.

2. Продолжительность активного периода сезонного цикла

У муравьев с эндогенно гетеродинамным типом развития диапауза наступает в конце концов даже при оптимальных температурах и длинном дне /Кипятков, статья в настоящем сборнике/, а экзогенные регулирующие факторы /прежде всего, температура/ могут лишь в той или иной степени изменять продолжительность активного периода сезонного цикла. Мы исследовали влияние терморитмов на развитие у трех таких видов.

В эксперименте с *Acantholepis semenovi* взятых в природе весной муравьев в течение полутора месяцев содержали при 25° и длинном дне, а в начале июля половину групп переместили в терморитм 20°/30°. В четырех группах, оставшихся при 25° окукливание личинок прекратилось в конце августа - начале сентября и более не возобновлялось, тогда как в четырех группах при терморитме куколки продолжали появляться вплоть до конца января, когда эксперимент был прекращен. Следовательно, терморитм значительно увеличил продолжительность активного периода сезонного цикла данного вида.

В первом эксперименте с *Flagioleria pallidissima*, который был

поставлен по той же схеме, что и предыдущий, при 25° окукливание прекратилось в трех группах в последней декаде июля, а в одной - в середине августа, в то время как при терморитме 20°/30° оно продолжалось до начала сентября.

Во втором эксперименте с тем же видом собранных весной муравьев содержали с 20 мая при температуре 23° и терморитме 16°/30° /по 3 группы в каждом режиме/. Из отложенных царицами яиц появились личинки. При терморитме они выросли и начали окукливаться; окукливание продолжалось до конца октября - начала ноября. При температуре 23° личинки развивались до последнего возраста, но не окукливались, оставаясь в диапаузе; в дальнейшем прекратили развиваться и личинки младших возрастов. В конце августа группы муравьев из 23° переместили в терморитм 16°/30°, однако это не привело к окукливанию личинок, вероятно, потому, что диапауза у эндогенно гетеродинамных видов обыкновенно бывает очень устойчивой.

Следующий эксперимент был поставлен с 19 группами *Formica cingera*, прошедшими в лаборатории холодovou реактивацию при 3-5° в течение полугода. Муравьев содержали при 23° и терморитме 16°/30°. Царицы начинали откладывать яйца через 1-3 недели и продолжали яйцекладку не менее двух месяцев, после чего у них наступала диапауза, а все отложенные яйца развивались до рабочих /муравьи рода *Formica* зимуют без расплода/. Длительность яйцекладки цариц можно оценить по продолжительности периода наличия яиц в гнездах, учитывая при этом, что вторая величина немного больше первой, поскольку отложенным последними яйцам необходимо некоторое время /около 10 дней/ для развития в личинок. Периоды наличия яиц оказались значительно короче при 23° по сравнению с терморитмом /рис.2/. Таким образом, яйцекладка при терморитме продолжалась в среднем на месяц дольше, чем при 23° /различия статистически достоверны; $P < 0,01$ /.

Обсуждение

Полученные нами экспериментальные данные позволяют утверждать, что воздействие суточных ритмов температуры на муравьев многих видов не эквивалентно влиянию константных температур, соответствующих по своей величине среднесуточным температурам терморитмов. В целом терморитмы создают для муравьев более благоприятные условия, ускоряют, причем нередко весьма значительно, развитие расплода и повышают его выживаемость. Кроме того, терморитмы оказывают стиму-

№ of groups группы	Недели от начала яйцекладки Weeks from the beginning of oviposition																					
	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
	При 23° - Under 23° \bar{X} = 11.6 weeks ζ = 2.97																					
A-1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
A-2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A-3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A-4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A-5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A-6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A-7	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A-8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
	При 16°/30° - Under 16°/30° \bar{X} = 15.8 weeks ζ = 3.40																					
B-I	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B-2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B-3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B-4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
B-5	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B-6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
B-7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
B-8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
B-9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
B-10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
B-II	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-

Рисунок 2. Влияние постоянной температуры 23°C и терморитма 16°/30° на откладку яиц царицами *Formica cinerea* L.

⊕ - наличие яиц в гнезде; ⊖ - отсутствие яиц в гнезде.

Fig. 2. Oviposition of queens in ant groups under constant temperature 23° and thermorhythm 16°/30° (*Formica cinerea* L.)

⊕ - presence of eggs in a nest; ⊖ - absence of eggs in a nest.

лирующее воздействие и создают возможности для длительного развития, в то время как при соответствующих константных температурах развитие не происходит или же вскоре прерывается наступлением диапаузы.

Значение суточных ритмов температуры, существующих в естественных гнездах муравьев, несомненно, очень велико, в особенности для видов, обитающих в условиях умеренного и холодного климата. Заселение этих районов Земли столь теплолюбивыми насекомыми, какими являются муравьи, стало возможным, прежде всего, благодаря специфическим особенностям размещения и устройства гнезд, создавшим в них отчетливые суточные ритмы температуры. Эти же особенности термического режима гнезд позволяют муравьям начинать развитие весной в то время, когда среднесуточные температуры для этого еще недостаточно велики. Ясно также, что наличие в гнездах терморитмов позволяет муравьям дольше вырывать расплод в конце летнего сезона и увеличивает продолжительность активного периода их цикла.

INFLUENCE OF DAILY RHYTHMS OF TEMPERATURE ON THE DEVELOPMENT OF ANTS.

2. POSSIBILITY FOR DEVELOPMENT AND DURATION OF ACTIVE PERIOD OF SEASONAL CYCLE

E.B.Lopatina, V.E.Kipyatkov

Department of Entomology, Leningrad State University

The effect of daily thermorhythms and corresponding constant temperatures (see previous paper in this volume) on oviposition and brood development was investigated in 8 species of ants. Thermorhythms were shown to create better possibilities for development and to raise brood survival in Camponotus xerxes Forel (see fig. 1) and Tapinoma karavaievi Emery. In exogenously heterodynamous ant species (see V.E.Kipyatkov's paper in this volume) Monomorium kusnezovi Santschi, M. ruzskyi Dlussky et Zabelin and Tetramorium caespitum L. the development and pupation of larvae are possible under thermorhythm $16^{\circ}/30^{\circ}$, but under constant temperature of 23° corresponding to mean daily temperature of this thermorhythm larvae fall in diapause. In endogenously heterodynamous ant species Acantholepis semenovi Ruzsky, Flagirolepis palleseens Forel and Formica cinerea Mayr the active period of seasonal cycle (when oviposition and pupation occur) is significantly longer under thermorhythms than under corresponding constant temperatures (see fig. 2).

СОВМЕСТНЫЕ НОЧЕВКИ САМЦОВ ПЧЕЛ *TETRALONIA SALICARIAE* LEP.
И *MELIITA TRICINCTA* KIRBY.

С.А.Максимов

Уральский государственный университет, г. Свердловск

Во второй половине июля 1990 г. в Челябинской области мы наблюдали за поведением самцов пчел *Tetralonia salicariae* и *Melitta tricineta* во время ночевки. 21-го июля самки этих видов еще не встречались, самцы интенсивно посещали цветы дербенника иволистного. В 19⁰⁰ на веточках дербенника стали появляться небольшие скопления особей мелитты, по 5-10 пчел, сидящих неподвижно и держащихся друг за друга. В это же время тетралонии также начали устраиваться на ночлег группами по несколько штук. Такие группы быстро распадались. К 20¹⁵ большинство пчел с относительно изолированного участка поймы собрались на одном кусте дербенника. 40 особей тетралонии образовали плотное шарообразное скопление на стебле дербенника, на 8-10 см ниже таким же образом расположились 25 самцов мелитты, еще 10 устроились на соседней веточке. Температура в эту ночь не опускалась ниже 20°C. За время наблюдений не было отмечено ни одного случая возникновения разновидовых групп. По-видимому, в образовании центров ночевки большую роль играет зрение, раз полжившись, они притягивают все новых и новых пчел, а окончательное распознавание видов происходит на близком расстоянии. 9-го августа в этом месте встречались самки, хотя самцы еще численно преобладали. Таких ночевки обнаружить здесь больше не удалось.

Несомненно, что ноцующих большими группами пчел легко могут обнаружить и уничтожить хищники, например, барсук или лиса. По нашему мнению, описанное выше поведение самцов тетралонии и мелитты связано с колониальностью этих видов. Стремление самцов находиться в обществе себе подобных, не имеющее для них адаптивного значения, может быть побочным эффектом колониальности. В этом случае должны существовать популяции, у которых такие формы поведения не выражены или проявляются слабее. Но не исключено, что групповые ночевки имеют и специальные функции подготовки к предстоящему размножению. Тогда совместные ночевки самцов встречаются по всему ареалу видов.

ПРОДУКЦИЯ ЛИЗОЦИМА ГИПОФАРИНГЕАЛЬНЫМИ ЖЕЛЕЗАМИ
МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОСТАВА КОРМА

И.М.Нагорная, И.А.Левченко

Укр НИИ пчеловодства, Киев

Институт зоологии им.И.И.Шмальгаузена АН УССР

Среди антибактериальных компонентов меда выявлен бактериолитический белок лизоцим, однако, по мнению исследователей, он попадает в мед случайно (4). Нами установлено, что слюнные железы пчел, в том числе и гипофарингеальные, продуцируют лизоцимфермент, обладающий способностью деполимеризовать мукополисахариды бактериальных оболочек преимущественно грамположительных бактерий. Некоторые другие бактерии лизоцим убивает без лизиса их оболочек (2). Максимум продукции лизоцима каждой из 3-х пар слюнных желез пчелы совпадает с периодом их высокой функциональной активности. Лизоцим, вносимый с секретами соответствующих желез в маточное молочко, мед, обножку, распространяется среди пчел семьи и, являясь одним из факторов гуморального иммунитета насекомых, участвует в формировании иммунитета как родительского, так и дочернего поколений пчел (1).

Как известно, развитие гипофарингеальных желез зависит от наличия белка в корме пчел. В связи с этим мы исследовали влияние качества корма на продукцию лизоцима гипофарингеальными железами пчел. В опытах использовали пчел серой горной кавказской породы, воспитанных в стандартных семьях. Из однодневных пчел формировали модельные семьи, которые в дальнейшем содержали в условиях изоляции. Пчелы контрольной семьи получали стандартный (естественный) корм: мед, пергу и воду. Пчелам одной опытной семьи вместо перги давали сухую обножку, мед и воду. Пчелы другой семьи питались только сахарным сиропом и водой.

Исследовали гипофарингеальные железы пчел 1-26 дней имагинальной жизни, определяя в них ферментативную активность лизоцима. У обездвиженных холодом пчел извлекали гипофарингеальные железы, гомогенизировали их с 0,9% раствором хлорида натрия, центрифугировали при 5000 об/мин и в супернатанте определяли ферментативную активность лизоцима методом диффузии в агаре (3). В качестве субстрата использовали препарат клеток Микрококкус лизодеиктикус отечественного производства на фосфатном буфере pH 6,0.

Блаженную литическую активность оценивали, сравнивая с зонами лизиса, полученными в серии известных разведений лизоцима и выражали в мкг/г ткани. Определения проводили у 1-, 5-, 12-, 19-, 26-дневных пчел по тем соображениям, что степень развития слюнных желез и их секреторная активность связаны с разнообразными работами, выполняемыми в семье рабочими пчелами раного возраста.

Максимального развития гипофарингеальные железы достигают к 4-9 дню, когда они наряду с другими железами продуцируют маточное молочко. Признаки дегенерации проявляются с 15 дня.

Из данных таблицы видно, что динамика уровня содержания лизоцима в гипофарингеальных железах однотипна у пчел всех вариантов опыта. Следовательно, железы способны продуцировать лизоцим как при полноценном белковом питании, так и при недостатке в корме белка. Уровень лизоцима волнообразно колеблется в течение 1-26 дней жизни пчел.

В железах контрольных пчел так же, как и экспериментальных, на 5-й день содержание лизоцима снижается более, чем вдвое по сравнению с однодневными. Максимального уровня лизоцим достигает в железах 12-дневных пчел, занятых выкармливанием личинок. Затем, у пчел, занятых переработкой нектара и пыльцы, уровень его вновь снижается, возрастая у 26-дневных пчел-фуражиров. Таким образом, динамика, полученная на малых семьях в условиях изоляции, повторяет динамику, характерную для стандартной семьи, ранее изученную нами (I).

Однако, количество лизоцима, продуцируемого железами, в значительной степени зависит от наличия белка в корме пчел. За период исследования наиболее низкое содержание лизоцима в гипофарингеальных железах отмечалось у пчел, лишенных белкового корма. Уровнего в этом случае составил на 5-й день - 65,7%, на 12-й - 82,8%, на 26-й - лишь 44,1% величины контроля.

В этом варианте низкий уровень продукции лизоцима определяется как недостаточным развитием гипофарингеальных желез, так и нехваткой пластических материалов для синтеза белков на фоне белкового голодания пчел. Масса гипофарингеальных желез пчел при безбелковой диете на 12-19 дни достигала лишь 26% массы желез пчел контрольного варианта. У пчел, получавших обножку, железы были развиты, масса их не отличалась от контроля. Однако, уровень содержания в них лизоцима был характерен для пчел с безбелковым питанием.

Таблица

Содержание лизоцима в гипофарингеальных железах пчелы в зависимости от возраста и рациона (мкг/г)

Возраст пчел, дней	Варианты опыта		
	1. Мед, перга, вода (контроль)	2. Мед, обножка, вода	3. Сахарный сироп, вода
1	55,7 ± 6,5	55,7 ± 6,5	55,7 ± 6,5
5	21,0 ± 1,2	-	13,8 ± 0,3
12	86,7 ± 4,8	72,3 ± 0,3	71,3 ± 0,7
19	26,8 ± 0,8	22,7 ± 1,7	18,7 ± 0,7
26	56,0 ± 4,0	24,8 ± 2,8	24,7 ± 1,9

The lysozyme activity of hypopharyngeal glands ^{of} honeybees depending on the diet: 1. Honey, bee bread, water/control/ 2. Honey, pollen load, water 3. Sugar syrup, water.

По-видимому, пыльца сухой обножки, не прошедшая специфической для перги ферментации, не содержит в полной мере компоненты, необходимые для продукции лизоцима железами. Возможно именно такими компонентами являются лизоцимы меда и перги. Лизоцим не переваривается протеазами и относится к числу тех низкомолекулярных белков, которые могут проникать через кишечную стенку, не подвергаясь гидролизу.

Поскольку мы не встречали в литературе сведений относительно лизоцима обножки, было проведено исследование пыльцы и обножки.

В свежей пыльце ручного сбора, полученной из зрелых, но закрытых пыльников растений, в том числе ветроопыляемых, нами выявлено наличие лизоцимной активности. В зависимости от вида растений содержание лизоцима в пыльце изменяется в широких пределах: от 23 мкг/г у лютика золотистого до 320 мкг/г у ивы козьей. Лизоцим обножки, таким образом, состоит из лизоцима собственной пыльцы и лизоцима, вносимого пчелой с медом или нектаром при формировании обножки. Доля последнего в отдельных случаях достигает 50% от общего количеств-

ва в обножке. Установлено, что при хранении сухой обножки при комнатной температуре содержание в ней лизоцима существенно уменьшается. Так, уровень лизоцима в обножке, собранной в июне, через месяц хранения составлял лишь 22,4% от уровня на 5-й день хранения. По-видимому, при хранении сухой обножки в первую очередь инактивируется пчелиный лизоцим, внесенный с нектаром или медом. Кроме того, усвоение пчелой белков пыльцевых зерен сухой обножки не может быть равноценно потреблению их из пыльцы в виде перги, прошедшей обработку ферментами. В силу этого, при замене перги обножкой, обеспеченность пчел доступным к усвоению лизоцимом будет неодинакова.

Таким образом, способность гипофарингеальных желез к продукции лизоцима реализуется в разной степени в зависимости от качества белкового корма. В частности, замена перги обножкой существенно ограничивает продукцию лизоцима железами. Связи с этим пониженное содержание лизоцима в маточном молочке может отрицательно сказываться при формировании уровня неспецифической резистентности пчел следующего поколения.

