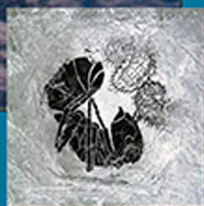
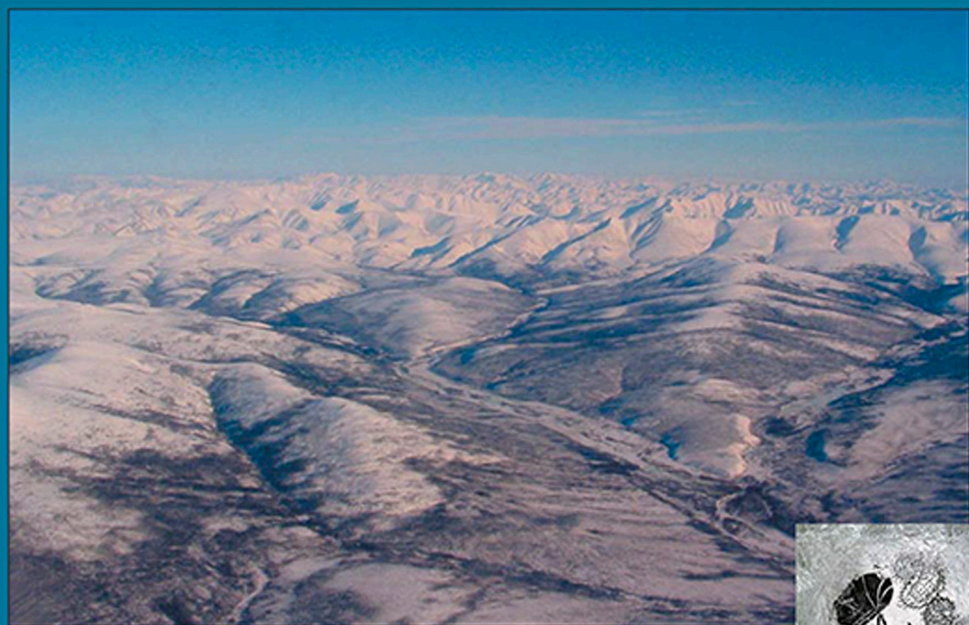


Д. И. Берман, А. В. Алфимов,  
З. А. Жигульская, А. Н. Лейрих

# ЗИМОВКА И ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ МУРАВЬЕВ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ



Москва  
2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СЕВЕРА

Д.И. Берман, А.В. Алфимов, З.А. Жигульская, А.Н. Лейрих

**ЗИМОВКА И ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ МУРАВЬЕВ  
НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2007

УДК 595.796:591.5(571.56+571.65)

ББК 28.691.892.47-8(2P5)

З-628

**Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н.** Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 262 с.

Монография посвящена выяснению путей адаптации наземных насекомых (на примере массовых видов муравьев) к переживанию зимы на северо-востоке России, в регионе с крайне низкими для Северного полушария зимними температурами. Приводятся сведения по географическому распространению, ландшафтному и биотопическому распределению видов, численности гнезд и семей, расположению и устройству гнезд, составу населения. Подробно описаны температурные режимы зимовки, складывающиеся в гнездах на разных местоположениях в условиях резко континентального климата. Рассматривается влияние вечной мерзлоты на жизнедеятельность и условия зимовки муравьев. Приведены характеристики холодоустойчивости личинок и взрослых насекомых (температуры максимального переохлаждения и пороги длительно переносимых температур), сезонные изменения этих параметров, а также концентрации холодозащитных веществ. Синтезирующий раздел книги посвящен анализу связи пространственного распространения и холодоустойчивости муравьев. Сформулировано представление об адаптивных стратегиях этих не переносящих заморозки насекомых, позволяющих им существовать в крайне жестких климатических условиях.

Книга рассчитана не только на энтомологов научно-исследовательских институтов биологического и сельскохозяйственного профиля, но и на экологов различных специальностей, занимающихся изучением адаптивных стратегий организмов к экстремальным факторам, и в частности к холоду. Книга будет полезна студентам-биологам и краеведам.

Ил. 62. Табл. 22. Библиогр. 309 назв. Фото 48.

Ответственный редактор: проф. Г.М. Длусский

Рецензенты: проф. А.Х. Саулич, проф. В.В. Хлебович

ISBN 978-5-87317-419-5

© Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А.,  
Лейрих А.Н., текст, иллюстрации, 2007

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2007

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
FAR EASTERN BRANCH  
INSTITUTE OF BIOLOGICAL PROBLEMS OF THE NORTH

D.I. Berman, A.V. Alfimov, Z.A. Zhigul'skaya, A.N. Leirikh

**WINTERING AND COLD HARDINESS OF ANTS  
IN THE NORTH-EAST OF ASIA**

**KMK Scientific Press  
Moscow ❖ 2007**

UDK 595.796:591.5(571.56+571.65)

**D.I. Berman, A.V. Alfimov, Z.A. Zhigulskaya, A.N. Leirikh.** Wintering and cold hardiness of ants in the North-East of Asia. M.: KMK Scientific Press Ltd. 2007. 262 p.

This monograph attempts to identify the major methods of adaptation of land insects (using the example of the dominant species of ants) to winter survival in the north-east of Russia, the region with the lowest winter temperatures in the Northern Hemisphere. Data on the geographical extent, landscape and biotopic distribution of the species, abundance of nests and families, location and organization of nests, and population structure, are presented. The winter thermal regimes in nests at different locations, under conditions of extreme continental climate, are described in detail. The influence of permafrost on the vital activity and wintering conditions of the ants is examined. Characteristics of the cold-hardiness of larvae and imagos (supercooling points and long-term tolerable temperature), seasonal changes in these parameters, and concentrations of substances enabling cold hardiness, are given. The synthetic part of the book analyses the relation between spatial distribution and the cold hardiness of the ants as a whole — the adaptive strategies of these insects, intolerant of tissue freezing, which allow them to exist under extremely harsh climatic conditions.

The book is aimed not just at entomologists in biological and agricultural research institutes, but at all ecologists interested in the adaptive strategy of organisms to subarctic conditions, particularly to the cold. The book will also be of value to students of biology and of local lore.

62 Figures, 22 Tables, Bibliogr. 309 names, 48 Photos.

Editor-in-chief: Prof. G.M. Dlussky.

Reviewers: Prof. A.Kh. Saulich and Prof. V.V. Khlebovich.

## ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Большее половины территории России и значительную часть Северной Америки (Аляска, Канада) занимают районы с вечной мерзлотой. На этом пространстве постоянно обитают тысячи видов беспозвоночных животных, но лишь для немногих из них известны реальные условия зимовки, физиологические механизмы и особенности поведения, позволяющие им переносить низкие температуры.

В нашей стране изучение холодоустойчивости началось еще в конце XIX в. П.И. Бахметьевым, показавшим, что выход из анабиоза возможен, если тканевые жидкости остаются в переохлажденном состоянии. В 30-е гг. XX в. была опубликована блестящая книга Н.И. Калабухова «Спячка животных», давшая толчок новым исследованиям зимовки животных в естественных условиях. Особенно интенсивно они проводились в Советском Союзе в 50–70-е гг., итогом чему стали монографии Р.С. Ушатинской «Основы холодоустойчивости насекомых» (1957) и Л.К. Лозина-Лозинского «Очерки по криобиологии» (1972). С 1960-х гг. холодоустойчивость стала предметом пристального изучения в Канаде, Японии и Скандинавии. У нас в стране, напротив, подобные работы с середины 1980-х гг. были практически свернуты и продолжались лишь небольшой группой ученых, возглавляемой Д.И. Берманом — заведующим лабораторией биоценологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Много лет я слежу за интересными публикациями этих исследователей, и вот наконец перед нами монография, обобщающая их работы по биологии муравьев в условиях Севера.

Следует подчеркнуть, что до сих пор в большинстве публикаций обсуждаются проблемы зимовки животных умеренной климатической зоны, изучением же особенностей холодоустойчивости беспозвоночных животных в обширных регионах с очень холодной зимой занимаются явно недостаточно. Работы же, выполненные в Антарктиде и на Шпицбергене, касаются детального изучения физико-химических механизмов устойчивости к холоду немногих видов, в то время как экология зимующих организмов остается почти неизученной.

На этом фоне актуальной выглядит предлагаемая читателю монография, ставшая итогом 30-летних исследований экологии и физиологии муравьев в условиях Крайнего Севера, фактически на северных границах их распространения. Замечу, что книга написана коллективом, включающим зоологов (Д.И. Берман, З.А. Жигульская), микроклиматолога (А.В. Алфимов) и экофизиолога (А.Н. Лейрих). В наше время узкой специализации подобная комплексная работа может быть выполнена на столь высоком уровне только слаженным коллективом исследователей разных специальностей, что лишний раз подтверждает представляемый труд. Такой подход позволил авторам оценить весь спектр адаптивных стратегий, не только физико-химических и физиологических, но и экологических, этологических и других, к прохождению жизненных циклов или отдельных его этапов при низких температурах среды. Как справедливо подчеркивают

авторы, наиболее перспективно в этом плане изучение широко распространенных видов в экстремальных условиях, где приспособительные возможности организмов проявляются особенно ярко. В северных континентальных областях в силу огромных микроклиматических контрастов на небольшой территории сосуществуют виды животных разного происхождения и с различными эколого-физиологическими возможностями.

Основные исследования проводились в Магаданской области на стационаре «Абориген», расположенном в верховьях Колымы. По зимним климатическим характеристикам эта территория близка к району полюса холода в Северо-Восточной Якутии, где даже в уникально «теплых» зимой биотопах не бывает температур выше  $-9^{\circ}\text{C}$ . Фоновые же температуры в приповерхностных слоях почвы зимой обычно опускаются до  $-45\dots-50^{\circ}\text{C}$  на бесснежных местах (что близко к минимумам в воздухе) и  $-20\dots-25^{\circ}\text{C}$  на многоснежных.

Не случаен и выбор объекта: муравьи — идеальные модели для многих исследований, в том числе и холодоустойчивости в естественных условиях. Обычно для этих целей беспозвоночных животных собирают осенью поодиночке и помещают на зимовку в лаборатории, создавая условия, которые, по мнению экспериментатора, наилучшим образом соответствуют естественным. Муравьев же, оказывается, можно изучать в условиях их естественной зимовки. Авторы осенью отмечали гнезда длинными вешками, а зимой выдалбливали монолит с гнездом, переносили в холодное лабораторное помещение и раскладывали муравьев по бюксам небольшими порциями, используемыми для экспериментов по мере надобности. Конечно, такая методика требовала от исследователей значительных усилий, возможных только при большом энтузиазме и коллективной работе. Но, как мне кажется, труды исследователей вполне окупались полученными результатами. Фактически обсуждаемая монография — первая в мировой литературе работа, в которой представлена целостная картина обитания муравьев в экстремальных условиях Севера.

Как и большинство работ подобного рода, монография начинается с характеристики ландшафтов и климатов района исследований. Но есть важное отличие. Как правило, зоологи ограничиваются сведениями, полученными из справочников и других литературных источников. В данной же работе приводятся многочисленные оригинальные данные о микроклимате отдельных локальностей, позволяющие лучше понять условия жизни муравьев в конкретных местобитаниях. Теперь мы доподлинно знаем, каков термический режим в «экологически активном слое» (т.е. в почве и обитаемой верхней части грунтов) вблизи полюса холода. Следует подчеркнуть, что, несмотря на необычайно широкое распространение вечной мерзлоты в лесной зоне Евразии и Северной Америки, специальные работы об условиях жизни в почве на этих территориях отсутствуют. Материалы авторов об условиях, возникающих на разных типах («сухой» и льдистой) мерзлоты, представляют особый, самостоятельный интерес, поскольку могут быть использованы для анализа распространения любых организмов, обитающих на вечной мерзлоте не только в субарктике северо-восточ-

ной Азии, но и в пределах значительной территории Сибири и Северной Америки.

Как мирмеколог, я надеялся в первую очередь получить новые сведения о муравьях, и мои ожидания оправдались. Монография содержит уникальные данные по биологии отдельных видов в условиях субарктического климата на северной границе своих ареалов. Максимум того, чем располагала мировая наука в этом плане, — это биология видов на Скандинавском полуострове, хотя и лежащем на близких к исследованным широтах (60–70° с.ш.), однако неизмеримо более теплом, а потому, в известном смысле, менее интересном. В данной работе приводятся сведения о географическом распространении, биотопическом распределении, особенностях гнездостроения, сезонной динамике развития муравьев, обитающих на северо-востоке Сибири. Особенно интересны данные о строении муравьиных гнезд, сбор сведений о которых связан с большим объемом физически тяжелых и одновременно тщательных работ по раскопке гнезд, как летом, так и зимой.

Особую ценность всему исследованию придает глава «Холодоустойчивость муравьев и определяющие ее физиолого-биохимические факторы». Впервые получены точные количественные данные о холодоустойчивости десяти видов муравьев, относящихся к четырем родам (*Myrmica*, *Leptothorax*, *Camponotus* и *Formica*), наиболее многочисленных в районе исследований. Показаны физиологические механизмы, обеспечивающие эту устойчивость.

Таким образом, нарисована целостная картина: в одном действительно холодном регионе для одной таксономической группы исследованы географическое распространение в регионе, биотопическое распределение, устройство гнезд, состав зимующих семей, термические условия в гнездах, отношение к низким температурам (температуры максимального переохлаждения, замерзания, пороги переносимых температур) и динамика концентрации криопротекторов в течение сезона. Ценна уже сама по себе картина, даже без каких-либо выводов. Однако сделанные обобщения важны и интересны. Авторам удалось убедительно показать многоплановость адаптивных стратегий выживания на Крайнем Севере. В одних случаях возможность существования видов в этих условиях определяется главным образом высокой физиологической холодоустойчивостью, в других — недостаток физиологических возможностей компенсируется выбором подходящих местообитаний со специфическим микроклиматом или за счет особенностей конструкции гнезд. Несколько неожиданно, но столь же убедительно звучит вывод об индивидуальной адаптивной тактике каждого из изученных видов. Это обстоятельство, по мнению авторов, оставляет мало надежд на выявление общей стратегии холодогового адаптогенеза (включая физиолого-биохимические и поведенческие аспекты), по крайней мере у муравьев. Было бы крайне интересно и важно проверить этот пессимистический вывод на других группах организмов (пока в литературе подобные материалы отсутствуют).

Из проведенного анализа причин обеднения фауны муравьев на северных границах ареала следует, что причины эти разнообразны. Лишь небольшая доля



видов свободна на Северо-Востоке от пресса низких зимних температур, и их северная граница определяется летними условиями. Однако биотические отношения, как показано в монографии, продолжают играть и на Севере значительную роль в фауногенезе.

Важное достоинство монографии — подробное описание методов полевых и лабораторных работ, которые в будущем смогут использовать другие исследователи. К заслугам авторов, несомненно, следует отнести и разработку методов оценки параметров холодоустойчивости у особей, зимующих в природных условиях. Такие методы позволят избежать ошибок при подборе условий зимнего содержания животных в лаборатории. Это тем более важно, поскольку авторы выявили очень быстрые изменения физиологических параметров, в том числе температуры максимального переохлаждения, у всех видов при изменении условий.

Монография, безусловно, представляет интерес не только для мирмекологов (в этом отношении она уникальна обилием фактического материала по экологии отдельных видов), но и для всех биологов, интересующихся проблемами холодоустойчивости и выживания животных в суровых условиях субарктического климата.

Завершая краткое предисловие, замечу, что сейчас лаборатория биоценологии в Магадане — единственное подразделение в России, исследующее зимнюю экологию беспозвоночных животных. Хочется пожелать им дальнейших успехов в трудной и интересной работе и выразить надежду на то, что данная книга привлечет к изучению этих проблем новых исследователей.

*Г.М. Длусский*

## ВВЕДЕНИЕ

Главная черта, объединяющая климаты России, — холодная зима. Доля территорий с положительными температурами зимой ничтожна, а вечная мерзлота занимает почти 60% всей площади страны. В северной части Северной Америки, в Канаде и на Аляске, положение аналогичное. На всем этом пространстве каждый год зимуют в оцепенении тысячи разных видов беспозвоночных животных. Лишь для считанных десятков известны реальные условия зимовки и механизмы холодозащиты. Масштабу явления, к сожалению, не соответствует степень его изученности.

Исследования этой экстремальной стороны жизни беспозвоночных животных, лежащие в лоне физиологии, экологической физиологии и экологии, интенсивно развиваются. В начале прошлого века интерес к переживанию низких температур был связан с изучением анабиоза (работы П.И. Бахметьева, П.Ю. Шмидта), в середине века исследования были в значительной мере ориентированы на борьбу с насекомыми — вредителями сельского хозяйства и на криоконсервацию тканей и органов. Важнейшие вехи разработки этих направлений — издание монографий Р.С. Ушатинской «Основы холодоустойчивости насекомых» (1957), Л.К. Лозина-Лозинского «Очерки по криобиологии» (1972), Р.С. Ушатинской и Г.Г. Йирковского «Экология и физиология колорадского жука» (1976). Криоконсервация со временем превратилась в обособленную и успешно развивающуюся область, преследующую в первую очередь прикладные задачи. Некоторое время исследования холодоустойчивости беспозвоночных животных проводились в Ленинградском и Тартуском университетах, Институте эволюционной морфологии и экологии животных (Москва). В 1971 г. в Тарту была проведена конференция «Холодоустойчивость насекомых и клещей», а в 1978 г. вышла монография Э.Э. Меривээ «Холодоустойчивость насекомых».

Полученные результаты в значительной мере определили развитие этого направления на следующие десятилетия. В частности, для некоторых групп беспозвоночных выяснена связь холодоустойчивости с наличием и глубиной диапаузы (Меривээ, 1972; Ушатинская, 1980), показаны как существование неспецифической холодоустойчивости, связанной со стадиями онтогенеза и диапаузой (Меривээ, 1978; Ушатинская, Иванчик, 1974; Луйк, 1975; Ушатинская, Чеснек, 1974), так и различия в холодоустойчивости популяций насекомых из разных географических точек (Пантюхов, 1956, 1964; Хансен, 1978). Описаны характеристики холодоустойчивости многих видов беспозвоночных (Хансен, 1980а), пополнен список видов, переносящих в естественных условиях зимовку в замерзшем состоянии (Хансен, 1980б). Разработаны и усовершенствованы критерии холодоустойчивости (Меривээ, 1978), аппаратура (Горышин, 1966), методические приемы (Меривээ, 1970; Куузик, 1971), позволяющие получать адекватные результаты и однозначно их интерпретировать. Наиболее ярким итогом исследований этого периода явилась публикация книги Р.С. Ушатинской «Скрытая жизнь и анабиоз» (1990). К середине 1980-х гг. подобные работы в бывшем СССР были практически прекращены.

Напротив, с 1960-х гг. бурное развитие исследований холодоустойчивости началось в Канаде, Японии, Скандинавии. В 1982 г. в Осло была проведена первая международная конференция, посвященная различным аспектам холодоустойчивости беспозвоночных. В том же году Баустом с коллегами (Baust et al., 1982) была опубликована первая часть библиографического списка литературы по физиологии и биохимии устойчивости к низким температурам насекомых и других наземных членистоногих, содержащая более 500 ссылок. В 1986 г. вышла вторая часть списка более чем со 150 ссылками (Lee et al., 1986). Наконец, коллективом из 39 авторов в 1991 г. была опубликована монография «Насекомые при низких температурах», под редакцией Р. Ли и Д. Денлинджера (Lee, Denlinger, 1991), отразившая состояние направления и ставшая настольной книгой исследователей холодоустойчивости. В монографии сформулированы основные понятия и рассмотрены общие принципы холодоустойчивости насекомых, свойства и баланс воды, биохимия криопротекторов и специфических белков, играющих важную роль в обеспечении устойчивости к отрицательным температурам, уделено значительное внимание адаптациям отдельных видов, группировкам арктических наземных и водных беспозвоночных, а также практическим приложениям знаний холодоустойчивости в области криоконсервации клеток, тканей и целых насекомых, контроля численности вредителей, зимовки пчел и выращивания шелковичного червя.

За последние 15 лет все обозначенные направления успешно развивались, в том числе и силами неформальной группы исследователей, представленной в вышеупомянутой монографии. Регулярно публиковались обзорные работы, посвященные не только ключевым элементам физиологии холодоустойчивости, таким как баланс воды (Danks, 2000; Block, 2002), ядра кристаллизации (Lee, Costanzo, 1998; Zachariassen, Kristiansen, 2000; Lundheim, 2002), неорганические ионы (Zachariassen et al., 2004), низкомолекулярные криопротекторы (Kostal et al., 2001, 2004; Wharton, 2003; Fuller, 2004; Williams et al., 2004), антифризные белки (Davies et al., 2002; Duman et al., 2004), но и состоянию проблемы в целом (Somme, 1995; Denlinger, Lee, 1998; Bale, 2002; Danks, 2004, 2005; Turnock, Fields, 2005). Изучались биохимия криопротекторов (Muise, Storey, 1999, 2001), регуляция уровня обмена (Storey, Storey, 2004), механизмы повреждений под воздействием холодового стресса и репарации (Joanisse, Storey, 1998). В программах регулярно проводимых международных конференций по экофизиологии беспозвоночных вопросы холодоустойчивости занимают важное место (материалы II, III, IV конференций см.: «Proceedings ...», 1996, 1999, 2002 в «European Journal of Entomology»).

В работах многих авторов рассматриваются возможные физико-химические механизмы выживания клеток и организмов как в переохлажденном, так и в замерзшем состоянии, с привлечением данных по состоянию мембран, свободной и связанной воды и т.д. (Лозина-Лозинский, 1973; Somme, 1967; Asahina, 1966; Salt, 1957, 1959, 1962, 1966a; Baust, Morrissey, 1975; Ring, Tesar, 1981; Poinot-Balaguer, Barra, 1983; Yi, Lee, 2003; Worland et al., 2004; Озернюк, 2000). Работы

по холодоустойчивости беспозвоночных по-прежнему носят в основном инвентаризационный характер — измеряются температурные характеристики холодоустойчивости, выясняются механизмы криопротекции.

К сожалению, экологические аспекты холодоустойчивости освещены намного хуже. Исследований такого рода можно насчитать едва ли несколько десятков. Значительная их часть рассматривает адаптации беспозвоночных, зимующих в условиях, температурные характеристики которых известны или легко измеряются — в стволах деревьев или вообще на воздухе выше линии снега (Madrid, Stewart, 1981; Ring, Tesar, 1980; 1981; Ли, Захариассен, 2006), либо касается «экзотических» — антарктических насекомых (Baust, Lee, 1981; Block, 1981; Worland, 2005; Block, Zettel, 2003; Block, Convey, 1995, 2001). Так, галлица *Eurosta solidaginis*, зимующая нередко выше снеговой линии на стадии личинки третьего возраста, стала модельным объектом. Ее экологии, физиологии и биохимии посвящены многие десятки публикаций (см.: Danks, 2005; Williams, Lee, 2005; Williams et al., 2004; Fuller, 2004; Irwin, Lee, 2002; Yi, Lee, 2003). Цикл статей описывает экологию арктической гусеницы *Gynaephora groenlandica* (см.: Danks, 2005; Bennett et al., 1999, 2003). Наиболее полно — в отношении охвата таксономического состава и набора жизненных форм, различных сторон экологии и холодоустойчивости — изучены ногохвостки (Somme, 1976, 1978, 1981, 1999).

Большинство работ по холодоустойчивости беспозвоночных животных закономерно посвящено обитателям областей Северного полушария с умеренным климатом. Исследования же особенностей холодоустойчивости беспозвоночных животных в регионах с очень холодной зимой, маркируемых распространением вечной мерзлоты, практически отсутствуют.

Между тем адаптивные возможности организмов выпукло проявляются именно в экстремальных условиях, свойственных районам с континентальным климатом: здесь сильно выражена микроклиматическая дифференциация и велики сезонные амплитуды температур. В континентальных областях на небольших территориях благодаря огромным микроклиматическим контрастам по соседству существуют весьма отличные по требованиям к среде сообщества и виды животных с различными физиологическими возможностями и адаптивными стратегиями. Например — реликтовые степные, сохранившиеся, вероятно, с позднего плейстоцена (Холодные..., 2001), и проникающие по лесотундрам тундровые виды. Переходные же варианты биотопов предоставляют возможность отслеживания изменения численности видов (а для муравьев — и состояния семей) в зависимости от степени соответствия термических условий и физиологических возможностей, в частности — характеристик холодоустойчивости организмов.

Можно было бы продолжить перечисление преимуществ исследований адаптивных стратегий в холодных континентальных регионах. Однако обширные циклы работ, выполненные в Антарктиде и на Шпицбергене, посвящены в первую очередь детальному изучению физико-химических механизмов устойчи-

ности к холоду небольшого числа видов, а не экологии зимующих организмов. Содержание последней, по нашим представлениям, — в изучении систем адаптаций, адаптивных стратегий не только физико-химических и физиологических, но и экологических, этологических и других к прохождению жизненных циклов или отдельных его этапов при низких температурах среды. Наиболее полные сведения по комплексу адаптаций получены для антарктического орибатидного клеща *Alaskozetes antarcticus* (Block, Convey, 1995) и ногохвостки *Cryptopygus antarcticus* (Worland, Block, 2003), а также для арктической ногохвостки *Onychiurus arcticus* (Block, 2002; Worland, Block, 2003).

С начала 1980-х гг. исследования экологии зимующих беспозвоночных животных проводятся лабораторией биоценологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН в основном в бассейне верховой Колымы (рис. 1) на базе стационара «Абориген». Стационар (Алфимов, 1986; Биологическая станция..., 1993) расположен в отрогах хребта Большой Анначаг, входящего в систему горных цепей Черского. Зимние климатические характеристики здесь близки к таковым в Северо-Восточной Якутии — общепризнанном полюсе холода Северного полушария. Как будет показано ниже, в почвах нашего региона даже в уникально «теплых» зимой биотопах не бывает температур выше  $-9^{\circ}\text{C}$ . Фоновые же температуры в приповерхностных слоях почвы зимой обычно опускаются до  $-45\text{...}-50^{\circ}\text{C}$  на бесснежных местах (что близко к минимумам в воздухе) и до  $-20\text{...}-25^{\circ}\text{C}$  на многоснежных.

Детальное знание, с одной стороны, экологии ряда массовых видов беспозвоночных животных (не только муравьев), с другой — микроклиматической дифференциации территории, в частности реальных температурных условий зимовки, стимулировало изучение способности животных переносить низкие температуры. Изначально мы пытались привлечь данные по холодоустойчивости муравьев, дождевых червей, саранчовых, щелкунов, многоножек, наземных моллюсков и ряда других, материалы по которым пока опубликованы частично, лишь для выявления факторов, контролирующих их пространственное распределение (и биотопическое, и географическое) на северо-востоке Азии. Со временем изучение места холодоустойчивости беспозвоночных в адаптивных стратегиях переросло в самостоятельную ветвь проводимых в лаборатории работ.

К настоящему времени наиболее полные материалы собраны по муравьям. В большей части сообществ на Верхней Колыме они занимают одно из первых мест по численности населения, а в некоторых типах местообитаний, где широко распространены поселения муравьев *F. exsecta*, муравьи преобладают среди мезофауны и по биомассе. Доминантное положение муравьев и их высокая абсолютная численность в субарктических экосистемах, свидетельствующие о процветании, представляются достаточно неожиданными из-за того, что большая часть массовых на Верхней Колыме видов близка здесь к границам ареалов (Жигульская, Берман, 1975). Почти все эти виды имеют индивидуальный рисунок ландшафтного и биотопического распределения, в том числе и вертикально-поясного, весьма различающиеся численность, устройство гнезд и т.д.

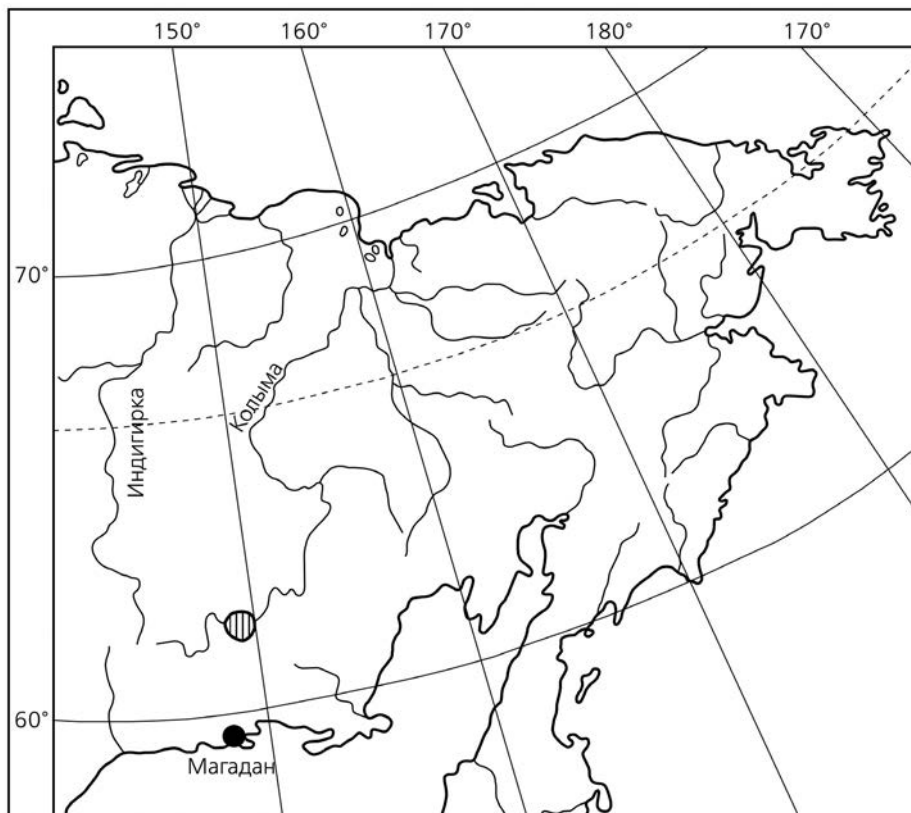


Рис. 1. Местоположение района стационарных исследований (заштрихован).

Fig. 1. Location of the biological station and study area (shaded).

Муравьи зимуют на разной глубине, что в большей части случаев связано с видовыми стереотипами «строительного» поведения.

Массовые виды региона относятся к четырем родам, имеющим, как оказалось, разные физиолого-биохимические механизмы холодозащиты. Большое число особей в муравейниках, возможность отметить места расположения муравейников осенью с тем, чтобы найти их в любое время зимой, создают уникальную для экспериментатора возможность, позволяя иметь под рукой требуемое для работы количество материала из одних и тех же условий обитания и зимовки. Все эти обстоятельства послужили вескими основаниями для углубленного изучения именно муравьев как чрезвычайно удобной модельной группы.

Основной объем материалов книги собран в период 1976–1985 гг. Опубликованные в 1970–1980-х гг. нашими коллегами единичные работы, посвященные холодоустойчивости муравьев, к настоящему времени так и остались единичными. Для обитающих на территории бывшего СССР около 250 видов муравьев имевшиеся сведения исчерпывались значениями температуры максимального переохлаждения нескольких видов, измеренными главным образом в средней

полосе (Кипятков, 1971; Маавара, 1971). Основной вывод этих работ — неспособность муравьев переносить замерзание и избыточная для обитания в средней полосе холодоустойчивость, оцененная по вышеназванному параметру. Относительно подробно была изучена лишь *Formica aquilonia*, для которой выяснены сезонные изменения температуры максимального переохлаждения, определена смертность от воздействия отрицательных температур при различной экспозиции, проанализировано содержание резервных и холодозащитных веществ в разное время года у муравьев из разных частей гнезда (Хансен, Вийк, 1981а,б; Маавара, 1983). Столь же детально была изучена холодоустойчивость *Formica polyctena* в Германии (Erpenbeck, Kirchner, 1983). Помимо названных, небольшая серия статей была посвящена двум близким видам — *Camponotus obscuripes* и *C. herculeanus*, для которых описано двухстадийное замерзание (отдельно содержимого зоба и тканей), определены температуры максимального переохлаждения и концентрации глицерина (Ohyama, Asahina, 1972; Somme, 1964; Takehara, Asahina, 1960; Tanno, 1962). В последнее время опубликованы работы по холодоустойчивости *Leptothorax* cf. *canadensis* (Heinze et al., 1996) и *L. acervorum* (Heinze et al., 1998) и исследование о зимовке и холодоустойчивости *Camponotus pennsylvanicus* в Вирджинии, США (Fell, 1992). Небольшая серия статей касается холодоустойчивости огненного муравья *Solenopsis invicta* в связи с опасностью инвазий и тактикой борьбы (см. обзор: Taber, 2000; Quarles et al., 2005; James et al., 2002).

Особо отметим, вероятно, первую российскую публикацию по зимовке муравьев, принадлежащую перу одного из патриархов-мирмекологов П.И. Мариковского (1965) и содержащую тончайшие наблюдения за поведением и экологией рыжих лесных муравьев от времени ухода на зимовку до пробуждения.

Названными работами в настоящее время практически исчерпывается весь список публикаций в мировой литературе по холодоустойчивости муравьев (исключая наши публикации — Берман и др., 1980–1987; Берман, Жигульская, 1995а,б, 1996б; Berman, Zhigul'skaya, 1995; Лейрих, 1985, 1989).

Вторым аргументом в пользу подготовки настоящей монографии служил значительный объем собранных материалов по пространственному распространению, биологии развития и экологии муравьев северо-востока Азии. Никаких данных в литературе по названным аспектам применительно к муравьям нашего региона также не было.

Наконец, третий аргумент состоял в том, что к настоящему времени в мировой литературе так и не появилось ни одной монографии, посвященной цельной картине зимовки представительной выборки видов хотя бы одной группы насекомых на единой, действительно холодной зимой территории.

Исследование состояло из трех крупных разделов, отраженных в предлагаемой вниманию монографии. Во-первых, выяснялись географическое распространение на Северо-Востоке, детальное ландшафтное и биотопическое распределение муравьев в верховьях Колымы, особенности строения гнезд и локализации зимующих в них особей. Во-вторых, изучалось поле зимних температур в

почве, а на его фоне — температурные условия зимовки муравьев. В-третьих, определялись физиологическая резистентность муравьев к отрицательным температурам и механизмы биохимического обеспечения холодозащиты в пределах доступных нам методов анализа. Для большей части видов эти исследования проводились в сезонной динамике.

Материалы по географическому распространению муравьев (попутно с другими животными) на северо-востоке Азии мы собирали начиная с 1973 г. Маршрутами охвачены Оймяконская котловина, долина Индигирки от пос. Усть-Нера до пос. Предпорожный, а также урочища Эбэ, Иньяли, окрестности пос. Тюбелях и Хонну (Мома); долина правого притока Индигирки — р. Нера от истоков до устья; долина р. Мома от верховий одного из истоков — р. Буордах — до устья. На Колыме частично обследованы долины ее истоков (Аян-Урях, Берелех, Кулу), а также долина самой Колымы на всем протяжении от слияния рр. Кулу и Аян-Урях до устья. Проведены сборы муравьев вдоль автомобильных трасс Магадан — Сусуман — Усть-Нера, Магадан — Усть-Омчуг — Кулу — Аян-Урях — Томтор — Агаякан. Выполнены маршруты по Анадырю от пос. Марково вверх до пос. Еропол, вниз — до пос. Утесики; по правому притоку Анадыря — р. Майн до устья его притока Алган. Тщательно обследована долина р. Белая с одним из ее истоков (от верховий до устья) — р. Большая Осиновая, а также долина р. Амгуэма в среднем и нижнем течении, ее приток — р. Экитики. Проведены также сборы материала в районах, прилегающих к южному берегу Чаунской губы.