1. Нагорная И.М., Левченко И.А. Лизоцим гипофарингеальных желез рабочих особей пчел *Apis mellifera* L. Тез.докл. IX съезда ВЭО, 1984, Наук.Думка, Киев.
2. Дубо Р.Ж. Биохимические факторы в микробных заболеваниях. М. 1957. с.64.
3. Лабинская А.С. Микробиология с техникой микробиологических исследований. 1978, Медицина, 223с.
4. Mohrig W., Messner B. Lysozym als antibakterielles Agens in Bienenhonig und Bienengift. Acta biol. med. germ., 1968, B, 21, S. 85.

Summary

The salivary glands of worker honeybee produce lysozyme which gets into the honey, royal jelly, pollen load ensuring their antibacterial properties. Protein-free diet and a diet with pollen load instead of bee bread reduce the activity of lysozyme of hypopharyngeal glands in nurse bees to 82,2% and in field bees to 44,1% in comparison with full diet level. The reduction of nonspecific resistance of the following generation bees to diseases and parasites can be expected in the case of lysozyme shortage in royal jelly and pollen load.

ФАУНА И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ
СЫСЕРТСКОГО ГОСЗАКАЗНИКА

О.П.Негробов, К.В.Успенский
Воронежский государственный университет

Материалом для этой работы послужили наблюдения, проведенные в июле-августе 1989 г. в Сысертском госзаказнике Ключевского лесхоза Свердловской области. Обследованы следующие биотопы: сухо-дольный луг, заливной луг, суболоть, бор мшистый, равнинный бор. Учеты проводили на стандартных площадках 10х10 м, а крупные виды *Formica* учитывали маршрутным методом (Длусский, 1965).

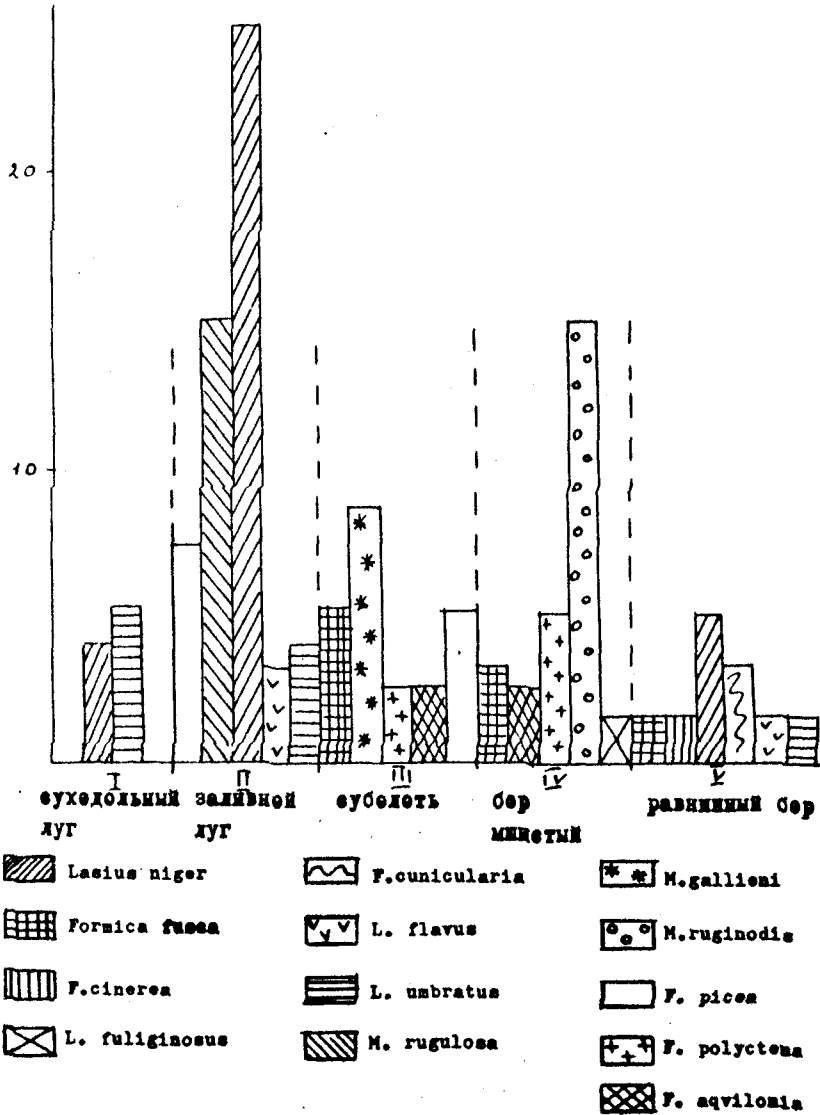
Всего было выявлено 16 видов муравьев (из них 3 массовых), принадлежащих 4 родам 2-х подсемейств. По составу фауногенетических типов муравьи разнородны. Большая их часть представлена панпалеарктическими видами, меньшая - бореальными, два вида оказались европейско-западносибирскими и один вид - европейско-кавказским. Обращает на себя внимание преобладание муравьев-герпетобионтов. Основные данные по численности и видовому разнообразию муравьев в биотипах приведены на рисунке.

Заливной луг. Растительность представлена злаками с вкраплениями *Trifolium alpestre*, *Linaria vulgaris*. По численности гнезд (52/100 м²) этот биотоп стоит на первом месте. Из пяти видов муравьев два являются геобионтами. Увеличение численности геобионтов по сравнению с аналогичным биотопом в заповеднике "Басеги" (Есринн, 1987), очевидно, связано с более благоприятными эдафическими условиями.

Суходольный луг. Растительность представлена главным образом злаками. Муравьиное население включает только два вида. Меньший процент герпетобионтов объясняется плохой выраженностью подстил - ки. Плотность гнезд 9/100 м².

Суболоть. Характеризуется малой освещенностью, близостью грунтовых вод, приводящих к заболачиванию отдельных участков леса. Состав 10 С. Растительность представляет собой группы сосен, увешанные лишайниками *Usnea barbata*, с вкраплениями березы и кое-где ели. Живой покров состоит из кукушкина льна *Politrichum commune*. В пониженных участках развиваются гидрофильные мхи: *Sphagnum acutifolium*, к нему присоединяются *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus* и багновка (*Empetrum nigrum*). Подлесок почти отсутствует, если не считать единичных экземпляров ели. Найдены

Рис. Биотопическое распределение муравьев Сыертского госзаказника.



но 5 видов муравьев: *Formica fusca*, *F. polyctena*, *F. aquilonia*, *F. picea*, *Murgica gallieni*. Плотность гнезд 22/100 м².

Бор мшистый. Характеризуется меньшей влажностью, чем субольга. Грунтовые воды на глубине 1,5 м. Состав 10 С, единично представлены береза и ель. Иногда встречаются толстые стволы старых (250-300 летних) лиственниц. Живой покров состоит из *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, по фону которых расстилается ягодники: черника *Vaccinium commune*. Имеются вкрапления герани *G. sanguineum*. К перечисленным присоединяются плаун *Lycopodium clavatum*, марьянник *Melampyrum silvaticum*. В подлеске, довольно редко, имеем березу *Betula pubescens*, осину *Populus tremula*, рябину *Sorbus aucuparia*. Фауна муравьев разнообразнее, чем в субольги и представлена более сухолюбивыми видами: *Lasius fuliginosus*, встречающийся по окраинам, *Murgica ruginodis* - в древесине. Плотность гнезд 25/100 м².

Равнинный бор. Представлен сообществом ксерофитов. Грунтовые воды на глубине 2-2,5 м и более. Почвенный покров состоит из оленьего мха *Polytrichum commune*, на фоне которого выступает ястребинка *Hieracium pilosella*, чередующаяся с листьями сон-травы *Pulsatilla patens* и побегами толстянки *Arctostaphylos uva ursi*. Встречается также брусника *Vaccinium urticae* и дерновинки злаков *Poa annua* и *P. nemoralis*. Фауна муравьев богата видами (по плотности гнезд невелика) и носит черты ксерофильности. В ней присутствуют такие неморальные виды как *Formica cinerea*, *F. suncularia*. Остальные виды типичны для данной местности, но представлены в меньшем количестве.

Таким образом мирмекофауна Сысертского заказника представлена на таежными и неморальными видами. Наибольшее число гнезд приурочено к заливному лугу, наибольшее видовое разнообразие - к равнинному бору. Из обнаруженных видов 6 (*Murgica gallieni*, *M. ruginodis*, *M. rugulosa*, *F. suncularia*, *F. cinerea*, *Lasius fuliginosus*) проявляют четкую биотопическую приуроченность. Излюбленными местами муравьиных поселений являются внепойменные понижения, а также бугры вблизи водоемов и болот. Ниже приводим краткие экологические характеристики трех видов.

Formica fusca - мезофильный, микро-мезотермный вид (Арнольди, 1968). На исследуемых территориях проявляет более менее выраженную гигрофильность, т.к. своей максимальной численности дости-

гает в суболоти, самом увлажненном из изучаемых биотопов. В лесных биотопах численность его падает по мере уменьшения влажности. *Lasius niger* - мезофильный, мезотермный вид. На исследуемых территориях избегает биотопов с повышенной влажностью. Максимальной численности достигает на заливном лугу, хорошо просыхаемом летом. *L. umbratus* - мезофильный вид. Биотопическое размещение соответствует таковому у *L. niger*.

При сравнении наших материалов с данными по заповеднику "Басеги" (Гридина, 1987; Есюнин, 1987), Кургальджинскому (Длусский, 1981) и Воронежскому заповедникам прослеживается уменьшение по мере продвижения к северу доли массовых видов.

FAUNA AND BIOTOPICAL DISTRIBUTION OF ANTS IN SYSERT REFUGE

O.P. Negrobov, K.V. Uspensky
Voronezh State University

The ant fauna and nest densities for different species were investigated in five biotopes in Sysert refuge (Sverdlovsk region). The best densities per 100 m² for all 13 discovered species in all biotopes are given on fig. 1. The ecological characteristics of some species are also given.

ЗНАЧЕНИЕ ТЕРМИТОВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ПУСТЫНЬ ТУРКМЕНИСТАНА

М.Г.Нелесова, О.Союнов

Институт зоологии АН Туркм. ССР и Туркменский
сельскохозяйственный институт, Ашхабад

Среди всего энтомокомплекса пустынь Туркменистана термиты в наибольшей степени адаптировались к условиям жизни в пустыне (Жужиков, 1979; Луппова, 1958) и играют в пустынных биогеоценозах важную роль (Димо, 1916; Жужиков, 1979).

В среднеазиатских пустынях обитает 4 вида термитов: *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson, *A. turkestanicus* Jacobson, *Amitermes rhizophagus* Beljaeva и *Microcerotermes turkmenicus* A. Luplova. *A. turkestanicus* широко распространен в Ирано-Туранской провинции и приурочен к предгорным равнинам, горам и ущельям Копетдага; долинам рек Амударьи, Мургаба и Теджена - на щебнисто-глинистых равнинах с серо-бурой почвой.

A. ahngerianus является обитателем обширных пустынных равнин Каракумов и Южных Казахских пустынь (Устюрт, Прикаспийская низменность, Приаральские Каракумы).

Amitermes rhizophagus преимущественно встречается на полукрепленных и закрепленных песчаных массивах в буграх вегетации: саксаула, черкеза, кандыма, песчаной акации, поташника, саразана и др.

M. turkmenicus - ^{приурочен} к предгорным зонам Копетдага и холмogerьям Бадхыза. Чаще всего обнаруживается в гнездах термитов рода *Anacanthotermes*.

Численность гнезд термитов в различных стадиях их обитания может быть различной. В частности, численность гнезд *A. turkestanicus* в предгорной равнине Копетдага составляет 5-14 в долине Амударьи - 5-8, а в холмogerье Бадхыза до 20 гнезд/га.

Численность гнезд *A. ahngerianus* значительно выше. На такыровидной Мешед-Мессеррианской равнине обнаружено от II до 34, местами до 40; в Чатском массиве - 5-7; в Чогонлы - 6-8; на Центральных Каракумах - 13-15; в предгорной равнине - 15-20; в Бадхызе - 10-13; в Заунгузских Каракумах - 12-14; в Устюрте - 9-11; в Присарыкамье - 7-9; в древней дельте Узбол - 17-19 гнезд/га.

Численность гнезд *A. rhizophagus* на типичных стадиях обитания в долине Мургаба самая высокая - 30-35 гнезд на га. В других регионах Туркменистана плотность гнезд этого вида меньше, в

юго-западной Туркмении - 9-II; в Северных Каракумах - 5-6 гнезд на га.

Плотность гнезд *M. turkmenicus* в южной Туркмении не высокая, в основных ста-циях насчитывается в среднем 8-10 гнезд на га.

Численность особей в семьях и их биомасса. Численность особей в семьях термитов зависит от возраста, размера и состояния гнезда. В молодых термитниках с небольшими холмиками или без них численность особей невысокая. Например, у *A. turkestanicus* - 7-8 тыс., а у *A. ahngerianus* - 8-9 тыс. особей, но из них 43-45% составляют личинки разных возрастов. В более зрелых термитниках численность особей возрастает: у *A. turkestanicus* - 14-15 тыс., *A. ahngerianus* - до 20 тыс. особей, из которых более половины составляют личинки. В старых, частично разрушающихся гнездах, численность особей снижается у *A. ahngerianus* до 5-6 тыс., у *A. turkestanicus* 7-8 тыс. особей, а количество личинок снижается до 10%.

С целью изучения биомассы и численности как одного из важных показателей значения вида в биогеоценозе нами из средневозрастных гнезд собраны разные касты и стадии развития термитов (табл. I).

Таблица I
Численность одной семьи и биомасса термитов в Туркмении

Вид термитов	Касты и стадии развития	Кол-во особей	Процентное соотношение	В е с (г)	
				живой	воздушно-сухой
1	2	3	4	5	6
<i>A. turkestanicus</i>	Царь	1	0,007	0,078	0,020
	Царица	1	0,007	0,097	0,026
	Крылатые	5	0,030	0,435	0,115
	Рабочие	6829	45,80	110,629	31,413
	Солдаты	47	0,3	1,603	0,461
	Нимфы	57	0,3	1,752	0,484
	Личинки	8041	54,0	46,246	11,865
Всего	14981	100	160,813	44,384	
<i>A. ahngerianus</i>	Царь	1	0,006	0,089	0,021
	Царица	1	0,006	0,102	0,028
	Крылатые	38	0,212	2,295	0,990
	Рабочие	7880	44,00	196,560	48,641
	Солдаты	65	0,362	1,967	0,543

I	2	3	4	5	6
	Нимфы	260	1,451	8,621	2,420
	Личинки I	2620	14,629	4,176	1,160
	Личинки II	2338	13,054	10,664	2,617
	Личинки III	1840	10,274	14,751	3,640
	Личинки IV	1530	8,543	14,240	3,601
	Личинки V	1336	7,459	16,920	4,472
	Всего	17909	100	270,385	68,133
<i>A. rhizophagus</i>	Рабочие	4743	96,2	-	-
	Солдаты	29	0,6	-	-
	Нимфы	155	3,2	-	-
	Всего	4927	100	-	-
<i>M. turkmenicus</i>	Царь	1	0,005	0,004	0,0004
	Царица	1	0,005	0,005	0,0005
	Рабочие	15012	75,51	37,530	4,504
	Солдаты	144	0,73	0,288	0,058
	Крылатые	138	0,69	0,442	0,065
	Нимфы	565	2,84	2,090	0,282
	Личинки	4019	20,22	7,234	0,804
	Всего	19880	100	47,593	5,714

Как видно из табл. I биомасса одной семьи термитов *A. turkestanicus* оказалась равной 160 г. В качестве ориентировочного показателя можно принять накопление биомассы термитов в расчете на 1 га, которая при численности около 15 гнезд на га в Предгорной равнине Копетдага достигает 2,4 кг. Биомасса самого широко распространенного вида *A. ahngerianus* (при численности около 30 на га) более значительная и достигает 8-10 кг на 1 га. В связи с низкой плотностью гнезд *A. rhizophagus* и *M. turkmenicus* и их биомасса и роль в биогеоценозе пустынь незначительна. Таким образом, термиты по численности и биомассе входят в основную группу беспозвоночных животных.

Строение гнезд термитов сложное. Термитник *A. ahngerianus* состоит из двух частей: надземной и подземной. Надземная часть - холмик выполняет функцию защиты от затопления, мороза, солнечной радиации, врагов, а главное, создания оптимальных условий влажности. По глубоким, в большинстве случаев достигающих уровня грунтовых вод, ходам поднимается влажный воздух, который блокируется

плотным строением холмика и в результате постоянно сохраняется оптимальная влажность внутри гнезда.

Внутреннее строение гнезд термитов очень сложное и своеобразное, оно состоит из многочисленных ходов и камер с молодой, запасами корма, грибными садами и с экскрементами. Наглядным показателем рождей деятельности термитов является суммарный объем ходов и камер. По нашим учетам в термитнике *A. ahngerianus* имелось 1743 камеры, из которых 551 (31,6%) располагалась в куполе, а общий объем подземной части составлял 18-20 дм³.

Влияние термитов на почвы. При строительстве гнезд термиты активно перемешивают почву различных горизонтов. Они извлекают почву из нижних, более засоленных горизонтов, вследствие чего происходит аккумуляция солей в верхних горизонтах гнезда. Термиты влияют не только на механический состав, но и водно-физические свойства почвы.

Проведенные анализы показали, что по механическому составу в почве термитника преобладают крупнозернистые фракции, а в контроле — мелкозернистые. В термитнике порозность на 4%, влажность на 2,45% больше, чем в окружающей почве. Следовательно, в результате рождей деятельности термитов в почве гнезд значительно улучшается водно-физическое состояние. Как сапрофаги термиты производят транспортировку растительных остатков в нижние горизонты почвы, воздействуя на ее биологические свойства.

Наблюдения показали, что термиты *A. ahngerianus* при численности 15-18 гнезд/га за сезон запасают 6-8 кг сухих остатков растений. В термитниках накапливается до 20-22 кг/га экскрементов, на которых растут сапрофитовые и целлюлозоразрушающие грибы (*Aspergillus*, *Cephalosporium*, *Penicillium*), способствующие разложению органики. Это ведет к накоплению гумуса в почве термитника. Анализ содержания гумуса и других питательных веществ в отдельных горизонтах почвы термитника показал, что накопление органики происходит преимущественно на глубине 60-80 см, ее содержание в почве холмика в 3,5-4 раза выше, чем в прилегающей почве. Из-за высокого содержания солей даже наиболее солевыносливые растения пустыни на куполе термитника произрастать не могут. Однако в прилегающей к термитнику 1-1,5 метровой полосе, где засоленность почвы снижается, растения растут более пышно и дольше не выгорают в весенне-летний период. Эти процессы наблюдаются, однако, только око-

ло старых, разрушающихся термитников.

Влияние термитов на растительность. Сложнее взаимосвязь между термитами и растениями в фитоценозах с участием многолетних кустарников и полукустарников, в буграх вегетации которых эти насекомые формируют гнезда. Учеты показали, что в галофильных растительных ассоциациях 28% бугров вегетации каргана (*Salsola dendroides* Pall.), 25% - сарсазана (*Halochetum strobilaceum* (Pall.) Ung.-Sternb.) были заселены термитами. Они объедали стержневые части отмерших и живых корней, что приводило к ослаблению, нарушению нормальной вегетации и ускоренному отмиранию этих растений. Термиты не заселяют бугры вегетации кустарников молодых вегетативных или генеративных возрастов. В это время в тканях растений обитает комплекс ксилофагов, таких как личинки пластинчатоусых, златок, дровосеков, древоедов, которые, занимая центральное место в трофической цепи, ослабляют кустарники. Термиты начинают заселять ризосферу кустарников со стареющего генеративного, преимущественно сенильного возраста, т.е. на завершающем этапе онтогенеза растения, когда полностью сформировались бугры вегетации, ускоряя отмирание кустарников. Таким образом, деятельность термитов вызывает выпадение из растительных ассоциаций многолетних пустынных растений: *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Hammada leptoclada* Iljin, *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *H. persicum* Bunge ex Buhse, *Salsola Arbuscula* Pall., *S. richteri* Karel., *S. dendroides* Pall.) и их смену (сукцессию) однолетними растениями: *Salsola incanescens* C.A. Mey., *S. gemmascens* Pall., *Climacoptera lanata* (Pall.), *C. sukaczewii* Botsch., *Halimocnemis villosa* Kar. et Kir., *Horaninovia officina* F.-M., *Halocharis hispida* (C.A. Mey.) Bunge.

Термитник - своеобразная экологическая ниша для организмов пустыни. В пустыне в термитниках, по сравнению с другими микробитопами, создаются благоприятные условия влажности, в результате чего они служат своеобразным резерватом для пустынных организмов (Союнов, 1979). Многолетние исследования позволили установить, что в термитнике развиваются 12 видов сапрофитных грибов из родов *Aspergillus*, *Cephalosporium*, *Alternaria*, *Harlographium*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Syncephalis* и 7 видов водорослей из родов *Microcystis*, *Nodularia*, *Tetracystis*, *Botrydiopsis*, *Microcoleus*,

Schizothrix, Chlorosarcinopsis. Среди беспозвоночных, обнаруженных в термитниках выявлено 3 вида моллюсков, относящихся к родам Pupilla, Helicidae, Euomphalia, 2 вида мокриц родов Oniscoides, Turanonicus, 3 вида скорпионов рода Buthus, Liobithus, 2 вида фаланг рода Geleodes, пауки родов Dysdera, Segestria и Araneus (Союнов, 1979). В гнездах термитов *A. hungarianus* найдены сколопендры и другие многоножки. Из насекомых обнаружены ногохвостки (р. Entomobrya), щетинохвостки (р. Otenolepisma), сеноеды (р. Liposcelis), клопы (р. Holotrichius, Scantius), тараканы (р. Polyphaga), прямокрылые (р. Gryllus), жужелицы (р. Amara, Zabrus), пластинчатоусые (р. Phaeodoretus, Aethiessa, Rhizotrogus, Aphodius, Epicometis), чернотелки (р. Microdera, Cyphogenia, Hedyphanes, Trigonoscelis, Lasiosstola, Zophosis, Arthrodisia, Colposcelis, Blaps, Opatroides, Pimelia, Adesmia, Pachyscelis), муравьи (р. Solenopsis, Messor, Cataglyphis, Camponotus, Monomorium, Pheidole, Acantholepis), двукрылые (р. Villeneuveiella) и др. Всего в термитниках зарегистрировано 19 видов низших растений, 3 вида наземных моллюсков, 60 видов клещей и 105 видов членистоногих животных (Союнов, 1979). Многие из обитателей термитника прямо или косвенно трофически связаны с термитами.

В составе биокомплекса термитника имеются хищные и паразитические членистоногие, а также многочисленные комменсалы и симбионты. Интересны синойкические взаимосвязи мокриц (*Turanonicus anacanthotermidis* Borutzky, *Oniscoidea* sp.), щетинохвосток (*Otenolepisma kaszabi* Wygobz., *Lepisma aurisetosa* Muhl., *Isoplepisma* sp.), сеноедов (*Liposcelis* sp.) и др. Жужелицы (*Amara fedtschenkoi* Tsch., *A. aenea* Deg., *A. murgabica* Lat., *Zabrus morio* Men.), пластинчатоусые жуки (*Aethiessa zekessyi* Bras., *Aphodius putridus* F.), чернотелки (*Hedyphanes coeruleescens* F.-W., *Trigonoscelis gigas* Rtt., *Cyphogenia gibba* F.-W.) адаптировались к условиям жизни в термитнике в период зимовки.

Из многочисленных хищников встречаются скорпионы (*Buthus eupeus* O. Koch., *Liobithus kessleri* Bir.), пауки (*Dysdera aculeata* Groneb., *Gnaphosa* sp., *Zelotes arnoldii* D.Chan), клопы (*Holotrichius* sp., *Scantus aegyptius* L.), муравьи (*Monomorium solomonis* L., *Camponotus fedtschenkoi* Mayr., *C. херхеа* For., *Cataglyphis setipes* Lurs., *C. emeryi* Karaw.) и др.

В период роения термиты служат пищей для многих позвоночных животных - рептилий, птиц и млекопитающих. Трофически с термитами связаны такие виды ящериц, как гладкий и каспийский геккон, такырная круглоголовка, длинноногий сцинк, крапчатая и средняя ящурки и др. Термиты также входят в цепь питания птиц (обыкновенной чайки, сизоворонки, зимородка, удода, полевого, хохлатого, малого, серого, пустынного жаворонка, полевого конька, темнозобого дрозда, полевого воробья и др.) и млекопитающих (лисицы, корсака, ежа, тонкопалого суслика и др.). В желудках пустынных видов ящериц обнаружено 16,3-74,4% термитов, у птиц 25,0-32,8% и млекопитающих до 28,4%.

Таким образом, значение термитов в биогеоценозах пустыни заключается в их влиянии на почвообразовательные процессы и растительный покров, их гнезда выполняют функцию экологического резервата для членистоногих и низших растений, а также важного источника биомассы, обогащей цепи питания беспозвоночных и позвоночных животных.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Димо А.А. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана - Русский почвовед, 1916, № 7-10, с.153-190.
- Мужиков Д.П. Термиты СССР. М.: Изд-во МГУ, 1979, 224 с.
- Луппова А.Н. Термиты Туркменистана. - Тр.Ин-та зоологии и паразитологии АН Туркм. ССР. 1958, т.2, с. 81-145.
- Луппова А.Н. Термиты Средней Азии. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. Ашхабад, Ылым, 1962, с. 17-27.
- Союнов О. Термитник - своеобразное сообщество организмов. - Изв. АН ТССР, сер.биол.наук, 1979, № I, с. 26-32.

35-ЛЕТНИЙ ОПЫТ БОРЬБЫ С РЫЖИМИ ДОМОВЫМИ МУРАВЬЯМИ В МОСКВЕ

А.А.Одинец, М.Н.Костина, О.П.Ромашкова, В.Е.Середжи, И.П.Стрелец, В.Н.Сидоренков, Т.А.Перегуда, Е.В. Ахлынина

Дезстанция ГУЗМ, ВНИИПТД, НИЦЭНТИМ, Москва

Рыжие домовые муравьи (*Monomorium pharaonis* L.) широко распространены в Москве. Их процветанию благоприятствуют следующие факторы:

- особенности современных строительных конструкций, жилых и общественных зданий с постоянным микроклиматом;
- скрытое гнездование колоний;
- положительный термо- и отрицательный фототаксис;
- круглогодичный высокий уровень плодовитости, с пиком в апреле и ноябре;
- способность активного распространения, путем отделения дочерних колоний;
- широчайший спектр питания и способность делать запасы;
- несовершенство дезинсекционных мероприятий и сравнительно малый объем их проведения;
- недостаточный арсенал эффективных средств борьбы, как у населения, так и у дезинфекционной службы;
- отсутствие, до настоящего времени, инсектарных культур этого вида насекомых (Брикман, 1984; Кунашев с соавт., 1990).

Обитая в квартирах, кухнях общественного пользования, лечебных и детских учреждениях, продовольственных магазинах и складах, предприятиях общественного питания и пекарнях, оранжереях и теплицах, муравьи достигают огромной численности. В зависимости от факторов внешней среды и условий питания продолжительность развития особей составляет от 38 до 50 дней, а длительность жизни имаго от 14 дней до 1 года. Один или два раза в год колония "роится". При этом самки и самцы покидают гнездо и вблизи него происходит спаривание и оплодотворение. Ни самки, ни самцы при "роении" не летают и вскоре возвращаются в материнское гнездо, где царицы обеспечивают воспроизведение потомства. При перенаселении муравьи образуют дочерние колонии.

Основными местами гнездования являются: полые межэтажные перекрытия, за облицовочной плиткой, под подоконниками и плинтусами

под паркетом и в трещинах штукатурки, в дверных коробках и других местах, где постоянная положительная температура более 20°C (оптимум - 26-29°C). При температуре +5°C колонии погибают за 7 дней а при температуре +1°C - за 24 часа.

Без воды и пищи муравьи могут выжить не более 3-х дней, но рацион их питания чрезвычайно разнообразен. Они охотно поедают хлеб, кондитерские изделия, мед, сахар, мясные и рыбные продукты, но особенно любят говяжью печень и круто сваренный желток яйца.

В жилых зданиях нет ни конкурентов, ни естественных врагов, поэтому муравьи могут распространяться и размножаться без границ. Небольшие размеры позволяют им проникнуть под бинты на кровоточащих ранах в больницах, в тару с продовольственными продуктами и т.п. Поскольку муравьи посещают выделения больных и даже трупы, они могут быть потенциальными механическими переносчиками возбудителей различных инфекций (дизентерии, сальмонеллеза, тифов и др.). Особенно нежелательно их появление в родильных домах, детских хирургических и ожоговых отделениях больниц, где высока вероятность распространения стафилококков и синегнойных палочек (Lauterer, 1971).

Относительно низкий уровень культуры населения, биологические особенности вида, нарушения санитарно-технического состояния и санитарно-гигиенического содержания зданий, а также ограниченный объем истребительных мероприятий, привели к значительному увеличению работ по уничтожению данного вида насекомых в Москве (см. табл. 1).

Из приведенных данных видно, что для Москвы борьба с муравьями составляет около 20% общих договорных работ по дезинсекции и является одной из наиболее актуальных проблем.

Таблица 1

Динамика работ против рыжих домовых муравьев в Москве

№ п/п	Наименование	1955	1960	1965	1970	1975	1980	1985	1989
1.	Объем работ в млн.м ²	0,27	1,4	0,8	2,3	4,2	4,4	5,3	7,1
2.	Расход отр.прим. в т.	0,48	6,3	4,3	13,5	33,4	54,7	58,0	81,8
3.	Расход приманки на 1 тыс. кв.м	1,7	4,41	5,3	7,6	7,9	12,4	10,9	11,5
4.	% от общих договорных работ по дезинсекции	-	14,8	6,8	12,9	16,4	14,6	14,9	18,3

За последние 35 лет объем работ по уничтожению рыжих домовых муравьев возрос более чем в 26 раз, а с 1960 года увеличился в 5,14 раза. Расход отравленной приманки с начала работ увеличился более чем в 160 раз, а с 1960 года - в 13 раз.

Сейчас Дезстанция ГУЗМ использует для уничтожения муравьев более 80 тонн приманки в год (3,5% буры, 40% сахара и 5% меда), при стоимости 1 руб. 20 коп. за кг. Обработку квартир население проводит своими силами при общей стоимости 1,0-1,5 руб.

Истребительные мероприятия по борьбе с муравьями осуществляются в соответствии с "Методическими указаниями ... и по борьбе с рыжими домовыми муравьями" Утв. МЗ СССР от 12.II.81 г. за №29-6/9 что позволяет через 10-12 месяцев обеспечить значительное снижение численности или ликвидацию этих насекомых, по договорной цене 44 руб., (а с 1990 года по 61 руб.) за 1000 м² площади за год.

Многие данные энтомологического объективного контроля Центральной контрольно-исследовательской лаборатории Дезстанции ГУЗМ (ЦКЦИЛ) показали, что, как правило, через год удается лишь значительно снизить численность муравьев в здании, а полное уничтожение наблюдается не более чем в 5-6% домов из числа находившихся на контроле. В том случае, если мероприятия проводят сотрудники дезслужбы от начала до конца по методике, то всегда был 100% эффект освобождения.