Ландшафтное и биотопическое распределение муравьев и температурные условия их зимовки выяснялись, как мы указывали, в верховьях Колымы (окрестности стационара «Абориген») на вертикально-поясном профиле, охватывающем основное разнообразие биотопов, характерных для Колымского нагорья (высшая точка — пик «Абориген», 2286 м н.у.м.) и горных цепей Черского (свыше 2500 м н.у.м.). Здесь изучены основные черты ландшафтной структуры, климата и микроклимата, почвенного покрова, микрофлоры, флоры низших и высших растений, растительного покрова и его продуктивности, фауны и населения некоторых групп беспозвоночных и позвоночных животных; выполнено много работ по экологии отдельных видов и групп растений и животных (Биологическая станция..., 1993).

Колымское нагорье и хребты системы горных цепей Черского различаются, помимо абсолютных высот, преобладающими горными породами: нагорье сложено в основном разного рода сланцами, хребет Большой Анначаг — гранитами. Это различие имеет далеко идущее следствие. Оно проявляется прежде всего в механическом составе продуктов выветривания: первые дают тонкодисперсный мелкозем, затрудняющий дренаж, вторые — дресву, напротив, способствующую быстрому оттоку вод («провальный» дренаж). Дренаж же сильнейшим образом сказывается на льдистости мерзлоты, а через нее — на глубине сезонного протаивания, а далее — на характере почв, их гидротермическом режиме, на растительности и населении беспозвоночных животных.

Кроме того, хр. Большой Анначаг, его отроги и котловина оз. Джека Лондона несут на себе яркие следы плейстоценовых оледенений в виде каров, троговых



долин, различных морен и т.д. Альпинотипный рельеф хребта контрастирует с мягкими формами сложенного сланцами Колымского нагорья. Значительные высоты хр. Большой Анначаг способствуют выраженности максимального разнообразия ландшафтов и биотопов в системе вертикальных поясов нашего региона.

Для выяснения условий зимовки муравьев была проведена раскопка гнезд всех изучаемых видов летом и зимой, определена глубина расположения зимовочных камер у разных видов на отличающихся по субстрату, влажности, экспозиции и абсолютной высоте участках, изучены температуры в гнездах муравьев. Оценить температурные условия зимовки муравьев (как, впрочем, и любой другой группы почвообитающих беспозвоночных) на основании материалов сети станций Гидрометеослужбы невозможно. Из 140 метеостанций Магаданской области наблюдения за температурой почвы по вытяжным термометрам в 70–80 гг. прошлого века проводились только на 17, еще 4 такие станции были расположены в верховьях Индигирки; ныне общее число станций сократилось до 50, а работающих с вытяжными термометрами — до четырех (две из них на побережье Охотского моря). Однако данные метеостанций не отражают разнообразия температурных условий в почве не только из-за малого числа точек наблюдения, но и в силу особого расположения станций. Место для метеоплощадки должно отвечать некоторым стандартным требованиям, и в первую очередь — удалению на определенное (и весьма значительное) расстояние от сопок и леса, сказывающемуся на условиях освещенности и ветровом режиме (Наставление..., 1969). Метеостанции, как правило, поэтому располагаются на сравнительно сухих, глубоко протаивающих речных террасах с травянистой растительностью. Большая же часть региона занята горными лесотундрами с мохово-лишайниковыми покровами и сырыми холодными почвами.

Нас интересовало температурное поле не только доминирующих на территории биотопов, но и максимально уклоняющихся по температурам от зональных, поскольку именно в них обитают наиболее экзотические для региона виды. Для достижения этой цели были предприняты измерения сезонного хода температур в гнездах муравьев и в почве различных биотопов, позволяющие определить минимальные температуры (наиболее значимые для успешности зимовки), время их наступления, длительность пребывания муравьев при минимумах и температурах ниже 0, –5, –10, –15 и –20 °С, инерционность хода в различных почвах и другие характеристики термического режима.

Материалы этого раздела, помимо отведенной им вспомогательной роли, оказались самодостаточны, ибо могут быть использованы для анализа распределения любых организмов на базовом профиле и в аналогичных ландшафтах бассейна Верхней Колымы. Более того, они характеризуют значительные территории Сибири с континентальным климатом, лежащие зимой в пределах Азиатского антициклона (Алфимов, 2005).

Резистентность массовых видов муравьев к низким температурам зимовки изучалась путем измерения порогов длительно переносимых низких температур

( $LT_{50\%}$ ), температур максимального переохлаждения (в том числе наиболее низких значений) и их сезонных изменений у зимующих стадий, характерных для каждого вида. Кратко поясним смысл использованного подхода.

Муравьи относятся к холодоустойчивым организмам, способным избегать замерзания путем переохлаждения жидкостей тела (см. гл. 4). Для подобных организмов температура максимального переохлаждения служит наиболее низкой, которую еще может кратковременно перенести беспозвоночное животное; замерзание же ведет к его неизбежной гибели. Температуру максимального переохлаждения несложно измерить термопарой, которая регистрирует сопровождающее кристаллизацию выделение тепла.

Крайне важно было выявить для каждой локальной группы животных наиболее низкие значения температур максимального переохлаждения, поскольку они свидетельствуют, пусть и не статистически значимо, о том, что в популяциях данного вида, существующих в более жестких условиях, подобные значения могут быть свойственны уже большей части животных. Таким образом, температура максимального переохлаждения — информативная, объективная и легко измеряемая характеристика холодоустойчивости не переносящих замерзание видов.

Однако использовать температуру максимального переохлаждения в качестве единственной характеристики холодоустойчивости не всегда корректно. В большом числе случаев смертность беспозвоночных при постоянных низких температурах зависит от времени. Поэтому применительно к каждой группе организмов желательно выяснять соотношение температуры, при которой погибает половина особей при длительном (более суток) воздействии ( $LT_{50\%}$ ), со средней температурой максимального переохлаждения и таким образом оценивать представительность и возможность использования последней в качестве достаточной характеристики. В связи со сказанным для большинства исследованных нами видов определены пороги переносимых отрицательных температур при длительных экспозициях, что потребовало разработки специальной установки.

Подчеркнем, что для экспериментов по холодоустойчивости использовались зимующие насекомые из предварительно помеченных осенью в ближайших окрестностях стационара гнезд. Поскольку температура воздуха в декабрь-феврале практически всегда была много ниже температур в гнездах, во избежание холодового удара соблюдались некоторые предосторожности. Почвенный монолит с гнездом вырубался из земли и в течение получаса доставлялся в холодное помещение с температурой, близкой к температурам в зимовочных камерах. Извлеченных насекомых тут же закладывали в термостаты с температурой зимовочных камер.

Много сложнее было с транспортировкой видов, обитающих на значительном удалении от стационара. Монолиты с гнездами *Leptothorax muscorum* транспортировались из Оймяконской котловины (примерно 850 км в один конец) в специально сконструированных термостатах с автономным электропитанием, в которых поддерживалась температура, близкая к температуре в зимовочных

камерах. Часть же монолитов была благополучно доставлена в открытом кузове автомобиля при температуре воздуха, опускавшейся до  $-30^{\circ}\text{C}$ .

Ближайшее к стационару местообитание с многочисленными популяциями *Formica candida* и *Myrmica bicolor* находится на расстоянии примерно 100 км. Так как гнезда этих видов невозможно извлечь в виде монолита из сыпучего даже зимой галечниково-песчаного грунта поймы, гнезда раскапывали и муравьев извлекали на месте в дни с температурой воздуха не ниже  $-16\dots-18^{\circ}\text{C}$ . Насекомых помещали либо в автомобильный термостат, либо в термос с криогидратной смесью соответствующей температуры, в которых и доставляли в лабораторию.

Заключительная часть исследования состояла в сопоставлении физиологических возможностей муравьев переносить отрицательные температуры с реальными температурными условиями, складывающимися в различных биотопах. Сопоставление позволило понять, как не переносящие замерзания насекомые, используя арсенал разнообразных адаптаций, переживают крайне суровые зимние условия; иными словами — выяснить адаптивные пути муравьев к переживанию низких зимних температур. В книге использованы также ранее опубликованные данные наших подробных исследований холодоустойчивости муравьев в других регионах — на побережье Охотского моря, на юге и севере Финляндии (Берман, Жигульская, 1995а,б; Berman, Zhigul'skaya, 1995). Эти материалы позволили полнее оценить, в какой мере способность переносить отрицательные температуры определяет пространственное распределение муравьев, или, что то же самое, выяснить степень лимитированности пространственного (биотопического и географического) распределения муравьев соотношением физиологических возможностей и температурных условий зимовки.

Последнее представляет особый интерес, поскольку многие виды разных групп беспозвоночных имеют в горных лесотундрах Колымского нагорья границу ареала, что нередко отражается в своеобразии территориального распределения. Муравьи — удобная модель для подобных исследований, ибо ряд видов обитает здесь в более узком, а ряд других — напротив, в существенно более широком (относительно других обследованных регионов Сибири) спектре местообитаний.

Чтобы не нарушать целостности подхода, мы лишь в минимальном объеме использовали опубликованные и имеющиеся у нас материалы по биологии муравьев Верхней Колымы, прежде всего по скоростям развития, размерам и составу семей, плодовитости и другим сторонам прохождения онтогенеза в активный период жизни муравьев (Кипятков и др., 1984; Жигульская, 1987; Жигульская, Цейтва, 1991; Жигульская, Кипяткова, 1990). Работы в этих направлениях продолжаются.

\*\*\*

Как всегда, за пределами объявленного в титуле книги авторского коллектива остались добровольные и бескорыстные помощники, без участия которых наша работа никогда не могла бы быть выполнена. Достаточно представить

себе, каких усилий требует выкалывание зимой при жестоких здешних морозах монолита с гнездом, например, *Formica exsecta*. А всего было доставлено в лабораторию более дюжины подобных монолитов каждого вида муравьев! В этих на самом деле каторжных работах принимали участие все находившиеся в данный момент на стационаре мужчины, но непременно — начальник стационара В.А. Бельгер, водители Н.В. Кузьменко и А.А. Лейман. В.А. Бельгер несколько зим подряд еженедельно обходил сеть термометрических стоек по маршруту примерно в 10 км и практически при любой погоде, будь то 40-градусный мороз (и ниже!) или 30-градусная жара. Уникальное... по простоте оборудование для измерения холодоустойчивости беспозвоночных, которым располагает наша лаборатория и на котором выполнены все работы, — персональная заслуга сотрудника института, талантливого инженера А.А. Поплоухина. Наконец, мы хотели бы поблагодарить бывшего директора ИБПС В.Л. Контримавичуса и также бывшего его заместителя А.В. Кушнера за постоянное внимание к нашим исследованиям и к заботам, связанным с организацией и функционированием стационара «Абориген». Авторы благодарят коллег за воистину неоценимую помощь.

Пользуясь случаем, мы выражаем также признательность нашим коллегам из Финляндии К. Микколе и Ю. Хайле, организовавшим наши работы на стационарах Университетов Хельсинки («Тварминне») и Турку («Килписъярви»).

Вероятно в нарушение традиции, мы, авторы этой книги, благодарим... друг друга. Публикуемый труд мог появиться только как результат счастливого стечения обстоятельств, благодаря которым все мы (два зоолога, экофизиолог и микроклиматолог) оказались в одном месте и в одно время. И пребываем в нем, плодотворно сотрудничая, уже около 30 лет.

## Глава 1

# КЛИМАТ И ЛАНДШАФТЫ ВЕРХОВИЙ КОЛЫМЫ

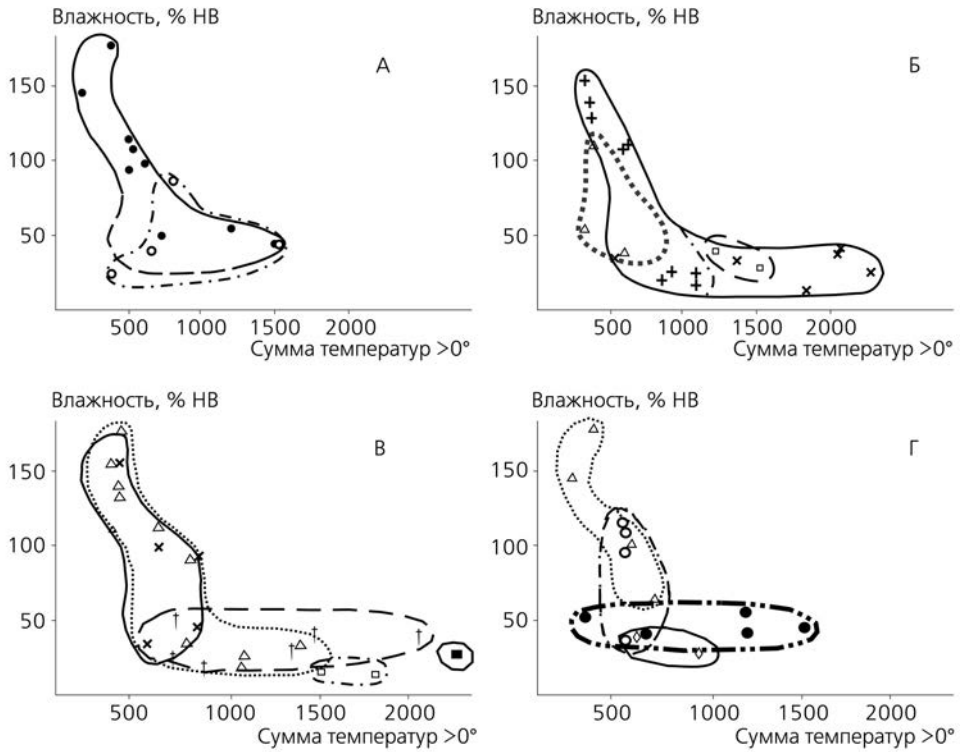
Экосистемная дифференциация в бассейне верховий Колымы исследована недостаточно. Обычно используемая в качестве одного из главных маркеров дифференциации растительность в условиях региона во многих случаях не индицирует границы экосистем. Разнообразие доминантов растительного покрова из числа древесных пород, кустарников, кустарничков, трав, лишайников в регионе невелико, и каждый из них обладает крайне широкой экологической валентностью в отношении гидротермических (рис. 2, 3) и почвенных условий (Берман и др., 1990; Alfimov et al., 1994). Поэтому, несмотря на чрезвычайное разнообразие территории по суммам положительных температур (см. ниже), достигающее 3.6 крат на глубине 5 см и 400 — на глубине 20 см (Берман, Алфимов, 1992), разнообразие экосистем оказывается относительно ограниченным.

Из числа древесных пород за складывающуюся ситуацию ответственны лиственница *Larix gmelini* и кедровый стланик *Pinus pumila* (рис. 2, 3). Обе породы имеют огромные ареалы и в пределах региона абсолютно господствуют на горно-лесной части территории, занимая склоны всех экспозиций и другие элементы рельефа с совершенно различными мерзлотными условиями (с сезонноталым слоем — СТС — от 0.3–0.4 м до 2.5–3.0 м) на всевозможных почвах. Биотопическое распределение лиственницы ограничивается прежде всего жестким ветровым режимом зимой, а кедрового стланика — еще и застойным увлажнением. Понятно, что в горах доля территорий с такими условиями невелика. Положение верхней границы лиственницы и кедрового стланика определяется, помимо зимнего ветрового режима, недостатком летнего тепла (Берман и др., 1990).

Оба вида образуют кислый опад, способствующий обеднению напочвенного покрова (как и всей биоты) и его «выравниванию» на огромных пространствах. Лиственница в редколесьях и тем более в редианах из-за неполного развития

---

Рис. 2. Гидротермические условия в слое почвы 0–20 см под различными древесными породами и напочвенными покровами в бассейне Верхней Колымы. Ордината — влажность в % от наименьшей влагоемкости (НВ), абсцисса — годовая сумма положительных среднесуточных температур. Точки определения гидротермических параметров и примерные границы контуров: А) лиственница — залитый кружок и сплошная линия; кедровый стланик — незалитый кружок и штрихпунктирная линия; Б) ольха — треугольник и пунктирная линия; осина — квадрат и штрихпунктирная линия; территории без древесной растительности — крестики и сплошная линия (косой крестик — в поясе редколесий, прямой — в горных тундрах); примерное положение границы между горными тундрами и участками без древесной растительности в поясе редколесий — штрихпунктирная линия; В) мезофильные кустарнички (кроме брусники) — косой



крестик и сплошная линия; брусника — прямой крестик и штриховая линия; лишайники — треугольник и пунктирная линия; осочки — квадрат и штрихпунктирная линия; степное разнотравье — квадрат и сплошная линия; Г) вейники — ромб и сплошная линия; зеленые мхи — незалитый кружок и штрихпунктирная линия; сфагнумы — незалитый треугольник и пунктирная линия; мертвопокровные группировки — залитый кружок и штрихпунктирная линия.

Fig. 2. Hydrothermal conditions in the soil layer of 0–20 cm under different wood species and ground cover types in the Upper Kolyma basin. Y-coordinate — moisture in % of the least water capacity (LWC), X-coordinate — annual sum of positive mean daily temperatures. Hydrothermal characteristic points and approximate boundary of contour for: A) larch — filled circle and firm line, dwarf-pine — blank circle and dash-dot line; Б) alder — triangle and dotted line, aspen — square and dashed line, the territory without trees — dagger and firm line (oblique dagger — in sparse larch forest zone, straight — in mountain tundras), approximate location of boundary between mountain tundras and areas without trees in the sparse larch forest zone — dash-dot line; В) mesophilous heather dwarf shrubs (without cowberry) — oblique dagger and firm line, cowberry — straight dagger and dash-dot line, lichen — triangle and dotted line, carex — square and dash-dot line, steppe motley grass — square and firm line; Г) shortthear — diamonds and firm line, true mosses — blank circle and dash-dot line, sphagnum — blank triangle and dotted line, deadcover math — filled circle and dash-dot line.

крон — слабый эдификатор; она не столько обуславливает флористический состав растительного покрова, сколько его структуру (Демьянов, 1980). Кедровый стланик, напротив, обладает мощной средообразующей способностью, связанной прежде всего с формированием плотной тени, резко уменьшающей и без того скудную теплообеспеченность. Последняя сказывается в обеднении покрова и доминировании широко распространенных видов лишайников, мхов, кустарничков. Поэтому лиственница и кедровый стланик, как правило, не отражают ни пространственную структуру наземного растительного покрова, ни различия населения беспозвоночных животных. К сожалению, экологическая валентность большинства других доминирующих видов растительности исследована недостаточно, и рассматривать дифференциацию экосистем и ландшафтов, опираясь на них, не представляется возможным.

Наиболее полно ландшафты бассейна Верхней Колымы описаны Г.Н. Егоровой (1980, 1984, 1986) на основе представлений Н.А. Солнцева (1973, 1977). В соответствии с этой схемой основа формирования ландшафтов — морфолитокомплексы, на которые действуют факторы более низкого порядка: высота над уровнем моря, экспозиция, климат, мерзлота и др. Мы использовали наиболее крупные подразделения территории по Н.А. Солнцеву и предваряем раздел краткой характеристикой перечисленных выше факторов.

## **Ландшафтообразующие факторы**

### **Рельеф и высотные пояса**

Большая часть исследований экологии муравьев проводилась в бассейне р. Сибит-Тыэллах — небольшого левого притока Колымы первого порядка (длина около 20 км) — и в примыкающей к нему в верховьях котловине оз. Джека Лондона. Примерные координаты центра этого района —  $62^{\circ}$  с.ш. и  $149^{\circ} 30'$  в.д. (см. рис. 1). Верхняя часть бассейна р. Сибит-Тыэллах занимает восточный макросклон хр. Большой Анначаг, входящего в систему горных цепей Черского. Осевая часть хребта представляет собой гранитный батолит, внедрившийся в песчанико-сланцевую свиту, типичную для всего Охотско-Колымского нагорья (Шило, 1970). Хребет увенчан рядом вершин с абсолютными отметками выше 2000 м н.у. м. (пики Властный, Шишак, Стремления, Абориген). Рельеф верхней части бассейна р. Сибит-Тыэллах, лежащей в пределах распространения гранитов, имеет хорошо выраженный альпийский облик с отчетливыми следами нескольких плейстоценовых оледенений в виде трогов, цирков, висячих долин и ригелей на различных высотах. Междуречье Сибит-Тыэллах — Колыма, а также отроги хр. Большой Анначаг по правому берегу р. Сибит-Тыэллах сложены в основном сланцами и представляют собой типичное среднегорье с абсолютными отметками до 800–1000 м н.у.м. и сглаженным рельефом. Часть этого высотного интервала занимают разновозрастные морены, образующие обширные урочища с обилием озер. Вблизи устья р. Сибит-Тыэллах в долине Колы-

мы хорошо выражены ее террасы. По характеру и разнообразию условий всю эту территорию можно считать вполне представительной для Колымского нагорья, а собственно хребет Большой Анначаг — для горных цепей Черского.

В бассейне Верхней Колымы, несмотря на суровые климатические условия и относительно небольшой диапазон высот, четко прослеживается несколько высотных поясов, характерных для гипоарктического типа поясности (Огуреева, 1998, 2000). Обычно выделяют горно-лесной (или горно-таежный), горно-тундровый (или подгольцовый) и гольцовый пояса. Их растительность в бассейне р. Сибит-Тыэллах подробно охарактеризована В.Б. Докучаевой (1980, 1985). Горно-лесной пояс занимает пространство от уреза Колымы до 800–1000 м н.у.м. В диапазоне высот 800–1200 м выделяется своеобразная переходная область от редколесий к горным тундрам, представляющая собой мозаику лиственничных редин, стланиковых и горно-тундровых сообществ. Выше 1200 м располагается пояс горных тундр.

### Мерзлотные условия

В районе работ, как и везде на Северо-Востоке (кроме побережья Охотского моря) повсеместно распространена многолетняя мерзлота, так как средние годовые температуры воздуха здесь  $-9...-11$  °С. Температура мерзлоты на глубине 11–15 м, где она остается неизменной в течение года, составляет  $-4...-5$  °С. Мощность протаивающих за теплый сезон грунтов (СТС) варьирует от 0.3 до 3.5 м (Калабин, 1960; Некрасов, Микова, 1975; Германов, Климовский, 1976; Алфимов, 1984, 1985). Как на любой горной территории, закономерности изменения мощности СТС, контролирующей процессы в экосистемах, сложны, поскольку зависят от многих факторов, определяющих условия теплообмена на поверхности почвы и ее теплофизические свойства (Горбунов, 1970, 1976; Романовский, Лисицина, 1984; и др.). В числе наиважнейших — материнская порода (точнее — характер продуктов выветривания, определяющих дренаж), положение на рельефе (экспозиция, высота над уровнем моря), мощность органогенного горизонта почвы, сомкнутость и характер растительного покрова (особенно доля мхов и лишайников).

В нашем районе глубина СТС в наибольшей степени зависит от характера материнской породы. До высоты 800–1000 м н.у.м. они представлены в основном глинистыми сланцами, образующими при выветривании мелкодисперсные частицы. Дренаж в таких грунтах затруднен, они насыщаются водой, что в конечном итоге ведет к образованию льдистой, водоупорной мерзлоты; на ее сезонное протаивание требуется много тепла. На сланцах глубина СТС особенно мала (не более 30–40 см) в биотопах с мохово-лишайниковыми напочвенными покровами, причем протаивание там может не достигать минеральных горизонтов и ограничиваться органогенными — торфяными и торфянистыми. Однако и на сланцах при значительной щебнистости грунтов и большой крутизне безлесных южных склонов дренаж всегда провальный. На таких склонах



почвы и грунты сильно прогреваются и иссушаются, напочвенный покров разрежен, глубина СТС здесь может превышать 2.5–3.0 м. Глубже замерзшая вода представлена лишь отдельными, не связанными между собой кристаллами. Это так называемая сухая мерзлота.

Выше 800–1000 м в горных тундрах хр. Большой Анначаг господствуют граниты, продукты их разрушения крупнозернисты, обеспечивая практически всегда провальный дренаж. Поэтому, несмотря на более короткое и холодное лето в верхнем поясе гор, уже к июню мощность талых грунтов достигает 40–70 см. Для сравнения: протаивание в экосистемах редколесий с водоупорной мерзлотой, начинающееся на 15–20 дней раньше, достигает к этому моменту всего 15–20 см. Даже наиболее холодные в горной тундре участки — северные многоснежные склоны — к началу августа размерзаются более чем на 120 см. Подчеркнем, что столь значительное протаивание почв и грунтов не служит отличительным свойством горно-тундровых ландшафтов, а целиком обязано характеру почвообразующих пород. В соседних горных массивах, сложенных сланцами, протаивание лишь к концу сезона на тех же высотах, что и на хр. Большой Анначаг, обычно колеблется в пределах 40–70 см, превышая 120 см только в особых условиях (на гребнях, перегибах склонов и на южных склонах под разреженным напочвенным покровом).

В пределах высотного пояса и распространения одних и тех же горных пород мощность СТС значительно варьирует в зависимости от сочетания названных факторов. Глубже других местообитаний при прочих равных условиях протаивают щебнистые осыпи (даже на северных склонах — до 90 см). Присутствие лишайников, мхов или кустарничков уменьшает поступление тепла в почву, и глубина СТС падает до 60–70 см. По мере дальнейшего развития напочвенного покрова, увеличения проективного покрытия и накопления торфа и мелкозема в почве, глубина СТС уменьшается. В нижних частях склонов и на отрицательных элементах микрорельефа она может падать до 20–25 см, и, как уже отмечалось, протаивание может не достигать минеральных горизонтов.

На южных склонах при наибольшем приходе солнечной энергии и разнообразии почв и растительности максимален и диапазон СТС. В сырых сомкнутых березняках и ольховниках на транзитных частях склонов с густым травяным или мохово-кустарничковым напочвенным покровом и дерновыми или торфянисто-щебнистыми почвами глубина СТС не превышает 70–90 см, а на мохово-торфянистых шлейфах уменьшается до 35–40 см. Напротив, на горяч со скелетными почвами и на участках реликтовых степей с несомкнутым ксероморфным напочвенным покровом СТС в течение 7–10 дней после схода снега достигает 60–80 см, а к осени отрицательные температуры фиксируются, как мы отмечали выше, на глубине 2.5–3.0 м.

На террасах различного происхождения диапазон глубин СТС почти такой же, как и на южных склонах, — от 0.4 до 2.0 м. Как и везде, решающую роль играют условия дренажа и характер растительности. В листовенничниках небольшие понижения со сфагновыми мхами имеют такую же глубину СТС, как и

непроточные болота (45–50 см), причем в обоих случаях 25–35 см приходится на очесы мхов и торф, а талый минеральный горизонт составляет лишь 5–10 см. Напротив, щебнистые плато с разреженным напочвенным покровом и примитивными почвами или песчаные береговые валы с лиственничниками протаивают более чем на 1.5 м.

На обследованной территории мерзлота отсутствует лишь в поймах крупных рек. Здесь могут формироваться так называемые таликовые зоны, отепляемые соседством русла и поэтому имеющие обычно ленточную форму. Однако поверхностные горизонты почв и грунтов на большей части поймы зимой промерзают (чему способствует зимняя межень) на ту же глубину, что и вне поймы при той влажности почвы и высоте снега.

Забегая вперед, подчеркнем, что охлаждающее и увлажняющее влияние на верхние 5–10 см почвы в течение всего теплого сезона мерзлота оказывает лишь в том случае, если ее зеркало не опускается более чем на 40 см. Урочища с подобной глубиной СТС на Верхней Колыме занимают небольшую часть площади.

## Климат

Бассейн Верхней Колымы относится к территориям с субарктическим климатом, на которых зимой господствует очень холодный и сухой арктический воздух, а летом — воздушные массы умеренного пояса. Климатические особенности определяются положением между двумя регионами с резко различающимися в течение всего года воздушными массами — экстроконтинентальной Северо-Восточной Якутией и северным побережьем Охотского моря с холодным морским климатом, который некоторые исследователи называют муссонным (Алисов, Полтараус, 1962). Зимой бассейн Верхней Колымы располагается на юго-восточной периферии Якутского отрога Азиатского зимнего антициклона; летом барическое поле более размыто, и несколько западнее этого района проходит климатический фронт, разделяющий воздушные массы континентального и морского происхождения. Переходный характер климата затрудняет однозначное определение его типа, а смещение черт, свойственных континентальным и приморским районам, создает его уникальность. Н.К. Ключин (1970) называет его климатом «тундры и лесотундры в пределах леса». Здесь зимой, наряду с высокой степенью континентальности, характерен сравнительно мощный (в среднем 40–50 см) и местами весьма неравномерно распределенный снежный покров. Температуры воздуха могут опускаться почти так же низко, как на этой же широте в Северо-Восточной Якутии (средняя температура января ближайших метеостанций около  $-34...-36$  °С, средний из абсолютных минимумов  $-53...-55$  °С). Более значительные скорости ветра создают жесткость погоды зачастую большую, чем на полюсе холода. Лето относительно теплое — среднеиюльская температура  $13-14$  °С, а сумма положительных температур за теплый сезон около  $1300$  °С. Сумма осадков  $300-$

450 мм в год, большая их часть выпадает во вторую половину лета из-за обычного в это время внедрения циклонов с Охотского моря, приносящих обложные, но не обильные дожди. Отношение возможного испарения к количеству выпадающих осадков (Будыко, 1971) колеблется в пределах 1.5–0.5, уменьшаясь с высотой (Клюкин, 1960), что позволяет характеризовать увлажнение в нижней части высотного интервала как умеренное, а в верхней — как избыточное.

Одно из самых важных следствий смены в течение года континентальных и океанических воздушных масс, сильно различающихся по температурам и влажностному содержанию, — значительные флюктуации климатических характеристик в многолетнем ходе. По числу больших (больше 10 °С) отклонений от нормы среднемесячной температуры в оба сезона, а также по величине отклонений бассейн Верхней Колымы не имеет аналогов не только в пределах субарктического пояса, но и на всей территории России: зимой они могут достигать 18–20 °С (Гедеонов, 1967).

Все сказанное о климате относится к межгорным депрессиям, расположенным в интервале высот 300–800 м н.у.м. и занятым преимущественно лиственничными редколесьями. С увеличением высоты понижается летняя температура воздуха, растет общее количество осадков, а также доля твердых и смешанных, возрастают скорость ветра (особенно зимой) и число пасмурных дней. Лето становится холоднее и короче, продолжительность зимы увеличивается от 220 сут в долине до 245 сут на высоте 1250 м н.у.м. (Алисов, 1956).

Наиболее характерная черта климата бассейна Верхней Колымы, как и большей части всего континентального Северо-Востока, — это инверсионное распределение температур воздуха зимой. При господстве антициклональной малооблачной погоды за счет излучения нижние слои атмосферы сильно выхолаживаются. У земной поверхности оказываются наиболее холодные, а значит плотные слои воздуха, что ведет к образованию устойчивой стратификации, которая, в свою очередь, способствует дальнейшему развитию радиационного выхолаживания и понижению температуры. В горном рельефе этот процесс усиливается стоком холодного воздуха с выше расположенных территорий на днища долин и котловин. Именно совместное действие радиационного выхолаживания и стока холодного воздуха приводит к формированию в горных котловинах Северо-Восточной Якутии наинизших для Северного полушария зимних температур воздуха. Достигнув экстремума на днищах долин и котловин, минимальные температуры начинают расти уже в нижней части горных склонов с градиентом, достигающим 5.4° на 100 м подъема, что может вызывать разницу в 19° в интервале высот от 500 до 850 м н.у.м. (Алфимов, 1984). Выше скорость изменения температур падает, инверсии чаще разрушаются вторжениями циклонов, и суммарное различие средних из абсолютных минимумов температур воздуха в горных тундрах и в редколесьях составляет 15–20 °С (соответственно –37...–40 °С и –53...–55 °С).

Существенна разница между поясами и в количестве осадков: в редколесьях выпадает 300–400 мм, в горных тундрах — 500–600. Различен также ветровой режим, особенно зимой: в долинах ветры отмечаются только в периоды разрушения инверсии (т.е. при вторжении глубоких циклонов), а в горных тундрах — практически постоянно. Соответственно число дней с метелями в долинах составляет 11–26, в тундрах почти в 10 раз чаще — 100 дней. В итоге различие климатических характеристик поясов оказывается весьма велико: климат долин Верхней Колымы сопоставим с климатом котловин Северо-Восточной Якутии — признанного полюса холода и континентальности Северного полушария, а горные тундры по основным параметрам климата сходны с зональными тундрами Чукотки (Алфимов, Булгаков, 1980).

### **Факторы формирования микроклиматов**

Действие высоты над уровнем моря, вечной мерзлоты, экспозиции, дренажа и влажности почвы, нанорельефа, характера растительности, особенно напочвенного покрова, создают значительные вариации микроклимата почвы, наиболее четко проявляющиеся в сезонном ходе температур ее верхних слоев. Различия интегральной характеристики температурного режима почв — сумм положительных температур за теплый период, в значительной мере определяющих условия обитания организмов, достигают 3–4 крат на поверхности и двух порядков на глубине 20 см. Не останавливаясь отдельно на летнем термическом режиме, закономерности формирования которого подробно рассмотрены в наших работах (Алфимов, 1984, 1985), сформулируем основные факторы дифференциации микроклиматов в ландшафтах верховьев Колымы.

Термический режим поверхности даже наиболее льдонасыщенных и мало оттаивающих участков пояса редколесий зависит от высоты, экспозиции и характера растительности. На теплообеспеченность же почвенных горизонтов, лежащих глубже 5 см, важнейшее влияние оказывает тип мерзлоты (водоупорная — сухая), который, в свою очередь, определяется характером внутрпочвенного дренажа. В пределах же самих льдистомерзлотных участков в почвах на глубине более 5 см, почти независимо от действия остальных факторов, примерно одинаково холодно. Аналогично, и гидротермический режим всех глубоко протаивающих (сухомерзлотных) биотопов сходен, с той лишь оговоркой, что условия их теплообеспеченности не только на поверхности, но и в глубине в большей степени зависят от традиционных параметров (высоты, экспозиции, характера растительности и т.д.). Степень же льдистости мерзлоты, ее распространение на горном рельефе и мощность СТС, как об этом говорилось выше, определяются геологией и геоморфологией участка, условиями теплообмена на поверхности почвы и ее теплофизическими свойствами.

Огромную роль в жизни муравьев играет нанорельеф, особенно в переувлажненных биотопах с малой затененностью. На кочках и в мочажинах различаются не только степень увлажнения, но и статьи расхода солнечной энергии:

в первом случае больше тратится на нагрев, во втором — на испарение. Различие же температурных характеристик смежных элементов нанорельефа (кочка — мочажина) на шлейфах южных склонов вполне сравнимо с различиями между сухими южными склонами и болотами.