Использование единственного средства по всей Москве не может обеспечить санитарного благополучия в борьбе с этим видом насекомых. Вот почему Дезстанция Москвы крайне нуждается в дополнительном производстве новых препаратов или их форм, а главное, чтобы население самостоятельно могло приобрести препараты для уничтожения рыжих домовых муравьев.

Результатом совместных исследований с энтомологами ЧОФР, ВНИИИТД и НИЦБЫХИМ все же удалось добиться определенных успехов в изыскании новых препаратов и форм в борьбе с этим видом насекомых.

Научно-исследовательский Центр бытовой химии (НИЦБЫХИМ) проводит работу по изысканию средств борьбы с муравьями. Для оценки их эффективности здесь начали использовать собственную лабораторную культуру, которая берет начало от природной популяции (КРДМ - 90). Температура содержания в инсектарии -26-27°C, относительная влажность воздуха - 70%, при естественной освещенности. Каждая ко-

лония состоит из 5-7 самок с расплодом и около 2500 рабочих муравьев. По мере роста семьи, около маточной колонии помещаем привлекательную ловушку, куда самостоятельно через 7 недель отселяется часть семьи. Кормом служат варенные желтки, сахарный сироп, варенное мясо, рыба, сырая рыба, а также яйца мух и трупы имаго комнатных мух и рыжих тараканов.

Решением Комиссии Минздрава СССР "По регламентации применения дезсредств" и планом научно-исследовательских работ ВНИИПТД, направленным на разработку интегрированных программ борьбы с насекомыми, имеющими эпидемиологическое значение, авторами настоящего сообщения в 1988-1990 гг. проведены широкие практические испытания "Лафарекса", "Анфара", "Фарацид" и ряда других препаратов. Наибольший интерес представляет возможность широкого использования препарата на основе ювенильного гормона - метапрена, входящего в состав "Лафарекса".

"Лафарекс", фирмы "Лаксма" (ЧССР) состоит из 0,5% метапрена (изопропил-II-метокси-(3,7,11-триметил-2,4-додекадиеноат), стабилизатора - 2,6-дигебутил - н - крезол - 0,001% и до 100% пищевой смеси, состоящей из размельченной сухой печени, пчелиного меда и размельченных сухарей в соотношении 2:1:1.

Механизм действия на лабораторной культуре сводится к тому, что препарат, не проявляя инсектицидных свойств, блокирует развитие личинок, которые превращаются в нежизнеспособные формы, и этим предотвращает дальнейшее развитие колонии. К 14-у дню в колонии исчезают предкуколки, через 14-21 день исчезают личинки III возраста, до 21 дня - белые куколки и до 28 дня - коричневые куколки. Через 70-72 дня исчезают личинки I-II возраста и в 17% исчезают яйца. Между 37-77 днями появляются деформированные личинки II возраста. Они имеют почти сферическую форму. Через 7-14 дней от начала опыта в 81% колоний имело место раскусывание личинок II-III возраста рабочими муравьями, что никогда в контроле не наблюдалось! Отдельные вылупившиеся насекомые имели деформированные лапки или крылья и погибали через 1-2 недели и таким образом не участвовали в дальнейшем развитии семьи. Время полного уничтожения колонии было различным от 131 ± 11 до 152 ± 20 дней, при расходе препарата 0,5-1,23 г на 10 м² площади пола с 3-х кратным раскладыванием через 10-12 дней.

Метапрен перспективен для борьбы с рыжими домовыми муравьями

поскольку является малотоксичным веществом для человека и теплокровных животных (ЛД-50 для крыс составляет 34600 мг/кг, для собак - от 5000 до 10000 мг/кг) и относится к IУ классу опасности (по ГОСТУ 12.1.007-76) и к III классу малотоксичных веществ по классификации ВОЗ.

В апреле-октябре 1988 года в Москве проведены широкие практические испытания "Лафарекса", в жилых домах общей площадью свыше 23 тыс.кв.м., объективную оценку состояния заселенности до и после обработки проводили на 60-й, 100-й и 150-й дни путем раскладки пробирок с яичным желтком в квартирах первого, среднего и последнего этажей дома, обработанного препаратом.

Полученные результаты дают основание рассматривать препарат, как эффективное средство для уничтожения рыжих домовых муравьев уже через 5 месяцев (Ромашкова с соавт. 1990).

В 1988 году экспериментальным отделом ЦИИЛ Дезстанции ГУЗМ разработан новый препарат - "Анфар". В качестве инсектицида кишечного действия была использована, подготовленная специальным образом, бура (Кунашев с соавт. 1990).

В отличие от имеющихся отравленных приманок на буре, средство "Анфар" рекомендовано одновременно в виде двух рецептов: "Анфар-I" и "Анфар-II". Первый представляет собой белый порошок содержащий 10% буры и 90% сахарозы. "Анфар-II" - желтый порошок, содержащий 10% буры и 90% яичного порошка. Рецептуры "Анфара" расфасованы в стеклянные пробирочки по 5 шт. Средство на объекте раскладывается одномоментно и рекомендуется не убирать 2-2,5 месяца.

Положительный опыт применения средства "Анфар" на территориях Московской, Калининской, Воронежской, Орловской и других областей показали целесообразность организации его производства и промышленного выпуска.

Препарат стабилен при хранении до I года и выпускается готовым к употреблению.

В заключении необходимо отметить, что освобождение объекта при использовании традиционной приманки (3,5% буры на сахарном сиропе), может быть достигнуто в течение 10-12 месяцев, препаратом "Лафарекс" (0,5% метапрана) - за 5 месяцев, а препаратом "Анфар" за 2-2,5 месяца. Таким образом, наиболее перспективным для практической дезинсекции оказался "Анфар".

ЛИТЕРАТУРА

- Брикман Л.И. Тез. Всес. конф. по дезделу, М., 1984, с. 2-3.
- Кунашев М.В., Кириловских В.А. Всес. научно-практ. конф. посвященная 50-летию Московск. дезстанции 17-19 мая 1990 года ч. III, с. 162-168.
- Ромашкова О.П., Ниязова М.В., Костина М.Н., Кунашев М.В., Одинец А.А., Сидоренков В.Н. Там же, с. 168-173.

35 YEARS OF MANAGEMENT OF ANTS IN MOSCOW

A.A.Odinets, M.N.Kostina, O.P.Romashkova, V.E.Seradgy,
I.P.Strelets, V.N.Sidorenkov, T.A.Pereguda,
E.V.Ahlynina

Disinfection Station of Moscow City Health Administration,
All-Union Scientific Research Institute for Preventive
Toxicology and Disinfection,
Scientific-Research Centre of Household Chemicals, Moscow

In the given paper we present factors leading to extensive infestation of a large city by red home ants (*Monomorium pharaonis* L.). They are: hidden nesting, passive and active spreading, polyphagy, imperfection and shortage of disinfection measures, lack of control means for population.

We also describe biological peculiarities of the given species, more preferable sites of habitation in apartments, houses, public premises, periods of development, possible epidemiological hazard of ants as mechanical carriers.

Volumes of work on red home ant management are given in comparison with 1960. They have increased by 5.14 times, and the quantity of bait used has increased by 13 times.

Conditions of breeding laboratory cultures for assessing efficiency of the preparations used are noted.

We also give data on comparative efficiency of Lafarex, Anphara and other formulations on various objects in Moscow.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ КОЛОНИИ

ШМЕЛЯ *BOMBUS AGRORUM*.

И.Р. Поздняков

Ленинградский Государственный Университет, Ленинград

Социальной структуре колоний шмелей посвящено относительно немного работ. Исследователи социальности шмелей сосредоточились в основном на проблемах морфогенеза и физиологических различий каст, механизмах царского доминирования.

Из работ, посвящённых организации шмелиной колонии, необходимо назвать работу Фри, выполненную на *B. agrorum* (Free, 1957). Автор показал наличие царского доминирования и иерархии среди рабочих, коррелирующей с развитием репродуктивной системы. При этом Фри сообщил, что иерархия в колонии *B. agrorum* аналогична иерархии, наблюдаемой в колониях ос рода *Polistes*, которая впервые была описана Парди (Pardi, 1948).

После Фри наиболее важные материалы были получены ван Дорном и Херингой в работах на *B. terrestris* (van Doorn, Heringa, 1986). Среди рабочих этого вида была обнаружена элитная группа. Элитные особи отличались повышенным уровнем активности, высокой частотой контактов с царицей, наивысшим положением в иерархии, развитием половой системы к концу сезона. Остальные рабочие образовывали переходную и общую группы. Группы рабочих находятся в иерархических отношениях, но иерархия у *B. terrestris* не линейная, как у *Polistes*, а пирамидальная, так как особи одной группы имеют равный доминантный уровень.

Материалы и методы.

Наблюдения за колониями *B. agrorum* проводили на Беломорской биологической станции ЛГУ, расположенной в устье губы Чула Канда-лакшского залива Белого моря.

Колонии, использованные в работе, были созданы искусственно: пойманных царицу и нескольких рабочих помещали в наблюдательный ящик из папье-маше размером 20 x 15 x 5 см. Сверху ящик затемняли. В качестве утеплителя в ящик клали негигроскопичную вату, на которой располагали пластилиновую пластинку с продавленными в ней лунками. Лунки заполнялись мёдом и медово-пыльцевой смесью.

Обычно через 1-3 суток шмели выстраивали ячеи вокруг лунок.

а через 5-7 суток на пыльце, к этому времени очищенной от мёда, закладывали личиночник. С этого момента мы открывали заранее прорезанный в стенке ящика леток и начинали наблюдения.

Работа проведена на трёх колониях *V. agrorum* : ВА-1, ВА-2, ВА-3. Каждая из них была исходно образована царицей и семью рабочими.

Поведение особей наблюдали через красный светофильтр несколько раз в день по 30 мин. При этом фиксировали следующие параметры:

- 1) Число контактов царицы с рабочими (без индивидуального опознавания рабочих).
- 2) Число контактов некоторых индивидуально опознаваемых рабочих с царицей.
- 3) Число агрессивных контактов царицы с рабочими.
- 4) Процент времени, проводимый на личиночнике царицей и некоторыми рабочими.

Контактами при этом считали:

- 1) Одно- или двустороннюю антеннацию.
- 2) Агрессивное нападение.

Кратковременные столкновения, носящие явно случайный характер, в качестве контактов не отмечали.

В процессе обработки полученных данных усредняли результаты наблюдений одного дня. В итоге получалось одно значение величины исследуемого фактора. Для большей наглядности и компактности информации в дальнейшем были усреднены результаты наблюдений по пятидневным интервалам.

С учётом того, что наблюдавшаяся динамика изменений поведения особей совпадала во всех трёх колониях, во избежание перегрузки малозначимой информацией, в графическом виде представлены данные только по одной из трёх, наиболее типичной колонии - ВА-1.

В результате неотработанности методики сроки развития используемых в наблюдениях колоний оказались сдвинутыми относительно аналогичных сроков для природных колоний. Одним из следствий этого явилось сокращение численности наблюдаемых колоний по сравнению с природными колониями в это же время. Указанные факторы могли оказать влияние на структуру колонии и, соответственно, снижают достоверность имеющихся результатов. Конкретные данные о сроках развития и численности колоний приведены в таблице.

Результаты

Таблица. Характеристика колоний, находившихся под наблюдением

№ КОЛОНИИ	ВА-1	ВА-2	ВА-3
СОБЫТИЯ			
Начало наблюдений и состав колонии	11 июля	11 июля	11 июля
Закладка первого личиночника	9 июля	7-9 июля	7-9 июля
Закладка второго личиночника	4 августа	7 августа	30 июля
Срок появления и состав первого поколения выращенных пчёл	5 августа	3 августа	2 августа
Закладка третьего личиночника	18 августа	-----	11 августа
Закладка четвертого личиночника	-----	-----	19 августа
Срок появления и состав второго поколения выращенных пчёл	21 августа	26 августа	21-23 августа
Дальнейшие события	24 авг. царица отстраняется от личиночника, на нём один из рабочих; 28-29 авг. царица теряет активность.	22 авг. царица теряет активность.	31 авг. появляются пчёлы из 3-го личиночника; начало сентября, царица покидает личиночник.

Во всех трёх колониях популяция рабочих на протяжении всего периода развития ясно делилась на две субпопуляции. Особи одной из них отличались частыми контактами с царицей и проводили большую часть времени на личиночнике. К концу сезона их активность и число контактов возросли, так же как их агрессивность

по отношению к царице. В колонии ВА-1 один из таких рабочих заменил царицу на личиночнике. При этом описанная группа рабочих вела в основном внутригнездовой образ жизни.

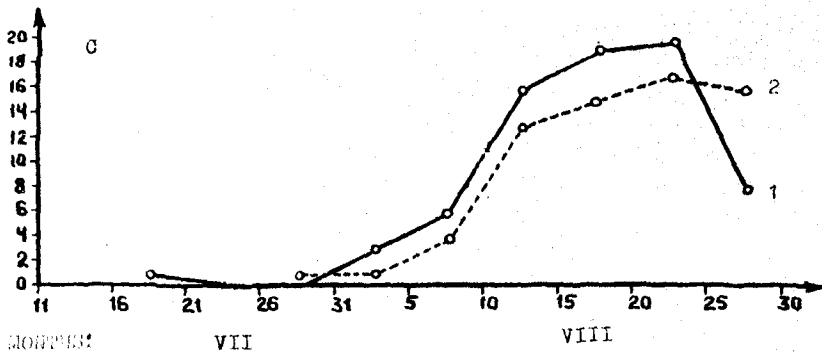
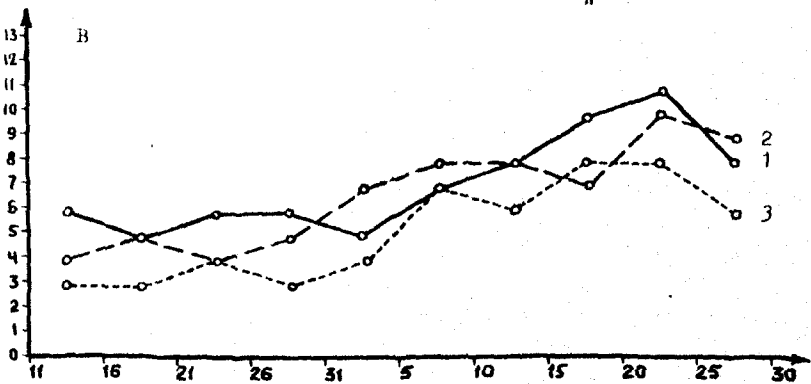
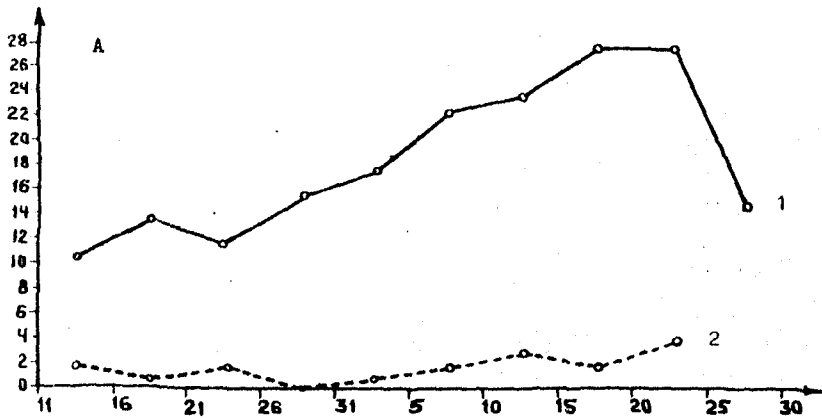
Очевидно, данную группу рабочих можно отождествить с элитой (Е), обнаруженной ван Дорном и Херингой у *Bombus terrestris*. В колонии ВА-1 элитный тип поведения проявляли три рабочих, в колонии ВА-2, пять, в колонии ВА-3, четыре. Вылет элитных рабочих на фуражировку наблюдался только в ВА-2.

Рабочие другой субпопуляции были преимущественно фуражирками, хотя занимались и внутригнездовыми строительными работами. Контакты их с царицей наблюдались редко, с личиночиком рабочие этой группы практически не контактировали, что резко отличало их от элитных. Видимо, эти рабочие образовывали общую группу Т. Агрессивность рабочих общей группы в течение сезона возрастает мало.

На приведённых ниже графиках показаны различия по изучавшимся признакам среди рабочих общей и элитной групп. Как видно из графиков, среди трёх элитных рабочих колонии ВА-1 поведение двух сходно, а третий занимал несколько промежуточное положение между Е и Т. Однако всё-таки этот рабочий намного более тяготеет к Е. По-видимому, он может быть назван субэлитным (Е').

В колонии ВА-2 среди пяти рабочих, образующих элиту, двое проявляли промежуточное поведение, и, видимо, тоже образовывали субэлиту, так как несмотря на фуражировочные вылеты, эти рабочие выделялись длительными контактами с личиночиком. В ВА-3 четверо рабочих проявляли элитное поведение, из них один субэлитное. Кроме них двое рабочих, тоже проявляя промежуточный тип поведения, явно тяготели более к Т, чем к Е, практически не контактировали с личиночиком и, скорее всего, образовывали промежуточную группу.

Во всех трёх колониях элиту образовывали самые мелкие и изношенные рабочие, вероятно наиболее старые. Включения появляющихся молодых рабочих в элиту не происходило. Если этот факт не обусловлен указанными выше особенностями наблюдаемых колоний, здесь видится резкое отличие от ситуации, описанной для *Bombus terrestris*, у которого рабочие старше восьми недель в последний период развития колонии покидают элитную группу.

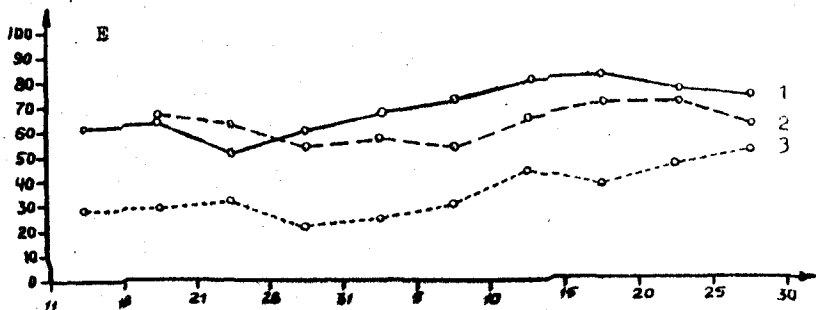
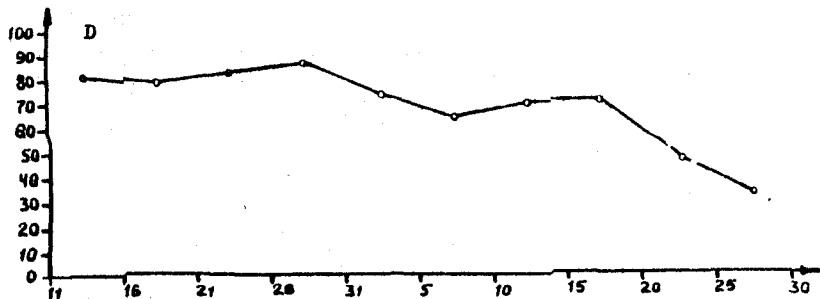


MONTHS:

VII

VIII

NO



MONTHS: VII VIII

Рис. I. Изменения поведения шмелей в колонии BA-I в течение периода наблюдений.

Fig. I. Changes in bumble-bee behaviour at BA-1 colony during the period of monitoring.

A: Число контактов царицы с элитными (1) и неэлитными (2) рабочими. The number of contacts of queen with elite (1) and nonelite (2) workers.

B: Число контактов каждого элитного рабочего (1, 2, 3) с царицей. The number of contacts of each elite worker (1, 2, 3) with queen.

C: Число агрессивных нападений царицы на рабочих (1) и рабочих на царицу (2). The number of aggressiveness of queen towards workers (1) and of workers towards queen (2).

D, E: Процент времени, проводимый на личиночке царицей (D) и каждым элитным рабочим (E: 1, 2, 3). The percent of time of queen (D) and of each elite worker (E: 1, 2, 3) presence upon larval batch.

Ордината: A, B, C- Число контактов, D, E- Процент времени.

Ordinate: A, B, C- The number of contacts, D, E- Percent of time

Хотя, в отличие от работы ван Дорна и Херинги, доминантный уровень особей мы специально не фиксировали, удалось наблюдать доминирование элитных рабочих над неэлитными в виде интенсивной антеннации. Однако внутри групп, видимо, доминантный статус особей одинаков. Линейной иерархии, найденной у *B. agrorum* Фри, не наблюдалось. Скорее всего для *B. agrorum*, как и для *B. terrestris*, характерна пирамидальная иерархия групп рабочих, а не линейная иерархия индивидов. Можно предположить, что Фри допустил ошибку, работая с колониями без цариц и, видимо, с нестабилизировавшейся структурой.

Выводы

Виды *Bombus agrorum* и *Bombus terrestris* относятся к различным под родам и секциям внутри рода *Bombus*, и таксономически далеки друг от друга (Sakagami, 1973). Поэтому, исходя из наличия у них близкой социальной структуры с разделением рабочей популяции на элитную, промежуточную и общую группы, можно предположить существование подобной структуры в колониях всех видов шмелей.

Наиболее значительное отличие элиты у *B. agrorum* от элиты у *B. terrestris*, обнаруженное в этих наблюдениях, состоит в постоянстве её состава: элита *B. agrorum* до конца развития колонии состояла из наиболее старых рабочих и не происходило её омолаживания за счёт включения более молодых особей. Возможно, это явление имеет глубокие связи с более длительным развитием колонии *B. terrestris* и возможностью этого вида образовывать очень крупные колонии (Cumber, 1949). В таком случае можно предположить важную социальную роль элиты в колонии шмелей, в частности в регуляции жизненного цикла колонии.

Summary

SOME DATA ON SOCIAL STRUCTURE OF COLONY OF BUMBLE-BEE BOMBUS AGRORUM

I. R. Pozdnyakov
Entomology Department
Leningrad State University, Leningrad

The social structure of colonies in *B. agrorum* was investigated from June to August 1990 on the Marine Biological Station of Leningrad State University.

It was found that the elite, common and intermedial groups exist among the workers of B. agrorum. This data agree with those obtained on B. terrestris by other authors. But unlike B. terrestris, the elite of B. agrorum mainly consist of old workers. The inclusion of young members of colonies to the elite group was not observed.

On the basis of similar social structure of colonies in two bumble species characterized with rather large taxonomic distance it was concluded that such social organization is common for all bumble-bees.

The connection between the different composition of elite group in B. agrorum and B. terrestris and the time of development of colony is discussed.

References

- Cumber, R.A. (1949). The biology of humble-bees, with special reference to the production of the worker caste.- Trans. R. Entomol. Soc. (Lond.) 100, p. 1-45
- Doorn, A. van & Heringa, J. (1986). The ontogeny of a dominance hierarchy of colonies of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). - Insectes Soc. 33, p.3-25.
- Pardi, L. (1948) Dominance order in *Polistes* wasps.- *Physiol. Zool.* 21, p.1-13.

МИРМЕКОФАУНА УКРАИНЫ: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ, ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ

А.Г.Радченко

Институт зоологии АН УССР, Киев

Первые отрывочные сведения по мирмекофауне Украины содержатся в работе Г.Майра (Mayr, 1859). Через 30 лет вышла монографическая сводка Н.Насонова (1889), отчасти затрагивающая данную территорию. Затем на протяжении длительного периода какие-либо данные, касающиеся муравьев Украины, отсутствовали вовсе.

Важным шагом в изучении муравьев Российской Империи в целом стал выход в свет монографии М.Д.Рузского (1905), не утратившей значения и по сей день. В этой работе для территории УССР указано 40 форм (виды, подвиды, варьеты).

Следующим этапом изучения мирмекофауны Украины можно считать довоенный период, в первую очередь работы В.А.Караваева и К.В.Арнольди. Ими, помимо добавлений к фаунистическому списку, был описан целый ряд видовых и инфравидовых форм (Karawajew, 1912; 1926a, в, с; 1929; Караваев, 1915; 1928; 1935; 1937; Arnoldi, 1928; 1930a, в); некоторые сведения содержатся также в статьях других авторов (Книпович, 1912; Шкафф, 1925; Lomnický, 1928; Zalesky, 1932a, в, с; 1936; 1938). Завершением данного этапа изучения муравьев Украины явился выход в свет двухтомной монографии В.А.Караваева (1934, 1936) "Мурашки Украины", где автором приведено (в свете современных данных систематики) 65 видов.

С конца 30-х годов наступает более, чем тридцатилетний перерыв в изучении муравьев Украины. Лишь с 60-х годов началось возрождение и интенсификация мирмекологических исследований в стране в целом. В это время вышел ряд работ Г.М.Длусского (1964; 1967; 1969), а также серия статей К.В.Арнольди, в которых освещены главным образом вопросы систематики ряда родов фауны СССР (1967; 1968b; 1970a, б; 1975; 1976; 1977a, б). На Украине проводилась интенсивная работа по изучению рыжих лесных муравьев (В.И.Гримальский с сотрудниками, Н.А.Смаглюк). На юго-востоке республики работал В.Е.Лиховидов, в Крыму - Е.Н.Малий, в Закарпатье работает М.М.Шубик. Наконец, в "Определителе насекомых европейской части СССР" (Арнольди, Длусский, 1976) для Украины было указано 110 видов и подвидов муравьев.

В результате наших работ последнего десятилетия список мирме-

кофауны Украины пополнился, был описан ряд новых для науки видов, найдены неизвестные ранее виды и роды в фауне СССР (Радченко, 1983; 1984; 1985а, б, в; 1986; 1989а, б; 1990; Цубик, Радченко, 1988; ряд работ в печати).

В настоящее время на Украине известно 128 видов муравьев. Следует подчеркнуть, что данная территория достаточно велика (более 600 тыс. кв. км) и весьма разнородна в физико-географическом отношении. Здесь выделяют несколько природных зон: смешанные леса, лесостепь, степь (с тремя подзонами), Карпаты, Горный Крым и узкую полосу сухих субтропиков на южном берегу Крыма. Безусловно, такое разнообразие ландшафтов в значительной степени обуславливает как общее богатство мирмекофауны, так и ее своеобразие в различных регионах республики.

Мы не будем подробно останавливаться на характеристике тех или иных зоогеографических комплексов. При их выделении за основу взята классификация К.В. Арнольди (1968а), дополненная и видоизмененная впоследствии (Радченко, 1985г; 1987; Радченко, Цубик, 1988; Радченко, Малий, 1990). Количественное соотношение видов муравьев, относящихся к различным зоогеографическим комплексам в тех или иных регионах республики отражено на рис. I.

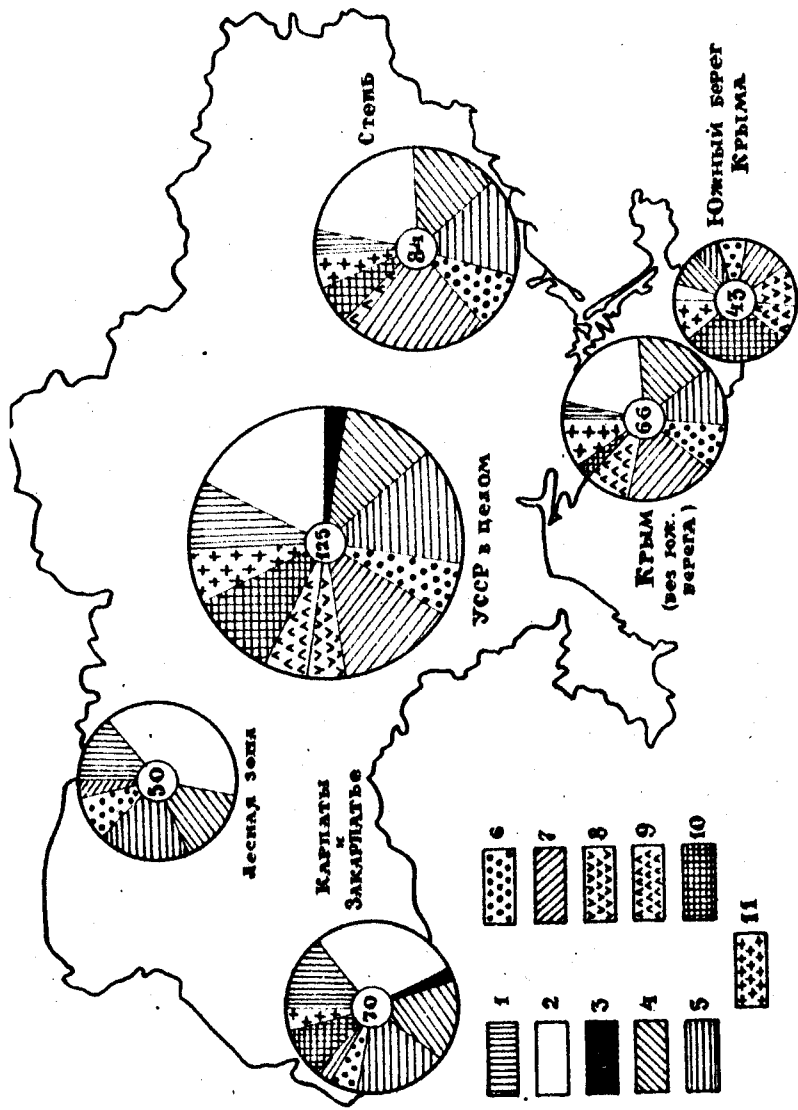
Рис. I.

Соотношение зоогеографических элементов мирмекофауны в различных регионах Украины.

Correlation of zoogeographical elements of ant fauna in different regions of Ukraine.

I - бореальные /boreal /; 2 - транспалеарктические /transpalearctic /; 3 - горные и бореогорные /mountainous & boreo-mountainous /; 4 - амфипалеарктические /amphipalaearctic /; 5 - европейские лесные /european forest /; 6 - европейско-кавказские /euro-caucasian /; 7 - степные /steppe /; 8 - крымские /taurien /; 9 - крымско-кавказские /tauro-caucasian /; 10 - средиземноморские /mediterranean /; II - средиземноморско-среднеазиатские /mediterranean-middleasiatic /.

В центре кругов - количество видов /без учета 3 синантропных/.
In the centre of each diagram are the number of species /without 3 sinantropic ones/.



Вопросы формирования фаун муравьев Европы, как, впрочем, и других регионов Палеарктики, разработаны крайне недостаточно. Имеются некоторые сведения по европейской части СССР (Караваев, 1936; Арнольди, 1965; 1968а) и весьма устаревшие, но интересные данные по югу Европы (Енегу, 1912; 1913; 1920 и др.).

При попытке реконструкции истории формирования фаун ценнейший материал дает, безусловно, палеонтология. Однако, на территории Восточной Европы палеонтологических находок муравьев практически нет (за исключением миоценовых отложений в Крыму). Но анализ ископаемых фаун Балтийского (эоцен) и Сицилийского (миоцен) янтаря позволяет выявить следующую картину. Уже в эоцене отмечены все современные подсемейства и ряд современных родов. Причем, доминируют дождоверины и видны четкие связи данной фауны с современной фауной как Палеарктики, так и Австралийской и Ориентальной областей. Преобладали специализированные дендробионты, связанные с тропическими лесами, однако наличие более молодых, частью доживших до нашего времени родов связано, вероятно, с начавшимся на севере Европы похолоданием и изменением растительности в сторону холодоустойчивости и ксерофитизации.