Важная характеристика теплообеспеченности биотопов — продолжительность теплого периода в почве. На глубине 20 см в почве южных склонов теплые периоды наиболее холодных и наиболее теплых участков различаются на 3 нед. (или на 15–20%). Горные тундры отстают по этому показателю от долин на 1–1.5 мес, что, вопреки близким значениям максимальных температур, существенно влияет на условия теплообеспеченности. Максимальные же различия биотопов по продолжительности теплого периода в почве — между реликтивными степными склонами в долинах и лишайниково-моховыми северными склонами в горной тундре — достигают 2 мес.

### Экосистемы региона

Как следует из предыдущего изложения, ландшафтная картина в исследуемом районе довольно пестра. Наиболее теплые участки долин (реликтовые степные) по условиям теплообеспеченности сравнимы с зональными степями Южной Сибири, а лишайниковые группировки горных тундр соответствуют типичным тундрам Чукотки (метеостанция «Красноармейский») и Таймыра (метеостанция «Усть-Тарей») (Алфимов, 1984). Таким образом, в относительно небольшом интервале высот в пределах всего двух вертикальных поясов — горно-лесного и горно-тундрового — происходит изменение почвенного микроклимата, соответствующее смещению на 6 природных зон и подзон (тундры, лесотундры, тайги, смешанных и широколиственных лесов, лесостепи и степи).

Граница наиболее крупного ранга разделяет редколесный и горно-тундровый пояса, занимающие примерно равные территории. Столь же принципиальна, хотя и менее физиономически выражена, граница таликовых зон по поймам рек, как известно, резко отличных от остальной территории по гидротермическим условиям глубоких слоев грунтов, характером и функционированием экосистем.

### Экосистемы пояса лиственничных редколесий

Эта часть территории сложена в основном различными сланцами, песчаниками, алевритами, алевритами; карбонатные породы здесь редки. Характерны мягкие формы рельефа; лишь по периферии высокогорных массивов встречаются области ледниковой аккумуляции. Рассматриваемая территория пейзажно представляет собой господство лиственничных редколесий и рединов, а по выпуклым хорошо дренированным элементам рельефа — кедрового стланика. В ландшафтный фон небольшими пятнами вкраплены ольховники (*Alnus fruticosa*), осинники (*Populus tremula*), березняки (*Betula platyphilla*), разного

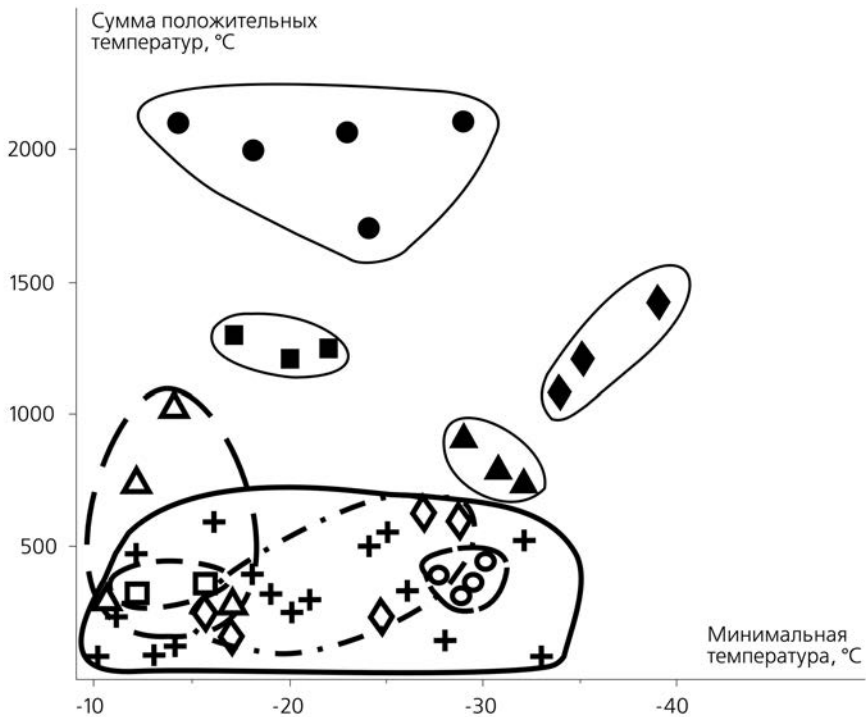


Рис. 3. Распределение основных экосистем в поле зимних и летних температурных характеристик верхнего сантиметра почвы. Залитые значки и сплошные линии: реликтовые степи на южных склонах — кружки; осочковые сообщества на гребнях и бровках террас — ромбы; лиственничники, осинники и березняки на сухих южных склонах — квадраты; лишайниково-моховая тундра на платообразных поверхностях — треугольники; лесные экосистемы с доминированием древовидных ив, тополей, лиственницы, кедрового стланика на террасах, северных склонах и поймах — крестики. Незалитые значки, штриховые и пунктирные линии: мохово-лишайниковые лиственничники на шлейфах — квадраты; травянистые ольховники и березняки на вогнутых участках южных склонов — ромбы; лишайниково-кустарничковая горная тундра на южных склонах — треугольники; лишайниково-моховая тундра на северных склонах — кружки.

Fig. 3. Location of the major ecosystems in the field of winter and summer temperature characteristics of the upper soil centimeter. Filled marks and firm lines: relict steppes on south-facing slopes — circles; xeric sedges assemblages on crests and shoulders of terraces — diamonds, open larch forests, aspen and birch stands on the dry south-facing slopes — squares; lichen-mossy mountain tundra at the plateau surfaces — triangles; different ecosystems on terraces, north-facing slopes and flood-lands with prevailing dwarf pine, willows, poplars, larches, — daggers. Blank marks, dashed and dotted lines: moss-lichen larch forests on the foot of the slopes — squares; close grassy alder and birch forests at the concave sites of the south-facing slopes — diamonds; lichen-dwarf shrubs mountain tundra on the south-facing slopes — triangles; lichen-mossy tundra on the north-facings slopes — circles.

рода луга, в том числе ксерофитные, реликтовые степи. Некоторые авторы (Пармузин, 1973) выделяют на переходе от лиственничных редколесий к горным тундрам пояс кедрового стланика, другие (Пивник, 1958; Юрцев, 1964) считают, что стланик здесь, как и в других районах Северо-Востока, не образует самостоятельного пояса. Действительно, кедровый стланик в верхнем поясе гор господствует не повсеместно, а только там, где эдафические условия благоприятны для него. С другой стороны, он в большем или меньшем количестве регулярно встречается во всем высотном интервале пояса редколесий, обычно вместе с лиственницей, образуя мощные заросли практически на любом хорошо дренированном участке. Иными словами, преобладание стланика в верхних частях гор, вероятно, обусловлено не климатически (рис. 3).

### Экосистемы склонов

Плоские и вогнутые участки склонов северной экспозиции в основном заняты заболоченными лиственничными редианами с очень высоким (30–60 см) положением зеркала мерзлоты, резко контрастирующие по микроклимату с выпуклыми элементами микрорельефа. Их важнейшая черта — значительный объем внутрипочвенного стока в слое 5–10 см над зеркалом мерзлоты, в десятки раз превышающий атмосферное увлажнение (Алфимов, 1989; Берман и др., 1990). Бугры получают меньше воды, чем ложбины между ними; следствие этого — большее участие в покрове ложбин сфагнов, а бугров — кустарничков, лишайников и зеленых мхов.

Несмотря на поверхностное расположение зеркала мерзлоты, постоянно низкую температуру — годовые суммы положительных среднесуточных температур на поверхности почвы составляют 1000 °С, а на глубине 20 см — 50° (Берман, Алфимов, 1992) — и переувлажнение, почвенные беспозвоночные здесь весьма обильны, прежде всего за счет червей энхитреид (свыше 1000 особей\* на 1 м<sup>2</sup>), концентрирующихся на нижней границе торфяного горизонта, литобиид (150–200), двухвосток (90–110), населяющих рыхлую массу торфа. Как и в других «холодных» местообитаниях, жуков немного, но они представлены типичными северными видами — жужелица *Pterostichus agonus*, щелкуны *Sericus brunneus* и *Denticolis varians*, причем последний переходит от дендрофилии к обитанию в почве. Некоторые виды насекомых проникают по северным склонам из выше расположенных горных тундр (кобылка *Primnoa polaris*, жужелица *Carabus kolyomensis*), нигде более в поясе редколесий не встречаясь.

В узких ложбинах нередко ольховники, как правило без примеси каких-либо других древесных пород, в большинстве случаев мертвопокровные и багульниково-сфагновые. Здесь состав сообществ беспозвоночных животных значительно отличается от фоновых численностью практически всех групп, по-видимому, из-за сомкнутости крон, уменьшающих инсоляцию. К примеру, численность эн-

\*здесь и далее — по данным эклекторной выгонки.

хитреид падает до 100 особей, литобиид — до 60, полностью исчезают все виды муравьев, саранчовых, жуков-щелкунов (но в куртинах мхов они встречаются). С другой стороны, здесь очень высокие численности нигде более не найденной мелкой жужелицы (*Natiophilus fasciatus*) и личинок комаров-долгоножек (более 100 на 1 м<sup>2</sup>), практически отсутствующих в ранее описанных лиственничниках.

Увалы (выпуклые участки) в пределах северных склонов всегда заняты сообществами кедрового стланика, как правило кустарничково-лишайниковыми с более глубоким залеганием мерзлоты.

Экосистемы южных склонов подразделяются также в зависимости от форм рельефа. Плоские и выпуклые участки заняты парковыми лиственничниками с кедровым стлаником, ольхой, кустарничками, лишайниками. На участках без дефлюкционного рельефа и на выпуклых частях дефлюкционных террас формируется однообразный покров из разреженной брусники, нескольких видов лишайников, спорадически встречается шиповник. На вогнутых частях террас из-за большего увлажнения доминируют зеленые мхи, багульник, березка Миддендорфа, иногда под пологом куртин ольхи. Вогнутые участки южных склонов заняты, в зависимости от их формы, мертвопокровными ольховниками (в узких ложбинах), кустарничково-зеленомошными сомкнутыми лиственничниками или березняками (в широких распадках).

Население беспозвоночных животных южных склонов, как и растительность, четко различается не только на выпуклых и вогнутых склонах, но и на элементах дефлюкционного рельефа. Так, в парковых лиственничниках население имеет мало общего с таковым рассмотренных выше лиственничников северных склонов. На слабо затененных участках и на полянах относительно немного многоножек (около 50 особей на 1 м<sup>2</sup> обеих групп), а основу населения по численности составляют муравьи (см. главу 2), двухвостки (более 300 особей), пауки (около 200), червецы (свыше 200), жуки разных семейств, среди которых наиболее многочисленны стафилины и мягкотелки (по 60–70 особей). На вогнутых участках дефлюкционных террас, особенно при преобладании в покрове мхов и багульников, население принципиально иное, оно ближе к таковому северных склонов, нежели соседствующих местообитаний.

Как и на северных склонах, резко контрастируют с фоновой растительностью узкие (обычно не более 50 м) полосы ольховников по глубоко врезанным ложбинам. На южных склонах в ложбинах формируются в основном мертвопокровные и реже травяные ольховники с оттаиванием до глубины 80–100 см, т.е. так же, как в ольховниках северных склонов. В мертвопокровных ольховниках по узким ложбинам характер населения аналогичен населению ольховников северных склонов — здесь также доминируют энхитреиды (свыше 500 особей на 1 м<sup>2</sup>) и личинки комаров-долгоножек (124 особи), многоножки относительно редки (до 10 особей), нет муравьев. Заметим, что ольховники в нашем районе не связаны с экспозицией, они приурочены всегда к ложбинам или другим элементам рельефа с проточным увлажнением, иногда только весенне-летним.



Отдельные купы ольхи встречаются в различных экосистемах вплоть до нижней границы горных тундр, будучи всегда приурочены также к местам повышенного и обычно непостоянного увлажнения. Под отдельными большими куртинами, так же, как в сомкнутых насаждениях, благодаря сильной средообразующей способности ольховника напочвенный покров и население беспозвоночных животных резко отличаются от окружения.

Характер экосистем склонов восточной и западной экспозиций, разнообразных по форме, крутизне, слагающим породам, в целом ближе к экосистемам южных, нежели северных, склонов. Основные площади здесь никогда не заняты мезогигрофильными сообществами, но, подобно южным склонам, поделены между мезоксерофильными группировками.

Экосистемы делювиальных шлейфов значительно отличаются от экосистем собственно склонов. Пологие, опирающиеся на террасы шлейфы, как правило, заболочены, имеют кустарничково-зеленомошный, зеленомошно-сфагновый или сфагновый покровы с высоким положением зеркала водоупорной мерзлоты. Население беспозвоночных животных здесь, варьируя в зависимости от конкретного местоположения, в целом типично для торфяных почв: значительна численность многоножек, пауков, личинок мелких мух, жуков (кроме стафилинов).

Другой широко распространенный тип шлейфов — с характерным веерообразным деллевым микрорельефом (Тимофеев, Втюрина, 1978), на котором контрастно распределены все компоненты экосистем. Деревья приурочены главным образом к межделлевым повышениям, которые при хорошем дренаже заняты кустарничково-лишайниковыми, часто с доминированием брусники, сообществами, а при несколько худшем — кустарничково-зеленомошными группировками. В самих деллях (ложбинах) преобладают либо сфагны с багульником, либо мхи рода *Polytrichum*. Здесь на расстоянии иногда одного метра складываются резко различные термические условия, увлажнение, растительность и население беспозвоночных животных. Представление о контрастности населения жуков на элементах деллевого рельефа дает нижеприводимая таблица 1.

Таблица 1. Численность жуков (особей на 1 м<sup>2</sup>) на различных элементах микрорельефа в мохово-лишайниковой листовенничной редице на шлейфе южного склона

Table 1. Number of the beetles (individuals on 1 sq. m.) on different parts of a microrelief in moss-lichen sparse larch forest on the foot of the south facing slope

Группы	Межделлевое повышение	Делль
Всех жуков	736	146
Щелкуны	668	2
Мягкотелки (личинки)	26	60
Стафилины	18	78
Прочие	24	6

Несмотря на небольшие уклоны, экспозиционные различия в приходе тепла на поверхность почвы шлейфов сохраняются, однако благодаря мощному средообразующему действию моховых покровов эти различия сказываются на температурном режиме лишь первых 4–6 см. Глубже термические условия мало отличаются (например, в торфяных почвах шлейфов южных склонов) от таковых в почвах северных склонов.

На описанном фоне нередко хорошо выражены экосистемы конусов выноса из небольших распадков. На них благодаря выпуклости улучшается дренаж и формируются лиственничные редколесья с кедровым стлаником или чистые заросли последнего. Также отчетливо проявляются в растительном покрове верхние части шлейфов южных склонов. Они маркируются неширокой полосой (от нескольких метров до нескольких десятков метров) относительно богатой (по сравнению со склоном и шлейфом) растительности, представленной ольховниками, березняками, травяными лиственничниками. Эти группировки существуют здесь благодаря оптимальной для растительности глубине залегания грунтовых вод (большей, чем на сыром шлейфе, и меньшей, чем на сухом склоне), которая, в свою очередь, определяется глубиной положения мерзлотного водоупора. Эта полоса отлична и от склона, и от шлейфа еще и значительным накоплением снега зимой, улучшающим термический режим почв.

Описанные выше экосистемы расположены на горных склонах и их шлейфах. Несколько отличны закономерности пространственного размещения экосистем на аккумулятивных формах ледникового рельефа — различных моренах и флювиогляциальных шлейфах плейстоценового возраста. Моренный рельеф, представляя собой систему небольших, хорошо дренированных холмов, оказывается чрезвычайно благоприятным местоположением для господствующего здесь кедрового стланика. Хорошему дренажу способствует не только холмистый рельеф, но и сам материал морены, представленный преимущественно продуктами разрушения гранитов, принесенных ледником из высокогорий. Характер экосистем понижений между холмами в основном определяется степенью развития гидросети. В крайнем варианте, при отсутствии стока, здесь образуются многочисленные озера; яркий пример тому — морена, с юго-востока обрамляющая оз. Джека Лондона, так называемая Стоозерка. Если сток есть, понижения между холмами заняты сфагновыми болотами и разного рода заболоченными лиственничными редколесьями.

### **Экосистемы водоразделов**

Выпуклые водораздельные пространства заняты сообществами без лиственницы. Обычны два варианта — сообщества с кедровым стлаником или без древесной растительности вообще. Чаще всего экосистемы водоразделов мозаичны за счет неравномерного распределения кустов стланика, связанного на собственно водораздельной части с зимним ветровым режимом. С «ветроударных» местоположений снег сносится; кедровый стланик, хотя и лежащий на

зиму, без снежного укрытия существовать в бассейне Верхней Колымы не может. Снежная коррозия, обморожение и морозное иссушение приводят к ежегодной «стрижке» свежих побегов. Поэтому кусты здесь обычно «вытянуты» по ветру, и чем ближе к бровке, тем они сильнее прижаты к поверхности земли. Под ними откладываются мощные (до 10–15 см) рыхлые подстилки из хвои, напочвенный покров либо отсутствует, либо представлен редкой брусникой; с подветренной же стороны под кустами может быть много лесных лишайников. Население беспозвоночных животных в этих своеобразных субстратах типично лесное, обеднено по разнообразию, но весьма обильно количественно: здесь доминируют многоножки (100–150 особей Lithobiidae на 1 м<sup>2</sup>, 80–100 — Geophilidae), относительно много пауков (100–150), двухвосток (60–120), личинок мух (80–120) и жуков-стафилин (до 50); остальные животные немногочисленны. И под кустами, и между ними почти всегда отсутствуют муравьи, населяющие в значительном количестве подавляющее большинство экосистем горно-лесного пояса (см. ниже).

На лишенных стланика участках или между его кустами в растительном покрове доминируют лишайниково-осочковые группировки (*Carex argunensis*, *C. rupestris*, *Cornicularia divergens*, *Parmelia birulae*) с небольшим числом видов ксерофильных трав (*Scorsonera radiata*, *Selena stenophila*, *Astrocodon kruhseanus* и др.), на особенно щелнистых участках обилеи сибирский плаунок (*Selaginella sibirica*). В ветровой тени зимой отлагается снег, а вместе с ним появляются мезоморфные лишайники, среди которых особенно обилеи *Stereocaulon paschale*. Постепенно осочковые сообщества, не меняясь, но теряя разнотравье, как бы погружаются в сплошной слой лишайников. Далее за перегибом к подветренному склону поселяются кедровый стланик и связанная с ним лесная биота.

На осоковниках весьма своеобразно население беспозвоночных животных, в котором центральное место занимают виды холодных высокогорных степей Южной Сибири и Монголии. Помимо верховьев Колымы, изолированные островки ареалов этих видов известны из Центральной и Северо-Восточной Якутии, а также (для некоторых видов) из других частей Северо-Востока, вплоть до верховий левых притоков Анадыря (р. Осиновая). В числе таких видов клопы-щитники *Phimodera kibortii*, *Ph. laevelinia*, *Aelia frigida*, *Anthemina eurinota tamanini*, слоники *Coniocleonus ferrugineus*, *C. ciniritius* и др. (Берман, 1974; Винокуров, 1979; Берман, Мордкович, 1979 и др.). На осоковниках в массе найдена цикадка *Athysanella magadanica*; в Азии этот род представлен двумя видами в Монголии и одним — на острове Врангеля, тогда как в Северной Америке обитают 36 видов, в том числе самые северные (Bloker, Jonson, 1987; Ануфриев, Емельянов, 1988). Непременный элемент населения беспозвоночных животных осоковников — жук-пилюльщик *Morychus viridis*, известный изобилием остатков в плейстоценовых отложениях Северо-Восточной Азии (Киселев, 1981; Берман, 1990). Большинство названных видов не встречается в обсуждаемом районе за пределами осоковников, лишь некоторые из них обитают также на участках реликтовых степей. Они свидетельствуют о былых связях Северо-Востока как

с Центральной Азией, так и с Северной Америкой, и их изучение чрезвычайно перспективно для понимания истории территории.

Седловины водораздельных поверхностей, как правило, хорошо дренированы и незначительно отличаются сложением экосистем от собственно водоразделов. В случае ослабления стока наблюдается характерная последовательность связанных с этим событий: поднятие зеркала мерзлоты, формирование криогенного микрорельефа, доминирование в покрове мезофильных или гидрофильных (в случае заболачивания) видов.

Экосистемы водоразделов, таким образом, представляют собой пеструю мозаику масштаба отдельных кустов, полян и т.д.; крупные изменения, например горных пород, угла наклона, экспозиции, сказываются на их сложении незначительно.

### Послепожарные экосистемы

Все сказанное выше отражает принципиальную схему размещения коренных экосистем. Наблюдаемое же разнообразие экосистем значительно больше описанного, и главным фактором его увеличения в высотном поясе лиственничных редколесий служат послепожарные сукцессии.

Последствия пожаров сказываются на экосистемах разных местоположений неодинаково (Мажитова, Москалюк, 1996). Большинство экосистем после пожаров, практически всегда низовых, восстанавливается к исходному состоянию «напрямую», т.е. без прохождения каких-либо уклоняющихся сукцессионных стадий. Таковы, например, и всегда сырые лиственничники северных склонов, и умеренной влажности экосистемы с доминированием кедрового стланика. При полном же выгорании направление послепожарных сукцессий зависит от многих факторов и нередко приводит к формированию длительно сохраняющихся и отличных от исходных экосистем. Так, на южных склонах сгоревшие лишайниково-кустарничковые с кедровым стлаником и ольховником лиственничники (наряду с восстановлением «лиственницы по лиственнице») замещаются осинниками, обычно мертвопокровными, или с разреженным покровом кустарничков; реже формируются березняки или разного рода ксероморфные травяные и травяно-кустарничковые сообщества. Причина подобных смен кроется, по-видимому, в очень резком изменении гидротермического режима при уничтожении растительности. Температуры и влажность в первых сантиметрах почвы могут достигать здесь после пожара значений, не отличающихся от таковых на степных участках. Теплообеспеченность верхнего 20-сантиметрового слоя почв на безлесных участках на 60–70% превышает таковую на облесенных. Эти обстоятельства служат контролируемыми факторами, длительное время препятствующими поселению на открытых участках древесной растительности. На наиболее сухих участках доминируют ксероморфные осоки (*Carex rupestris*, *C. argunensis*, *C. pediformis*), вейник *Calamagrostis purpurascens* и др.

Мезоксероморфный облик имеют часто встречающиеся и занимающие значительные площади разреженные, но обильно плодоносящие брусничники. В этих

экосистемах разнообразие членистоногих невелико из-за низкой влажности почвы. Только «крайние» ксерофилы типа личинок шелкуна *Prosternon sericeum* обитают между куртинками растений, остальные сосредоточены в корнях дерновин. Здесь практически нет энхитрид, но нередко встречаются участки с высокой численностью дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (свыше 30 особей на 1 м<sup>2</sup>). В осинниках названный червь достигает в рекордных случаях численности 120–150 особей на 1 м<sup>2</sup>. Причина их обилия в том, что осина (*Populus tremula*) поселяется при несколько лучших условиях увлажнения (полевая влажность порядка 20%) и листовая опад ее относительно богат кальцием, рН почвы может превышать 6 ед. Как результат, в местах столь высокой численности червей верхний минеральный горизонт почвы представляет собой сплошной слой копролитов.

Низкая влажность контролирует распределение и другой характерной для минеральных почв Северо-Востока группы — жуков-шелкунов (Elateridae). На наиболее сухих участках их численность составляет порядка 20 особей, тогда как в осинниках — более 200, а по полянкам в молодых березняках — свыше 250 особей на 1 м<sup>2</sup>; однако в густых зарослях или в более зрелых затененных березняках, как и в коренных для этих склонов лиственничниках (см. выше), численность вновь падает до 10–30 особей.

В целом в послепожарных сукцессиях по лишайниково-кустарничковым лиственничникам на южных и некоторой части нейтральных склонов главным контролирующим фактором служит ничтожная влажность почвы, ограничивающая численность даже ксерофильных беспозвоночных. По мере увеличения влажности почвы (от места к месту или во времени) складываются благоприятные условия для ряда других групп беспозвоночных животных. Однако при дальнейшем развитии органогенных горизонтов, затенения напочвенным покровом или древесным пологом все более лимитирующим становится недостаток тепла и уменьшение величины рН, связанные с накоплением неразложившейся органики. В отличие от описанных сукцессий, более влажные лиственничники распадаются после пожаров травяными березняками (*Betula platyphylla*).

Внешне наименьшие послепожарные изменения проявляются на ксероморфных, изначально безлесных территориях (например, на участках реликтовых степей), а также при повторных пожарах безлесных сукцессионных экосистем. При всех обстоятельствах, пожары, несомненно, способствуют расширению их площадей за счет колонизации ксерофилами выгоревших редколесий.

Послепожарные процессы на северо-востоке Азии исследованы недостаточно, однако несомненно, что при господстве холодных и монотонных экосистем послепожарные сукцессии на большинстве местоположений способствуют увеличению разнообразия практически всех компонент экосистем.

### Экосистемы речных долин

Как известно, поймы крупных рек резко выделяются особым гидротермическим режимом благодаря существованию так называемых таликовых зон.

Эффект «таликовости» состоит в том, что зимой слой сезонного промерзания не смыкается с многолетней мерзлотой и между ними остается талая зона. Экологический же смысл, с нашей точки зрения, заключается в режиме протаивания. Если вне таликовых зон протаивание весной идет только сверху за счет кондуктивного прогревания, то в их пределах размораживание происходит как сверху, так и снизу за счет подъема уровня подрусловых вод, а при затоплении паводками — в толще воды. Такой режим приводит к оттаиванию всего сезонномерзлого слоя за короткий срок — 10–15 дней, что обеспечивает возможность функционирования всей экосистемы, и в частности стержневых корней чозении. Повторим, что максимальное протаивание за пределами пойм, свойственное лишь крайне сухим южным склонам (с провальным дренажем), не превышает 2.5–3 м. Что касается более высоких зимой минимальных температур верхних слоев почвы и грунтов в таликовых зонах, то они могут не отличаться от минимальных температур в типичных мерзлотных биотопах с близкой высотой снега во внепойменных биотопах.

Выделяются 4 высотных уровня поймы, которым соответствуют крупные различия характера и размещения экосистем. Наиболее низкий уровень — низкая пойма — представляет собой регулярно затапливаемые при всех подъемах воды поверхности, обычно несущие на себе лишь пионерную растительность (травянистую и поросль ив), как правило, гибнущую при высоких подъемах воды. Средняя пойма заливается во все годы, кроме маловодных, это уровень наибольшей выраженности собственно пойменного комплекса экосистем. Мерзлота здесь, как и на низкой пойме, отсутствует, а механическое воздействие потоков воды сказывается в меньшей мере из-за более редкого затопления. Именно на средней пойме наилучшим образом выражены чозениевые, тополевые и тополево-чозениевые сообщества — наиболее яркий элемент пойменных экосистем. Леса из тополя и чозении на Северо-Востоке весьма однообразны по сравнению с Приморьем. Наиболее распространен чозениево-тополевый разнотравный тип леса (Стариков, 1958) с подлеском из шиповника *Rosa acicularis*, ольхи *Alnus fruticosa*, смородины *Ribes triste*, рябины *Sorbus sambucifolia*, рябинника *Sorbaria sorbifolia*, спиреи *Spiraea betulifolia*. Напочвенный покров образуют *Calamagrostis langsдорфii*, *Urtica dioica*, *Cacalia hustata*, несколько видов родов *Thalictrum*, *Pirola* и др. Второй распространенный тип чозенников — мертвопокровные в молодом возрасте и травяные — в зрелом. Тополево-чозениевый комплекс занимает основные поверхности средних пойм, тогда как на прирусловых повышениях иногда встречается кедровый стланик, а на низких заиленных участках — ивняки и осоковые болота.

Население беспозвоночных животных тополево-чозениевых группировок изучено совершенно недостаточно, но и имеющиеся сведения указывают на его значительное своеобразие. В подстилке из листьев чозении, обычно ежегодно погребаемой наносами и поэтому представляющей своего рода компост, мы насчитывали на влажных илисто-песчаных участках до 800 личинок мелких мух и около 250 типулоидных личинок на 1 м<sup>2</sup>, рекордное (относительно

известных в литературе) количество личинок жуков-мягкотелок (свыше 600 особей); кроме того, много личинок жужелиц и стафилин (суммарно около 170 особей на 1 м<sup>2</sup>). Вся эта масса хищных насекомых существует здесь благодаря многочисленным ногохвосткам и клещам разных групп. В 30 земляных ловушек, установленных после спада половодья (середина июня 1988 г.), в течение двух месяцев было поймано около 600 жужелиц 15 видов; среди них основную массу составляли *Nebria frigida* (330 особей), широко распространенный, но нигде не достигающий такой численности вид, *Pterostichus ventricosus* (145 особей) — тундровый вид, *P. haematopus* (33 особи) — повсеместно редкий в районе, а также *Carabus cananiculatus* (57 особей) — один из наиболее крупных на Северо-Востоке хищных жуков. С другой стороны, под пологом чозениевых лесов немногочисленны многоножки, энхитреиды, отсутствуют муравьи, весьма многочисленные по обширным полянам. Важная особенность населения беспозвоночных животных средних и более высоких уровней пойм — присутствие, иногда в значительном количестве, дождевых червей *Eisenia nordenskioldi*, широко, но локально распространенных в регионе.

Для высокой поймы, заливаемой только в многоводные годы, характерны смешанные тополево-чозениево-лиственничные леса, в которых лиственные породы всегда представлены зрелыми или стареющими насаждениями. Молодые лиственные леса на высокой пойме не описаны, хотя принципиального запрета на их появление мы не видим. Напочвенный покров не меняется, в нем преобладают травянистые группировки.

Старая пойма, заливаемая только при катастрофических половодьях, повсеместно занята лиственничными лесами, как правило, самых высоких для континентальной части региона бонитетов. Тополь и чозения всегда отсутствуют. В напочвенном покрове все еще сохраняется господство трав, хотя заметное участие в его сложении могут принимать кустарнички и зеленые мхи. Как и на высокой пойме, часть территории занята ивняками и болотцами. В отличие от высокой поймы на значительной части территории зеркало мерзлоты обнаруживается на глубине не более 1 м. Население беспозвоночных животных старой поймы в целом имеет промежуточный характер. Так, в грушанковом лиственничнике — типичном лесу старой поймы, — с одной стороны, еще много личинок мягкотелок (74 особи на 1 м<sup>2</sup>), жужелиц *N. frigida*, *P. ventricosus*, *P. haematopus*, с другой — резко уменьшается количество личинок мелких мух (39) и типулид (8), появляются энхитреиды (250), шелкуны, сенокосцы и др.

Надпойменные террасы столь же сильно различаются между собой по характеру сформированных на них экосистем, как и поймы разных уровней. Население беспозвоночных животных большей части террас, по-видимому, не имеет специфических черт, свойственных населению пойм, и близко к таковому внедолинных экосистем. Экосистемы первых надпойменных террас имеют промежуточный характер, значительно отличаясь как от старой поймы, так и от более высоких надпойменных террас. Если террасы достаточно широки, то они заняты открытыми, часто заболоченными лиственничными рединами, а повышенные

участки иногда сохраняющегося здесь флювиального рельефа — лиственничными редколесьями. По прибрежным, лучше дренированным участкам еще встречаются травяно-кустарничковые (с грушанкой) лиственничные леса, тогда как на основной части террасы в напочвенном покрове господствуют широко распространенные в зональных сообществах кустарнички и мхи.

Особый характер имеет население болот по низким берегам озер. После спада талых вод и понижения уровня озер на обнажившихся осоково-сфагновых болотах в населении главенствующее место занимают личинки хирономид, численность которых может составлять многие сотни на 1 м<sup>2</sup>.

Вторые надпойменные террасы в случаях, когда они занимают большие площади и опираются на более низкие террасы, также заболочены и почти лишены древесной растительности; рельеф сглажен, распространены осоково-сфагновые болота, местами — крупнопolygonальные с разной степенью развития термокарста. Обычны термокарстовые озера. На третьей надпойменной террасе в силу формирования уклона к реке развиваются эрозионные процессы, приводящие к улучшению дренажа, доминированию кустарничковых сфагново-осоковых лиственничных редин, а на повышениях и вблизи бровок — зеленомошных лиственничных редколесий.

\*\*\*

Описанная выше ситуация касается доминирующих экосистем. Из числа малых по площади, но относительно богатых по видовому составу и растений, и беспозвоночных животных необходимо упомянуть экосистемы сухих склонов, бровок и уступов террас, где благодаря хорошему дренажу развиваются травяные лиственничные редколесья с кедровым стлаником, стланиковые заросли, разного рода луговые и степные реликтовые сообщества и т.д. Наиболее интересны среди них небольшие участки реликтовых степей (Берман, 2001), встречающиеся на некоторых отрезках долины р. Колымы и ее крупных притоков. Самые значительные среди них — близ пос. Берелех и Оротук — занимают площадь порядка десятков гектаров. Важнейшая особенность реликтовых степей — максимальная для Северо-Востока теплообеспеченность: суммы среднесуточных температур выше 0 °С в первом сантиметре почвы превышают 2500 °С. Максимальные температуры в июле на этой глубине больше 50 °С или близки к 60 °С; влажность верхнего горизонта почвы при этом падает до 6%, т.е. до границы точности метода. Подобные гидротермические условия соответствуют таковым горных степей юга Сибири (Берман, Алфимов, 1992). Биологическое разнообразие реликтовых степей бассейна Колымы значительно обеднено по сравнению с бассейном Индигирки (Юрцев, 1964, 1981; Берман, 1974). Однако здесь встречаются такие характерные степные и горно-степные виды, как полынь холодная (*Artemisia frigida*), овсец Крылова (*Helictotrichon krylovii*); из беспозвоночных животных — полужесткокрылые *Anteminiia eurynota tamanini*, *Phimodera laevilinia*, *Ph. kiborti*, *Aelia frigida*, *Irochrotus sibiricus*, *Stictopleurus sericeus*, *Excentricoris pictipes*, жулицицы *Harpalus pusillus*, *H. salinus*,



*H. brevicornis*, *Amara infuscata*, *Curtanotus fodina*, долгоносики *Coniocleonus ferrugineus* и др. Несмотря на пристальный интерес исследователей разного профиля к реликтовым степям Северо-Востока, до сего времени не вполне ясны причины, обуславливающие их ограниченное распространение и приуроченность главным образом к широким долинам.

Бровки, хотя и занимающие всегда ничтожные площади, тянутся с перерывами на многие сотни километров по долинам крупных рек, сохраняя ксерофитные комплексы от верховьев до низовий, лежащих уже в тундровой зоне. Осколки подобных реликтовых сообществ мы наблюдали в низовьях Колымы (урочище Сухая Дресва), в истоках левых притоков Анадыря (рр. Осиновая, Юрумкувеем), на р. Амгуэме. К примеру, население беспозвоночных животных на бровках с ксероморфными осоковниками (*Carex argunensis*, *C. dariuscula*, *C. obtusata*) содержит ряд упомянутых степных и горно-степных видов (клопы *I. sibiricus*, *S. sericeus*, жужелица *H. pusillus* и др.), которые также имеют статус реликтовых. Именно бровки с ксероморфными группировками, по-видимому, следует рассматривать как очень устойчивые во времени резерваты и миграционные каналы теплолюбивой биоты.