С миоцена прослеживается явственный перелом в составе мирмекофауны, она начинает приобретать в умеренных широтах свой современный облик: доминируют представители формицин и мирмицин, все больше появляется современных видов. Со значительной долей уверенности можно полагать, что большинство современных видов (в особенности гумидных районов умеренной зоны) сформировались еще в миоцене. Ксерофильные виды с характерными средиземноморскими или средиземноморско-среднеазиатскими ареалами могут быть более молодыми, о чем говорит наличие мощных современных центров видообразования ксерофильных групп в различных районах Средней, Центральной, Персидской Азии и Северной Африки. Подробно вопросы палеонтологии муравьев освещены в работах Г.М. Длусского (1975; 1981; 1983; 1989).

При рассмотрении вероятных путей формирования фаун умеренных областей северного полушария следует особое внимание уделить событиям плейстоцена. В частности, во время максимального (рисского, или днепровского) оледенения значительная часть рассматриваемого нами региона была покрыта ледником. Кроме того, чередование гляциалов, интергляциалов с интерстадиалами создавало в геологически

короткое время сложнейшую мозаику биогеоценозов. При этом в случае наступления неблагоприятного периода фауна претерпевала коренные изменения, на определенных территориях исчезали не только отдельные виды, но и целые их комплексы; местами их сохранения были различные рефугиумы.

Е.М.Лавренко (1938) выделил на территории Евразии ряд основных центров формирования современной флоры, которые были и флористическими рефугиумами в плейстоцене. По нашему мнению, с ними связаны и центры сохранения и дальнейшего расселения фаунистических комплексов.

Указанные выше отличия мирмекофаун различных физико-географических районов Украины являются следствием не только современной разнородности территории, но, безусловно, отражают и различные пути формирования этих региональных фаун.

Своеобразие мирмекофауны Крыма, в особенности его южного берега, где наблюдается высокий уровень эндемизма, свидетельствует о том, что в этом рефугиуме сохранилось древнее, доплейстоценовое ядро теплолюбивой ксеро- и мезофильной фауны. Причем, связи этого ядра четко прослеживаются как со средиземноморьем, так и с Кавказом и, отчасти, Средней Азией. На север же эти виды проникнуть не смогли: наоборот, многие лесные и степные виды проникли сюда с севера в более влажные и холодные периоды плейстоцена.

Мирмекофауна степной зоны весьма гетерогенна, что обусловлено с одной стороны наличием многочисленных интразональных ассоциаций, а с другой — довольно сложной историей ее развития. Здесь имеются чисто степные виды, возникновение ксерофильной части которых могло быть связано с древними центрально- и среднеазиатскими ксерофитными центрами: сформировавшиеся в них виды постепенно заселяли расширяющиеся на запад степи и к концу плиоцена проникли в Южную Европу; другие виды из "гумидных" родов могли автохтонно вычлениваться из состава лесных мезофильных комплексов. В плейстоцене степная зона распалась на отдельные очаги, из которых в послеледниковое время могли расселяться виды и целые комплексы. Сюда же могли проникнуть средиземноморские и средиземноморско-среднеазиатские представители частью с Балкан, частью — с востока, из районов Средней Азии. Многочисленная группа видов, связанных с лиственными лесами, вероятно, сформировалась в неогеновых лесах тургайского типа, со-

хранившиеся в различных лесных плейстоценовых рефугиумах (как в Карпатско-Северобалканском, так и на юго-востоке Русской равнины). Что касается немногочисленных здесь бореальных видов и большей части транспалеарктов, то они могли проникнуть далеко на юг во время похолоданий и сохранились в интразональных ассоциациях. Более подробно о формировании степной мирмекофауны — Радченко, 1987.

Мирмекофауна Карпат и Закарпатья также весьма разнородна. Ее история начинается с раннего миоцена, когда образовалась Карпатская суша. В плейстоцене Карпаты не были покрыты сплошным ледниковым щитом и представляли собой один из важнейших рефугиумов лесной европейской флоры и фауны. При этом происходили мощные наслоения бореальных и ряда других холодоустойчивых видов. На равнинах Закарпатья также могла сохраниться своеобразная фауна, включающая многих средиземноморских и амфипалеарктических представителей, тяготеющих к южным частям Европы; эта фауна впоследствии обогатилась за счет миграций через пустыни Венгрии и отроги Южных Карпат — Балкан.

Самая однородная и наиболее молодая фауна отмечена в лесной зоне. Отсутствие многих зоогеографических элементов, населяющих эту республику (рис.1) и преобладание бореальных, транспалеарктических и амфипалеарктических видов, тяготеющих к более северным частям Евразии, по всей видимости указывает на то, что современная фауна оформилась в значительной степени за счет видов, отступавших на север вслед за ледником и частью мигрантов из лесных рефугиумов.

Хотя К.В.Арнольди (1965) рассматривал лесостепную фауну Русской равнины как весьма своеобразную с собственной историей формирования, имеющиеся у нас данные не позволяют согласиться с этим мнением. Мы полагаем, что в целом она носит промежуточный характер, хотя имеется ряд видов, предпочитающих лесостепные ландшафты.

В заключение следует подчеркнуть, что мирмекофауна Украины изучена достаточно полно; ее богатство и разнообразие обусловлено как ее гетерогенностью, так и многообразием природных условий на территории республики.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Арнольди К.В. 1965. Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых. - Тр. Центр.-черноземн. гос. заповедника, т. 8, с. 138-166.
- Арнольди К.В. 1967. Новые данные о муравьях рода *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae) фауны СССР. I. *Camponotus* s. str. Зоол. журн., т. 46, вып. 12, с. 1815-1830.
- Арнольди К.В. 1968а. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины. - Там же, т. 47, вып. 8, с. 1155-1178.
- Арнольди К.В. 1968б. Важные дополнения к мирмекофауне (Hymenoptera, Formicidae) СССР и описание новых форм. - Там же, т. 47, вып. 12, с. 1800-1822.
- Арнольди К.В. 1970а. Новые виды и расы муравьев рода *Messor* (Hymenoptera, Formicidae). - Там же, т. 49, вып. I, с. 72-88.
- Арнольди К.В. 1979б. Обзор муравьев рода *Murgica* (Hymenoptera, Formicidae) европейской части СССР. - Там же, т. 49, вып. 12, с. 1829-1844.
- Арнольди К.В. 1975. Обзор видов рода *Stenamma* (Hymenoptera, Formicidae) Союза СССР и описание новых форм. - Там же, т. 54, вып. 12, с. 1819-1829.
- Арнольди К.В. 1976. Обзор муравьев рода *Arhaenogaster* (Hymenoptera, Formicidae) СССР. - Там же, т. 55, вып. 7, с. 1019-1026.
- Арнольди К.В. 1977а. Новые и малоизвестные муравьи рода *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) Европейской части СССР и Кавказа. - Энтомолог. обзор., т. 56, вып. I, с. 198-204.
- Арнольди К.В. 1977б. Обзор муравьев-жнецов рода *Messor* (Hymenoptera, Formicidae) фауны СССР. - Зоол. журн., т. 56, вып. II, с. 1637-1648.
- Арнольди К.В., Длусский Г.М. 1978. Надсемейство Formicoidea. Сем. Formicidae - муравьи. - В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР, т. 3, ч. I. Л.: Наука, с. 519-556.
- Длусский Г.М. 1964. Муравьи подрода *Sortoformica* рода *Formica* СССР. - Зоол. журн., т. 43, вып. 7, с. 1026-1040.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода формика. - М.-Л.: Наука, 326 с.
- Длусский Г.М. 1969. Муравьи рода *Proformica* СССР и сопредельных

- стран (Hymenoptera, Formicidae). - Зоол.журн., т.48, вып.2, с. 218-232.
- Длусский Г.М. 1975. Надсемейство Formicoidea Latreille, 1802. - В кн.: А.И.Расницин. Высшие перепончатокрылые мезозоя. - Тр. палеонтол. ин-та АН СССР, т. 147, с. 114-121.
- Длусский Г.М. 1981. Миоценовые муравьи (Hymenoptera, Formicidae). - Тр.палеонтол. ин-та, т. 183, с. 64-85.
- Длусский Г.М. 1983. Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых - "промежуточное звено" между муравьями и сколиоидами. - Палеонтол.журн., № 3, с. 65-78.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., 1988. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев. - В кн.: Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. - М.: Наука, с. 70-144.
- Караваев В. 1915. Муравьи из Гадячского уезда Полтавской губернии и из Ферганской долины. - Русск.энтомол.обзор., т. 15, вып.4 с 496-507.
- Караваев В.А. 1928. Мурашки, зібрані в заповідниках "Чаплі" та його околицях - Вісті Держ.степ.запов. "Чаплі", т. 4, с. 103-104.
- Караваев В.А. 1934, 1936. Фауна родины Formicidae (мурашки) України. ч. 1, П. - Київ, вид. ВУАН, 316 с.
- Караваев В.А. 1935. Матеріали до фауни мурашек Маріупольської округи. - Збірн.праць Зоол.Муз., № 16, с. 107-111.
- Караваев. 1937. Мурашки, зібрані в заповідниках Кінбурнського півострова і Буркутів. - Там же, № 19, с. 171-181.
- Книпович Н.М. 1912. О муравьях Гадячского уезда Полтавской губернии. - Русск.энтомол.обзор., т. 14, вып. 1, с. 44-56.
- Лавренко Е.М. 1938. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. - В кн.: Растительность СССР, т. 1, М.-Л., с. 235-296.
- Насонов Н. 1889. Материалы по ест ественной истории муравьев (сем Formicidae) преимущественно России. - Тр.лабор.Зоол.муз. Московск.ун-та, т. 4, вып. 1, с. 1-П + 1-78.
- Радченко А.Г. 1983. Tarinoma kinburni Karaw. (Hymenoptera, Formicidae) - эндемичный вид фауны Украины. - Зоол.журн., т.62 вып. 12, с. 1904-1907.
- Радченко А.Г. 1984. Эколого-фаунистическая характеристика муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Черноморского заповедника и

- прилегающих территорий. - Вестн. зоол., № 2, с. 20-23.
- Радченко А.Г. 1985а. *Bothriomyrmex modestus* sp. n. - новый вид муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с Украины. - Там же, № 6, с. 64-66.
- Радченко А.Г. 1985б. Муравьи рода *Strongylognathus* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) европейской части СССР. - Зоол. журн., т. 64, вып. 10, с. 1514-1523.
- Радченко А.Г. 1985в. О находке редкого вида *Anergates atratulus* Schenck (Hymenoptera, Formicidae) в Херсонской обл. УССР. - Вестн. зоол., № 1, с. 85.
- Радченко А.Г. 1985г. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Северного Причерноморья. - Автореф. канд. дис., Киев, 18 с.
- Радченко А.Г. 1986. *Lasius meridionalis* (Hymenoptera; Formicidae) в фауне СССР. - Вестн. зоол., № 3, с. 72-74.
- Радченко А.Г. 1987. О путях формирования мирмекофауны Северного Причерноморья. - В кн.: Зоогеографические и биоценотические связи насекомых Украины. - Киев: Наукова думка, с. 74-79.
- Радченко А.Г. 1989а. Муравьи рода *Chaleroxenus* Menozzi в фауне СССР. - Вестн. зоол., № 2, с. 37-41.
- Радченко А.Г. 1989б. Муравьи рода *Plagioleris* Mayr европейской части СССР. - Там же, № 9, с. 153-156.
- Радченко А.Г., Малий Е.Н. 1990. Зоогеографические особенности мирмекофауны Крыма. - В кн.: Экология и таксономия насекомых Украины. - Киев: Наукова думка, с. 105-113.
- Радченко А.Г., Щубик М.М. 1988. Зоогеографические аспекты изучения мирмекофауны Украинских Карпат. - В кн.: Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат, Ужгород, с. 45-52.
- Гузский М. 1905. Муравьи России. - Тр. о-ва естествоиспытат. при Кананск. ун-те, т. 38, вып. 4-6, с. 1-796.
- Щкафф Б. 1925. К фауне муравьев окрестностей Харькова. - Русск. энтомол. обозр., т. 19, вып. 2, с. 153-154.
- Emery C. 1912. Der wanderzung der Steppen und Wustenameisen von Zentral-Asien nach Süd-Europa und Nord-Africa. - Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 1, S. 95-104.
- Emery C. 1913. Le origini e le migrazioni della fauna mirmeologica di Europa. - Rend. Ses. R. Accad. Sci. Int. Bologna, p. 29-46.

- Emery C. 1920. La distribuzione geografica attuale delle Formiche. - Real. Accad. Lincei, ser. 5a, t. 13. fasc. 6, p.357-450.
- Karawajew W. 1912. Ameisen aus dem palaarktischen Faunengebiet I. Horae Soc. Entomol. Ross., Bd. 12, H. 3, S. 581-596.
- Karawajew W. 1926a. Myrmecologische Fragmente. - Trav. Mus. Zool., H. 1, S. 47-51.
- Karawajew W. 1926b. Beiträge zur Ameisenfauna des Kaukasus, nebst einigen Bemerkungen über andere palaearktische Formen. - Kownowia, Bd. 5, H. 1, S. 93-109.
- Karawajew W. 1926c. Übersicht der Ameisenfauna der Krim nebst einigen Neubeschreibungen. - ibid., Bd. 5, H. 4, S. 281-303.
- Karawajew W. 1929. Myrmecologische Fragmente. II. - Trav. Zool. Mus., H. 7, S. 105-220.
- Lomnicki J. 1928. Spis mrovek Lwowa i okolicy. - Lwow, 11 p.
- Mayr G. 1959. Beitrag zur Ameisenfauna Russland. - Setz. entomol. Zeit., Bd. 20, S. 87-90.
- Zalesky M. 1932a. Formica exsecta pressilabris v Podkarpatské Rusi. - Casop. Č. spol. entomol., t. 29, sv. 2, S. 52-53.
- Zalesky M. 1932b. Dva dalsi rody podceleďi Camponotinae Mayr. (Formicidae) v Podkarpatské Rusi. - ibid., S. 53-54.
- Zalesky M. 1932c. Camponotus fallax Nyl., s jini mravenci toxo rody v Podkarpatské Rusi. - ibid., S. 55-58.

ANT FAUNA OF THE UKRAINE : COMPLETENESS OF EXPLORATION, ZOOGEOGRAPHY AND PROBABLE WAYS OF GENESIS

A.G.Radchenko - Institute of Zoology, Academy of Sci. of Ukr.SSR,Kiev

The ant fauna of the Ukraine has been studied by W.A.Karawajew (1920-30-th), K.V.Arnoldy and G.M.Dluzsky (1960-70-th) and recently by the author. Now 128 ant species are known from the Ukraine; among them there are some endemics and new species.

Zoogeographical characteristics of Ukraine ant fauna are given. Transpalearctic, steppe, european forest, mediterranean and amphipalaearctic zoogeographical elements are most common in the Ukraine. This ant fauna has been formed in postpleistocene period on a large part of the territory and has mostly migrational genesis. The most ancient (miocene - pliocene) elements of the fauna remained in Crimea, especially on its South Coast. Some of pleistocene refugiums are in the Carpatians and Transkarpatians, in Volyno-Podolsk region and in the SE Ukraine. The ant fauna of the forest zone is the most young one.

Е.А.Сапаев

Татарский республиканский совет ВООП, г. Казань

Известно (Мазохин-Поршняков, Карцев, 1984), что большинство одиночных перепончатокрылых при поиске входа в норку совершает ее облет по кругу. В 1984-86 гг. при попытках искусственного разведения пчелы-листореза *Megachile centuncularis* L. совместно со студентом КГУ О.А.Степановым, нами были проведены наблюдения поисковых полетов самок при возвращении в гнездо. Зарегистрированы круговые, спиральные в вертикальной и горизонтальной (сканирование) плоскостях полеты, а также более сложный гантелевидный полет. По мере обживания пчелой гнезда характер полета упрощался; оставался короткий полукольцевой облет или прямой заход в норку. В 1986 году я наблюдал процесс возвращения в норку самок *Halictus maculatus* Smith. и *Myiabeus calceatus* Sc. Оба вида гнездятся в земле. Меньшая часть поиска входа осуществлялась в воздухе, а другая часть "поискового полета" была перенесена на поверхность почвы: самки искали норку "пешком". Наблюдались круговые, зигзагообразные и гантелевидные пробежки пчелы перед входением в гнездо. Подобный характер поведения зарегистрирован и у *Eurygaster integriceps* Scop. Со временем пробежки укорачивались.

Эволюция информационного танца у общественных пчелиных семейства *Apidae* прослежена достаточно полно (Левченко, 1976). Самым примитивным считается круговой танец. Мы предполагаем, что поисковый полет нагруженной пыльцой самки одиночной или полубщественной пчелы затем эволюционно у эусоциальных пчелиных преобразился в круговой элемент танца передачи информации пчелам-сборщицам. В ходе увеличения объема передаваемой информации появился и более сложный виляющий танец.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Левченко И.А. 1976. Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной. - Научная думка, Киев: 1-251.
- Мазохин-Поршняков Г.А., Карцев В.М. 1984. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых. - В кн. Поведение насекомых. Наука, М.: 64-79.

ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ
ПУСТЫНЬ ТУРКМЕНИСТАНА

О. Союнов
Туркменский сельскохозяйственный
институт, Ашхабад

Муравьи - группа насекомых пустыни, для которой характерна высокая численность и биомасса. Они являются потребителями первичной продукции и регуляторами численности вредителей пастбищных растений, участвуют в почвообразовательном процессе. Пустынные виды муравьев обладают глубокими морфологическими, физиологическими и поведенческими адаптациями к обитанию в аридных условиях (Длусский, 1981), что позволило им широко заселить пустыни Туркменистана.

Наши исследования, проводившиеся с 1980 г. (Длусский, Союнов Забелин, 1989), показали, что в естественных ландшафтах Туркменистана встречается 107 видов муравьев, из них 68 видов (63,5%) обитает в различных биотопах пустыни.

Пустыня Каракумы занимает более 80% территории Туркменистана, в которой различают 3 типа ландшафтов: песчаный, глинистый и солончаковый (шоры).

Южные Каракумы на севере граничат с впадиной Унгуза, а на юге примыкают к предгорьям Копетдага. Рельеф здесь, в основном, представлен грядово-бугристыми песками, местами встречаются небольшие солончаковые впадины и локальные такыры. Фауна муравьев Южных Каракумов сравнительно бедна, она включает 23 вида, что составляет 33,8% от всех пустынных видов. Большинство муравьев Южных Каракумов относится к типичным псаммофилам, но ряд видов (*Cataglyphis foxelli*, *Sardioscolyda kushanica*) заходит из предгорьев Копетдага.

Юго-Восточные Каракумы на северо-западе граничат с дельтой Мургаба, Теджена, на юге - с Карабилем, Бадхызом. Встречаются грядовые, бугристые, ячеистые, барханные пески с типичной растительностью. Здесь обнаружено 27 видов муравьев, являющихся эндемичными для песчаных пустынь Турана. Редкий вид *Cataglyphis piligera* с ограниченным ареалом найден лишь в данном регионе, а *Messor reticuliventris* встречается в горных массивах и холмогорье.

Заунгузские Каракумы на востоке граничат с Амударьей, на юге - впадиной Унгуза, на севере - с Присарыкамьшской равниной. Заунгуз-

кие Каракумы расположены между южными песчаными и северными глинистыми пустынями Турана. Здесь отмечено 28 видов муравьев. В составе мирмекофауны преобладают типичные псаммофильные виды, но такие виды как *Camponotus obliquipilosus*, *C. turkestanicus*, *Messor lamellicornis*, *M. vicinus* заходят из глинистых и солончаковых типов пустынь.

К глинистым пустыням относятся плато Устюрт и Присарыкамьше, отличающиеся контрастностью рельефа. Здесь встречаются локальные бугристые песчаные массивы, солончаки, глинисто-щебнистые равнины (плато Канкакыр, Мангыркыр, Капланкыр). Фауна муравьев представлена 28 видами, большинство которых относится к группе экологически пластичных. Из них *Camponotus semirufus*, *Leptothorax fumosus*, *Cardiocondyla kovshewnikovi*, *Messor structor* являются типичными эремобионтными видами.

К солончаковым пустыням относятся Прикаспийская низменность, где распространены типичные для обширных территорий региона солончаки со специфическими галофитами. Здесь отмечено 37 видов муравьев, среди них встречаются такие галофильные, эндемичные виды как *Cataglyphis oxiana*, *Leptothorax fumosus*, *Tetramorium forte* и другие. Остальные в основном относятся к экологически пластичным видам.

Комплекс мирмекофауны предгорьев и холмогорьев сравнительно богат. В частности, в холмогорье Бадхыза и Карабиля отмечены 42 вида, такое обилие видов муравьев связано с неоднородностью рельефа и разнообразностью флористических комплексов. Здесь кроме широко распространенных видов встречаются такие типичные эремобионты как *Camponotus bactrianus*, *Formica subpilosa*, *Cerapachys desertorum*, *Aphaenogaster fabulosa*, *Grematogaster bogojawlenskii*, *C. vorki*.

Наиболее богата мирмекофауна предгорной равнины Копетдага, где располагаются целинные земли, такыровидные сероземы и местами солончаки. Фауна муравьев представлена 45 видами, в состав которых, кроме эремобионтных видов, входят типичные эремобионты как *Camponotus interjectus*, *C. semirufus*, *Cataglyphis karakalensis*, *C. takyrice*, *C. nodus*, *Cerapachys desertorum*, *Tetramorium ferox*, *Aphaenogaster messoroides*, *Messor perantennatus*.

Комплекс мирмекофауны долины Амударьи представлен 28 видами однако при дальнейшем исследовании, безусловно, будут обнаружены

новые виды, т.к. здесь рельеф довольно разнообразен и имеются условия для их жизни. Особенно большой интерес представляют тугайные леса в Нижнеамударьинском регионе, где обитают такие редкие виды как *Camponotus lameerei*, *Formica clara*, *F. subpilosa*, *Leptothorax melleus*, *Tetramorium caespitum*, *Teleutonurmes schneideri*, *Diplorhoptrum fugax* и другие.

В целом, анализ ландшафтного распределения муравьев пустынь Туркменистана показывает, что во всех охарактеризованных ландшафтах встречаются специфичные для этих ландшафтов псаммофильные, галофильные и эрембионтные виды муравьев. Только 20 видов (*Camponotus fedtschenkovi*, *C. turkestanicus*, *Cataglyphis setipes*, *C. cinnamomea*, *C. emeryi*, *C. pallida*, *Plagiolepis pallescens*, *Acantholepis semenovi*, *Tapinoma simrothi karavaievi*, *Cardiocondyla elegans*, *Tetramorium inerme*, *T. schneideri*, *Pheidole pallidula*, *Monomorium barbatulum*, *M. gracillimum*, *Diplorhoptrum deserti-colum*, *Orematogaster subdentata*, *Messor aralocaspicus*, *M. intermedius*, *M. variabilis*) муравьев (29,4%) являются эврибионтными распространёнными во всех исследованных пустынных ландшафтах. Ареал остальных 48 видов (70,6%) приурочен к определенным ландшафтам пустыни.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Длусский Г.М., Муравьи пустынь. - М.: Наука, 1981, 231 с.
Длусский Г.М., Союнов О.С., Забелин С.И. Муравьи Туркменистана - Ашхабад, Илим, 1989, 275 с.

РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЙ БОЛЬНОГО ЗАКАСПИЙСКОГО ТЕРМИТА
Anacanthotermes ahngerianus Jacobson

К.С.Шатов, Н.Н.Дубровин

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

Семья большого закаспийского термита достигает численности 20 – 30 тысяч особей и состоит из двух крупных группировок: гнездовой и внегнездовой, которые отличаются кастовым и возрастным составом населения, а также физиологическим состоянием термитов (Жужиков и др., 1981; Жужиков, Шатов, 1984). Гнездовая группировка находится в термитнике и обеспечивает условия для размножения и развития термитов. Внегнездовая группировка располагается на кормовом участке. Ее численность достигает нескольких тысяч только активных особей (Шатов, 1987а): рабочих, солдат и небольшого числа нимф. На кормовом участке действует несколько таких автономных фуражировочных групп, которые сооружают на расстоянии 3 – 12 м от термитника дополнительные кормовые гнезда. Кормовые гнезда служат для укрытия фуражиров, временного складирования корма и весной используются для рассредоточения крылатых имаго перед вылетом. Дополнительные кормовые гнезда вместе с центральным термитником образуют единую поликалическую систему поселений (Шатов, 1987б). В зимний период с наступлением холодов термиты переносят корм и личинок в камеры, расположенные на глубине 100 см и более. Температурный режим этих камер позволяет термитам двигаться и питаться, но явно недостаточен для их развития (Жужиков, 1985). Наличие системы подземных камер, расположенных на глубине непромерзания, сосредоточение в них кормовых запасов и всех стадий развития термитов позволяет говорить о существовании зимнего гнезда.

Таким образом, в состав поселения входит центральное гнездо-термитник, кормовые гнезда на фуражировочной территории и подземное зимнее гнездо. В пределах этих структур поселения термиты осуществляют сезонные и суточные миграции.

Большой закаспийский термит сооружает самые крупные ^{гнезда,} среди термитов семейства *Nodotermittidae*, купол которых может достигать 1 м высоты и 3 – 5 м в основании. По размерам купола, коррелирующим с численностью населения гнезда, можно косвенно судить о возрасте термитника в любой части ареала вида. Для большого закаспийского

термита на этот счет имеется лишь мнение А.Н.Лушповой (1958) о том, что ежегодный прирост термитника составляет не более 2 - 3 мм в год, и для того, чтобы высота купола достигла 30 - 40 см, требуется не менее 100 лет, а в большинстве случаев возраст таких гнезд, вероятно, достигает многих столетий. Других данных о темпах роста термитников большого закаспийского термита не имеется. Поэтому расчеты А.Н.Лушповой нередко используются для оценки почвообразовательной деятельности термитов и при разработке мер борьбы с этими насекомыми.

Столь длительные сроки роста термитников большого закаспийского термита представляются нам чрезвычайно завышенными. С утверждением А.Н.Лушповой можно было бы согласиться, если рост купола термитника рассматривать лишь как процесс выноса на поверхность лишнего грунта термитами при строительстве подземных ходов и жилых камер. Однако хорошо известно функциональное назначение надземных построек, сооружаемых термитами. Это, прежде всего, оптимизация теплового режима для инкубации яиц, развития личинок и других каст семьи. Прогрев гнезда особенно важен в весенний и осенний период. Именно в этот период рабочие большого закаспийского термита активно надстраивают южный склон купола. В результате наиболее высокая часть термитника сдвинута в сторону юго-востока, что отмечала и сама А.Н.Лушпова. Таким образом, для поддержания необходимого темпа размножения и развития термитов сооружение термитников должно идти достаточно быстро и соответствовать местным климатическим условиям.

Свои наблюдения А.Н.Лушпова проводила в южной части Туркмении, где для термитов имеются благоприятные условия климата: длительный безморозный период, высокие летние температуры и т.д. Ареал же большого закаспийского термита простирается на север до 47° с.ш., где даже среднегодовая температура значительно ниже, чем в Туркмении. Исходя из этого, мы попытались оценить возможные различия развития поселений большого закаспийского термита в южных и северных районах распространения вида.

Учеты размеров купола гнезд проводили в двух точках южной части пустыни Каракум в районе поселка Душак Туркменской ССР и в двух точках на северной границе ареала большого закаспийского термита в районе поселка Бейнеу и станции Опорная Казахской ССР. В указанных районах были выбраны участки с примерно равной плотно-

стью гнезд (16 - 20 на I га), и все без исключения термитники, встречаемые на маршруте, сначала измеряли, а затем раскапывали для установления наличия термитов, их кастового состава и численности. Работы проводили в мае 1987 и 1988 гг. Результаты представлены в табл. 1 и 2.

Таблица I

Размеры купола гнезд большого закаспийского термита (см, M[±]σ)

Место	Длина	Ширина	Высота	Число гнезд
3 км севернее п. Душак	105 ± 17	90 ± 16	16 ± 6	59
10 км западнее п. Душак	180 ± 32	140 ± 27	25 ± 4	28
18 км восточнее п. Бейнеу	100 ± 23	80 ± 21	25 ± 8	11
10 км севернее ст. Опорная	115 ± 26	90 ± 18	16 ± 5	14

Как видно из табл. I, величина надземной части гнезд как на юге, так и на северной границе ареала вида примерно одинакова. При этом в разных точках одной широты размеры термитника различаются больше, чем на разных широтах. Из этого следует, что термиты способны увеличивать скорость строительства термитников в неблагоприятных условиях на северной границе ареала. Это противоречит расчетам А.Н. Лупповой, однако, чтобы убедиться в верности нашей гипотезы, необходимы подтверждения того, что северные популяции вида живут и размножаются в своих термитниках не более долгий срок, чем на юге.

При изучении термитов в полевых условиях практически все исследователи отмечают распределение и плотность термитников на местности, размеры гнезд, численность, кастовый состав и другие популяционные характеристики, однако учеты жилых и покинутых термитами гнезд, как правило, не ведутся. Между тем этот показатель представляется нам крайне важным для оценки скорости роста поселений в разных условиях. Процент покинутых термитами гнезд может служить показателем продолжительности обитания семьи и использоваться для косвенной оценки скорости роста термитника в разных условиях. Учеты числа жилых и покинутых термитников, проведенные в тех же географических точках, где измерялись размеры термитников (табл. 2) показали, что как в южной, так и в северной зонах оби-

Соотношение жилых и пустующих термитников большого закаспийского термита в разных точках ареала вида

Место	Общее количество гнезд	Процент покинутых гнезд
3 км севернее п. Душак	59	19
10 км западнее п. Душак	28	39
18 км западнее п. Бейнеу	11	36
10 км севернее ст. Опорная	14	79

тания вида постоянно имеется значительный процент покинутых термитников. При этом на северной границе ареала число покинутых гнезд возрастает и достигает 80%. На некоторых участках вблизи северной границы распространения большого закаспийского термита встречались площади, на которых все термитники были мертвыми. Так между ст. Опорная и ст. Кульсары мы находили участки с большим количеством мертвых и разрушенных до основания термитников, которые были хорошо заметны в виде лишенных растительности плешин темнокоричневого цвета, вызванного осадкой купола термитника и вымыванием на поверхность экскрементов термитов.

Объяснить наличие в поселениях большого числа нежилых гнезд не только на севере, но и на юге возможно либо гибелью, либо миграционными переселениями термитов. О каких-либо миграционных процессах у большого закаспийского термита из литературы ничего не известно. Единственное отношение к этой проблеме имеет замечание А.Н. Лупшовой (1958) о том, что иногда возраст термитника явно не соответствует "возрасту" обитающей в нем семьи. По ее мнению это вызвано тем, что после гибели термитов пустующее гнездо через некоторое время снова заселяется этими насекомыми.

Для проверки этого предположения нами были установлены ловушки у 51 термитника в районе 158 км шоссе Ашхабад - Мары. После нескольких отловов ловушками термитов (Шатов, 1983) все термитники были раскопаны, а термиты живыми доставлены в лабораторию. Принадлежность термитов к одной семье определяли по отсутствию агрессивной реакции (Елизаров, Синицина, 1968; Солдатов, 1972).

Из 51 термитника 12 гнезд оказались полностью покинутыми термитами, 31 гнездо было заселено нормальными семьями, население ко-

торых имело полный набор каст, включая крылатых имаго, и все стадии развития. В 8 термитниках были обнаружены группы термитов от 250 до 700 особей, состоящие в основном из активных рабочих старших возрастов и солдат. По численности, возрастному и кастовому составу эти группы однозначно диагностируются как фуражировочные группы. Определение агрессивной реакции показало, что фуражиры, отловленные в пустующих термитниках, принадлежат, как правило, к семьям одного из близкорасположенных жилых гнезд. При этом размеры пустующего термитника нередко были даже больше, чем размеры основного гнезда.