## Экосистемы горных тундр

В бассейне Верхней Колымы наиболее представительны горные тундры на батолитах (обычно гранитоидах), поскольку эти поднятия имеют наибольшие высоты и нередко обширные поверхности выравнивания ледникового происхождения. В климатическом отношении пояс горных тундр менее континентален, чем пояс редколесий: и летний, и зимний диапазоны наблюдаемых здесь температур сужены, причем летом за счет высоких температур, зимой — низких. Образно говоря, горные тундры по термике как бы вложены в термический диапазон пояса редколесий, но значительно отличаются от него по ветровому режиму и увлажнению. Они представляют собой климатический аналог зональных тундр Чукотки.

Растительность горных тундр достаточно разнообразна. В.Б. Докучаевой (1980) лишь на одном горном массиве выделено 36 различных ассоциаций, однако большая часть площади тундр представлена лишайниково-кустарничковыми (кустарничково-лишайниковыми) ассоциациями, не занимающими лишь крайние по термике и дренажу местоположения. Они поднимаются сюда из верхней части пояса лиственничных редколесий, затем создают своеобразные тундры с кедровым стлаником. Из-за сильных ветров стланик здесь всегда разрежен, и кусты его располагаются только в ветровой тени уступов, крупных глыб, где зимой формируются снежные надувы. Выше, с исчезновением кустов кедрового стланика, сообщества сохраняют облик, свойственный пространству между кустами, практически не меняясь. В их покрове доминируют в разных соотношениях лишайники *Alectoria ochroleuca*, *A. nitidula*, *Cornicularia divergens*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. laevigata*, *Dryas punctata*, *Phyllococe*

*coerulea*, на нижних уровнях горных тундр — *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, на щебнистых участках — *Cassiope tetragona* и *C. ericoides*; по западинам, непременно заносимым зимой снегом, поднимаются багульник (*Ledum decumbens*) и рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*).

Фауна беспозвоночных животных горных тундр зоогеографически разнородна. Из 105 видов разных таксономических групп (Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Collembola), собранных в горных тундрах хр. Большой Анначаг, 62% представлены широко распространенными бореальными видами, остальные 38% поделены между зонально-тундровыми, равнинно- и горно-степными, а также немногими условно эндемичными видами (Берман и др., 1984). Так, из 20 видов жувелиц, найденных в горных тундрах, 14 — лесные и только 5 в разной степени связаны с лесотундрой и тундрой (при этом 4 из 5 обитают в поясе редколесий). Среди 16 видов долгоносиков (Curculionidae) из горных тундр только 2 вида (*Lepyurus nordenskioldii* и *Phytonomus ornatus*) проникают в зональные тундры. Из 12 видов шмелей только 3 — зонально-тундровые (*Bombus arcticus*, *B. hyperboreus*, *B. lapponicus*), остальные — широко распространенные лесные. Аналогичные соотношения выявлены и в других группах. Несмотря на малое число зонально-тундровых и горно-степных видов, именно они в совокупности определяют специфику фауны горных тундр. Из зонально-тундровых можно назвать жувелиц *Carabus transcucollis polaris* и *Pterostichus agonus*, уже упомянутых шмелей (*B. arcticus*, *B. hyperboreus*); из степных и горно-степных — полужесткокрылых *A. e. tamanini*, *Ph. laevelinia*, *Ph. kiborti*; из широко распространенных ксерофилов — ногохвостку *Xenylla scillei*, клопа — *Emblethis brachynotus* и других.

Самые теплые и умеренно увлажненные участки южных склонов обычно заняты тундровыми луговинами с красочным разнотравьем (горечавки, анемоны, клейтонии и др.) и с относительно богатыми сообществами беспозвоночных животных. Здесь, как и в зональных тундрах (Чернов, 1985), важное место в сообществах беспозвоночных животных занимают дождевые черви *E. nordenskioldi* (до 10 особей на 1 м<sup>2</sup>), отсутствующие во всех прочих экосистемах горных тундр. Именно по южным склонам в горные тундры поднимаются муравьи *Leptothorax acervorum* и *Formica gagatoides*, а также *Tetrix fuliginosa* (Orthoptera), дополняющий бедное по числу видов (4), но нередко очень обильное количественно (1–2 особи на 1 м<sup>2</sup>) население прямокрылых. Если основные варианты горных тундр на субгоризонтальных поверхностях по численности и биомассе беспозвоночных животных могут быть приравнены к наиболее бедным экосистемам редколесий, то луговины южных склонов по численности сравнимы со средними, а по биомассе — близки к наиболее богатым (благодаря, в первую очередь, дождевым червям и личинкам типулид).

На другом полюсе теплообеспеченности — на вогнутых участках северных склонов — поселяются зеленые мхи, а впоследствии сфагнумы, что, однако, не сказывается на мощности сезонно-талого слоя, превышающего 100–120 см. Очень бедно здесь и население беспозвоночных животных, представленное

почти исключительно обитающими на поверхности формами. Относительно слабая насыщенность кустарничково-лишайниковых сообществ травами, по-видимому, связана с угнетением последних лишайниками, а не с недостатком тепла или неблагоприятными свойствами почв. К примеру, на выпуклых элементах мезо- и даже микрорельефа (увалы, бровки, микроповышения, связанные с погребенными в грунтах крупными глыбами породы), с которых зимой сносятся лишайники, формируются разного рода травянистые группировки: на относительно хорошо увлажняемых участках развиваются луговинки, подобные описанным выше, а на иссушаемых — осоковники с ксероморфными осочками и зубровкой.

В горных тундрах встречаются как проточные болота, нередко значительной площади, на пологих участках склонов, так и небольшие участки с застойным увлажнением на седловинах. В растительном покрове первых обычно доминируют крупные осоки и пушицы, почвы протаивают на глубину до 1 м, несмотря на полуметровый слой торфа. Бессточные болотца со сфагновым покровом обычно имеют крайне малую глубину оттайки (35–50 см). Замечательно, что население беспозвоночных животных горно-тундрового проточного болота по видовому разнообразию некоторых групп, например жужелиц (15 видов) и клопов (7 видов), не уступает таковому щебнистых кустарничковых тундр (16 и 10 видов соответственно).

Таким образом, экосистемы горных тундр вполне специфичны. Их отличия от экосистем редколесий в значительной мере объясняются характером убывания теплообеспеченности с высотой, отмечаемого лишь в воздухе, на поверхности почв и в сухомерзлотных почвах. Градиент сумм среднесуточных температур составляет около 100...130 °C / 100 м. В грунтах же с льдистой мерзлотой, где при прочих равных условиях глубина протаивания возрастает от редколесий к горным тундрам, отмечается инверсия теплообеспеченности, градиент которой достигает 20–30 °C / 100 м. В результате диапазон теплообеспеченности в теплый сезон уменьшается с высотой в 3–5 раз, причем как наиболее теплые, так и наиболее холодные экосистемы характерны для нижнего пояса.

\*\*\*

Описанная выше общая схема пространственной дифференциации экосистем может быть экстраполирована на значительные территории горно-таежной части континентального Северо-Востока. С севера на юг подобные ландшафты занимают около 8° широты, различия же между северной и южной границами этой «зоны» составляют по среднегодовым температурам менее 3 °C, а по годовой сумме осадков — 100–200 мм. Важное исключение могут составлять поймы на севере, еще в пределах лесной зоны. Здесь характер и размещение экосистем может быть несколько иным, нежели описанные выше, поскольку мерзлота, имеющая большую мощность и более низкую температуру, сохраняется даже на низкой пойме. Также ярче проявляются мерзлотные процессы, отражающиеся в растительности и фауне, и за пределами поймы.

## Глава 2

# ОЧЕРКИ БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТИ И ОСОБЕННОСТЕЙ УСТРОЙСТВА ГНЕЗД МУРАВЬЕВ

На громадном пространстве северо-востока Азии (к востоку от Верхоянского хребта) в общей сложности в настоящее время известно 18 видов муравьев. Поскольку в зоне тундр муравьи, строго говоря, не обитают (см. ниже), приведенное число видов относится к лесной зоне Северо-Востока. Однако и в ее пределах фауна муравьев распределена неравномерно.

От Охотоморья к бассейну Колымы и далее к бассейну Индигирки видовой состав беднеет. На Колымском нагорье не встречены *Formica lugubris*, *F. aquilonia* и *F. fusca*, тогда как на Охотоморском побережье первые два вида обычны, местами даже многочисленны. Бассейн верховий Индигирки по фауне муравьев еще беднее Колымского нагорья (Жигульская, 1976; Жигульская, Берман, 1975). Здесь пока не найдены *F. exsecta*, *F. sanguinea*, *F. lemani*, *F. lugubris*, *F. aquilonia* и *F. fusca*; невелика вероятность обнаружения и большинства мирмик, известных теперь из соседних регионов. Появляется же в этом бассейне единственный вид — *Leptothorax muscorum*, связанный исключительно со степными группировками, отсутствующий и в бассейне Колымы и в Магаданской части Охотоморья (Берман и др., 1982; Берман, 2001), но появляющийся на побережье в районе Охотска (Купянская, 1990). В то же время фауна муравьев Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976) содержит не менее 24 видов, т.е. богаче фауны бассейна Колымы на 10, а бассейна Индигирки — на 14 видов. Формик в Центральной Якутии 14 против 9 в Магаданской области (табл. 2).

Таким образом, в верховьях Колымы, основном районе наших работ, к настоящему времени известно 14 видов, 9 из них массовые: *Leptothorax acervorum*, *Myrmica kamtschatica*, *M. bicolor*, *M. angulinodis*, *Camponotus herculeanus*, *F. exsecta*, *F. gagatoides*, *F. candida* и *F. lemani*. Их численность столь велика, что они в разных сочетаниях образуют основу населения членистоногих животных (мезофауна) в большинстве сообществ региона.

Учитывая значительные отличия физико-географических условий верховий Колымы и двух ближайших регионов, где изучались муравьи — Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976) и тем более Приморья (Длусский, 1967; Купянская, 1990), мы сочли целесообразным привести краткие очерки по географическому распространению, биотопическому распределению и устройству гнезд муравьев. В число подробно рассматриваемых видов также включен *L. muscorum* в связи с его выдающейся холодоустойчивостью и обитанием по соседству — на полюсе холода Северного полушария.

Таблица 2. Муравьи северо-востока Азии и Центральной Якутии

Table 2. The ants of north-eastern Asia and of Central Yakutia

Вид	Охотоморье	Бассейн Колымы	Бассейн Индиگیрки	Центральная Якутия
<i>Myrmica kamtschatica</i>	+	+	?	—
<i>M. bicolor</i>	+	+	?	—
<i>M. transsibirica</i>	+	+	—	—
<i>M. sulcinodis</i>	+	+	—	+
<i>M. angulinodis</i>	+	+	—	+
<i>M. arnoldii</i>	—	—	—	+
<i>Leptothorax acervorum</i>	+	+	+	+
<i>L. muscorum</i>	—	—	+	+
<i>Leptothorax</i> sp.	—	—	—	+
<i>Formicoxenus nitidulus</i>	—	—	—	+
<i>Camponotus herculeanus</i>	+	+	+	+
<i>C. saxatilis</i>	+	+	+	+
<i>Lasius niger</i>	—	—	—	+
<i>Formica candida</i>	+	+	+	+
<i>F. gagatoides</i>	+	+	+	+
<i>F. fusca</i>	+	?	?	+
<i>F. lemani</i>	+	+	—	+
<i>F. truncorum</i>	+	+	—	+
<i>F. sanguinea</i>	+	+	—	+
<i>F. exsecta</i>	+	+	—	+
<i>F. aquilonia</i>	+	—	—	+
<i>F. lugubris</i>	+	—	—	+
<i>F. pratensis</i>	—	—	—	+
<i>F. longiceps</i>	—	—	—	+
<i>F. pisarskii</i>	—	—	—	+
<i>F. cunicularia glauca</i>	—	—	—	+
<i>F. uralensis</i>	—	—	—	+
Всего	17	14 (15)	6 (9)	24

Знаки «+» и «-» — присутствие, отсутствие; ? — обнаружение вида весьма вероятно; в скобках — с учетом подобных видов.

### *Myrmica kamtschatica* Kupianskaya, 1986

К.В. Арнольди, просматривая наши сборы муравьев с Севера-Востока, обратил внимание на ранее не известный ему вид группы *lobicornis*, счел его новым и условно назвал *Myrmica* sp.1 (gr. *lobicornis*). Под этим названием вид, оставшийся долго не описанным, фигурировал во всех наших ранних публикациях (Берман и др., 1980, 1984; Жигульская, 1979; Кипятков и др., 1984; и др.). Позднее был описан З.А. Жигульской (1991) как *Myrmica aborigenica* (Жигульская и др., 1992; Берман, Жигульская, 1996а; Лейрих, Жигульская, 1999; Берман, 2001). А.Г. Радченко (1994а) на основании анализа материалов А.Н. Купянской с Камчатки и севера Хабаровского края, а также наших из Магаданской области,

Северо-Восточной Якутии, включая среднее течение Колымы (окрестности пос. Зырянка), свел *M. aborigenica* в младшие синонимы *M. kamtschatica*. По мнению А.Г. Радченко, этот вид по ряду признаков сходен с *M. lobicornis*, но стоит ближе к сибирским видам (*M. transsibirica*, *M. angulinodis*); предположение же А.Н. Купянской (1986а) о близости обсуждаемого вида или даже идентичности с *M. saposhnikovi* он рассматривает как явно ошибочное. К сожалению, А.Г. Радченко не имел наших материалов из верховий Колымы, по которым был описан *M. aborigenica*.

Ареал *M. kamtschatica* не совсем ясен. Эта мирмика известна с Камчатки, Курильских островов, севера Сахалина, севера Хабаровского края, в Приморье не отмечена (Купянская, 1986а, б, 1990). В бассейне Верхней Индигирки (наши данные), в Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976) и в Японии (Sonobe, 1977) не найдена. В бассейне Колымы обнаружена только в трех точках — в истоках р. Бохапча (правый приток Колымы в верхнем течении), в бассейне р. Сибит-Тыэллах и в окрестностях пос. Зырянка.

На Камчатке, по А.Н. Купянской (1986б), *M. kamtschatica* предпочитает влажные места, гнезда сооружает в земле, под камнями, в кочках, перегнившей древесине. На Верхней Колыме обитает на шлейфовых участках в моховых и кустарничково-моховых редколесьях до высоты примерно 800 м н.у.м. (Берман и др., 1980). Микрорельеф кочкарно-бугристый, формируемый разного размера и формы разрастаниями мхов — от высоких кочек до обширных (1.5–2 м в диаметре) «подушек». Максимальная численность гнезд не превышает 23 на 100 м<sup>2</sup>, обычно же составляет 5–15.

*M. kamtschatica* устраивает гнезда с разветвленной системой поверхностных ходов («лабиринт») в моховых «подушках» (рис. 4). От поверхностного лабиринта в глубину уходит обычно несколько крупных ходов (диаметр до 1.5 см), которые на 15–25 см объединяются и, расширяясь, образуют 3–4 крупные зимовочные камеры, каждая объемом до 25 см<sup>3</sup>. Глубже их никогда нет, что, вероятно, связано с низкими температурами и значительной насыщенностью

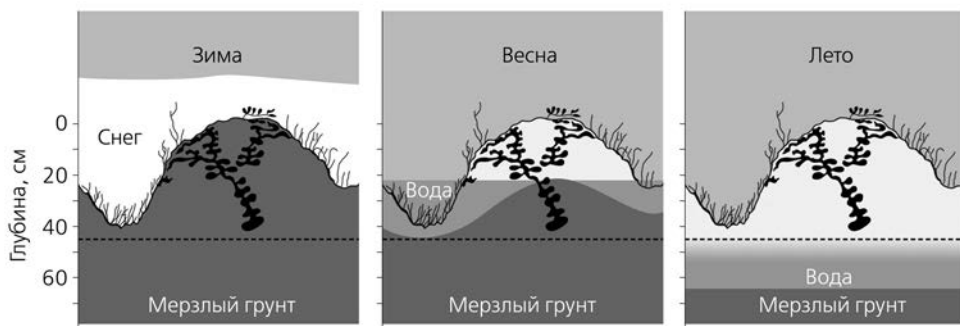


Рис. 4. Разрез гнезда *M. kamtschatica* в сфагновой кочке в разные сезоны.

Fig. 4. Nest section of *M. kamtschatica* in sphagnum hummock in different seasons.

водой отмерших мхов. Эти камеры, соединенные широкими и короткими ходами, могут выглядеть как одна обширная ячеистая. Летом в холодную погоду муравьи собирают в зимовочные камеры расплод.

В местах обитания *M. kamtschatica* зеркало мерзлоты даже в период максимального оттаивания (в конце сентября) не опускается глубже 40–60 см. Для существования в таких условиях устройство гнезд и детали их расположения на моховых подушках имеют большое значение. Весной талые воды, которых обычно немного, стекают между кочками по еще не оттаявшей наклонной поверхности шлейфа, центральные же части кочек остаются сухими. Такая ситуация наблюдается в течение примерно декады, и муравьи успевают покинуть глубокие камеры до того, как их может залить вызванными дождями грунтовыми водами.

Небольшие семьи занимают одну-две камеры, крупные — три-пять. Зимуют, помимо рабочих, самки и личинки только третьего возраста. Во время зимних раскопок все население гнезда обнаруживалось только в нижних камерах. Рабочие не образуют клубка, как, например, у *L. acervorum*; они равномерно и неплотно (в позе движения) вместе с личинками располагаются на дне камеры в два яруса: нижний — личинки, верхний — рабочие. Здесь же находится и самка.

В каждом из 20 раскопанных зимой гнезд найдены по одной самке, обычно от 200 до 600 рабочих, 150–400 крупных и 100–150 мелких личинок. Семьи этого вида строго моногинны. Лишь однажды в молодой семье в первый год зимовки было две самки при 6 личинках без рабочих. Однако в период брачного лёта (август) в гнездах нередко можно найти несколько бескрылых самок. В самом крупном гнезде были 784 рабочих, 411 личинок, 1 самка; в самом мелком — 2 рабочих, 2 личинки и 1 самка. Обычно же размеры семей и соотношение расплода и взрослых особей были близки к данным по четырем гнездам, приведенным на рис. 5.

Длина тела зимующих личинок варьирует от 0.6 до 2.3 мм. В этих пределах размерный состав их может быть различным в разных гнездах: в одних гнездах (рис. 5 А, Б) больше крупных личинок, в других (рис. 5 В, Г) — мелких. Личинки зимой имеют сморщенное, уплощенное в дорсо-вентральном направлении тело и отчетливо выпуклые латеральные участки сегментов — «бортики», появление которых рассматривается как следствие зимней дегидратации тканей организма личинок (Brian, 1955).

Различие зимующих личинок по размеру связано с особенностями жизненного цикла этого вида. Мечение личинок летом витальным красителем нейтральным красным, задаваемым с кормом, позволило установить, что все перезимовавшие личинки окукливаются за лето только в очень теплые годы. В нормальный год меньшие из них за лето вырастают до крупных размеров и опять зимуют. Появляющиеся из откладываемых весной и летом яиц личинки не окукливаются, а развиваются лишь до третьего возраста, впадают в диапаузу и уходят в первую зимовку. Таким образом, все личинки обязательно зимуют

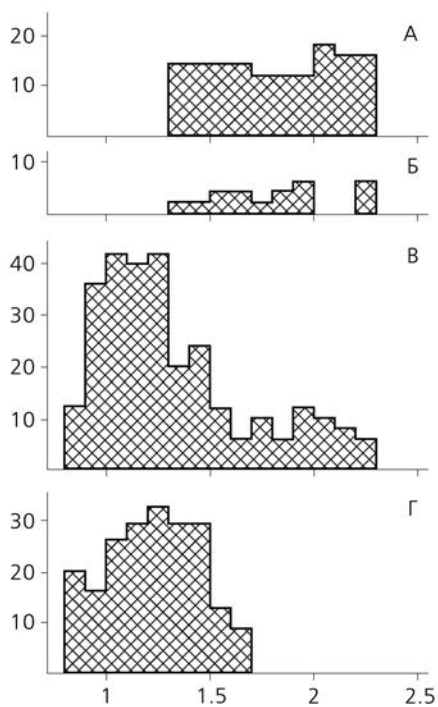


Рис. 5. Распределение зимующих личинок *M. kamtschatica* по размерам в четырех гнездах, раскопанных зимой 1985 г.: А — № 8513,  $n = 139$  (356); Б — № 8515,  $n = 23$  (148); В — № 8512,  $n = 302$  (742); Г — № 8506,  $n = 220$  (520).

$n$  — суммарное количество личинок, отображенных на графике, в скобках — количество рабочих особей, зимующих в этих же гнездах. По оси ординат — количество особей, по оси абсцисс — длина тела личинок, мм.

Fig. 5. Distribution of the hibernating larvae of *M. kamtschatica* according to size in 4 nests, excavated in winter 1985: А — № 8513,  $n = 139$  (356); Б — № 8515,  $n = 23$  (148); В — № 8512,  $n = 302$  (742); Г — № 8506,  $n = 220$  (520).

$n$  — total number of larvae indicated on diagram, in brackets — number of workers hibernating in the same nests. Y-coordinate — number of individuals, X-coordinate — length of larval body, mm.

один раз, а часть (возможно, большая) — два раза (Жигульская и др., 1992). Лабораторные эксперименты показали, что при любых из тестируемых режимов (17, 20, 25 °С при коротком и длинном дне) диапауза запускается эндогенно. Так формируется разноразмерный состав зимующих личинок.

### *Myrmica bicolor* Kupianskaya, 1986

Этот вид неформально выделен К.В. Арнольди, просматривавшим сборы муравьев с Северо-Востока и отнесшим его к группе *brevinodis*. В наших публикациях по фауне, биотопическому распределению и холодоустойчивости (Берман, Жигульская, 1996а; Берман и др., 1981; Жигульская, Берман, 1975; Лейрих, 1989) назывался *Myrmica* sp. 2. Описан А.Н. Купянской (1986б) из двух географических точек на Камчатке (Эссо, Пушино) и сборам З.А. Жигульской из верховий Колымы. «...Своеобразный вид, хорошо отличающийся от палеарктических представителей группы *lobicornis*; ближе стоит к североамериканским видам, в частности к *M. brevispinosa* Wheeler...» (Радченко, 1994а. С. 86).

На Камчатке *M. bicolor* предпочитает освещенные, прогреваемые участки (безлесные склоны, обочины дорог, поляны, вырубки); гнезда в почве (Купянская, 1986б, 1990). Мы ее нашли в верховьях р. Армань (бассейн Охотского моря) и в верховьях Колымы: в нижнем течении р. Аян-Юрях близ одноименно-



го поселка (у единственного здесь моста на шоссе), в нижнем течении правых притоков Колымы — реки Детрин, Большой и Малый Сибирдик, в верховьях правого притока Колымы — р. Бохапча. В Магаданском регионе, в отличие от Камчатки, *M. bicolor* встречается только по поймам рек в тех же местообитаниях, что и *F. candida* (см. ниже), — на песчано-галечниковых участках. Часто гнезда этих видов находятся в непосредственной близости друг от друга, на расстоянии 1–2 м. Они очень похожи и по характеру выходов на поверхность, и по устройству. Точнее, гнезда *M. bicolor* в главных чертах аналогичны односекционным гнездам *F. candida*. Отличия сводятся к следующему. У мирмики диаметр ходов и размер камер в 2–3 раза меньше, но число камер, как боковых, отходящих ярусами от вертикальных ходов (5–8 шт.), так и зимовочных (4–5), расположенных у обоих видов на глубине 20–40 см, больше, чем у *F. candida* (рис. 6 А). Кроме того, у мирмики иногда встречаются зимовочные камеры в виде грозди. Чаще же у обоих видов камеры расположены ступенчато и представляют собой четкообразные расширения центрального хода. Прогревоочные камеры обычно расположены под галькой, но предпочтение отдается плоским камням, причем под ориентированными на юг камер больше и они обширнее (рис. 6 Б), чем под лежащими горизонтально (рис. 6 В).

В раскопанных зимой нескольких гнездах все муравьи были рассредоточены в 3–5 камерах на глубине 20–40 см. Для примера: в одном из гнезд средней величины обнаружены 428 рабочих, 470 личинок (массой 0.1–1.5 мг) и одна самка. В самой верхней из зимовочных камер на глубине 20 см было 8 рабочих, в следующих двух на глубине 25 и 30 см — 70 и 77; в камере, расположенной еще на 3 см

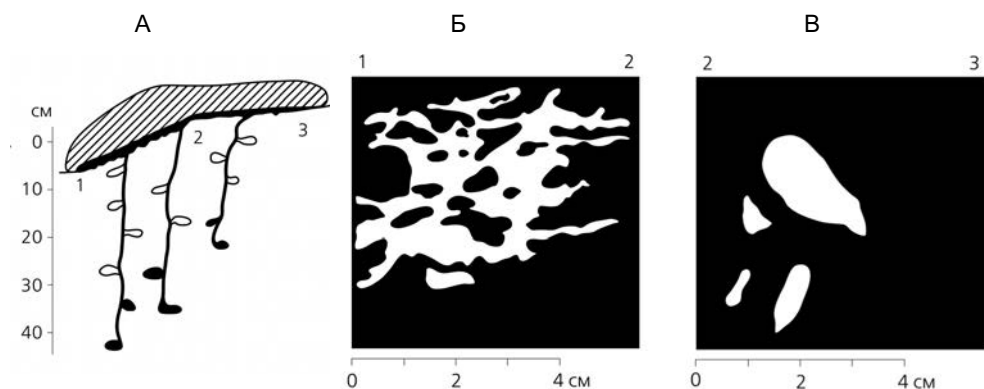


Рис. 6. Устройство гнезда *M. bicolor*, расположенного на песчаной косе р. Детрин под камнем. А — разрез гнезда. Б, В — проекции прогревоочных камер под частью камня: «1–2» — экспонированной на юг; «2–3» — лежащей горизонтально.

Fig. 6. *M. bicolor* nest, located under a stone on the low sand spit of the r. Detrin. А — nest profile; sections 1–2 and 2–3 are indicated. Б — projection of the warming chambers under the stone, exposed to the South. В — projection of the warming chambers under the stone on the horizontal.

глубже, оказалось 208 рабочих и 45 личинок. В наиболее крупных из раскопанных гнезд было до 1500 рабочих, 1000 личинок и не более трех самок.

Свободное пространство камер и ходы, как у предыдущего вида и всех последующих, почти всегда заняты крупными кристаллами льда, возможно, предотвращающего высыхание насекомых. Весной тающий лед, по-видимому, создает необходимую для выхода насекомых из зимнего оцепенения влажность. Основанием для такого предположения служит то обстоятельство, что в лабораторных условиях успешное пробуждение зимующих муравьев оказалось возможным лишь при высокой влажности.

### ***Myrmica sulcinodis* Nylander, 1846**

Транспалеарктический вид. Распространен в горах Скандинавии, Крыма, Кавказа, Урала (Арнольди, 1968) и Южной Сибири: Западные Саяны (Жигульская, 1969), Алтай (Омельченко, 2004; Чеснокова, Омельченко, 2005; Чеснокова, 2006); широко распространен в Якутии, Красноярском крае, Приангарье (Дмитриенко, Петренко, 1967), Прибайкалье, Бурятии (Плешанов, 1966), Хабаровском крае, Амурской области, на Сахалине (Купянская 1990). В Прибайкалье и Бурятии многочислен в лиственничных лесах всех типов, редок только на болотах с угнетенными лиственницами. В горах найден на высоте 1000 м н.у.м. Гнезда в почве, прогревочные камеры — под камнями, опадом и т.д.; поселяется как в старых пнях, так и под корой только что срубленных лиственниц (Плешанов, 1966). В Центральной Якутии — обычный вид вырубков, лиственничных и сосновых лесов. Гнезда в земле, выброс в виде холмика высотой до 10 см и не более 20 см в диаметре. Гнезда встречаются и под камнями, в разрушенных пнях, в валежинах. В бассейне Подкаменной Тунгуски обычны гнезда в моховых кочках (Дмитриенко, Петренко, 1976).

Муравьи этого вида с Дальнего Востока описаны А.Н. Купянской (1990) как *M. sulcinodis eximia* Курiansкаya. Они отличаются от европейских по ряду признаков, в том числе и более темной окраской; встречаются в верхнем поясе лиственничных и хвойно-широколиственных лесов, на горных лугах и каменистых склонах. В густой траве гнезда с земляными холмиками, на открытых местах — уплощенные.

В Магаданской области очень редок (Жигульская, Берман, 1975; Берман, Жигульская, 1996а). Найдено всего несколько гнезд: у устья р. Коркодон (правый приток Колымы) и в окрестностях Магадана. На Коркодоне в полностью раскопанном гнезде, расположенном на моховом болоте, было 3000 особей; ходы шли до уровня воды (примерно 30 см).

### ***Myrmica angulinodis* Ruzsky, 1905**

Этот вид, остававшийся долго не определенным, в наших публикациях (Берман, Жигульская, 1996а; Берман, 2001) назывался *Myrmica* sp. 3.

Ареал *M. angulinodis* — Сибирь от Урала до Тихого океана, северная Монголия, Тува, Бурятия, Забайкалье, Прибайкалье, Приангарье, Якутия, Приморье, Приамурье (Дмитриенко, Петренко, 1976; Берман, Жигульская, 1991, 1996а; Купянская, 1990; Pisarski, 1969; Плешанов, 1966; Радченко, 1994б). А.Г. Радченко (1994а) считает эту мирмику типичным представителем тайги. В центральной и южной части ближайшего к нам региона — Якутии, обычен в сухих лиственнично-сосновых и сосновых лесах; вместе с *L. acervorum* в числе первых заселяет вырубki (Дмитриенко, Петренко, 1976). В Прибайкалье и Бурятии всюду очень многочислен, особенно в лиственничных лесах любой степени увлажнения, но редок на болотах с угнетенными лиственницами (Плешанов, 1966). В горах найден на высотах до 1000 м н.у.м. В Центральном Алтае (Омельченко, 2004) редок в сосновых лесах на террасах (1–2 гнезда на 100 м<sup>2</sup>) и обилен в березовых лесах на склонах гор (до 10 гнезд на 100 м<sup>2</sup>).

Найден в окрестностях Магадана и в верховьях Колымы (у устья р. Сибит-Тыэлла), где с высокой численностью (до 5 гнезд на 100 м<sup>2</sup>) заселяет два типа мезоксерофитных местообитаний: склоновые парковые травяно-брусничные лиственничники с кедровым стлаником и травяно-мертвопокровные угнетенные низкорослые осинники. Такие леса в нашем районе приурочены исключительно к обращенным на юг коренным бортам долины Колымы и ее крупнейших притоков; они занимают небольшие площади, что и определяет относительную редкость вида. Гнезда обсуждаемой мирмики, так же, как и гнезда поселяющейся здесь же *F. lemni* (см. ниже), никогда не бывают расположены ни в подкрановом пространстве кустов, ни даже в отбрасываемой ими тени, не говоря уже о сплошных зарослях.

В окрестностях Магадана *M. angulinodis* встречается, как и на Колыме, на редицах в склоновых травяно-брусничных лиственничниках паркового типа, а также на южных прогреваемых склонах с кедровым стлаником.

Гнезда *M. angulinodis* устраивает главным образом в почве, редко под камнями; для них характерна масса прогревочных камер в поверхностном (до 3 см) горизонте и с 1–2 глубинными (до 40 см) ходами, которые заканчиваются 2–3 крупными зимовочными камерами. В самом крупном гнезде из 15 распланных находилось 1700 рабочих, 800 личинок и 30 самок.

### ***Myrmica transsibirica* Radtschenko, 1993**

По мнению А.Г. Радченко (Radchenko, 1994), вид принадлежит к группе *lobicornis* и по ряду признаков сходен с *M. bicolor* и *M. kasczenkoi*. А.Н. Купянской (1986б, 1990) были определены как *M. forcipata* и *M. kasczenkoi*.

Ареал этого широко распространенного таежного вида охватывает Сибирь от Алтая до Тихого океана. Почти везде предпочитает хвойные леса, в горах доходит до 1200–2000 м н.у.м. (Radchenko, 1994). Мы нашли его в смешанных лесах окрестностей Новосибирска, на Юго-Восточном Алтае — в степной Курайской котловине (в лесной пойме р. Курай) и в опустыненной Чуйской котловине (на солончаковом болоте).

На северо-востоке Азии собран в мезоксерофитных лиственничниках бассейна Верхней Колымы (у упоминавшегося пос. Аян-Юрх и близ устья р. Коргодон, правого притока Колымы) и в лиственничниках урочища «Снежная долина» близ Магадана. В последнем пункте гнезда располагались на сухой бровке сфагнового болота, соседствующего с лиственничником.

### ***Leptothorax acervorum* Fabricius, 1793**

Этот вид распространен в лесной зоне, лесном и субальпийском поясах гор Палеарктики (Рузский, 1905); проникает за Полярный круг в подзону кустарниковых тундр (Дмитриенко, Петренко, 1965; Чернов, 1966, 1975). На Северо-Востоке обычен или многочислен в горно-лесных районах Охотского макросклона, бассейнов Анадыря, Колымы, Индигирки, Яны (Жигульская, Берман, 1975; Берман, Мордкович, 1979).

Некоторый интерес для понимания экологии этого вида могут представлять крайние точки находок *L. acervorum* по границе с тундровой зоной. В низовьях Колымы мы находили его вплоть до урочища «Край леса» (правобережье примерно в 100 км ниже пос. Черский), т.е. еще в пределах предтундровых лиственничных редколесий; возможно, проникает на несколько десятков километров севернее. В.Г. Кривошеевым обнаружен в долине р. Чаун (бассейн Чаунской губы), на участке с крупными кустарниковыми ивами и ольхой, примерно в 10 км от побережья губы (личное сообщение). В бассейне Анадыря нами встречен повсеместно на всем протяжении проведенных маршрутов: от пос. Ламутское и Еропол до устья р. Крестовая (левый приток), по Майну от устья до впадения правого притока — р. Алган. В названных частях бассейна Анадыря *L. acervorum* не только связан с лиственничными редколесьями по долинам рек, но и проникает в господствующие здесь своеобразные кустарниковые — кедрово-стланиковые — тундры; гнезда в большинстве случаев устраивает в остатках древесины кедрового стланика. По р. Большая Осиновая проникает до истоков, т.е. много севернее границы распространения кедрового стланика, в горно-тундровые ландшафты. Однако он встречается здесь только по сухим бровкам либо моренных увалов, либо речных террас вместе с рядом ксерофильных и степных насекомых (Берман, Дорогой, 1993). В тополево-чозениевых пойменных уремах, известных в верхнем течении р. Большая Осиновая, *L. acervorum* мы не нашли, что, очевидно, связано с затоплением пойм в паводки.

На горно-лесной территории Северо-Востока встречается почти повсеместно. В среднегорье (900–1000 м) верховий Колымы избегает лишь крайние варианты сухих, переувлажненных и сильно затененных биотопов. Формальный подсчет показывает, что из 55 тщательно обследованных выделов, включая сухие южные склоны, осыпи, осоковые болота и другие, заведомо не приемлемые для *L. acervorum* местообитания, он встречен в 35, т.е. в 63% случаев.