Таким образом, нам не удалось обнаружить ни в одном из крупных термитников молодую растущую семью с полным набором каст и стадий развития. Наличие только фуражировочных групп в ряде крупных, но покинутых термитников позволяет предположить, что термиты способны всей семьей переселяться в одно из своих дополнительных кормовых гнезд, оставляя только часть фуражиров в старом термитнике и используя его как кормовое гнездо.

Подтвердить и развить представления о миграционных процессах у большого закаспийского термита позволяют наблюдения, проведенные нами при обследовании жилых домов в 1990 г. в поселке Кызыл-Тюбе Мангистауской области Казахской ССР. Изучение термитов в антропогенных условиях позволяет оценивать результаты наблюдений по строго документированным срокам постройки домов и датам появления в них термитов, но при анализе следует учитывать дополнительно действующий на термитов фактор — отопление жилых помещений зимой.

При обследовании жилых домов регистрировали степень повреждения деревянных конструкций дома, все признаки присутствия и жизнедеятельности термитов в строении и на прилегающей к нему территории. В большинстве случаев (15 из 19) у пораженных термитами домов были найдены термитники с нормальными семьями.

По степени повреждения пораженных термитами домов их можно разделить на три группы. К первой группе относятся строения, в которых термиты повредили только половые лаги и полы. Ко второй группе относятся дома, в которых термиты не только повредили полы, но проникли на стены и потолочные перекрытия. К третьей категории можно отнести дома, в которых термиты полностью обжили полы, стены и потолок, а также проникли на чердак. Повреждения, причиняе-

ые термитами в последнем случае, особенно опасны, т.к. поврежденные перекрытия конструктивно связаны с крышей и при ветровой или снеговой нагрузке могут обрушиться.

Анализ полученных результатов, приведенных в табл. 3 показал,

Таблица 3

Местоположение термитников около жилых домов в п. Кзыл-Тюбе по группам домов с разной степенью повреждения термитами

Параметры	Группы домов по степени их повреждения термитами		
	I	II	III
Число домов в группе	7	5	3
Средний возраст домов (лет)	9	12	18
Удаление термитника от дома (м)	5 - 16	0,2 - 2	0*)
Количество гнезд с южной стороны дома (в %)	30	100	-

*) В этой группе домов термитники располагаются у фундамента дома и на потолочных перекрытиях.

Что степень повреждения жилого дома связана не только с возрастом постройки, но и с удалением от дома и местоположением гнезда. Можно видеть, что у домов I группы термитники располагаются на расстоянии более 5 м от дома. Местоположение гнезд при этом равновероятно с любой стороны света. В домах, относящихся ко II группе, термитники всегда примыкают либо к фундаменту дома, либо находятся на расстоянии не более 2 м от него и всегда с южной стороны дома. В домах с наибольшей степенью повреждения (III группа) термитники были обнаружены не только около фундамента но и на чердаке.

Так, в доме № 59 по улице Водников помимо гнезда с плоским куполом, расположенного около южной стены дома, был обнаружен находящийся термитник на чердаке. Купол этого гнезда правильной овално-конической формы высотой 15 см, а диаметр основания купола - 60 см. Термитник сооружен из глины с примесью частиц илака, который вместе с сухими водорослями был использован хозяевами дома в качестве утеплителя потолочного пространства. В гнезде находились камеры с кормом и большое количество термитов: рабочих, линяющих особей и личинок разных возрастов. Половые особи не были обнаружены вследствие невозможности разборки основания термитника, т.к.

это могло повлечь за собой разрушение потолка жилого помещения.

Анализ полученных результатов позволяет выделить несколько стадий заселения домов термитами. На первой стадии фуражиры из ближайшего к дому термитника проникают по подземным ходам к половым лагам пола жилого дома. Обнаружив огромный источник корма, термиты интенсивно его осваивают. При этом термиты фуражируют в доме летом и зимой, поскольку в зимнее время в доме с печным отоплением поддерживается температура, достаточная для их активности. Термиты сосредотачиваются в теплых местах, как правило около печей. Обилие корма и тепло привлекают все большее количество термитов. В относительно теплые зимы вся семья также может переселяться в камеры, расположенные под полом. Однако в летние месяцы температура под полом явно ниже, чем температура вне дома, и для того, чтобы продолжить свое развитие, термиты сооружают камеры, а затем и надземное гнездо у южной (наиболее прогреваемой) стороны дома.

Сооружение такого гнезда качественно меняет ситуацию. Термиты от фуражировки в доме переходят в стадию сезонного обитания в нем. В летние месяцы термиты сосредотачиваются в куполе наружного гнезда, а зимой мигрируют в наиболее теплые места подполья дома. Стремясь к наиболее теплым участкам, термиты активно прокладывают свои ходы по стенам в местах соприкосновения их с обогревательными приборами (печами). Поднимаясь вертикально вверх, они достигают потолка. Потолок является наиболее теплой частью дома как зимой, так и летом. Поэтому термиты транспортируют сюда яйца, личинок и переселяются сами. Используя глину печных труб, термиты сооружают сначала лепки, а затем и гнездо на потолочных балках. В этом случае наружное земляное гнездо прекращает функционировать, поскольку на потолочном перекрытии термиты находят оптимальные условия для своего размножения и развития. Гнездо, расположенное на потолочном перекрытии, связано системой ходов и камер с подпольем дома и с почвой, откуда доставляется вода.

Таким образом, заселение жилого дома большим закаспийским термитом идет в несколько этапов. При этом, как видно из табл. 3, термитная семья способна за срок 9 - 10 лет дважды переселяться, сооружая каждый раз новый термитник.

Полученные нами данные опровергают распространенное ранее представление о чрезвычайно длительном и стационарном обитании семьи в одном термитнике. Лабильная система развития поселений бо-

льшого закаспийского термита свидетельствует о высоких миграционных способностях изученного вида, особенно в северных пределах его распространения. Причины переселения термитов в природе требуют детального изучения, но, наиболее вероятно, связаны с оскудением кормового участка, вытеснением хищниками и с накоплением неблагоприятных факторов (экскрементов, грибов, паразитов, сожителей) в старом термитнике.

Литература

1. Елизаров Ю.А., Синицина Е.Е. Хеморцепция большого закаспийского термита *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs. - В кн.: Термиты и меры борьбы с ними. - Ашхабад, 1968, с 79 - 88.
2. Мужиков Д.П. Особенности структуры и регуляции развития в семье термитов. - Докл. на 38 ежегодн. чтении памяти Н.А.Холодковско-го, 1985. - Л., 1986, с. 74 - 105.
3. Мужиков Д.П., Муравицкий О.С., Шатов К.С. Структура семьи большого закаспийского термита. - 2-я Всес. конф. по биоповрежд. Тез. докл., Ч.2, - Горький, 1981, с . 172 - 173.
4. Мужиков Д.П., Шатов К.С. Структура семьи большого закаспийского термита. - В кн.: Поведение насекомых. - М.Наука, 1984, с.26 - 43.
5. Лушова А.Н. Термиты Туркменистана. - Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН Туркменской ССР, 1958, Т.2., с. 81 - 145.
6. Солдатова Т.А. Стерральная железа большого закаспийского термита- источник следового феромона и вещества, определяющего запах семьи. - Тр. энтомол. сектора проблем. н.-и. лаб. по разработке методов борьбы с биол. поврежд. материалов биол.-почв. фак. Моск. ун-та, 1972, вып. 2, с. 76 - 80.
7. Шатов К.С. Метод отлова почвообитающих термитов. - В кн.: Насекомые и грызуны - разрушители материалов и технических устройств. - М., 1983, с. 45 - 59.
8. Шатов К.С. Семья термитов-жнецов. - Природа, 1987, № 8, с. 50 - 52.

С О Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Предисловие	3
<u>Андреев А.В., Котьян М.И., Пухтовников А.В.</u> О фуражи- рочной стратегии медоносной пчелы	5
<u>Бейко В.Б.</u> Адаптивные модификации стратегии поюка гне- зда у жалящих перепончатокрылых с сумеречно-ночной активностью	12
<u>Березин М.В.</u> Экология и гнездование шмелей на острове Врангеля	19
<u>Билаш Н.Г.</u> Характер развития медоносных пчел в зависи- мости от особенностей их питания	29
<u>Блинов В.В.</u> Муравьи основных биоценозов Березиного биосферного заповедника	36
<u>Богатырев Н.Р.</u> Нерешенные проблемы экологии шмелей	43
<u>Богатырева О.А.</u> Сукцессии социальных систем: смена па- радигмы эволюционизма	49
<u>Гречка Е.О.</u> Итоги и перспективы изучения ос-полистов на юге Украины	56
<u>Гречка Е.О., Русина Л.Ю.</u> Сравнительное изучение экологии и поведения ос-полистов в Херсонской области	63
<u>Жужиков Д.П.</u> Изучение термитов в Московском университе- те	68
<u>Жужиков Д.П.</u> Воздействие термитов на почву и раститель- ность	86
<u>Жуковская М.И., Уголев Д.А.</u> Проблема неопределенности при изучении феромонов насекомых (на примере агре- гационного феромона американского таракана).	93
<u>Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А.</u> Роль мотива- ционных факторов в формировании решений простран- ственных задач у муравьев	100
<u>Кауль Р.М., Коростелева Н.В.</u> Иерархия систем ориентации у рыжего лесного муравья	107
<u>Кипятков В.Е.</u> Сравнительное изучение сезонных циклов развития муравьев	114
<u>Комиссар А.Д.</u> Температура холодового оцепенения ряда пе- репончатокрылых и выбор оптимальных температурных режимов зимовки медоносных пчел	123

	Стр.
<u>Крявцов Н.И.</u> Итоги биологических исследований института пчеловодства	130
<u>Крявцов Н.И.</u> К изучению морфологических признаков пчел.	136
<u>Лесбедев В.И.</u> Особенности поведения пчел-сборщиц нектара ... в зависимости от количества особей в семье	142
<u>Лопатина Е.Б., Князиков В.Е.</u> Влияние суточных ритмов тем- пературы на развитие муравьев: 1. Скорость развития.	146
<u>Лопатина Е.Б., Князиков В.Е.</u> Влияние суточных ритмов тем- пературы на развитие муравьев: 2. Возможность разви- тия и продолжительность активного периода сезонного цикла	153
<u>Максимов С.А.</u> Совместные ночевки самцов пчел <i>Tetralonia</i> <i>salicariae</i> Lep. и <i>Melitta tricincta</i> Kirby	160
<u>Нагорная И.М., Левченко И.А.</u> Продукция лизоцима гипофа- рингеальными железами медоносной пчелы в зависимо- сти от состава корма	161
<u>Негробов О.П., Успенский К.В.</u> Фауна и биотопическое рас- пределение муравьев Сысертского госзаказника	165
<u>Непесова М.Г., Соинов О.</u> Значение термитов в биогеоцено- зах пустынь Туркменистана	169
<u>Одинец А.А., Костина М.Н., Ромашкова О.П., Сераджи В. Е., Стрелец И.П., Сидоренков В.Н., Перегуда Т.А., Алди- нина Е.В.</u> 35-летний опыт борьбы с рыжими домовыми муравьями в Москве	176
<u>Поздняков И.Р.</u> Некоторые данные о социальной структуре колонии пчелы <i>Vespa agroga</i> F.	182
<u>Радченко А.Г.</u> Мирмекофауна Украины: состояние изученнос- ти, зоогеографические особенности и вероятные пути формирования	190
<u>Сапаяев Е.А.</u> О поисковых полетах пчелиных при возведе- нии в гнездо	200
<u>Соинов О.</u> Ландшафтное распределение муравьев пустынь Туркменистана	201
<u>Шатов К.С., Дубровин Н.Н.</u> Развитие поселений большого закаспийского термита <i>Anacanthotermes ahugerianus</i> <i>Jacobson</i>	204

C O N T E N T S

	pp.
Preface.	3
<u>Andreev A.V., Kotyacy M.I., Phtovnikov A.V.</u> On foraging strategy of honeybees	5
<u>Beiko V.B.</u> Adaptive modifications of the nest-searching strategy in nocturnal Aculeates (Hymenoptera)	12
<u>Berezin M.V.</u> Ecology and nesting of bumble-bees on Warngel Island	19
<u>Bilash N.G.</u> Characteristic feature of honeybees development depending on the peculiarities of their diet	29
<u>Elinov V.V.</u> Ants of pine biocenosis of Beresinckiy biosphere reserve	36
<u>Bogatyrov N.R.</u> Unsolved problems of bumblebees ecology	43
<u>Bogatyrova O.A.</u> Succession of social systems: replacement of the evolutionary paradigm	49
<u>Grechka H.O.</u> The results and prospects of Polistine wasps studies in southern Ukrain	56
<u>Grechka H.O., Rusina L.J.</u> Comparative study of ecology and behaviour of Polistine wasps in Kherson region	63
<u>Zhuzhikov D.P.</u> Studies on termites in Moskow University	68
<u>Zhuzhikov D.P.</u> Termites influence on soil and vegetation	86
<u>Zhukovskaya M.I., Ugolev D.A.</u> The uncertainty in insect pheromone studies: interpretation of fuzzy obtained on aggregation pheromone of <i>Periplaneta americana</i>	93
<u>Karas A.J., Udalova G.P., Dashevsky B.A.</u> Significance of the motivation factors for the forming of solutions of space tasks in ants	100
<u>Kaul R.M., Korosteleva N.V.</u> Hierarchy of orientation systems in red wood ants	107
<u>Kipyatkov V.E.</u> Comparative study of ants seasonal develop- mental cycles	114
<u>Komissar A.D.</u> Chill-coma temperature of some Hymenoptera and the choice of the optimal temperature rate for wintering of honey bees	123
<u>Krivcov N.I.</u> Results of biological investigations in the Institute of Apiculture	130
<u>Krivcov N.I.</u> Studies of morphological characters of honey bees	136

<u>Lebedev V.T.</u> Peculiarities of the behaviour of honeybees collecting nectar in respect of the number of nestmates in the colony	I42
<u>Lopatina E.B., Kipyatkov V.E.</u> Influence of daily rhythms of temperature on the development of ants: 1. Rate of development	I46
<u>Lopatina E.B., Kipyatkov V.E.</u> Influence of daily rhythms of temperature on the development of ants: 2. Possibility for development and duration of active period of seasonal cycle	I53
<u>Maksimov C.A.</u> Joint spending the night in males of solitary bees <u>Tetralonia salicariae</u> Lep. and <u>Melitta tricincta</u> Kirby	160
<u>Nagornaya I.M., Levchenko I.A.</u> Production of lysozyme by hypopharyngeal glands of honeybees in respect of the diet	I61
<u>Negrobov O.P., Uspensky K.V.</u> Fauna and biotopical distribution of ants in Sysert Refuge	I65
<u>Nepesova M.G., Soyunov O.</u> Termites importance in desert biogeocenosis in Turkmenistan	169
<u>Odinets A.A., Kostina M.N., Romashkova O.P., Seradgy V.E., Strelets I.P., Sidorenkov V.N., Pereguda T.A., Ahlynnina E.V.</u> 35 years of management of ants in Moscow .	I76
<u>Pozdnyakov I.R.</u> Some data on social structure of colony of bumble-bee <u>Bombus agrorum</u>	I82
<u>Radchenko A.G.</u> Ant fauna of the Ukraine: completeness of exploration, zoogeography and probable ways of genesis .	I90
<u>Sapsay E.A.</u> On searching flights of bees when returning to nests	200
<u>Soyunov O.</u> Landscape distribution of ants in the deserts of Turkmenistan	201
<u>Shatov K.S., Dubrovin N.N.</u> Development of nests systems in a harvester termite, <u>Anacanthotermes ahngerianus</u> J. .	204

Подп. к печ. 25.12.90.
Типография ВИСМС

Заг. 125

Тир. 300