Поскольку *L. acervorum* строит гнезда у самой поверхности почвы (см. ниже), для него важны условия в слое 3–5 см. Из-за иссушения поверхностных

горизонтов почвы *L. acervorum* практически отсутствует на степных участках, сухих злаковых лугах, щебнистых осыпях и в других подобных местообитаниях. Характерным примером переувлажненных местообитаний, где нет *L. acervorum*, могут служить осоковые, периодически заливаемые займища. Однако моховые болота различных типов этот муравей охотно заселяет (см. ниже). *L. acervorum* отсутствует на участках как с густым напочвенным растительным покровом (например, в ерниках), так и при значительной сомкнутости деревьев (лиственничники-«жердняки», зрелые березняки, ольшаники и т.д.). Но даже применительно к названным сообществам нельзя говорить о полном отсутствии этого вида. Для поселения *L. acervorum* достаточно незначительного смягчения условий — муравьи обнаруживаются на опушках степных участков или в валежинах на осыпях, на буграх среди осоковых болот, на небольших полянах среди ерников, зарослей кедрового стланика или лиственничных лесов. Более того, численность гнезд в таких местах может быть весьма значительной (1–2 гнезда на 1 м<sup>2</sup>). В целом доля территорий в среднегорье, где *L. acervorum* не поселяется, очень мала. В подавляющей части биотопов средняя численность его гнезд составляет от 5 до 20 на 100 м<sup>2</sup>, но в широко распространенных на Верхней Колыме сфагновых редкостойных лиственничниках днищ долин и шлейфов южных склонов достигает 40–50. На отдельных же участках подобных редин с выраженным волнистым рельефом, формируемым сфагновыми «подушками»-кочками, гнезда чрезвычайно многочисленны: в среднем не менее 1, максимально — до 3 на 1 м<sup>2</sup>.

На высоте 900–1100 м н.у.м. *L. acervorum* избегает северных склонов и плоских вершин хребтов; на западных и восточных плотность гнезд резко падает относительно таковой в низкогорье. По южным склонам поднимается до 1400 м.

Приведенное описание биотопического распределения *L. acervorum* позволяет рассматривать Верхнюю Колыму как территорию, близкую к оптимуму его ареала. Здесь вид имеет почти наивысшую из отмеченной в литературе и по нашим материалам численность и занимает очень широкий спектр местообитаний. Для сравнения: в обследованных З.А. Жигульской и Л.В. Омельченко (1977) лесах южной и средней тайги Западной Сибири и южной тайги Восточной Сибири этот вид встречается в немногих биотопах (в основном заболоченных и на вырубках), а численность гнезд нигде не превосходит 10 на 100 м<sup>2</sup>. Близкие данные приводятся для Северного, Среднего и Южного Урала (Гридина, 2003), Среднего Поволжья (Астафьев, 1971), Тувы (Жигульская, 1968), Прибайкалья (Плешанов, 1966), Приморья (Купянская, 1975а, б; 1990). В Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976) и северной тайге долины Оби (Омельченко, Жигульская, 1981) *L. acervorum* также широко распространен, но наибольшая численность и здесь не превосходит 12 гнезд на 100 м<sup>2</sup>. По данным В.З. Рубинштейна (личное сообщение), на Северном Урале средняя плотность гнезд обсуждаемого вида в 17 обследованных биотопах (от равнинной светлохвойной тайги до горных тундр) обычно находится в интервале 0.1–1.0 и лишь в отдельных случаях составляет 2.1, максимально — 5.25 гнезда на 100 м<sup>2</sup>

(последнее значение — для бруснично-лишайниково-зеленомошных сосняков); рекордная же численность гнезд зарегистрирована только на отдельных учетных площадках в светлохвойной тайге Припечорья (лишайниково-зеленомошные сосняки-брусничники), в пересчете составляющая 20–30 гнезд на 100 м<sup>2</sup>.

В нашем районе встречаются все известные по другим частям ареала варианты гнезд *L. acervorum*, кроме найденных А.А. Захаровым (личное сообщение) в кронах деревьев на Кольском полуострове. Гнезда *L. acervorum*, как известно, имеют примитивное строение и могут располагаться под укрытиями (плоские камни толщиной не более 2–3 см, остатки древесины, помет животных и т.д.), непосредственно в почве, в древесине (в корнях, комлях стоящих деревьев, в валежинах и т.д.), во мху, а также в других субстратах. Во всех случаях гнезда сохраняют единый предельно примитивный план строения (рис. 7 а): непосредственно под укрытием или без него располагаются многочисленные прогревочные камеры и ходы, густо пронизывающие поверхностный слой (1–3 см). От поверхностных лабиринтов на глубину 3–5 см обычно идет ход, заканчивающийся крупной камерой объемом около 2 см<sup>3</sup>, используемой и летом, и зимой. Однако детали устройства гнезда в различных условиях значительно варьируют, и их рассмотрение полезно для понимания частных, порою, казалось бы, незначительных, приспособлений, но в совокупности обеспечивающих очень широкую экологическую лабильность этого вида.

Гнезда в древесине лиственницы могут быть расположены в омертвевших частях комля, в выступающих над уровнем земли корнях, а также в валежинах и пнях. Они примечательны поверхностным расположением ходов, обычно не глубже 1–2 см. Ходы прокладываются вдоль поверхности древесины и используются как прогревочные камеры; вертикальный — «стволовый» — ход практически не выражен, зимовочная же камера оказывается лишь слегка заглублена в древесину (рис. 7 б). Несколько сложнее устроены гнезда в тонких ветках; в них располагаются прогревочные камеры, пронизывающие ветви по всему диаметру, тогда как зимовочные устраиваются в земле под валежиной (рис. 7 в).

Очень распространены гнезда под плоскими камнями, толщина которых обычно не превышает 2–3 см; такие камни быстро прогреваются и относительно долго удерживают тепло. Непосредственно под камнями располагаются прогревочные камеры, достигающие огромных для этого вида размеров — до 20 см<sup>3</sup>. На сухих склонах южной экспозиции вертикальный ход под прогревочной камерой обычно сильно расширен по всей длине; от него короткие ходы ведут в крупные боковые камеры, образующие второй ярус, в который перетаскивается расплод в жаркую погоду. В гнездах с большими семьями под прогревочной камерой могут находиться не один, а несколько вертикальных ходов, также со вторым ярусом прогревочных камер (рис. 7 г). Второй ярус может быть хорошо выражен в гнездах, в которых в качестве укрытия используются не камни, а кора, щепка, «коровьи лепешки», куски фанеры и т.д.; эти материалы быстро нагреваются, но менее теплоемки и хуже поддерживают температуру в гнезде.

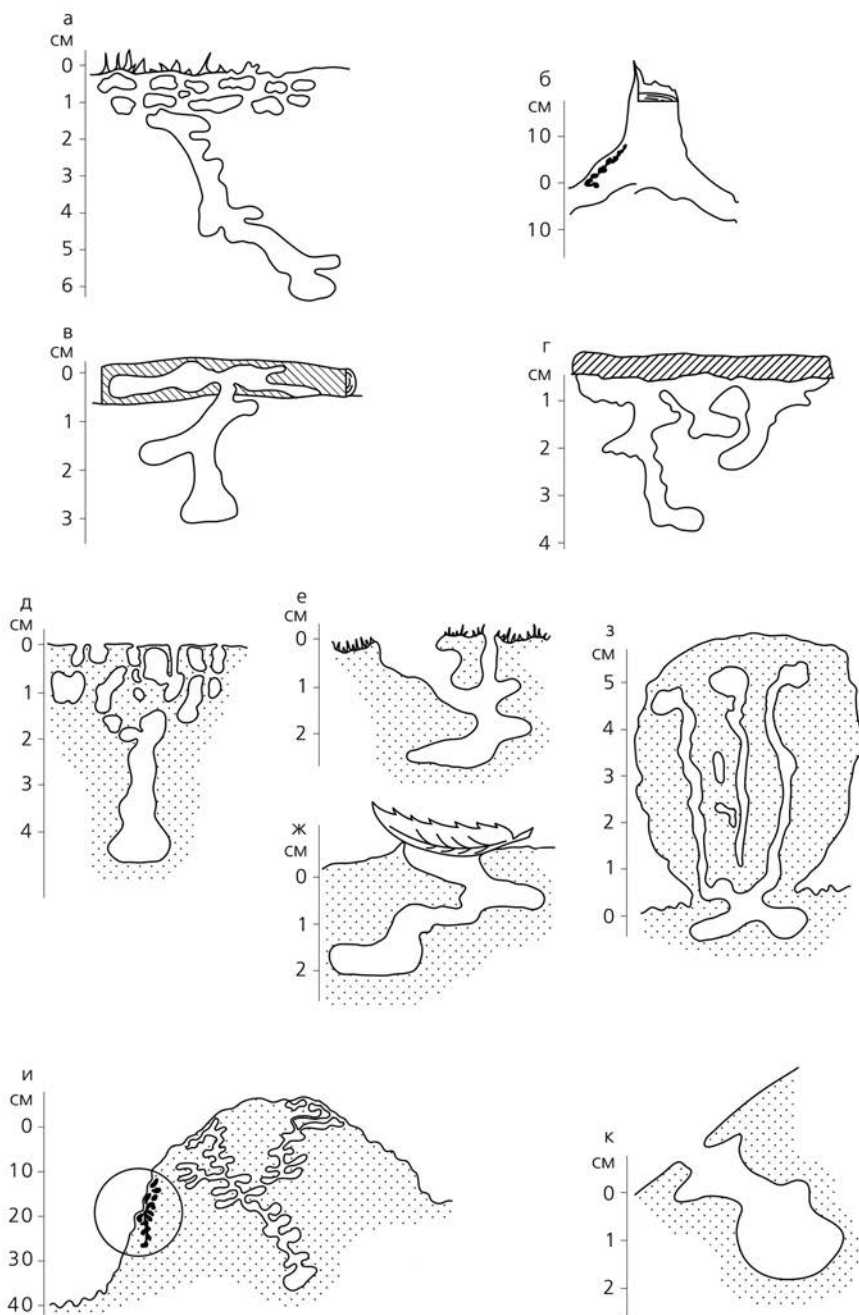


Рис. 7. Разрезы наиболее типичных гнезд *L. acervorum* на Верхней Колыме. Фон чистый — гнезда в земле, с точками — во мху. Пояснения в тексте.

Fig. 7. Sections of typical nests of *L. acervorum* in the Upper Kolyma area. For nests located in soil, background is clear; for nests located in moss dotted. Other explanations are in the text.

Гнезда во мху разнообразны, и их устройство зависит от местоположения, характера мха, почвы, возраста гнезд и т.д. Детали устройства гнезд во мху лучше видны при зимних раскопках из-за того, что все, даже мельчайшие ходы, как бы отпрепарированы заполняющими их кристаллами льда, тогда как летом они плохо различимы на фоне рыхлой фактуры сырого мха. Опишем наиболее интересные особенности гнезд во мху.

Почти всегда в моховых гнездах, в отличие от гнезд под укрытием, нет обширных прогревочных камер; однако сами ходы в слое 0–0.5 см образуют мельчайшее кружево между стебельками мха, нередко открывающееся непосредственно на дневную поверхность (рис. 7 д). Количество ходов здесь так велико, что расстояние между ходами оказывается меньше диаметра самих ходов. Ранней весной в первые солнечные дни муравьи прогревают своих личинок в этих ходах-кружевах, иногда вынося их на мох под прямые солнечные лучи. Часто гнезда представляют собой соединенные друг с другом 2–3 поверхностные камеры-чаши с одним ходом вглубь, заканчивающимся расширением (рис. 7 е).

Нередки случаи, когда уже зрелое гнездо во мху случайно накрывается упавшим листом ольхи или березы, что приводит к резкому ухудшению освещенности и обогрева. В подобных ситуациях муравьи не бросают гнездо, а используют пространство под листом в качестве прогревочной камеры (рис. 7 ж).

На сыром моховом покрове муравьи могут, если есть возможность, устраивать прогревочные камеры в любом материале, лежащем на поверхности: в кусочках древесины, веток, коры, высушенного помета и т.д. Нередки гнезда в плотных сферических разрастаниях мха *Dicranium elengatum* Lehmlich. (рис. 7 з), диаметром 5–8 см, соединенных с основной поверхностью «ножкой», через которую проходит ход в зимовочные камеры, расположенные, как всегда, вблизи поверхности почвы. Обычно внутренняя часть источена ходами, суммарный объем которых близок к четверти всего объема сферы. Такой шарик находится в относительно благоприятных условиях, поскольку «оторван» от мокрого и холодного субстрата. Не случайно из 1578 просмотренных сфер в 70% их оказались обитаемые гнезда *L. acervorum*, а остальные имели хорошо сохранившиеся ходы. Только на крутых северных склонах эти моховые разрастания не заняты муравьями.

Гнезда на южных крутых сторонах крупных сфагновых кочек (рис. 7 и) аналогичны вышеописанным (см. рис. 7 а) с той лишь разницей, что ход с зимовочной камерой на конце идет практически вдоль поверхности кочки. Таким образом, семья зимой находится не более чем в 2–3 см от поверхности.

Своеобразно строение гнезд в кочках с отмирающим сфагновым покровом, в котором нарушается капиллярность, в результате чего самый верхний слой мха оказывается очень сухим, а глубже (примерно с 3–5 см) он достаточно влажен. Гнезда на таких кочках имеют необычайно широкий (0.6–0.8 см) вход, сразу же переходящий в наклонный ствол с неглубокими боковыми камерами и непропорционально расширенной концевой частью (рис. 7 к).



Как мы отмечали, наибольшая плотность гнезд *L. acervorum* наблюдалась в кустарничково-сфагновых разреженных листовничниках пологих шлейфов с отчетливо выраженным нанорельефом. Детальное картирование гнезд, проведенное здесь на трансектах протяженностью 20 м при ширине 2 м, выявило ряд важных моментов в их расположении. *L. acervorum* способен выбирать среди в целом не приемлемых для его существования биотопов крошечные участки нанорельефа с благоприятными для гнезда летними микроклиматическими условиями, нередко вопреки ухудшающимся условиям зимовки. Это оказывается возможным, с одной стороны, благодаря значительной холодоустойчивости (позволяющей безразлично относиться к условиям зимовки), с другой — небольшим размерам самого гнезда, проекция ходов которого занимает всего лишь 0.1–0.5 дм<sup>2</sup>. Все обнаруженные гнезда, не только *L. acervorum*, но и *M. kamtschatica* и *F. gagatoides* (см. ниже), приурочены исключительно к положительным элементам нанорельефа — к отдельным кочкам, «подушкам» (рис. 8), стволам и крупным ветвям валежника, покрытым моховым ковром.

Подавляющая часть гнезд *L. acervorum*, расположенных на террасах и других субгоризонтальных участках и тем более на северных макросклонах, непременно ориентирована к югу за счет все той же локализации гнезда на вершинке или на южной стороне кочек: из 127 зарегистрированных на трансектах гнезд *L. acervorum* 68% располагались на вершинных частях, 25% — на южной стороне и только по 2–3% — на восточной и западной; на северной стороне кочек гнезда не встречены.

Наконец, еще одна особенность в размещении гнезд — явное предпочтение в пределах описанного пространства кочек к местам с плотной моховиной (без кустарничков и осок) и полусгнившим пенькам или другим остаткам древесины, погребенным мхом.

Преобладающий тип гнезд в конкретных биотопах зависит от многих факторов. В местообитаниях со сфагновым покровом муравьи устраивают гнезда только в умеренно влажных «подушках». На северных склонах — в кочках, приствольных повышениях почвы, в выступающих над поверхностью корнях, в коре комля, в пнях и т.д., но, как отмечалось, непременно на южно ориентированных их сторонах. В местообитаниях с минеральным субстратом на поверхности муравьи предпочитают селиться под плоскими камнями, а при их отсутствии — в остатках древесины. С увеличением высоты местности гнезда чаще обнаруживаются под камнями, а в горной тундре — только под камнями. В целом от долин к высокогорью, наряду с тенденцией к смене стаций (Бей-Биенко, 1966), наблюдается сокращение числа типов гнезд.

Приведенный обзор устройства гнезд показывает, что этот муравей в существенно различных экологических условиях, несмотря на примитивность конструкции гнезда, применяет обширный арсенал «строительных» приемов, в целом направленных на кондиционирование, в первую очередь термических условий, но при обязательном сохранении влажностных. На сухих участках с мелкоземом, особенно на южных склонах, прогрев очень силен, температуры поверхности

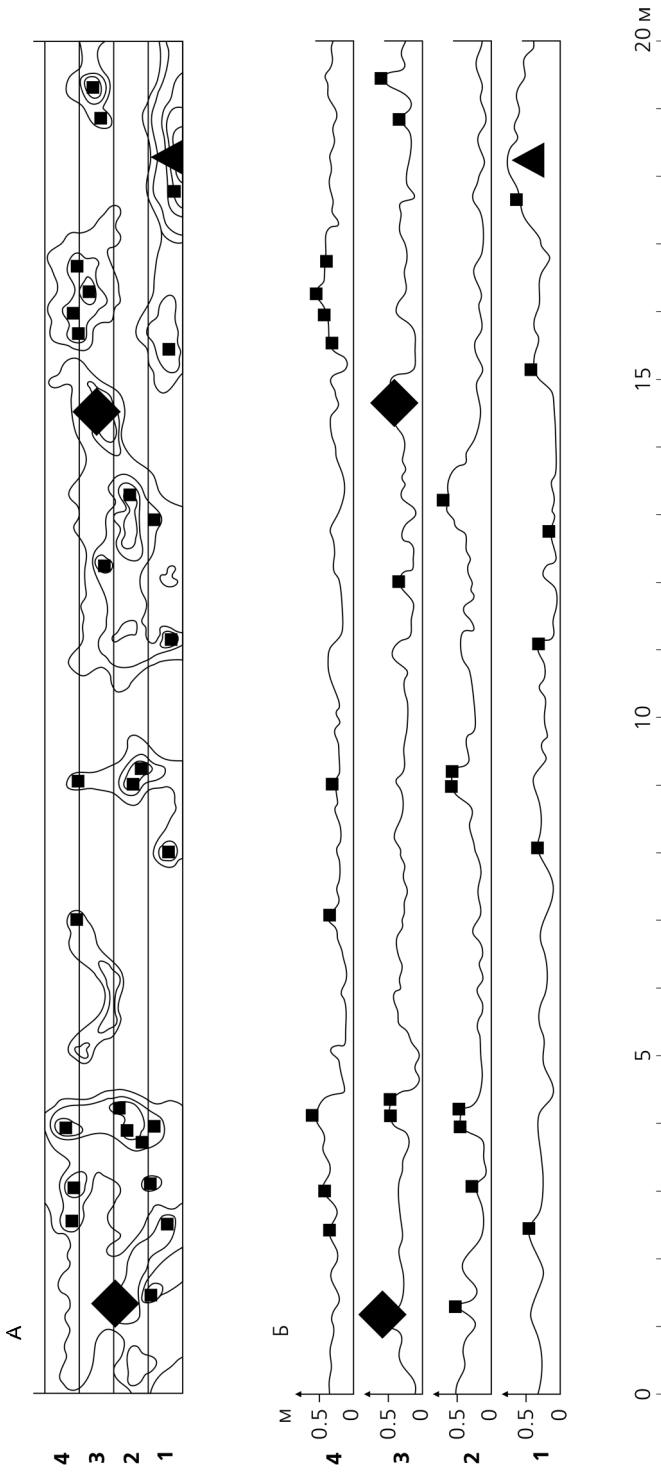


Рис. 8. Распределение гнезд муравьев по микрорельефу в сфагновом лиственничнике.

А — план трансекты длиной 20 м, шириной 2 м, сечение горизонталей через 10 см; Б — профили последовательных вертикальных срезов (1, 2, 3, 4) трансекты через 50 см. Гнезда: *L. aservorum* — квадраты; *M. kamtschatica* — ромбы; *F. gagatoides* — треугольники.

Fig. 8. Distribution of nests along the microrelief elements in sphagnum larch forest.

А — plan of the transect, 20 meters long; Б — profiles of the transect's cuts (1, 2, 3, 4) every 50 cm. Shaded squares — nests of *L. aservorum*; diamonds — nests of *M. kamtschatica*; triangles — nests of *F. gagatoides*.

почвы могут достигать 55–60 °С, а на глубине 5–10 см — 25–30 °С (Берман и др., 1982). Иными словами, в слое почвы, где обитает *L. acervorum*, тепла хватает с избытком, но здесь обычно слишком сухо для него. Таким образом, благоприятные по термическим условиям местообитания не приемлемы по влажности, и *L. acervorum* вынужден осваивать влажные, но недостаточно теплые участки, варьируя расположение и конструкцию гнезд.

Упомянутое преимущественное расположение гнезд на южных сторонах верхних частей кочек обусловлено и избеганием подтапливания верховодкой, и термической «выгодой»: на южную сторону кочки за теплый сезон поступает на 10% тепла больше, чем на поверхность горизонтальных участков (табл. 3). Однако в подповерхностных горизонтах кочек это тепло сильно трансформируется. Теплоизолирующие свойства мхов широко известны; под покровом сфагновых мхов максимальное сезонное протаивание в нашем районе на северных склонах не превышает 50 см (при минимуме в 30 см), а в обсуждаемых кустарничково-моховых листовничниках на шлейфах южных и восточных румбов — до 60 см (считая от основания кочки). Как следствие, в толще мха создаются значительные вертикальные температурные градиенты. В солнечные дни температура на поверхности мхов может достигать 32–35 °С, тогда как на глубине 50–60 см (зеркало мерзлоты) круглые сутки близка к нулю. В зависимости от цветности мха, его плотности, влажности и т.д. конкретные распределения температур варьируют, но главная черта остается неизменной — наибольшие градиенты

Таблица 3. Максимумы, минимумы и суммы температур в разных частях сфагновой кочки, на ровном участке и в воздухе за третью декаду августа 1981 г.

Table 3. Maximum, minimum and accumulated temperatures of the air and moss in different parts of the sphagnum hummock and at the flat part of soil for decade of 21–30 of August 1981

№ датчика	Местоположение датчиков	Минимальные и максимальные температуры*, °С	Сумма** t > 0 °С	Прибавка тепла*** (%)
1	Воздух	4–24	966	6
3	Кочка, юг, поверхность	2–34	1043	11
4	Там же, юг, 5 см	1–18	965	12
10	Там же, центр, поверхность	2–28	938	0
11	Там же, восток, поверхность	1–24	931	–1
9	Там же, запад, поверхность	1–25	902	–4
8	Там же, север, поверхность	2–20	829	–12
12	Там же, центр, 15 см	8–13	823	–48
13	Горизонт. участок, поверхность	2–27	937	0
2	Там же, 5 см	2–15	862	0
6	Там же, 15 см	6–8	555	0

Примечания. \* — Экстремумы по результатам измерений каждые 3 часа. \*\* — Сумма температур по результатам измерений каждые 3 часа. \*\*\* — Прибавка тепла относительно той же глубины на ровном участке (в %)

наблюдаются в первых 5 см (рис. 9). Здесь максимальные в течение суток температуры (как и годовые суммы среднесуточных положительных температур) могут уменьшаться вдвое. Однако на поверхности кочки не только суточные максимумы температуры выше, но и суточные минимумы ниже, чем в подповерхностных горизонтах. Поэтому лишь перемещения в слое (0–5 см) позволяют муравьям избегать перегрева, «уходить» от низких ночных температур и весьма эффективно «собирать» тепло. Сумма температур больше 10 °С, получаемая перемещающимися таким образом особями, может быть на 16% больше этого показателя для первого сантиметра почвы и на более 30% суммы

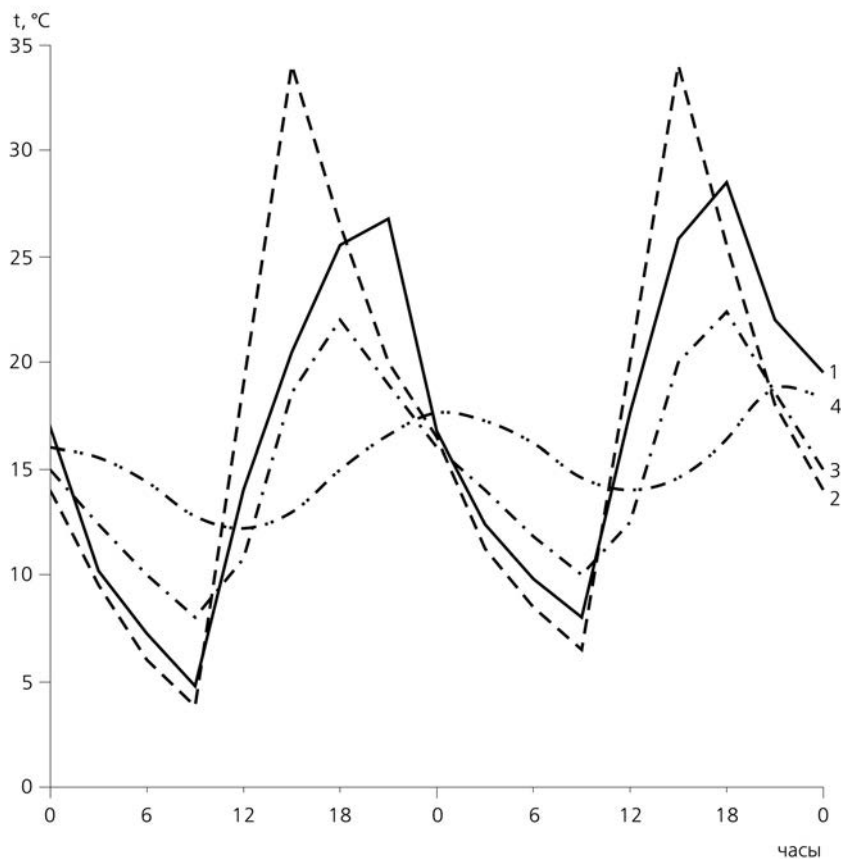


Рис. 9. Суточный ход температуры воздуха и мха в разных частях сфагновой кочки в самые жаркие дни лета (24 и 25 июля) 1980 г. Температура: воздуха — 1; мха на южной стороне кочки, на поверхности (0–1 см) — 2; на глубине 5 см — 3; на глубине 15 см — 4.

Fig. 9. Daily temperature range in the air and in different parts of sphagnum hummock during the warmest summer days on the 24<sup>th</sup> and 25<sup>th</sup> July 1980. Temperature: 1 — of the air, 2 — of the moss on the southern side of hummock, 3 — of the moss on the southern side of the hummock at a depth of 5 cm., 4 — the same, at a depth of 15 cm.

температур почвы на глубине 15 см. Максимальные температуры поверхности мха на южной стороне сфагновой кочки могут быть на 15–20 °С выше, чем в воздухе, и на 10–15 °С выше по сравнению с первым сантиметром почвы ровного участка.

Возможность дополнительно «собирать» тепло путем вертикального перемещения с расплодом в гнезде вслед за оптимальными температурами в течение суток также способствует благополучию этого вида. Хотя вертикальная протяженность гнезда невелика, различия температур и влажности между прогревочными и самыми глубокими камерами значительны. Описанное распределение температур во мху при стабильно высокой влажности имеет очень большое значение для беспозвоночных — перемещаясь на немногие сантиметры, они могут выбирать нужные температуры в весьма значительном диапазоне. Совершенно очевидно, что казалось бы малые вариации устройства гнезд, особенно прогревочных камер, способствуют этому.

Хотя такие различия температур имеют место только в солнечные дни, их вклад в сезонные суммы тепла велик, так как велика доля ясных дней в континентальных районах северо-востока Азии. В верховьях и среднем течении Яны, Индигирки и Колымы количество часов солнечного сияния за май–август достигает 1000–1100, что лишь на 50–100 ч меньше, чем в Крыму (Справочник..., 1966). В целом же за сезон муравьи могут получать суммарно за счет ориентации гнезд и вертикального перемещения в них примерно на 20% тепла больше, чем горизонтальная поверхность (или на 14–15% больше сумм температур, регистрируемых в воздухе). Есть основания предполагать, что величина добавки еще больше (30–50%) за счет передвижения муравьев с расплодом в гнезде не только по вертикали (день – ночь), но и в прогревочных камерах вслед за солнцем, т.е. в направлении восток – юг – запад.

Из вышеизложенного следует, что само по себе устройство зимовочных камер близ поверхности почвы обеспечивает предельно полное использование климатического ресурса для прохождения онтогенеза. Это происходит не только за счет обсуждаемого выше «сбора» тепла путем перемещения в течение суток, но и за счет удлинения теплого сезона: по сравнению с горизонтом 15–20 см оно составляет не менее 2 нед., но может достигать и месяца. Повторимся — такой путь возможен только при значительной толерантности насекомых к зимнему холоду, так как наиболее низкие температуры в почве наблюдаются, естественно, в первых ее сантиметрах. *L. acervorum*, как будет показано, один из наиболее устойчивых к отрицательным температурам видов.

Таким образом, в отличие от крупных гнезд формик, в которых муравьи кондиционируют температуру и влажность (Длусский, 1975; Бахем, Лампрехт, 1983), *L. acervorum* оптимизирует среду обитания выбором места для гнезда и перемещением в наилучшие в данный момент условия. В целом лабильность гнездостроения и «термофильного» поведения, несомненно, способствует широкому биотопическому распределению *L. acervorum* (Берман и др., 1987б).

Однако все описанные адаптивные особенности гнездостроения не обеспечивают гарантированного прохождения онтогенеза в течение одного сезона. Измерения и расчеты показывают, что в благоприятные годы в бассейне Верхней Колымы тепла достаточно для развития, но в годы, богатые летними осадками, суммы температур могут оказаться ниже пороговых. На северной же границе ареала, как и на нижней границе высокогорья, тепла для завершения цикла развития не должно хватать даже в благоприятные годы. При сумме положительных температур воздуха на стационаре «Абориген», достигающей в наиболее теплые годы 1600 °С (при среднемноголетней 1350 °С), — на метеостанции «Рыткучи» (Чукотка, юго-восточное побережье Чаунской губы), отражающей климатическую ситуацию вблизи северной границы ареала, это лишь 714 °С (Справочник..., 1966). Поэтому важной адаптацией служит эндогенная регуляция диапаузы у личинок, ведущая к удлинению цикла развития расплода, по крайней мере на 2 года и служащая гарантией успешного воспроизведения (Жигульская и др., 1983; Кипятков и др., 1984).

Наглядное свидетельство сказанного можно наблюдать поздней осенью в составе любой семьи *L. acervorum*. Вместе с зимующими самками (в 50 раскопанных гнездах обычно встречались одна, редко две-три самки, лишь в одном было 8) и рабочими, составляющими от половины до двух третей состава семьи, в гнездах всегда есть личинки разного размера, и их масса варьирует от 0.2 до 2.5 мг. Размер личинок в значительной мере связан с их календарным возрастом, а не с возрастной стадией, подобно тому, как это происходит у *M. kamtschatica* (см. очерк). Все личинки обязательно зимуют один раз, часть нуждается в повторной зимовке, а в экспериментах Т.А. Кипятковой (1987) некоторые особи завершали цикл развития лишь через три зимовки.

Общее число особей в зимующих семьях колеблется в пределах 50–100; в самой большой семье была одна самка, 126 рабочих, 150 личинок (18 крупных, 70 мелких, остальные средние).

Таким образом, процветание *L. acervorum* в экстремальных условиях Северо-Востока обусловлено комплексом приспособлений, обеспечивающих: 1) наиболее полное использование тепла (южная ориентация мест расположения гнезд, суточные перемещения в гнезде вслед за оптимальными температурами); 2) сохранение жизнеспособности расплода в случае недостатка тепла в холодное лето и растянутость развития на 2–3 года; 3) возможность зимовки при низких температурах (физиолого-биохимические механизмы холодозащиты). Перечисленные адаптации позволяют использовать преимущество обитания вблизи поверхности почвы: раннее пробуждение весной, а тем самым — максимальное использование климатического ресурса тепла.

### ***Leptothorax muscorum* Nylander, 1846**

*L. muscorum* — бореальный вид, распространен в Северной и Средней Европе, на Кавказе; в Сибири — от Урала до Приморья (Рузский, 1905). Найден на

Алтае (Омельченко, 2004; Чеснокова, 2006), в Прибайкалье (Плешанов, 1966), Туве (Жигульская, 1968), Красноярском крае, Бурятии, Южной и Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976), Читинской области, Хабаровском крае, в Приморье, на Сахалине, Камчатке и Охотоморском побережье в районе Охотска (Купянская, 1986б, 1990). Изолированный участок ареала обнаружен в бассейне Верхней Индигирки (Жигульская, 1976; Берман и др., 1982; Берман, 2001).

*L. muscorum* в пределах основного ареала населяет весьма разнообразные местообитания и везде довольно редок (Рузский, 1905). В Северной и Средней Европе предпочитает осветленные широколиственные леса, на Урале — сосновые, лиственничные и березовые, поднимается в горы до вершин (Рузский, 1905), встречается на вырубках и полянах, в лесостепи и степи (Гридина, 2001, 2003). В Западной Сибири заселяет сухие урочища: сосняки в долинах и на междуречьях, зарастающие и свежие вырубки (Жигульская, Омельченко, 1977); на Северо-Восточном и Центральном Алтае найден в низкорослых березово-осиновых лесах (Омельченко, 2004; Чеснокова, Омельченко, 2005). В Восточной Сибири, Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976), Прибайкалье (Плешаков, 1966) отмечен в лиственничных и сосновых борах, на вырубках. В Туве, помимо лесных опушек, встречается и на подгорных степных равнинах, и в горно-склоновых степях (Жигульская, 1968). На Дальнем Востоке — лесной вид, но предпочитает осветленные леса и вырубки; на севере Хабаровского края, в окрестностях пос. Аян и Нелькан (Охотоморское побережье), найден в сосняках (Купянская, 1986б, 1990). Однако в Северо-Восточной Якутии эти муравьи связаны исключительно с участками реликтовых степей. Таким образом, по мере продвижения на северо-восток *L. muscorum* смещается в более сухие и теплые местообитания, а за Верхоянским хребтом целиком переходит в степи, отсутствуя даже на остепненных лугах (Берман и др., 1982).

На Индигирке численность *L. muscorum* существенно меняется в зависимости от местоположения степных участков, их размера, крутизны, микрорельефа, степени щебнистости почвы, проективного покрытия растительности. Если в пределах основного ареала *L. muscorum* всюду редок, то в Оймяконской котловине многочислен — до 2–3 гнезд на 1 м<sup>2</sup>. Здесь гнезда *L. muscorum* обнаружены не только на склонах южной экспозиции, но и на западных и восточных, куда он проникает вслед за степной растительностью. В долине Неры на степных участках численность гнезд ниже, несмотря на наличие казалось бы подходящих местообитаний. *L. muscorum* не заселяет небольшие по площади (до 0,5 га) степные островки среди леса. Его нет на крутых склонах (30–40°), незадернованных и с подвижным грунтом. На крупных степных участках встречается практически везде, избегая лишь особенно сухие и прогреваемые (как правило, на выпуклых элементах рельефа) части склона и места с густой растительностью (например, заросли *Artemisia gmelini*), группировки с большим задернением (проективное покрытие выше 70%) злаками. Высокая численность гнезд (гнездо на 1 м<sup>2</sup>) отмечена на пологих (до 20°) щебнистых склонах. На конусах выноса и в микроложбинах пологих склонов, сохраняющих степную растительность, число

гнезд может достигать 2–3 на 1 м<sup>2</sup>. Не заходя под полог леса, *L. muscorum* поселяется и на окраинах степей, куда, в свою очередь, из леса выходят *L. acervorum*, *C. herculeanus*, *F. gagatoides*. Здесь нередко в пределах нескольких квадратных метров можно встретить все четыре вида. Однако эта зона узка (2–5 м) и наиболее четко выражена в распределении *L. muscorum* и *L. acervorum*: в сторону степи резко увеличивается обилие первого вида, в сторону леса или болота, прилегающего к конусу выноса, — второго. Подобная картина в распределении этих видов наблюдается также вокруг одиночно стоящих среди степных участков лиственниц.

В Оймяконской котловине, отличающейся максимальной континентальностью климата в ряду других котловин Северо-Востока, складывается воистину аридная обстановка. Здесь среднее годовое количество осадков не превышает 175 мм; радиационный индекс сухости больше 2.0, что соответствует зональным условиям пустынь (Букс, 1977). На склоновых степях верховьев Индигирки суточный ход радиационного баланса имеет четко выраженную асимметричность, вызванную увеличением излучения нагретой поверхности почвы в послеполуденные часы, что также характерно для полупустынных и пустынных районов. При среднемесячной температуре воздуха в июле 15 °С (максимальная 33 °С) температура поверхности почвы склоновых степей на выпуклых, крутых и слабозадренованных участках может достигать 60 °С. По нашим данным (527-й км трассы Хандыга – Магадан, 30.VI – 5.VII.1979), средняя за 4 сут температура слоя 40 см составила 18.1 °С при максимальной температуре на поверхности 58 °С. Столь высокие температуры приводят к почти полному иссушению почвы (до 1.4–3.4% влажности) и глубокому отступанию мерзлоты. В прилегающих к степям лиственничниках на северных склонах температуры почвы намного ниже: на глубине 10 см — только 2 °С, а влажность из-за близкого залегания мерзлоты близка к насыщению — влага сочится (наши данные, 527-й км трассы). Окраины степей, особенно шлейфы склонов и ложбины, где отмечается максимальная численность *L. muscorum*, удовлетворяют, по видимому, требуемому для этого вида сочетанию не столь высокой температуры и влажности (не менее 5–7%). Описанные требования *L. muscorum* к экологическим условиям и биотопическое распределение свидетельствуют о его небольших возможностях к расселению за пределы степных группировок.

В бассейне Индигирки *L. muscorum* устраивает гнезда только под плоскими камнями (рис. 10), в отличие от основного ареала, где они могут располагаться в самых разных субстратах — в остатках стволов, в ветках, пнях, под куском коры, в земляных кочках и под камнями (Рузский, 1905). Из 1052 гнезд, найденных нами на 50 степных участках в разных частях бассейна Индигирки, лишь одно было под куском коры стланика и 5 — под старым конским пометом. Все гнезда однотипны и имеют простое устройство. Непосредственно под камнем располагается обширная камера объемом до 1 см<sup>3</sup> для прогревания молоди, от которой вниз идет единственный ход, иногда с 1–2 ответвлениями, обычно заканчивающийся на глубине 7–10 см одной камерой объемом не более 0.5 см<sup>3</sup>.



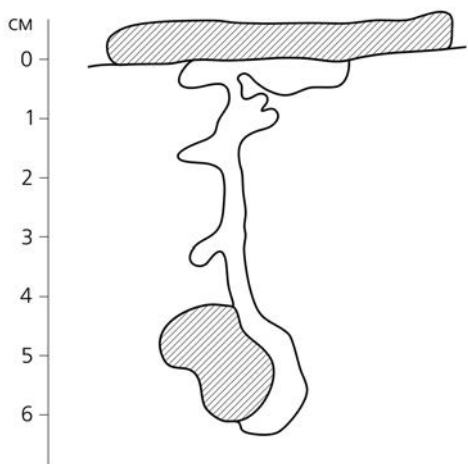


Рис. 10. Разрез гнезда *L. muscorum*, расположенного на южном степном склоне под камнем. Нижняя камера огибает гальку.

Fig. 10. Nest section of *L. muscorum*, located under a stone on the steppe south-facing slope. The lower chamber surrounds the stone (shaded).

Как показали зимние раскопки, вертикальный ход и зимовочная камера плотно заполнены рабочими особями (20–100) с самками (1–5), мелкими и крупными личинками (20–70). Соотношение мелких и крупных личинок в разных гнездах неодинаково, что связано с разным числом зимовок расплода (см. очерк о *M. kamtschatica*). Крылатые особи обычно не зимуют: из 40 раскопанных зимой гнезд только в одном была крылатая самка; она благополучно перенесла зимовку.

Пространство ходов и камер без муравьев, в том числе и прогревочной, несмотря на низкую влажность степных почв, в течение всей зимы заполнено кристаллами льда.

### *Camponotus herculeanus* Linnaeus, 1758

*C. herculeanus* — голарктический лесной бореальный вид (Арнольди, 1968). На Урале характерен в основном для северной части (Рубинштейн, 1971; Сейма, 1969, 1971; Гридина, 1998, 2003). В лесах Средней и Восточной Сибири (в том числе в Красноярском крае, Приангарье, Прибайкалье, Центральной Якутии) встречается повсеместно, но малочислен (Плешанов, 1966; Дмитриенко, Петренко, 1976; Жигульская, Омельченко, 1977). Во всех этих районах высокая плотность гнезд (до 1 на 100 м<sup>2</sup>) отмечается на вырубках, зарастающих гарях и в смешанных лесах междуречий.

На северо-востоке Азии — неременный обитатель лесных сообществ, в том числе и насаждений кедрового стланика с лиственницей. В верховьях Колымы обитает от поймы до горных тундр (Берман, Жигульская, 1987, 1996а; Берман и др., 1980). В поясе редколесий до 900 м н.у.м. встречается повсеместно на склонах любой экспозиции, избегает только щебнистые, сильно иссушаемые участки южных склонов и осоковые болота. Предпочитает лиственничные леса с мезофитным напочвенным покровом.

Гнезда распределены в зависимости от наличия подходящих мест для их устройства. В большей части местообитаний встречается 1 гнездо на 100–400 м<sup>2</sup>, но нередки густонаселенные участки (до 3–4 гнезд на 100 м<sup>2</sup>). Следует иметь в

виду, что найти гнезда древоточца не всегда просто, хотя рабочие особи встречаются практически везде. Поэтому оценка плотности его гнезд для большинства биотопов, вероятно, несколько занижена.

К верхней границе леса численность падает, и гнезда *C. herculeanus* на высоте 1000–1200 м н.у.м. располагаются только на южных склонах с кедровым стлаником. Здесь найдены полноценные гнезда с большим числом особей и расплодом. Однако до верхней границы кедрового стланика этот муравей не доходит. На высоте примерно 1400 м неоднократно встречались построившие камеры в почве одиночные самки, оказавшиеся на этой высоте, вероятно, во время лёта крылатых особей благодаря восходящим воздушным потокам; однако даже малонаселенных («слабых») гнезд мы тут не находили никогда.

Гнезда, как и в других частях ареала, обычно расположены в пнях, реже в сухостое и валежинах, как редчайшее исключение — в земле под плоскими камнями. Каких-либо отклонений в устройстве гнезд *C. herculeanus* на Северо-Востоке от описанных в литературе для других частей ареала мы не выявили. Отметим лишь, что в наших условиях древоточцы не проникают в почву глубже 5–15 см — вне зависимости от местоположения, характера почвы, ее влажности или от уровня залегания зеркала мерзлоты. Обычно основная масса ходов располагается в комле, а часть их пронизывает корни, как известно, имеющие у лиственницы поверхностное расположение. На протяжении 0.5–1.5 м от ствола непременно на нижней поверхности корней под корой или в толще древесины может находиться до 2–3 десятков камер (в зависимости от силы семьи), соединенных ходами, которые и служат зимовочными. В одном из раскопанных зимой гнезд насчитывалось 10 камер, полностью или частично заполненных муравьями: в 4 камерах были только рабочие (в двух — по 100, 150 и 190 особей), в 6 камерах — рабочие с личинками (по 100–150 рабочих и по 100–300 личинок); в трех из них зимовали вместе с рабочими 75 крылатых самок и 52 самца. В некоторых ходах, соединяющих камеры, также были муравьи. Всего в этом гнезде зимовало 2400 рабочих, а в самом крупном из раскопанных зимой гнезд — около 10 тыс. особей.

Мы обнаружили несколько уклоняющийся от описанного тип зимовки *C. herculeanus*. В лиственничниках надпойменной террасы Колымы этот муравей часто устраивает зимовочные камеры в сгнивших (легко разбираемых руками) валежинах лиственницы (и ни в каких других породах!), в том числе и небольшого диаметра (10–12 см), прикрытых слоем старой хвои и ветоши. И здесь камеры в основном располагались обычно под корой на нижней (обращенной к земле) стороне ствола либо в толще валежины.

Как и в земляных гнездах предыдущих видов, в ходах и зимовочных камерах *C. herculeanus* много крупных кристаллов льда, а оказавшиеся на краю «зимовочного клубка» муравьи были частично вморожены в друзы льда.

Муравьи зимуют вместе с личинками второго и третьего возрастов мелких и средних размеров. Пробуждение и выход из зимовки происходит сразу

после схода снега. Расплод поднимается рабочими в наиболее прогреваемые поверхностные камеры, и, таким образом, выкармливание личинок начинается с ранней весны. Экспериментально выяснено, что наиболее успешно развитие идет при температуре 27 °С (Жигульская, 1987), и это свидетельствует о высоком температурном цензе, желательном для яиц и личинок древоточца. Подобные температуры достигаются только в первых сантиметрах почвы и древесины, освещенных солнцем, тогда как глубже они обычно много ниже.

Измерения и расчеты показывают, что в благоприятные годы тепла достаточно для прохождения всех фаз развития за один сезон, но в годы с дождливым и прохладным летом онтогенез не завершается, и личинки вновь зимуют. Развитие возобновляется только следующей весной, однако не у всех особей — часть личинок второго возраста во второй год жизни не развивается совсем и вновь зимует. В экспериментальных зимующих гнездах одновременно были личинки второго, третьего и четвертого возрастов (Кипяткова, 1987). Задержка в развитии личинок даже при высоких температурах (т.е. при недостатке тепла) — свидетельство проявления эндогенной диапаузы, подобно показанной нами для третьего возраста личинок *L. acervorum* (Кипятков и др., 1984). Как и у ранее обсуждавшихся видов, эндогенная диапауза на стадии личинок ведет к удлинению цикла на два и даже три летних сезона и служит гарантией успешного воспроизведения, что позволяет ее рассматривать как адаптацию к короткому северному лету.

### ***Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1885**

Распространен от среднего течения Волги на восток, повсеместен на Урале (Сейма, 1971; Малоземова, 1981; Малоземова, Швецова, 1979), в Сибири, Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976), в Забайкалье (Плешанов, 1966). Известен от Приморья до Магаданской области, с Сахалина; во всех этих районах обитает в основном на открытых каменистых склонах (Купянская, 1990). На Камчатке не найден. По М.Д. Рузскому (1905) — типичный обитатель почв. Устраивает хорошо развитую систему из протяженных троп и ходов на поверхности земли и в подстилке. Обширные раскопки гнезд этого вида в Боровом лесничестве (Кокчетавская область) выявили секционную структуру гнезд с горизонтальной системой ходов и вертикальными стволами (Малоземова, 1987). В Центральной Якутии гнезда иногда встречаются в пнях, а также в слегка подгоревших или пораженных гнилью живых деревьях (Дмитриенко, Петренко, 1976).

На Северо-Востоке обнаружен в долине Колымы ниже (примерно в 50 км) и выше (50–80 км) устья р. Коркодон на южных остепненных склонах с редкими лиственницами. Все гнезда находились в почве и имели разветвленную систему поверхностных ходов, частью располагавшихся под камнями.

### ***Formica fusca* Linnaeus, 1758**

По Г.М. Длусскому (1967), широко распространен в Неарктике и бореальной Палеарктике, а также в горах Средней Азии и на Кавказе. Ближайшие к Северо-

Востоку регионы обнаружения — Центральная Якутия, Бурятия, Красноярский край (Дмитриенко, Петренко, 1976), Прибайкалье (Плешанов, 1966). Встречается повсеместно в разнообразных лиственничных и сосновых лесах, на вырубках. В лесной зоне Западной Сибири предпочитает смешанные леса, сосняки, рямы, внепойменные луга (Жигульская, 1988; Омельченко, 1996; Омельченко, Жигульская, 1998). Известен в горных лесах Тувы (Жигульская, 1968), Алтая (Омельченко, 2004; Чеснокова, Омельченко, 2004, 2005). Отмечен на Курилах (Длусский, 1967), Сахалине, севере Дальнего Востока, но в Амурской области, на юге Хабаровского края и в Приморском крае отсутствует (Купянская, 1990). Гнезда строит в пнях, валежнике, подстилке, под камнями; встречаются земляные гнезда с насыпными холмиками. В континентальной части Северо-Востока найдены буквально штучные гнезда этого вида (Жигульская, Берман, 1975; Берман, 2001). В частности, единственное гнездо в Северо-Восточной Якутии обнаружено в 30 км выше устья р. Нера (правый приток Индигирки) у пос. Балаганах (определение Г.М. Длусского). Под Магаданом не редок. Расположение гнезд — как и в основной части ареала.

### ***Formica lemani* Bondroit, 1917**

*F. lemani* в Европе — бореоальпийский вид. В горах обитает в субальпийском поясе, в равнинных частях ареала в Европе — характерный лесной обитатель; в Азии южная граница смещается по равнинам на юг вплоть до Монголии (Длусский, 1967). В Красноярском крае и Центральной Якутии *F. lemani* «в разнообразных типах лиственничников заселяет преимущественно мезофитные станции, встречается в сосново-лиственничных лесах и на вырубках» (Дмитриенко, Петренко, 1976. С. 40). В Северо-Восточной Якутии эта формика не найдена.

Обычный вид в верховьях Колымы и окрестностях Магадана (Жигульская, 1986; Жигульская, Берман, 1989). Таксономическая принадлежность многочисленных сборов *F. lemani* из Магаданской области, определенных нами, подтверждена Г.М. Длусским.

На Верхней Колыме обитает обычно на сухих, хорошо дренируемых южных склонах с глубоким — свыше 2–2.5 м — и быстрым протаиванием грунтов. На таких местоположениях формируются разного типа травяные и травяно-кустарничковые ксерофитные и мезоксерофитные сообщества: реликтовые степи, вкрапленные крошечными островками в ландшафты северной горной тайги по долинам крупных рек; лугово-степные сообщества (с *Pulsatilla multifida*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus serpyllum*, *Carex rupestris*), злаковники из *Elytrigia jacutorum*, послепожарные группировки (с указанными видами, камнеломками, шиповником). К таким же склонам приурочены разнотравно-кустарничковые парковые лиственничники, а также осинники с крайне разреженным напочвенным покровом, часто мертвопокровные. Кроме того, *F. lemani* был встречен на песчаных дюнах коренной террасы руч. Линковский (сохранившийся массив плейстоценовых отложений); дюны, высотой около 15–20 м,

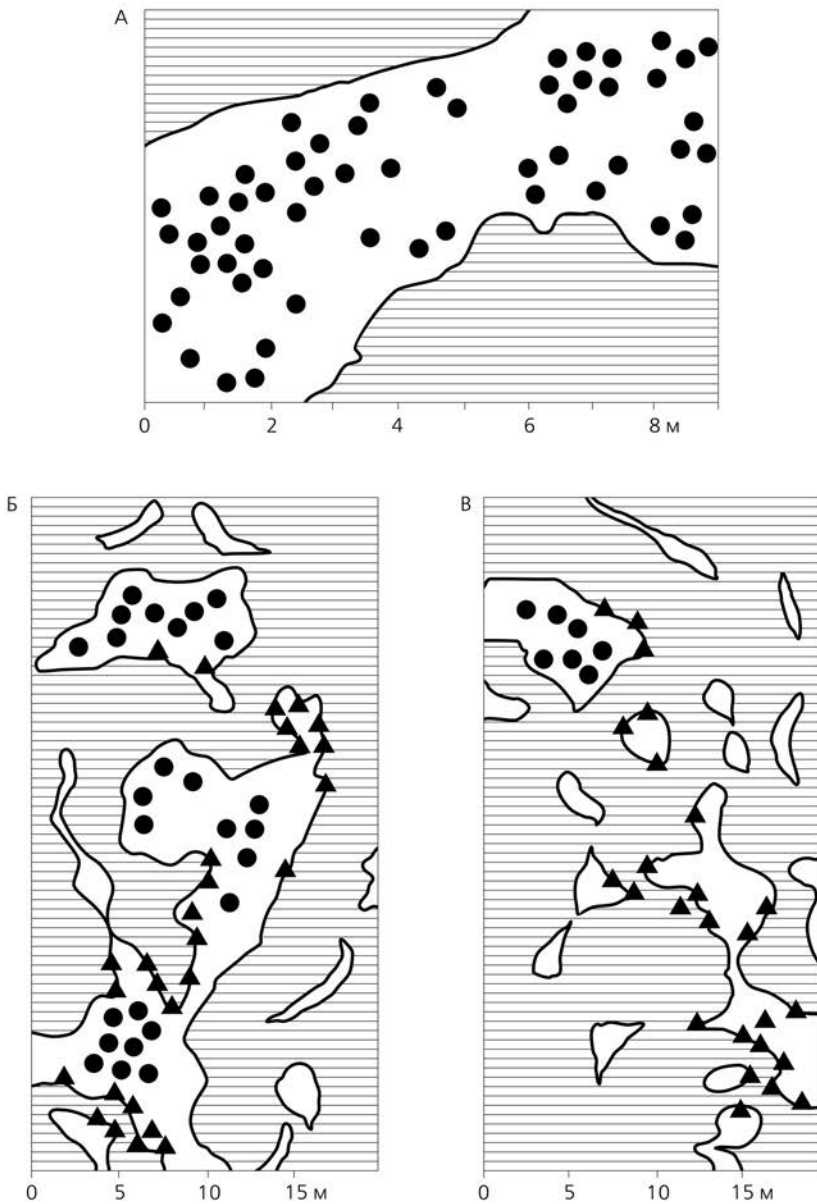


Рис. 11. Размещение гнезд муравьев в местообитаниях с разной влажностью почвы и степенью затенения (по результатам картирования). А — парковый лиственный лес с мезоксероморфным разнотравным покровом и обширными незатененными полянами; Б — мезофитный лишайниково-кустарничковый кедровник, поляны небольшие, затенение слабое; В — разнотравный лиственный лес с кедровым стлаником, поляны узкие, затенение значительное. Проекции кроны лиственных и кедрового стланика заштрихованы. Гнезда *F. gogatoides* — треугольники, *F. lemni* — кружки.

обращенные к долине Колымы, не закреплены растительностью, которая только в понижениях образует сомкнутый, но рыхлый покров; по мере удаления от долины Колымы покрытие растет благодаря прежде всего кедровому стланику, вокруг кустов которого формируются эллипсы из злаков и кустарничков.

На наиболее ксероморфных в верховьях Колымы степных участках — у пос. Оротук — *F. lemani* не занимает основных поверхностей склонов, а его гнезда сконцентрированы по опушкам леса. На участках степей со значительным участием луговых и лугово-степных видов растений (например, на левобережье Колымы ниже устья р. Детрин) плотность гнезд *F. lemani* наиболее велика — 18–34 на 100 м<sup>2</sup>. Здесь входные отверстия с выбросами почвы найдены буквально на каждом квадратном метре степного склона общей площадью 10–12 га. Оговоримся — скопление нескольких (1–10) близко расположенных входов может маркировать или отдельное гнездо, или выходы из одной системы прогревочных камер, находящихся над одним из стволов гнезда (см. ниже). Основной ориентир при подсчете гнезд — степень пространственной обособленности скоплений выходов.

Плотность гнезд (= скоплений) *F. lemani* также велика (21 на 100 м<sup>2</sup>) в разреженных осинниках, точнее — в осиновых редицах; сомкнутые осинники, как и любые другие группировки со значительным затенением поверхности, будь то лесные, или кустарниковые, или с плотным напочвенным покровом, *F. lemani* не заселяет.

В разнотравных лиственничниках паркового типа плотность поселений меняется в широких пределах. При среднем числе гнезд 8 на 100 м<sup>2</sup>, характерных для полян некрутых склонов, встречаются небольшие (20–30 м<sup>2</sup>) участки, где плотность может достигать 70 в расчете на 100 м<sup>2</sup>, а количество входных отверстий — 200 на 100 м<sup>2</sup> (рис. 11 А). На крутых склонах незадернованные места с подвижным грунтом *F. lemani* избегает в той же мере, что и биотопы с сомкнутым растительным покровом. На наиболее закрепленных травянистой растительностью песчаных дюнах долины руч. Линковый мы насчитывали до 10 (на 100 м<sup>2</sup>) гнезд *F. lemani*.

На Дальнем Востоке этот вид «образует большие скопления, заселяя древесные остатки в почве, полусгнившие стволы и ветки» (Купянская, 1986б. С. 97). В Средней Сибири гнезда располагаются в пнях, в стволах поваленных деревьев, под остатками древесины, редко — без укрытий (Дмитриенко, Петренко, 1976).

---

Fig. 11. Location of ants' nests in habitats with different soil moisture content and degree of opacity (according to the results of mapping). А — wood-meadow larch forest with mesoxeromorphic multigrass cover and extensive unshaded clearings; Б — mesophytic lichen-dwarf shrub *Pinus pumila* communities; clearings are not large with low opacity; В — multigrass larch forest with dwarf pine (*Pinus pumila*), clearings are narrow, with significant opacity. Larch and dwarf pine crown projections are shaded. *F. gagatoides* nests — triangles; *F. lemani* — circles.

---

В континентальных районах Северо-Востока *F. lemni*, в отличие от *F. gaggatoides*, строит гнезда с глубоко расположенными камерами, и здесь они обнаружены, как мы отмечали, только на участках с глубоким оттаиванием мерзлоты — свыше 2–2.5 м.

Схема устройства гнезда проста (рис. 12). В слое почвы 3–10 см, под одним или несколькими рядом находящимися камнями, располагаются прогревочные камеры, каждая объемом до 50 см<sup>3</sup> при высоте 1.5–2 см. От камер перпендикулярно поверхности, не ветвясь, опускаются 1–4 глубоких (50–170 см) ствола с камерами на конце и 1–2 коротких (до 20–30 см) без камер хода. Через каждые 5–10 см стволы расширяются в овальные камеры (по 20–25 см<sup>3</sup>).

Такие гнезда-секции могут объединяться горизонтальными ходами как между прогревочными камерами («поверхностная горизонтальная система»), так и между нижними — зимовочными («глубинная горизонтальная система»). Последняя в значительной мере аналогична горизонтальным глубинным галереям гнезд пустынных муравьев (Длусский, 1981), хотя ее формирование в наших условиях может быть связано не с влагой, а с температурами, как летними, так и зимними (см. ниже).

В разных местах строение гнезд может меняться, сохраняя, однако, единый план. Вариации касаются места устройства прогревочных камер, глубины расположения зимовочных камер и количества секций. При наличии плоских небольших камней прогревочные камеры всегда располагаются под ними. Если подходящих камней нет, камеры могут быть устроены в земле. Под остатками древесины в континентальных районах гнезда крайне редки: среди многих сотен найденных лишь 3 гнезда находились в валежинах.

На сухих щебнистых склонах вертикальные стволы подавляющей части раскопанных нами гнезд проходили слой относительно плотного мелкоземистого материала, мощностью 20–50 см, располагающегося обычно на глубине 40–70 см. Вдоль его нижней стороны муравьи сооружали горизонтальную систему ходов и камер (рис. 12 А), соединяющую вертикальные стволы. Именно здесь муравьи в большинстве случаев и зимовали. Встречались гнезда с одним вертикальным стволом, от которого на глубине 60–80 см отходили горизонтальные, не соединяющиеся с другими ходы (рис. 12 Б).

На склонах с большим количеством мелкозема формируются плотные поселения, и выявить границы гнездового участка одной семьи или ее структуру (наличие секций, количество коротких и длинных стволов, численность населения) можно только путем сплошной раскопки большой площади, что, разумеется, крайне трудоемко.

На щебнистых и крутых склонах с редкими и, как правило, крупными семьями участок, занятый гнездом, виден лучше. Обычно он маркируется цепочкой выбросов, которые соответствуют обширным приповерхностным (не глубже 10 см) камерам.

На песчаных грунтах территория гнезда хорошо видна благодаря выбросам из нескольких входов (3–10), приуроченных к редким дернинам злаков и

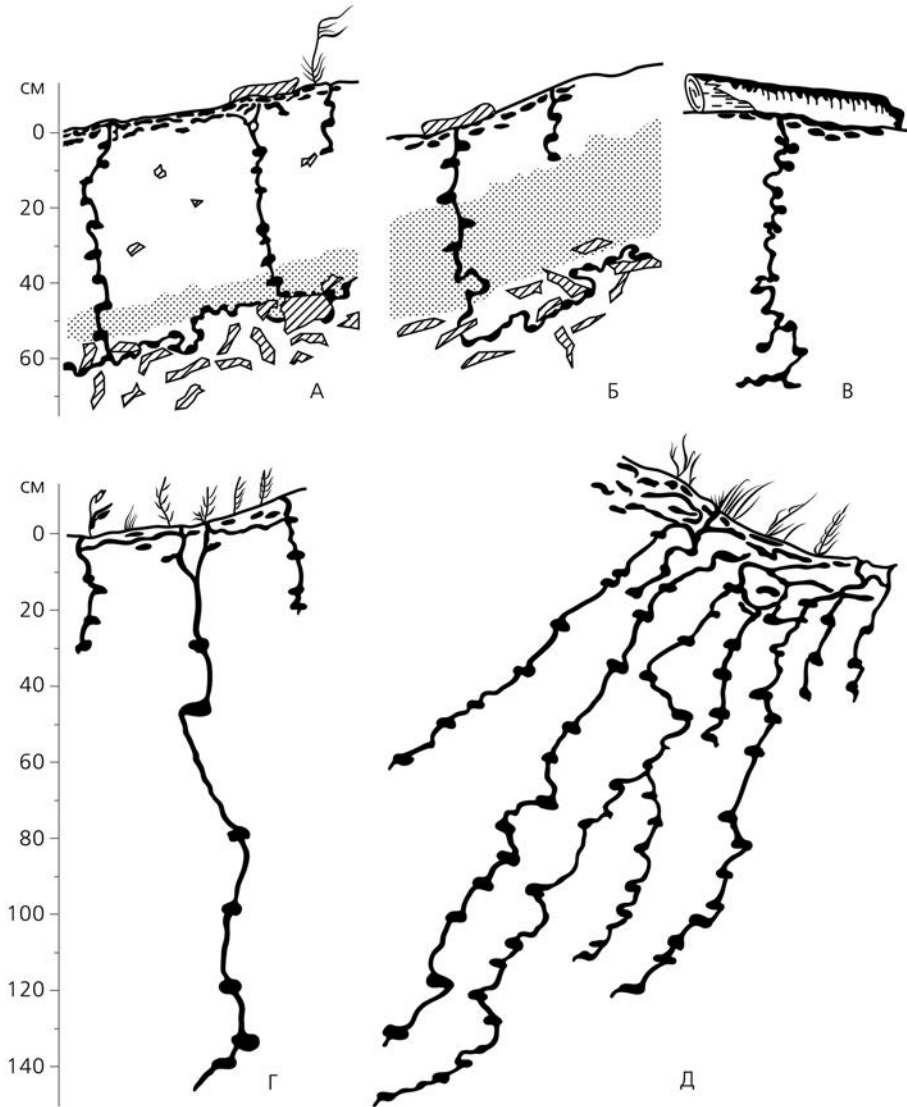


Рис. 12. Разрезы гнезд *F. lemani* на южном делювиальном склоне с разнотравным покровом (гарь по лиственничнику) в долине ручья Олень (А, Б, В) и на песчаных дюнах долины ручья Линковский (Г, Д). Пояснения в тексте.

Fig. 12. Sections of *F. lemani* nests in the herbaceous larch burned-out forests on the dealluvial south-facing slope of the valley of Olen' creek (А, Б, В) and on the sand-dunes of the valley of Linkovyi creek (Г, Д). Explanations are in the text.



разнотравья, обычно группирующимся по периферии одиночных кустов кедрового стланика (повторимся — на участках с развеваемыми песками гнезд не бывает). Муравьи делают лишь одну горизонтальную систему ходов — поверхностную, но расположенную на глубине 10–20 см. Здесь в течение всего лета температура и влажность относительно высоки и стабильны. Стволы таких гнезд также опускаются на глубину 170–200 см, обычно не вертикально, а перпендикулярно поверхности склона. Таким образом, и при достаточной влажности грунтов нижние камеры устраиваются очень глубоко, что, вероятно, закреплено в стереотипе устройства гнезда или / и указывает на связь с условиями зимовки.

В одном из раскопанных поздней осенью молодых гнезд с 330 рабочими и одной самкой, устроенном под несколькими дернинками злаков, находящимися в 50–70 см друг от друга, два ствола были лишь по 20–30 см, а один заканчивался на глубине 150 см (рис. 12 Г). По всей длине глубокого ствола было вскрыто 7 овальных камер близких размеров (3.5×3.5×2.0 см), которые располагались друг под другом через каждые 15–20 см; в них было по 40–70 муравьев в каждой; в нижней камере, кроме того, была и одна самка.

В другом, очень крупном, гнезде (рис. 12 Д), расположенном под дерниной осоки (*Carex pediformes*) и тимьяна (площадью 70×70 см), на глубине 10–20 см были устроены многочисленные обширные галереи (ширина 3–4 см, высота 1–2 см, длина 30–50 см), образующие лабиринт. Стенки лабиринта были покрыты плотными темными корочками из затвердевших выделений муравьев, подобно описанному Г.М. Длусским (1981) у пустынных муравьев. От лабиринта вниз перпендикулярно поверхности склона и почти параллельно друг другу шли 4 коротких и 4 глубоких (до 170 см) ствола. Глубокие стволы, как и их нижние камеры, находились на расстоянии 10–15 см друг от друга, но не были соединены. Подчеркнем, что на песчаных грунтах ни в одном из раскопанных гнезд глубинная горизонтальная системы ходов не была обнаружена.

Расположение гнезд на предельно сухих и теплых участках и их «архитектура» невольно наводят на уже упомянутую аналогию с гнездами пустынных муравьев (Длусский, 1981). Изучение микроклиматических характеристик мест обитания *F. lemni* показало, что условия, судя по экстремумам, действительно близки к аридным. Так, на крутом (около 20°) южном склоне (600 м н.у.м.) в редком осиннике с одиночными лиственницами в летние периоды 1983 и 1984 г. максимальные температуры на поверхности незадернованной мелкоземистой почвы достигали 62 °С (на горизонтальном участке мохового покрова — лишь 34 °С). Здесь же максимальные суточные перепады температур воздуха в июне составили 28 °С (при среднемесячной температуре 12.1 °С), на поверхности почвы — 46 °С; на поверхности же мохового покрова амплитуда суточных температур не превысила 30 °С (см. рис. 9). Для сравнения: максимальная температура на поверхности почвы в высокогорных холодных пустынях в окрестностях Памирской биостанции была 56.8 °С при температуре воздуха 20–22 °С; в пустынях Средней Азии суточные амплитуды температур воздуха не превышают 35 °С (Вальтер, 1975).

В слое почвы 0–5 см суммы положительных температур за жаркое сухое лето 1983 г. составили 2300 °С (на 20 см — 2000 °С) против 1400 °С в воздухе. Даже на глубине 20 см максимальные температуры поднимались до 25–27 °С, минимальные же в течение трех летних месяцев не опускались ниже 15 °С. В слое 60–70 см температура держалась в пределах 8–10 °С, практически без суточного хода, на протяжении 3 мес.

Столь высокие температуры в сочетании с «провальным» дренажем приводили почти к полному иссушению почвы. Влажность в поверхностном слое падала до 2%, на глубине 60 см была незначительно выше — 6%. Зимние образцы почвы по влажности практически не отличались от летних, однако в глубинных горизонтальных системах, проложенных под мелкоземистым горизонтом (см. выше и рис. 12 А, Б), на своде камер на нижней поверхности щебня были заметны кристаллы льда. На следующее лето влажность почвы в тех же горизонтах держалась в пределах 10–12% практически весь сезон, снижаясь временами до 4%. На глубине свыше 2.5 м, где температуры отрицательны весь год, представление о влажности дают лишь отдельные кристаллики льда, никак не скрепляющие грунт. Это так называемая сухая мерзлота (см. гл. 1), и ее присутствие, как видно из предыдущего изложения, никак не сказывается на температурах вышележащих горизонтов грунтов и почвы. Весной же из-за крайней сухости оттаивание грунтов проходит стремительно в отличие от грунтов с льдистой (водоупорной) мерзлотой, на таяние льда которой требуется большое количество тепла.

Подчеркнем, что для насекомых, в отличие от растений, решающее значение имеет не содержание влаги в почве, а влажность почвенного воздуха (Гиляров, 1964), которая даже в песчаных пустынях практически всегда близка к 100% (Роде, 1955; Длусский, 1981). По нашим измерениям логгерами (компьютерными автономными самописцами), содержание водяного пара в почвенном воздухе верхней части профиля (5–10 см) самых сухих и теплых на северо-востоке Азии почв различных вариантов реликтовых степей в течение сезона колебалось в интервале 97–100% от насыщения. Таким образом, сухость почвы сама по себе не служит ограничением для существования муравьев. Источником же воды для *F. lemami* не могут быть грунтовые воды, как у пустынных муравьев (Длусский, 1974, 1981). Это же касается и гнезд *L. muscorum*, как мы писали, неглубоких и располагающихся на очень сухих участках. Не исключено, что в нижних галереях *F. lemami*, проложенных в горизонтах с достаточно низкими положительными температурами, муравьи используют воду, конденсирующуюся на нижней поверхности щебня.

Несколько иные условия складываются на песчаных дюнах, поверхность которых нагревается и иссушается не менее поверхности описанных выше южных склонов со степной растительностью. Суточные амплитуды и максимальные температуры здесь также велики. Однако, начиная с 5–10 см и вплоть до мерзлых грунтов (примерно на 2.5 м), песок всегда влажный. На глубине 100 см температуры не опускаются ниже 10 °С, а на 170 см — 7 °С; суточный ход здесь так же, как на щебнистых участках, не выражен.

Подводя итог, подчеркнем, что в бассейне Верхней Колымы действуют все лимитирующие климатические факторы, характерные для зональных ландшафтов континентальной Субарктики: недостаток тепла, краткость вегетационного периода, почти повсеместно развитая вечная мерзлота. Лишь на южных сухих склонах их влияние сглаживается, уступая место другим, свойственным ариднему климату: чрезмерно высоким температурам и недостатку влаги по всему почвенному профилю. Способность устраивать гнезда пустынного типа позволяет *F. lemani* существовать в биотопах, не приемлемых для остальных муравьев. Только в относительно смягченных условиях вместе с *F. lemani* могут сосуществовать немногие другие виды. В парковых лиственничниках южных склонов к нему присоединяются *M. angulinodis*, занимающий аналогичные местообитания, и *F. gagatoides*, поселяющийся на слегка затененных участках. Оба вида формик оказываются в таких биотопах бок о бок, деля пространство примерно по границе тени лиственницы или кедрового стланика — по открытым частям полян селится *F. lemani*, в легкой тени деревьев — *F. gagatoides*. Картину размещения этих видов отчетливо выявляет картирование гнезд (см. рис. 11 Б, В).

По сравнению с *F. lemani*, *M. angulinodis* заселяет относительно пологие, поэтому менее прогреваемые и с большей влажностью поверхностного слоя почвы, склоны либо западины на более крутых склонах. Иными словами, эта мирмика более мезофильна, нежели *F. lemani*. Крайне редко, исключительно по границам степных участков, вместе с *F. lemani* встречается и *F. candida*. Кроме того, при малейшем увеличении влажности появляется вездесущий *L. acervorum*.

В Охотоморье, вероятно благодаря отсутствию на большей части горно-лесной территории вечной мерзлоты, *F. lemani* устраивает гнезда на открытых участках в пределах нижней части лесного пояса (не выше 700 м н.у.м.) почти повсеместно. Гнезда *F. lemani*, сохраняя описанный выше план устройства, не столь глубоки и чаще, чем на Колыме, бывают в древесине (в крупных валежинах и пнях). Полярный муравей оказывается здесь, в отличие от континентальных районов, в подчиненном положении: на побережье его нет не только по окраинам ксероморфных биотопов (в верховьях Колымы он всегда селится в подобных местах), но и в характерных для него мезофитных луговых местообитаниях, занятых здесь *F. lemani*. Хотя для размещения гнезда полярному муравью, в отличие от *F. lemani*, достаточно нескольких квадратных дециметров, при учетах на протяженных трансектах (более 1000 м при ширине 2 м), пересекающих разнообразные местообитания *F. lemani*, а также на площадках (10×10 м) среди 450 найденных гнезд не было ни одного гнезда полярного муравья, все они принадлежали *F. lemani*. Мы полагаем, что эта картина — следствие подавления *F. gagatoides* со стороны *F. lemani*.

Летом в каждом гнезде есть рабочие особи и расплод. Личинки младших и старших возрастов, коконы рабочих и половых особей обычно сгруппированы

по отдельным прогревочным камерам; это же разделение на группы может наблюдаться и в пределах одной, но непременно крупной камеры. Самки обнаружены были в каждом глубоком стволе (1–5 особей) и почти в каждом коротком (1–2 особи). Размеры семьи, разумеется, сильно варьируют. Для примера приводим результаты зимней раскопки нескольких гнезд в парковом лиственничнике на щебнистом склоне южной экспозиции.

Одно из гнезд (табл. 4, см. рис. 12 А) состояло из соединенных между собой поверхностными ходами трех неглубоких (20–30 см) стволов, оканчивающихся слепо и без зимующих в них муравьев, и двух по 60–80 см. В одном стволе (№ 6а) все зимующие 1290 особей находились в слое 60–80 см (три четверти их — на глубине 65–70 см). В другом стволе (№ 6б) 3400 особей были сосредоточены в слое 55–60 см. Успешность зимовки оказалась очень высокой — в лаборатории ожили 91–98% муравьев, взятых из названных стволов.

Во вскрытом только одном стволе гнезда № 5 (рис. 12 Б) в камерах на глубине 50–75 см были 4690 рабочих и 1 самка; горизонтальная система ходов, отходившая от ствола на глубине 70 см и слепо заканчивавшаяся на расстоянии 115 см, была пуста. Из взятых с глубины 70 см муравьев ожили в лаборатории 94% особей, с глубины 50 см — только 72%.

Таблица 4. Распределение муравьев *F. lemani* в гнездах и выживаемость в зависимости от глубины зимовки

Table 4. Distribution of *F. lemani* ants in the nests and percent of survival insects in dependence of wintering depth

Глубина, см	% от населения гнезда			
	Гнездо 1	Гнездо 5	Гнездо 6а	Гнездо 6б
10	20 (64)*	—	—	—
15	4	—	—	—
20	4	—	—	—
30	0.3	—	—	—
35	1.5	—	—	—
40	7.2	—	—	—
45	4.6	—	—	—
50	5.2	27 (72)	—	11
55	3	22 (83)	—	45
60	35	24	1.5	38 (91)
65	10	7	34.5	4
70	5	13 (94)	38	2
75	—	7	10	—
80	—	—	16 (98)	—
Всего, %	100	100	100	100
Всего, особей	9007	4690	1290	3400

\* В скобках — доля оживших в лабораторных условиях, прочерк — отсутствие данных.

Противоположная, крайне редкая картина размещения муравьев выявлена при вскрытии гнезда № 1 (рис. 12 В), имевшего один вертикальный ствол. Муравьи зимовали, начиная с глубины 5 см, в обширной камере под остатками древесины, вмещавшей 1800 рабочих. Остальные 7200 муравьев этого гнезда плотно заполняли все ходы и камеры ствола, уходящего на глубину 70 см; глубинная горизонтальная галерея отсутствовала. Две самки были найдены на глубине 50 см, четыре другие — на 60 см. Складывается впечатление, что описываемое гнездо, единственное из 20 раскопанных, оказалось по каким-то причинам не подготовлено к зимовке. Протяженность его ходов и суммарный объем камер явно малы для столь крупной семьи, и более четверти муравьев было вынуждено зимовать в приповерхностных камерах. Выживаемость муравьев, взятых из них, была ниже, чем в обычных гнездах, но все-таки достаточно высока — 64%.

### ***Formica truncorum* Fabricius, 1804**

Характерен для Европы (без Великобритании), всей Сибири, Монголии, гор Средней Азии. В Крыму, на Кавказе (Длусский, 1967) и в Прибайкалье (Плешанов, 1966) редок. В Якутии многочислен (Дмитриенко, Петренко, 1976). Известен из Приморья, с Курил, Сахалина (Купянская, 1990). В Западной и Средней Сибири чрезвычайно редок, отмечен только в подзоне южной тайги: в березово-осиновых лесах, на открытых низинных болотах и низкорослых рямах (Омельченко, Жигульская, 1998). В Прибайкалье поселяется в умеренно влажных лиственничных лесах с примесью темнохвойных до высоты 1000 м н.у.м., в Якутии — на опушках сосновых и лиственничных лесов, вырубках, обочинах лесных дорог, в Приморье — в смешанных и широколиственных лесах, в основном по опушкам, полянам, вырубкам и в зарослях кустарников. Гнезда, как и в европейских лесах, устраиваются обычно около старых пней, которые иногда полностью прикрыты насыпным куполом. Семьи насчитывают до 1000 особей (Купянская, 1990).

В континентальных районах Магаданской области встречен лишь однажды — на правом берегу Колымы у устья р. Балыгычан на старой пойме в зрелом разнотравном лиственничнике. Гнездо «опиралось» на пень, диаметр основания 50–60 см.

На Охотоморском побережье у Магадана обычен в лиственничных лесах. Гнезда с невысоким куполом, как правило, располагаются у пней на южных склонах. В раскопанном гнезде в окрестностях Магадана самые нижние зимовочные камеры были на глубине 80 см.

### ***Formica candida* F. Smith, 1878**

*F. candida* — широко распространенный вид в Северной и Средней Европе, Сибири, Монголии, Северном Китае, на Дальнем Востоке, в горах Средней Азии

и Тибете (Длусский, 1967); в Восточной Сибири доходит до Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976).

На Северо-Востоке обычен в пределах обследованной части бассейна Индигирки — от пос. Усть-Нера до пос. Мома (Хонну) и по притоку Индигирки р. Нера от верховьев до устья. На Колыме встречается от ее истоков (реки Аян-Юрях и Кулу) до правого притока Колымы р. Коркодон. Вероятно, будет найдена и ниже по Колыме (и ее притокам) в пределах лесной зоны на участках пойм с песчано-галечниковыми отложениями. Многочисленна *F. candida* и по долинам рек Охотского бассейна (Ола, Армань, Тауй и др.). В бассейне Анадыря не найдена.

Этот вид известен своей эвритопностью. В Европе, на Северном и Среднем Урале и севере Западной Сибири заселяет торфяные болота (Длусский, 1967; Гридина, 1987), в подзоне южной тайги Западной и Средней Сибири (Прииртышье, Приобье, Приангарье) найден только на низинных и верховых болотах, рьямах, в сырых смешанных лесах. Численность его везде низка — в среднем 1–2 гнезда на 100 м<sup>2</sup> (Омельченко, Жигульская, 1998). В Южной Сибири отмечен в самых разнообразных местообитаниях: в степях, по опушкам лесов, на болотах, по долинам рек и в высокогорье. В горно-степных котловинах Тувы и Онон-Аргунских степях Забайкалья заселяет широкий спектр ландшафтов: солонцы и солончаки в поймах рек и котловинах озер, подгорные степные равнины, горно-склоновые степи (Жигульская, 1966, 1968). В последнем из названных местоположений плотность гнезд очень высока (обычно 20–60, максимально 140 на 100 м<sup>2</sup>). Для *F. candida* в этих районах характерна пластичность в гнездостроении (Жигульская, 1969, 1975). На северном берегу оз. Зайсан численность гнезд на остепненных луговых склонах составляет 2 гнезда на 100 м<sup>2</sup> (Резникова, 1983). На Дальнем Востоке заселяет луга, лиственные леса, галечники по тальвегам ручьев (Длусский, 1967; Купянская, 1990). В Центральной Якутии «характерен для сухих типов сосняков, лиственничников; сосново-лиственничных насаждений, остепненных и степных районов» (Дмитриенко, Петренко, 1976. С. 40), а также аласов, лугов, влажных лиственничников; в некоторых местообитаниях отмечено 5–12 гнезд на 100 м<sup>2</sup> (Дмитриенко, Петренко, 1965). В Прибайкалье встречается повсеместно — от заболоченных лиственничников до сухих сосново-лиственничных лесов на песках, поднимается в гольцовый пояс до 2000 м н.у.м.; местами численность может достигать 15–30 гнезд на 100 м<sup>2</sup> (Плешанов, 1966).

На Северо-Востоке *F. candida*, в отличие от Южной Сибири, Центральной Якутии и Дальнего Востока, населяет лишь немногие местообитания (Берман и др., 1981). В наибольшей мере вид связан с галечниково-песчаными поймами крупных рек, а в их пределах — главным образом с опушками или разреженными тополево-чозениевыми рощами. *F. candida* поселяется на поймах всех уровней, в том числе и на часто затопляемых паводками косах с порослью чозения. Иногда встречается и на первых надпойменных террасах, но исключительно также на галечниково-песчаных или песчаных грунтах и в непосредственном соседстве с тополево-чозениевыми группировками высоких пойм. Характерная

особенность *F. candida*, так же, как и *M. bicolor*, — способность длительно переносить затопление гнезд в половодья. В годы с неоднократно повторяющимися в течение лета паводками поселения названных видов находятся под водой в общей сложности свыше 1.5 мес (из 4 мес периода возможной активности муравьев!). В такие годы кладки яиц появляются лишь в середине августа (Берман и др., 1981).

Из пойменных местообитаний, в которых этот вид, несомненно, процветает, *F. candida* крайне редко проникает на прилегающие территории. Перечислим известные нам случаи:

1) одиночные гнезда *F. candida* обнаружены на лишайниково-осоково-сфагновом болоте, расположенном на шлейфе южного склона юго-восточного отрога хр. Большой Анначаг (долина руч. Олень, приток р. Сибит-Тыэллах);

2) поселение этого вида лишь однажды встречено на нижней части откоса древней высокой песчаной террасы с редкими кустами кедрового стланика, размытой руч. Линковый (левый приток Колымы, ниже устья р. Детрин); гнезда находились на разнотравном участке (проективное покрытие примерно 40%);

3) многочисленные гнезда *F. candida* найдены на двух степных склонах — на левобережье Колымы, в 2 км выше пос. Оротук (близ устья р. Большой Тыэллах) и в долине р. Коркодон. Эти степные участки, судя по другим группам беспозвоночных животных и растительности, наиболее богаты реликтовыми элементами из всех известных в бассейне Колымы. Хотя сами гнезда располагаются в узких ложбинах с луговой растительностью и одиночными листовенницами, муравьи охотятся в степных сообществах: в утренние часы солнечных дней мы насчитывали до 20 фуражиров на 1 м<sup>2</sup>. Заметим, что *F. gagatoides*, всегда заселяющий подобные ложбины по окраинам степей в отсутствие *F. candida*, в степные группировки для фуражировки не выходит. На многих других обследованных степных участках в долине Колымы *F. candida* не найдена, по-видимому из-за того, что степные склоны, за исключением названных, опираются не на песчано-галечниковые поймы, а на заболоченные надпойменные террасы, где этот вид не поселяется. На Индигирке причина отсутствия *F. candida* на степных склонах не ясна, ибо на прилегающих к ним пойман *F. candida* многочисленна, а высокие температуры на степных участках, судя по ее местообитаниям в горных степях юга Сибири, вряд ли могут быть ограничивающим фактором.

Все известные на Северо-Востоке гнезда *F. candida* целиком устроены в земле (рис. 13) без использования каких-либо древесных остатков или наружных построек, подобно описанному в Туве (Жигульская, 1975), в Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976), Прибайкалье (Плешанов, 1966). Выбросы из земляных гнезд — «холмики» — не превышают 10 см в диаметре и 1–2 см в высоту, обычно располагаются скоплениями по 5–10 шт. на площади 10–15 м<sup>2</sup>. Каждое скопление объединено сетью подземных ходов, проложенных в верхнем 5 см слое. Более редкие ходы соединяют «скопления» между собой; такие поселения занимают нередко до 0.5 га. От центра «скопления» идут глубинные ходы —

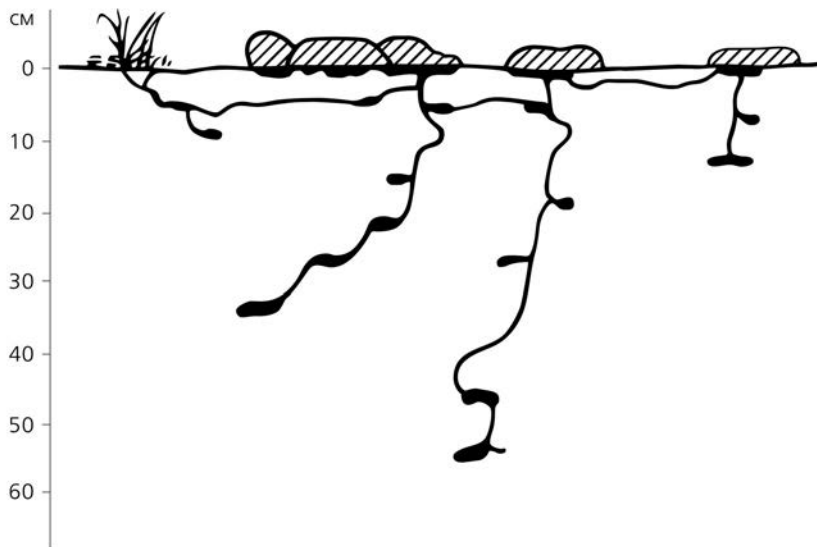


Рис. 13. Разрез гнезда *F. candida* на песчано-галечниковой косе (заштрихованы камни).  
 Fig. 13. Section of *F. candida* nest on a low sandy-pebble spit. Stones are shaded.

до 30–50 см, заканчивающиеся 2–3 камерами объемом по 7–10 см<sup>3</sup>. Прогревочные камеры для расплода, достигающие 25 см<sup>3</sup>, располагаются либо под камнями, либо у поверхности почвы. На песчаных грунтах прогревочные камеры устраиваются в сгущении корней, скрепляющих песок.

Гнезда *F. candida* на сфагновом болоте располагались в крупных (до 1.5 м в диаметре и высотой 40–60 см) и рыхлых сфагновых «подушках», поросших угнетенной брусникой, подбелом и др. Поверхность «подушек» местами прикрыта слоем 3–5 см из кусочков выброшенного из ходов мха, в котором устроены многочисленные прогревочные камеры. Толща самой кочки также пронизана ходами, не выходящими за ее пределы из-за чрезмерного увлажнения пространства между кочками. Гнезда были удалены друг от друга на расстояние более 1 м, и соединяющих их ходов обнаружить не удалось.

Зимуют взрослые особи и бескрылые самки. В гнездах, раскопанных в разные зимы, была обнаружена только одна крылатая самка, успешно перенесшая зимовку (пробуждение в лабораторных условиях). Рабочие особи вместе с самкой располагались в камерах на глубине 30–50 см, причем в верхних из них находились единичные особи, в более глубоких — по несколько сотен. Всего в скоплениях зимой насчитывалось до 500 особей.

Таким образом, на Северо-Востоке *F. candida* ведет себя как экологически пластичный вид, сохраняющий способность существовать в различных биото-



пах, но фактически оказывается связанным только с незатененными участками пойм на песчано-галечниковых грунтах.

### ***Formica gagatoides* Ruzsky, 1904**

Полярный муравей — единственный палеарктический вид муравьев, не встречающийся на равнинах южнее  $60^\circ$  с.ш. По горам же идет далеко на юг. Он обнаружен в бассейне Подкаменной Тунгуски (Дмитриенко, Петренко, 1976), на Среднем Урале между  $58^\circ$  и  $59^\circ$  с.ш. (Гридина, 1987), на Сихотэ-Алине (Купянская, 1990); известна изолированная популяция в горах Центральной Японии на  $35\text{--}36^\circ$  с.ш. (Sonobe, Dlussky, 1977). В южной тайге Западной Сибири и Приангарья определено отсутствует (Омельченко, 1996; Омельченко, Жигульская, 1998). Мы полагаем, что полярный муравей может быть найден на всем протяжении среднегорий от бассейнов Колымы и Индигирки (см. ниже) до гор, обрамляющих бассейн левобережья Амура.

Несомненно, что *F. gagatoides* — наиболее северный среди видов *Formica*, однако в настоящие тундры он не заходит (Длусский, 1967). Несмотря на тщательные поиски в горно-тундровых частях бассейнов р.р. Амгуэма и Большая Осиновая и в кустарниковых группировках прибрежных районов Чаунской губы и низовий Колымы (подзона типичных тундр), этот вид не найден. Северная граница полярного муравья, судя по фрагментарным наблюдениям в разных точках Северо-востока, совпадает с границей сплошного распространения кедрового стланика, тогда как в кедрово-стланиковых лесотундрах (разреженные группировки стланика на границе тундры и лесотундры) этого муравья нет.

В лесных и горно-лесных районах Северо-Восточной Якутии и Магаданской области *F. gagatoides*, наряду с *L. acervorum* и *C. herculeanus*, — один из самых массовых видов. Он встречается практически повсеместно до высотной границы леса (900–1000 м), за исключением крайне сухих, переувлажненных и сильно затененных территорий: степные реликтовые участки, густые леса или ерники, осоковые болота; однако моховые болота им охотно заселяются. Максимальная плотность гнезд — до 40 на  $100\text{ м}^2$  — отмечена в хорошо дренируемых (на моренном промытом валуннике) разнотравно-кустарничковых лиственничниках. При такой плотности гнезд и средних размерах семьи в 500 особей (без расплода, см. ниже) полярный муравей оказывается доминантом почвенного и напочвенного населения (без дендробионтов), на долю которого может приходиться около половины численности (424 экз. на  $1\text{ м}^2$ ) и массы (1.9 г на  $1\text{ м}^2$ ) всех членистоногих мезофауны этого сообщества (Берман, Бухкало, 1985).

Плотность гнезд значительна (10–20 на  $100\text{ м}^2$ ) также в разреженных кустарничково-моховых лиственничниках с бугристым нанорельефом, в кустарничково-лишайниковых редкостойных лиственничниках, на вырубках по разнотравно-кустарничковым лиственничникам, в разреженных зарослях кедрового стланика на супесчаных почвах и т.д. Все названные местообитания, помимо хорошей освещенности и умеренной влажности верхней части почвенного профиля,

привлекают муравьев валежником, часто служащим местом для надземной части гнезда. В местах, не отвечающих этим требованиям (либо одному из них), гнезда *F. gagatoides* редки (1–2 на 100 м<sup>2</sup>).

В горных тундрах одиночные гнезда полярного муравья встречаются до 1200 м н.у.м, но только по южным склонам, а резкое падение его численности, связанное с уменьшением теплообеспеченности, происходит уже на высотах 900–1000 м (Берман и др., 1980).

Гнезда *F. gagatoides*, как и в Восточной Сибири (Дмитриенко, Петренко, 1976), устраивает в почве без укрытий, под плоскими камнями, в сухостое, пнях, валежинах, остатках древесины, в моховых «подушках»; очень редки гнезда с небольшим насыпным, как бы намечающимся, куполом (до 20 см в высоту и в диаметре) из растительных остатков, похожие на молодые гнезда *F. exsecta* (рис. 14). Иногда встречаются постройки смешанного типа — либо к камню, либо к валежине, под которыми находятся прогревочные камеры, муравьи натаскивают «присыпку» из мелких растительных остатков. В пнях, валежинах и сухостое прогревочные камеры располагаются под корой, зимовочные же — всегда в почве или в заглубленных на 10–20 см полусгнивших корнях. В старом крупном валежнике и пнях (трухлявых или после «обработки» *C. herculeanus*) ходы полярного муравья проникают и в древесину. Заметим, что полярный муравей, как и другие виды, использует для устройства гнезд (или только прогревочных камер) в основном остатки древесины лиственницы, крайне редко — кедрового стланика, игнорируя все другие древесные породы. Гнезда под камнями имеют обширные прогревочные камеры, от которых вглубь идет обычно один ход, заканчивающийся на глубине 15–20, реже 30 см зимовочными камерами. Эти камеры летом могут заливаться грунтовыми водами, но при понижении уровня воды муравьи их вновь занимают. Нередко одна семья располагает прогревочные камеры под несколькими рядом лежащими камнями. Подземные ходы таких гнезд сообщаются в слое 10–15 см, зимовочные же камеры находятся, как всегда, на 15–30 см.

В сфагновых «подушках» гнезда устроены так: непосредственно под поверхностью проложены два-три почти не ветвящихся и редко соединяющихся, но протяженных хода; преимущественно на вершинке и южной стороне «подушки» ходы расширяются, образуя немногие прогревочные камеры. Такие поверхностные ходы постепенно ведут в глубь подушки (на 20–30 см), где переходят в две-три продолговатые камеры, следующие друг за другом на расстоянии 5–7 см; объем каждой из них 9–10 см<sup>3</sup>. По мнению В.К. Дмитриенко и Е.С. Петренко (1976), гнезда *F. gagatoides* в моховых кочках характерны для северной границы ареала этого вида. Ни в Центральной Якутии, ни в более южных районах подобные гнезда не найдены.

При всем разнообразии гнезд (Берман и др., 1987а) полярный муравей не устраивает разветвленной сети ходов и камер, характерных для земляных гнезд многих других видов (Длусский, 1981), а в наших условиях обязательных для гнезд *F. lemani* (Жигульская, 1986).

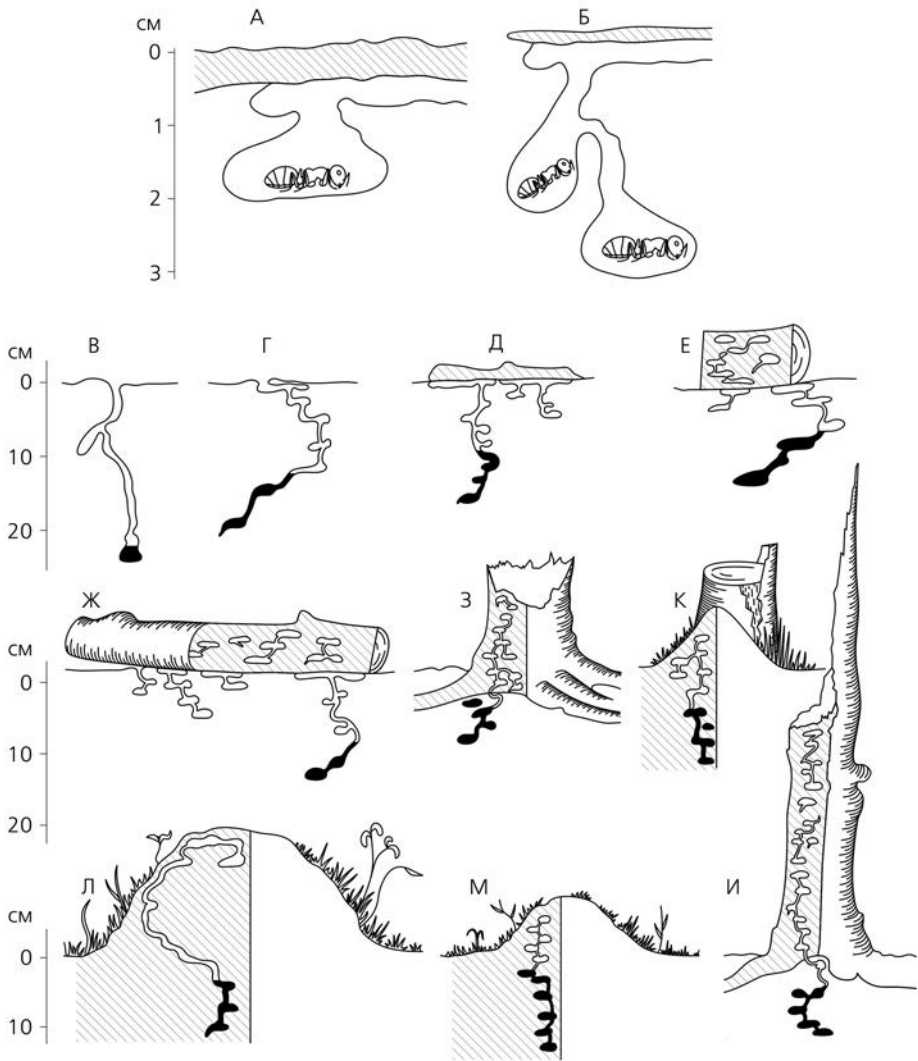


Рис. 14. Гнезда *F. gagatoides*. Молодые: под камнем с одной (А) и в земле без укрытия с двумя (Б) самками, с одной самкой и восемью рабочими (В). Сформированные: без укрытий (Г), под камнями, валежинами, в пнях, сухостое (Д–И), в пне с «присыпкой» (К), в сфагновых кочках (Л), с куполом из растительных остатков (М). Зимовочные камеры затушеваны.

Fig. 14. Nests of *F. gagatoides* in the Upper Kolyma area. New nests: with one (A) and two (B) females; with one female and eight workers (B). Completely formed nests: without any cover (Г); under stones or brushwoods, in stumps or dead wood (Д–И); in stump with soil dump (К); in sphagnum hummocks (Л); with cone of plant residues (М). Wintering chambers are shaded.

Надземная постройка зависит от характера местообитания. На хорошо освещенных участках прогревочные камеры размещаются в поверхностном слое почвы над зимовочными и какие бы то ни было надстройки отсутствуют. В горной тундре гнезда встречаются только под камнями. В редколесьях в качестве укрытий используется разнообразный материал. На участках со значительной сомкнутостью травостоя и недостатком укрытий, а также на северных склонах прогревочные камеры могут быть устроены даже в стороне от зимовочных, а в сухостое мы находили прогревочные камеры под корой иногда на высоте 60–100 см от земли; в солнечные дни там собирается почти вся семья с расплодом.

При значительном варьировании устройства наземной части гнезда подземная относительно постоянна: зимовочные камеры однотипны и повсеместно расположены неглубоко, как на участках дренируемых, с мощным сезоннотальным слоем, так и на влажных, с поверхностным залеганием зеркала мерзлоты. На песчаных почвах, быстро и глубоко протаивающих и поэтому не задерживающих весенний выход насекомых, ходы также не идут глубже 30 см; однако у двух видов, обитающих здесь же (*F. exsecta* и *F. lemani*), зимовочные камеры находятся очень глубоко — до 100–200 см. Следовательно, поверхностное расположение ходов и камер можно рассматривать как поведенческий стереотип, благодаря которому снимается зависимость этого вида от мерзлоты. Хотя камеры у полярного муравья расположены глубже по сравнению с *L. acervorum*, *L. muscorum* и *C. herculeanus*, живет он так близко к поверхности почв, что тоже «не ощущает» мерзлоты. Мерзлота — ни высоким уровнем ее водоупорного зеркала, ни охлаждающим влиянием на почву — не служит препятствием для устройства его гнезд и поэтому практически не ограничивает биотопическое распределение полярного муравья. Исключения составляют лишь участки с очень высоким уровнем грунтовых вод или зеркала мерзлоты, например в некоторых группировках с моховым покровом. Протяженные и более глубокие ходы в гнездах *F. gagatoides* позволяют поселяться этому виду в биотопах с сильно иссушаемым поверхностным горизонтом почвы, не приемлемых для *L. acervorum*. По этой же причине ориентация гнезда на нанорельефе играет подчиненную роль — муравьи, вероятно, имеют возможность выбрать требуемые в данный момент условия, перемещаясь с расплодом по ходам в пределах по-разному экспонированных частей кочки.

Ландшафтное и биотопическое распределение *F. gagatoides* во многом аналогично таковому *L. acervorum*, и в подавляющем большинстве случаев эти виды встречаются вместе. Наблюдаемые же различия во многом определяются разными размерами особей и численностью семей этих видов. *L. acervorum* для существования требуется ограниченное жизненное пространство, для размещения его небольшого гнезда достаточно участка в немногие квадратные сантиметры. Легкость выбора крошечного пространства с вполне определенными условиями на любом, даже неблагоприятном фоне, как показано выше, одна из причин широкого распространения и обилия этого вида.

Таблица 5. Состав семей и глубина расположения камер полярного муравья зимой

Table 5. Families structure and the depth of chambers location in the nests of the polar ants in winter

Номер гнезда	Дата раскопки	Глубина зимовочных камер, см	Количество зимовочных камер	Состав семьи (особей)	
				рабочих	самок
1	16.X 1976	10–12	1	198	2
2	18. I 1978	8–12	4	590	3
3	6.II 1979	17–22	4	370	н/д
4	25.IV 1980	12–20	3	180	3
5	25.IV 1980	10–21	3	358	2
6*	23.III 1983	3–30	20	4500	н/д
7	26.III 1984	14–21	10	790	3
8	10.X 1984	10–23	7	523	1
9	26.III 1984	5–7	3	545	2
10	29. III 1985	6–17	6	808	3
11	31.III 1985	6–13	4	740	3

\* Полярные муравьи в гнездах № 6, 7, 8 жили на положении «рабов» у других видов (объяснения в тексте).

\* Polar ants in the nests № 6, 7, 8 lived in status of «slave» at others species (explanations are in the text).

*F. gagatoides* имеет большие размеры гнезда и семьи, что, естественно, влечет за собой увеличение как требуемого места для гнезда, так и размера охотничьей территории (по-видимому, многие квадратные метры).

Описанные различия видов сказываются в некотором смещении схемы биотопического распределения: *L. acervorum* имеет наибольшую численность в местоположениях с хорошо дренируемым, но не иссушаемым самым поверхностным горизонтом, а *F. gagatoides* относительно безразличен к влажности поверхностного слоя почвы, но не терпит иссушения горизонта 20–30 см.

Состав семьи зимой у *F. gagatoides*, как и у всех обследованных в регионе видов *Formica*, всегда одинаков, ибо зимуют только рабочие и бескрылые самки. В одном из раскопанных зимой гнезд (табл. 5) было 808 рабочих и 3 самки, размещавшихся в 6 камерах на глубине от 6 до 17 см (на 6 см — 3 камеры с 58, 145 и 68 рабочими особями, на 10 см — 1 камера с 122 рабочими, на 12 см — 1 камера с 194 рабочими и 1 самкой, и на 17 см — 1 камера с 231 рабочим и 2 самками). Остальные гнезда имели от 180 до 790 особей с 1–3 самками, находившихся в 3–5 камерах в слое от 5 до 25 см. Гнезда-камеры одиночных самок располагались не глубже 7 см, а молодое гнездо с 1 самкой и 8 рабочими — на глубине 22 см.

Полярных муравьев мы находили в качестве «рабов» в гнездах других видов. В одном гнезде (№ 8, табл. 5) вместе зимовали 246 рабочих *F. gagatoides* и 277 *F. sanguinea*, в другом (№ 7, табл. 5) — 190 *F. gagatoides* и 600 рабочих с одной самкой *F. exsecta*, в третьем (№ 6, табл. 5) — 1500 *F. gagatoides* и 3000

*F. sanguinea*. Не обсуждая в этом очерке отношения двух последних видов, заметим, что половые особи всех формик в массе появляются в гнездах в последней декаде июля, а в холодное лето отмечены в отдельных гнездах даже в сентябре. В дни брачного лёта на участках с высокой плотностью гнезд *F. exsecta* чуть ли не в каждом гнезде *F. gagatoides* отмечались уже отлетавшие и еще не сбросившие крылья самки *F. exsecta*.

В 3 из 11 раскопанных гнезд обнаружены жуки ломехузы (*Lomechusa pr. inflata*\* Zett., 1828. Staphilinidae, Coleoptera): в двух гнездах — по 3, в третьем — 9 особей.

Зимующие насекомые всегда находятся в глубинных камерах, плотно прилегая друг к другу. Ходы, как и у других видов, с кристаллами льда. Обычно зимуют 300–500 рабочих особей (максимально до 1000) с 2–3 самками. Изредка в гнездах встречалось и большее количество крылатых самок, хорошо перенесших, как показало пробуждение в лаборатории, зимовку.

### ***Formica sanguinea* Latreille, 1798**

Широко распространенный палеарктический вид. Ареал охватывает Европу, среднюю полосу и юг Европейской России, Кавказ, Южную Сибирь до Уссурийского края, Японию, Северную Монголию, Тянь-Шань, Тибет (Длусский, 1967), Центральную Якутию (Дмитриенко, Петренко, 1976). В лесах Европы предпочитает открытые участки и луга (Длусский, 1967). В Западной Сибири наиболее типичен для лесостепей (Резникова, 1983); в лесной зоне редок. В подзоне южной тайги Западной и Средней Сибири отмечен на вырубках, верховых болотах и в березово-осиновых лесах (Омельченко, Жигульская, 1997, 1998) с крайне низкой численностью гнезд (меньше 0.1 на 100 м<sup>2</sup>). В средней и северной тайге этих регионов не обнаружен (Омельченко, Жигульская, 1981). В Якутии встречен в лиственничниках и на вырубках (Дмитриенко, Петренко, 1976), в Приангарье — в березово-осиновых лесах и на вырубках (Жигульская, Омельченко, 1977), в Прибайкалье — повсеместно в лиственничниках, сосняках и в степи (Плешанов, 1966), в Туве — только в пойменных лесах и на солонцово-солончаковых лугах (Жигульская, 1969). В Приморье, Хабаровском крае, на Сахалине, Курильских островах — по полянам в лесах (Купянская, 1990). В целом в пределах ареала вид связан в основном с открытыми пространствами, а в лесах предпочитает осветленные их варианты, а также поляны, опушки, вырубки и т.д. Гнезда находятся в пнях, валежинах, реже в почве и под камнями. Наружные постройки в виде небольших холмиков из веточек, хвоинок, сухого опада. Зимовочные ходы идут на глубину до 1 м. В гнездах может быть до 20 тыс. особей (Купянская, 1990).

На Верхней Колыме гнезда *F. sanguinea* приурочены также к редкостойным умеренно влажным лиственничникам (не выше 800 м н.у.м.). По сравнению с другими частями ареала, на Верхней Колыме *F. sanguinea* явно угнетена, на что

\* Определение А.С. Рябухина.

указывают и редкость гнезд, и их небольшие размеры — вопреки избытию гнезд возможных «рабов». Преимущественно встречаются одиночные гнезда. Лишь в одном случае была найдена группа из двух десятков гнезд на площади примерно 3 га, располагавшихся не ближе 20 м друг от друга. Все обнаруженные нами гнезда *F. sanguinea* находились около пней либо валежин и имели насыпные холмики или «присыпки» из растительных остатков, будучи похожи на гнезда *F. gagatoides* либо на молодые гнезда *F. exsecta*.

Нам не удалось выявить встречающееся в Европе разделение гнезд на летние и зимние, наблюдать переселение из одних гнезд в другие и найти гнезда без «рабов» (Длусский, 1967). Последнее обстоятельство, вероятно, объясняется обилием в местах поселения *F. sanguinea* гнезд *F. gagatoides*, а значит, и доступностью куколок. На Верхней Колыме в качестве «рабов» отмечен только этот вид — в силу того, что *F. sanguinea* биотопически разобщена с *F. lemani*, а *F. fusca* крайне редка.

Представление о составе семьи дают материалы раскопок (15.VII.1983) одного из гнезд средних размеров, пристроенного к южной стороне почти не разрушенного пня (диаметр 20 см). Оно имело «присыпку» в виде холмика высотой 15 см и диаметром основания 35 см. Верхнюю часть гнезда достаточно густо пронизывали ходы и камеры, и лишь 3–4 хода уходили на глубину, следуя вдоль корней пня и образуя несколько расширений-камер (в подобных камерах на глубине 20–30 см зимует вся семья). В гнезде было 206 рабочих *F. sanguinea* и 313 *F. gagatoides*. Они находились как в холмике, так и в самых глубоких камерах. На глубине 10 см найдены самка *F. gagatoides* вместе с 15 рабочими *F. sanguinea* и 40 рабочими *F. gagatoides*, а также предкуколки (120 шт.) и куколки (420 шт.). Среди последних дифференцировано 180 рабочих и 90 самцов *F. sanguinea* и 150 рабочих *F. gagatoides*; яиц и личинок в гнезде уже не было.

### ***Formica exsecta* Nylander, 1846**

*F. exsecta* — палеарктический бореальный вид, северная граница которого в Европе проходит за Полярным кругом, в Западной Сибири — по низовьям Оби (Длусский, 1967), в Средней Сибири — по 60° с.ш. (Дмитриенко, Петренко, 1976). Южная граница примерно совпадает с южной границей лесостепной зоны и идет по Алтаю, Туве, Забайкалью, Северной Монголии, Уссурийскому краю и Японии. На юге Европы известен с Альп и Балканских гор (Длусский, 1967). В Западной и Средней Сибири редок (не более 0.5 гнезда на 100 м<sup>2</sup>), в южной тайге поселяется на открытых низинных болотах и в перелесках (Омельченко, Жигульская, 1998). В Прибайкалье чрезвычайно редок (Плешанов, 1966). В Центральной Якутии и Приангарье приурочен к лиственничным, сосновым и березовым лесам, где численность также не превосходит 1 гнезда на 100 м<sup>2</sup> (Дмитриенко, Петренко, 1976). Указания на нахождение этого вида в Приморье (Кузнецов-Угамский, 1928; Длусский, 1967), по мнению А.Н. Купянской (1990), следует относить к *Formica rufomaculata* и *F. longiceps*. Известен также из

Хабаровского края и с Камчатки (Купянская, 1990), где обычен по опушкам и полянам в лиственничниках и на вырубках. Как правило, гнезда имеют насыпной конус из растительных остатков и хвои диаметром основания до 100 см и высотой до 40 см; самые крупные муравейники могут достигать 200 см в диаметре и 70 см в высоту.

На Северо-Востоке *F. exsecta* регулярно встречается в лесах Охотоморского побережья и в бассейне Верхней Колымы. Ниже пос. Зырянка вид пока не обнаружен, но вполне вероятно, что он есть и на средней Колыме, особенно на правобережье, а также на Омолоне и Анюе. Найден на Анадыре в окрестностях пос. Марково на полянах среди лиственнично-тополево-чозениевого леса; в соседствующих тундровых и горно-тундровых ландшафтах этого муравья нет (Берман др., 1980, 1984). На Индигирке, несмотря на тщательные поиски, ни в одной из обследованных точек не выявлен (Жигульская, 1976), однако на Лене южнее Якутска обычен (Дмитриенко, Петренко, 1976).

По характеру ландшафтной приуроченности в основной части ареала *F. exsecta* — эврибионт, тяготеющий к разреженным лесам, полянам, опушкам, вырубкам и т.д., а в южной смещается либо к верхней границе леса (Атанасов, 1952), либо на опушки по северным склонам (Жигульская, 1969). На Северо-Востоке связь с разреженными лесами сохраняется, но склоны северных экспозиций этот вид избегает.

В поясе редколесий до высот 500 м гнезда *F. exsecta* найдены в 4 местообитаниях: на песчаной террасе Колымы, занятой лишайниковыми кедрово-стланиковыми группировками, по береговому валу Колымы с разнотравными лиственничниками, по отдельным участкам террас притоков р. Сибит-Тыэллах (руч. Озерный и Олень), представляющих собой разреженные умеренно влажные лиственничники с крупными ивами, и в мохово-кустарничковом редкостойном лиственничнике на шлейфе южного склона. В большинстве случаев встречаются одиночные гнезда, лишь изредка — поселения по 25–35 гнезд.

В долинах р. Олень, Сибит-Тыэллах и других обследованных нами бассейнах на высоте от 500 до 800 м н.у.м. гнезда *F. exsecta* встречены только дважды: небольшое поселение (10–15 гнезд) в пологой ложбине с мохово-кустарничковым лиственничником и отдельные гнезда также в неглубокой ложбине, в разнотравно-брусничном лиственничнике с кедровым стлаником. Выше 800 м (до 1200 м н.у.м.) *F. exsecta* изредка встречается одиночными гнездами только по склонам южной экспозиции. Тем неожиданнее для нас оказалась колоссальная численность этого вида в соседней с бассейном р. Сибит-Тыэллах котловине оз. Джека Лондона на высоте 800–1000 м н.у.м. Хотя днище котловины находится вблизи верхней границы леса, благодаря хорошо дренируемым моренным отложениям и отсутствию сильных ветров зимой, в ней господствуют лиственничные редколесья и кедрово-стланиковые группировки, а не горные тундры. Водораздел между бассейном р. Сибит-Тыэллах и оз. Джека Лондона почти не выражен в рельефе (900 м н.у.м.); не прослеживается различий и в растительности территорий, лежащих по обе его стороны. Однако после пересечения водораздела гнезда



Таблица 6. Плотность гнезд *F. exsecta* в основных растительных группировках котловины оз. Джека Лондона (на 100 м трансекта при ширине 20 м)Table 6. Density of the *F. exsecta* nests in basic plant assemblages of the depression of Jack London Lake (upon 100 m of transect, 20 m wide)

Растительность и увлажнение	Протяженность трансектов, м	Количество гнезд	
		среднее	пределы
<b>Лиственничные редколесья</b>			
кедрово-стланиково-лишайниковые (сухие)*	1100	4.7	1–9
кедрово-стланиково-моховые (влажные)	1200	2.8	1–6
кедрово-стланиково-крупнокустарниковые (влажные)	2700	2.1	0–3
кустарниково-лишайниковые (сухие)	1300	4.5	1–9
кустарничково-зеленомошные (влажные)	1300	3.3	1–12
кустарничково-сфагновые (сырые)	5100	4.5	1–9
кочкарные мохово-осоково-пушицевые (сырые)	1100	4.0	1–8
лишайниковые (сухие)	1200	2.1	1–4
кедрово-стланиково-лишайниковые (очень сухие)	7200	0	–
кустарничково-сфагновые (переувлажненные)	2500	0	–
кочкарные мохово-осоково-пушицевые (с окнами воды)	1700	0	–
кочкарные осоково-кустарничковые (с водотоками)	2000	0	–
<b>Сообщества кедрового стланика</b>			
разных типов, очень сухие	1200	0	–
сомкнутые (увлажненные)	2500	0	–
<b>Прирусловые ерники (в том числе по ломам наледей)</b>			
	5200	0	–
<b>Пойменные луга</b>			
	700	0	–

\* Разнообразные лиственничные редколесья с кедровым стлаником с ценотической точки зрения — скорее сообщества последнего, чем лиственничники.

*F. exsecta* начинают встречаться сразу с большой численностью. Если в бассейне р. Сибит-Тыэллах в целом *F. exsecta* найдена локально, то в названной котловине она населяет широкий спектр местообитаний (табл. 6): от разнообразных типов умеренно влажных лиственничников и кедрово-стланиковых сообществ до кочкарных пушицево-осоковых заболоченных редкостойных лиственничников по поймам ручьев. Численность гнезд может быть высока даже на больших пространствах (в среднем до 40–47 гнезд на 1 км маршрута), причем перерывы между поселениями не превышают 100–300 м. В наиболее плотных поселениях численность гнезд может достигать 12 на 100 м<sup>2</sup>. Значительно проще перечислить биотопы, избегаемые здесь этим видом. *F. exsecta* нет на крутых северных склонах моренных увалов и бортов котловины, в ложе растаявших наледей, на очень сухих щебнистых гребнях увалов, занятых кедровым стлаником с одиночными лиственницами. Гнезда этого вида отсутствуют также в переувлажненных или заболоченных лиственничниках: в кустарничково-сфагновых без выраженного

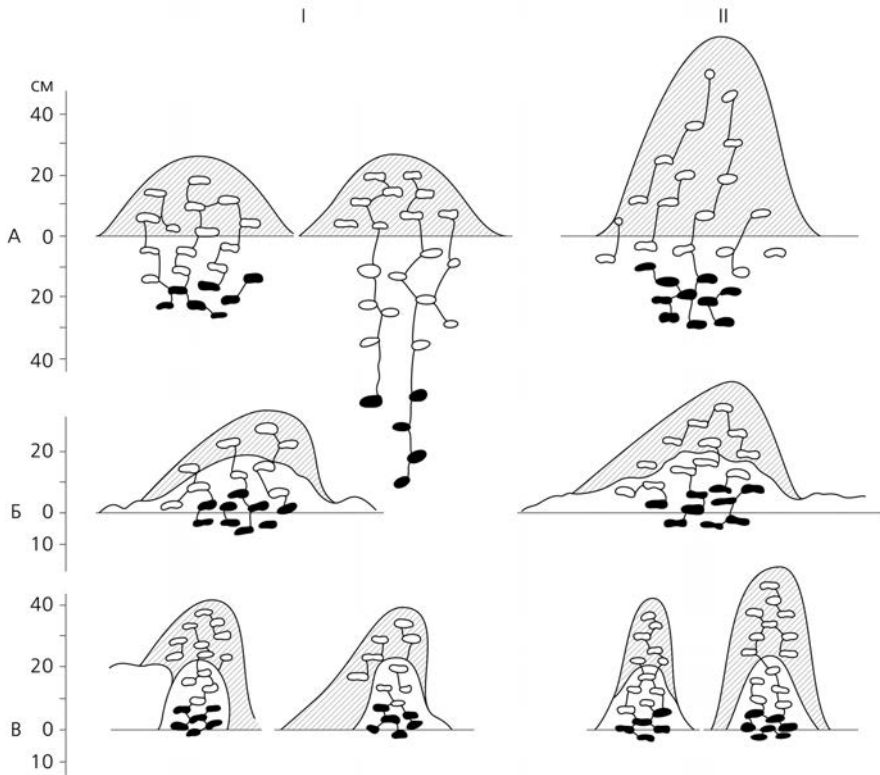


Рис. 15. Устройство гнезд *F. exsecta* в зависимости от влажности грунта (А, Б, В) и освещенности (I и II). А — разреженные лиственничники на береговом валу р. Колымы с песчаными грунтами, умеренно влажные; Б — сырые кочкарные сфагновые лиственничные редколесья; В — кочкарные осоковые болота; I — открытые участки, II — под пологом леса. Косая штриховка — насыпная часть купола из растительных остатков. Зимовочные камеры затушеваны.

Fig. 15. Scheme of cone formation and distribution of wintering chambers in the nests of *F. exsecta* according to soil dampness (А, Б, В) and location opacity (I, II). А — sand bank of Kolyma river, moderately damp; Б — wet hummocky sphagnum larch forests; В — hummocky sedge fens; I — open sites, II — under the forest canopy. Oblique hatching is the filled part of the cone consisting of plant residues. Wintering chambers are shaded.

кочковатого микрорельефа, разного типа кочкарных с постоянно высоким (выше основания кочки) уровнем воды, а также в сомкнутых кедрово-стланиковых и ольховых зарослях.

Гнезда *F. exsecta* по внешнему виду весьма изменчивы в зависимости от местоположения. На выровненных сухих участках с разреженным древостоем (рис. 15 А-I) купол имеет широкое основание и уплощен, на слегка затененных — почти правильной конусообразной формы (рис. 15 А-II). Если гнездо

было заложено в кочке на осоковом болоте, то конус всегда высок и имеет широкое основание (рис. 15 В-I), в затененных или среди осоки — при той же высоте конуса основание обычно узкое (рис. 15 В-II). В большинстве случаев конус асимметричен: южная сторона пологая, тогда как северная почти вертикальная. В пушицево-осоковых кочкарных листовничниках купола располагаются также на кочках (рис. 15 В-I), и старые гнезда приобретают грибовидную форму за счет нависающей над краями кочки на 15–20 см периферической части купола, поддерживаемой свежей и высохшей осокой (см. также гл. 3 и 5). В сфагновых листовничниках с их характерным сглаженно-кочковатым («подушечным») микрорельефом гнезда имеют промежуточное строение (рис. 15 Б). Материал конуса также варьирует — в лишайниковых редколесьях купол почти целиком состоит из мелких кусочков лишайников *Cladonia* и *Alectoria*, что придает ему необычный светло-зеленый цвет. На горях в составе принесенного муравьями материала преобладают обгоревшие веточки и купола выглядят почти черными; под пологом листовничников купола могут быть соломенного цвета из-за сухих хвоинок, из которых нередко почти целиком сложен купол.

Размеры гнезд обычно невелики. Из 150 гнезд, зарегистрированных на маршруте, пересекающем основные растительные группировки котловины оз. Джека Лондона, 41 имело диаметр основания купола около 60 см, что составило 27.3% от их общего числа (табл. 7). Только одно гнездо было вдвое больше (диаметр 120, высота 70 см). Гнезда на кочках могут достигать 140 см в высоту (80 см кочка и 60 см конус) при диаметре 60 см.

Специфика гнезд *F. exsecta* на Северо-Востоке по сравнению с описанными из центральных частей ареала (Длусский, 1967) проявляется в поверхностном расположении подземной части. У классического гнезда муравьев этой группы нижние камеры находятся на глубине 100–120 см (Длусский, 1967). На Колыме самые нижние камеры лишь одного из 29 раскопанных нами гнезд едва достигали 40 см, обычно же ходы не идут глубже 20–30 см, считая от уровня почвы. В гнездах на осоковых кочках ходы и камеры не опускаются ниже основания купола (рис. 15 В). Причины поверхностного расположения камер и ходов двояки. В большинстве местообитаний глубину ходов в почве ограничивает уровень грунтовых вод летом, к которому и приурочены самые нижние камеры. К осени муравьи смещаются вниз по мере снижения уровня грунтовых вод,

Таблица 7. Размеры гнезд *F. exsecta* ( $n = 150$ )

Table 7. *F. exsecta* nest dimensions ( $n = 150$ )

Диаметр основания купола, см	% от всех встреченных гнезд
менее 20	19.5
21–40	29.3
41–60	36.0
61–80	14.6
120	0.6

связанного, в первую очередь, с увеличением мощности сезонноталого слоя и, таким образом, глубины залегания мерзлотного водоупора. Это приводит к увеличению слоя почвы, служащего теплоизоляцией от понижающихся температур воздуха. В тех местообитаниях, где уже на 20–30 см от поверхности почвы температуры зимой достаточно высоки, муравьи не уходят в глубь почвы на зимовку, несмотря на то что грунтовые воды им в этом не препятствуют (см. ниже). Подобная ситуация складывается, к примеру, на южных склонах в горной тундре. Такое расположение зимовочных камер особенно выгодно в весеннее время, так как обеспечивает их ранний прогрев, а следовательно, пробуждение муравьев и удлинение всего срока их сезонной активности.

Единственное и принципиальное исключение из сказанного — гнезда на песчаных террасах и по береговым валам Колымы, зимовочные камеры которых были на глубине соответственно 120–130 и 40–60 см (рис. 15 А). Глубокое залегание грунтовых вод позволяет муравьям зимой «уйти» от низких температур поверхностных горизонтов, а весной их пробуждение не задерживается, поскольку сухой грунт быстро и глубоко оттаивает.

При зимних раскопках муравьи находились в камерах, сохраняя «позу движения». Общая численность зимовавших в разных гнездах составляла от 1200 до 5800 особей с одной самкой. После холодного и дождливого лета 1980 г. в нескольких гнездах на зимовке было обнаружено по 3–5 крылатых самцов и самок.

Обычно большая часть муравьев сосредоточена в камерах на глубине 20–30 см под центральной частью купола (рис. 15). Выше зимующего «ядра» встречаются либо одиночные муравьи, либо их небольшие группы. Муравьи плотно заполняют камеры, и их число целиком определяется объемом камер. Так, в одном из раскопанных гнезд 4200 зимовавших рабочих с одной самкой были обнаружены в 42 камерах, численность в которых варьировала от 20 до 200 особей. Свободные от муравьев камеры и ходы, как и в гнездах других видов, заполнены крупными кристаллами льда.

### ***Formica aquilonia* Yarrow, 1955**

Ареал *F. aquilonia* охватывает Европу, Сибирь и Дальний Восток. В Средней Европе редок и встречается только в горах; обычен на севере Британских островов и в Скандинавии; в Восточной Сибири самый массовый вид из группы *F. rufa* (Длусский, 1967). В Западной и Средней Сибири предпочитает темнохвойные, смешанные и березово-осиновые леса (Омельченко, 1996; Омельченко, Жигульская, 1998). В темнохвойных лесах северной тайги Приобья численность не превышает 2 гнезд на 100 м<sup>2</sup> (Омельченко, Жигульская, 1981). В Якутии и Красноярском крае поселяется в лиственничных, сосновых и пихтовых лесах, обычно группами (до 17 гнезд на 1 га); для северной границы ареала характерны одиночные гнезда (Дмитриенко, Петренко, 1976). В Приморье в поселениях может быть до 50 гнезд, однако в елово-пихтовых лесах от долин до их

верхней границы обычная средняя численность составляет 5–6 гнезд на 1 га (Длусский и др., 1971; Купянская, 1990).

На Северо-Востоке этот вид известен с Охотоморского побережья (Жигульская, Берман, 1975; Берман, Жигульская, 1996б), но не был обнаружен в континентальных районах Магаданской области и на северо-востоке Якутии. В окрестностях Магадана поселяется в каменноберезниках на склонах гор и в лиственничных лесах, но только по террасам рек и ручьев. Будучи в основной части ареала колониальным видом, на Охотоморском побережье обычно встречается одиночными гнездами, редко по 2–3 гнезда, всегда приуроченных к открытым либо со слабым затенением участкам; на сухих южных склонах гнезда не обнаружены. Наибольшая зарегистрированная плотность — 2 гнезда на 1 га (долина верховьев р. Магаданки); гнезда имеют нормальные для процветающих семей размеры: около 70–80 см в высоту и до 120 см в диаметре.

### ***Formica lugubris* Zetterstedt, 1840**

*F. lugubris* — таежный палеарктический наиболее холодолюбивый вид группы *F. rufa*. В европейской части России и в Западной Сибири приурочен преимущественно к еловым лесам (Длусский, 1967), в таежной зоне Средней и Восточной Сибири распространен повсеместно (Дмитриенко, Петренко, 1976), в Приморье изредка встречается по полянам в лиственничных лесах (Длусский, 1967), на Камчатке — в разных типах леса по долинам рек (Купянская, 1986б).

В Магаданской области распространение *F. lugubris* и *F. aquilonia* совпадает. Оба вида отсутствуют в континентальных районах; на Охотоморском побережье заселяют разреженные лиственничные леса и каменноберезники, как правило, в котловинообразных расширениях долин. Под Магаданом, как и на Камчатке (Купянская, 1986б), *F. lugubris* образует небольшие поселения по 2–3 гнезда, приуроченные к освещенным местам на склонах южной экспозиции.

## **Население муравьев**

Как следует из повидовых очерков, муравьи на Верхней Колыме заселяют разнообразные местообитания, избегая лишь осоковых болот, сомкнутых лесов и высокогорий (выше 1300–1400 м н.у.м.). Значительная численность гнезд муравьев (35–76 на 100 м<sup>2</sup>) отмечена в весьма различных по гидротермическим, почвенным и биоценотическим условиям местообитаниях: на степных участках, в смешанных и лиственных лесах, на сфагновых болотах, в разного типа редколесьях, в сообществах кедрового стланика, на низких, заливаемых даже небольшими паводками речных косах и т.д. Разумеется, высокая численность в каждом из названных мест достигается за счет разных видов или их сочетаний (табл. 8).

Наиболее широко распространены 3 вида: *L. acervorum*, *F. gagatoides*, *C. herculeanus*, встречающиеся в разных соотношениях. Эти виды — одни из

самых заметных и наиболее массовых среди всех членистоногих мезофауны (исключая, конечно, гнус) бассейна Верхней Колымы. Наибольшая численность каждого из первых двух достигает 40–44 гнезд, а древоточца — 4 на 100 м<sup>2</sup>. В большинстве случаев доминируют гнезда *L. acervorum*. Существенно, что все три названных вида, отсутствуя либо имея очень малую численность в чрезмерно теплообеспеченных и, как правило, сухих местообитаниях, процветают в наиболее типичных (зональных), занимающих громадные площади холодных и сырых биотопов. Даже на северных склонах суммарная численность гнезд этих видов составляет от 19.5 до 24 на 100 м<sup>2</sup> (в табл. 8 приведены средние цифры для этого биотопа). Гнезда учитывались по методу Г.М. Длусского (1965).

На кустарничково-лишайниково-моховых (в основном сфагновых) шлейфах южных склонов с редкостойной и всегда тонкой, несмотря на возраст, лиственницей (см. очерк о *M. kamtschatica*) из названного комплекса видов почти полностью выпадает *C. herculeanus*, не имеющий подходящих мест для устройства гнезд. В этих местообитаниях содоминируют *L. acervorum*, *F. gagatoides* и *M. kamtschatica*. Гнезда этой мирмики составляют от 10 до 40% гнезд всех найденных видов, и именно здесь отмечена пока максимальная среди всех обследованных территорий на Верхней Колыме численность гнезд муравьев — 76 на 100 м<sup>2</sup>; на отдельных же небольших участках подобных шлейфов она в 2–3 раза выше. В некоторых биотопах моховых шлейфов — с очень крупными, сырыми сфагновыми «подушками» и близким залеганием зеркала мерзлоты — отсутствуют и *C. herculeanus*, и *F. gagatoides*, и население образуют только *L. acervorum* и *M. kamtschatica*. Здесь же выявлено еще одно крайне редкое на Верхней Колыме сочетание видов: *M. kamtschatica* и *F. candida*.

Сухие биотопы южных склонов — небольшие остепненные участки, злаковые луга, луговые послепожарные группировки (с сон-травой, змееголовником, местами с шиповником и кипреем), а также изредка встречающиеся на Колыме хорошо дренируемые разнотравные лиственничники паркового типа и осинники четко выделяются доминированием *F. lemani*, численность гнезд которой достигает 34 на 100 м<sup>2</sup>. По существу, *F. lemani* занимает местообитания, не пригодные для всех других видов из-за чрезмерной сухости. В качестве сопутствующих, исключительно по окраинам, поселяются *L. acervorum* и *F. gagatoides*. На наиболее ксерофитных для бассейна Колымы участках степей (Оротукская котловина и долина р. Коркодон) *F. lemani* отсутствует, и они заселены *F. candida*, гнезда которой, между тем, располагаются не в степных биотопах, а по соседству, в мезофитных ложбинах. В еще более термофитных степях долины Индигирки *F. candida* не найдена, и единственным, зачастую массовым видом собственно степных участков оказывается *L. muscorum* (Берман и др., 1982). Наконец, особое сообщество из двух видов — *F. candida* и *M. bicolor*, как мы отмечали, складывается на галечниках и песчано-галечниковых участках пойм крупных рек, обычно по периферии тополево-чозениевых группировок.

Важнейшая черта размещения гнезд в пределах практически любого лесного биотопа — резкое сокращение их численности в подкроновом пространстве

Таблица 8. Население муравьев в основных группировках пояса редколесий  
 Table 8. Ants' population in basic assemblages of the sparse larch forest zone

№ п/п	Высота н.у.м., элемент рельефа, крутизна	Влажность, характер растительности	Количество гнезд на 1 га										
			<i>M. kam-tschatica</i>	<i>F. raga-toides</i>	<i>L. acer-vorum</i>	<i>C. hercu-leanus</i>	<i>F. exsecta</i>	<i>F. lemni</i>	<i>F. candida</i>				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
<b>Болота, лиственные редколесья и заросли кедрового стланика (кедровники) сырые и заболоченные</b>													
1	500 м, шлейф В скл., 5–8°	Болото кустарничково-сфагновое с выраженным микрорельефом, ПП 100%	16	2	26	+	–	–	–	–	–	–	–
2	600 м, субгориз. участок	Болото сфагновое без выраженного микрорельефа, ПП 100%	6	-	8	–	–	–	–	–	–	–	–
3	500 м, субгориз. участок	Болото мохово-пушице-осоковое, ПП 100%	+	1	7	–	–	–	–	–	–	–	–
4	500 м, шлейф Ю скл., 5–8°	Редколесье сырое кустарничково-сфагновое, сомкнутость 0.1, ПП 100%	23	9	44	+	+	–	–	–	–	–	–
5	750 м, шлейф Ю-В скл., 5–8°	Редколесье сырое со стлаником мохово-лишайниковое, сомкнутость 0.1, ПП 100%	4	14	23	+	+	–	–	–	–	–	–
6	500 м, шлейф Ю скл., 8–10°	Редколесье заболоченное мохово-лишайниковое, сомкнутость 0.1, ПП 100%	8	+	17	–	–	–	–	–	–	–	+
7	550 м, шлейф Ю скл., 8–10°	Редколесье заболоченное мохово-лишайниковое сомкнутость 0.1, ПП 100%	5	2	8	–	–	–	–	–	–	–	–
8	500 м, конус выноса Ю скл., 10–15°	Редколесье с ольховником, ерничково-злаково-брусничное, сырое, сомкнутость 0.1, ПП 50%	+	5	8	+	+	–	–	–	–	–	–
9	500 м, С скл., 18–20°	Редколесье сырое мохово-лишайниковое, сомкнутость 0.1, ПП 100%	–	10	10	+	+	–	–	–	–	–	–
10	800 м, шлейф В скл., 8–10°	Редколесье сырое кустарничково-сфагновое сомкнутость 0.1, ПП 100%	–	4	14	+	+	–	–	–	–	–	–
11	500 м, субгориз. участок	Редколесье заболоченное мохово-пушице-осоковое, сомкнутость 0.1, ПП 100%	–	+	5	+	+	–	–	–	–	–	–

Таблица 8 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
12	500 м, субгориз. участок	Редколесье заболоченное мохово-лишайниковое, сомкнутость 0.3, ПП 100%	-	2	2	+	-	-	-
13	600 м, субгориз. участок	Лиственничник с кедровым стлаником, лишайниково-мохово-кустарничковый, сырой, сомкнутость 0.2, ПП 100%	-	40	27	+	+	-	-
14	800 м, субгориз. участок	Кедровник ерниковый багульниково-бруснично-моховой, сырой, ПП 80%	-	6	8	+	-	-	-
15	600 м, гориз. участок в пойме	Кедровник кустарничково-сфагново-зеленомошный, сырой, сомкнутость 1.0, ПП 45–50%	-	-	-	-	-	-	-
<b>Лиственничные редколесья и заросли кедрового стланика (кедровники) мезофитные</b>									
16	650 м, субгориз. участок	Редколесье с кедровым стлаником лишайниково-кустарничковое, сомкнутость 0.1, ПП 90%	-	20	22	+	+	-	-
17	450 м, субгориз. участок	Вырубка листовничная кустарничково-разнотравная сомкнутость 0.1, ПП 70%	-	17	20	+	+	-	-
18	800 м, субгориз. участок	Редколесье с кедровым стлаником кустарничковое, сомкнутость 0.2, ПП 60%	-	4	16	+	-	-	-
19	1000 м, Ю скл., 25°	Кедровник лишайниково-кустарничковый, ПП 40%	-	2	10	+	-	-	-
20	650 м, субгориз. участок	Кедровник лишайниково-кустарничковый, дреназируемое плато, ПП 100%	-	+	3	+	-	-	-
21	400 м, песчаная терраса Колымы	Кедровник кустарничково-лишайниковый, сомкнутость 0.4–0.5, ПП между кустами 50%	-	11	7	+	2	-	-
22	600 м, субгориз. участок	Кедровник кустарничково-лишайниковый, сомкнутость 0.5–1.0, ПП между кустами 45%	-	18	7	+	-	-	-
23	810 м, морена, берег оз. Дж. Лондона	Кедровник кустарничково-лишайниковый, сомкнутость 0.5, ПП между кустами 70%	-	4	1	+	+	-	-
24	600 м, уступ на водоразделе	Кедровник кустарничково-лишайниковый, сомкнутость 0.6, ПП между кустами 30%	-	1	2	-	+	-	-
25	700 м, С-В скл., 8–10°	Кедровник мохово-лишайниково-кустарничковый, сомкнутость 0.9, ПП между кустами 60%	-	+	+	+	-	-	-



Таблица 8 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
25	700 м, С-В скл., 8–10°	Кедровник мохово-лишайниково-кустарничковый, сомкнутость 0.9, ПП между кустами 60%	-	+	+	+	-	-	-
26	700 м, пологий водораздел	Кедровник бруснично-лишайниково-мертвопокровный, щebinные участки, сомкнутость 0.2, ПП 10%	-	+	+	+	-	-	-
27	850 м, плато на водоразделе	Кедровник, комплекс бруснично-лишайниковый и разнотравно-лишайниковый, сомкнутость 0.6, ПП между кустами 60%	-	-	3	+	-	-	-
28	1400 м, плато на водоразделе	Горная тундра кедровниковая кустарничково-лишайниковая, сомкнутость 0.1, ПП 100%	-	-	+	+	-	-	-
29	600 м, гориз. участок в пойме ручья	Кедровник зеленомошно-мертвопокровный, мозаичный (в латках до 100%), сомкнутость 0.4–0.8	-	-	-	+	-	-	-
30	800 м, С-В скл., 5–10°, на водоразделе	Кедровник кустарничково-лишайниковый в комплексе с травяно-кустарничково-лишайниковым, сомкнутость 0.5, ПП 50% между кустами	-	-	-	-	-	-	-
<b>Группировки южных склонов с хорошим дренажем и мезо-ксерофитным травянистым покровом</b>									
31	500 м, Ю скл., 30–35°	Злаково-разнотравная степь, ПП 60–80%	-	+	1	-	-	34	-
32	450 м, Ю скл., 30–35°	Осинник мезоксерофитный сомкнутость 0.3, ПП 30%	-	+	1	+	-	21	-
33	450 м, Ю скл., 20–25°	Поляны в лишайниковом лиственничнике, сомкнутость 0.3, ПП 50%	-	-	2	+	-	8	-
34	600 м, Ю скл., 30–35°	Лиственничная гарь злаково-разнотравная, ПП 80%	-	+	2	+	-	4	-
35	550 м, Ю скл., 30–35°	Лиственничная гарь кустарничково-травянистая, ПП 40%	-	+	2	+	-	1	-
36	650 м, субгориз. участок, 7–10°	Кедровник разнотравно-брусничный, сомкнутость 0.6, ПП брусники 40–80%	-	38	3	+	-	1	-
37	650 м, Ю скл., 15°	Кедровник разнотравно-брусничный, сомкнутость 0.4, ПП 50%	-	10	-	-	-	8	-
38	700 м, Ю-З скл., 30°, щebinный	Кедровник кустарничково-лишайниковый, сомкнутость 0.5–0.6, ПП между кустами 30–40%	-	+	+	+	-	+	-

Таблица 8 (окончание)

39	700 м, Ю-З скл., 20°	Кедровник кустарничково-лишайниково-гравяный, сомкнутость 0.5-0.6, ПП между кустами 50-70%	-	+	2	+	-	-	-
40	550 м, Ю скл., 35°	Злаково-разнотравная степь в Ороткуской котловине	-	-	-	-	-	-	>100*
41	600 м, Ю скл., 15-20°	Злаково-разнотравная степь в Оймяконской	-	-	-	-	-	-	-
<b>Пионерные группировки пойм</b>									
42	480 м, низкая пойма	Галечники с порослью тополя и чозения	-	-	-	-	-	-	>100*
* - приведена максимальная численность "скоплений" в поселениях; ** - приведена максимальная численность гнезд									
знак «+» ? численность менее 1 гнезда на 100 м <sup>2</sup> ; ПП - проективное покрытие									

деревьев или даже в отбрасываемой ими тени; в сплошных зарослях гнезда крайне редки. Это, несомненно, связано с более низкими температурами, создающимися затенением. Самую сильную тень дает ольха, особенно ее заросли, но даже под одиночными кустами муравьи никогда не были обнаружены. Не селятся они и в густых лиственничниках, например в послепожарных жердняках, хотя лиственница как светлохвойная порода имеет относительно слабую тень (Поздняков, 1983). Отношение различных видов муравьев к затенению неодинаково. Так, в разнотравно-кустарничковых парковых лиственничниках с кедровым стлаником гнезда *F. lemami* размещаются обычно на больших светлых полянах, тогда как *F. gagatoides*, избегая плотной тени кедрового стланика, мирится с легкой тенью молодых лиственниц.

Не менее важно, что муравьи даже массовых видов устраивают прогревочные камеры только в древесине лиственницы, тогда как все остальные породы, встречающиеся на Северо-Востоке (кедровый стланик, высокоствольные березы, ольховник, тополь, чозения, ива росистая и др.), явно игнорируются ими. Причины этого, по-видимому, различны и до конца не ясны. Что касается кедрового стланика, одним из вероятных неблагоприятных факторов, в частности для *S. herculeanus*, может быть расположение скелетных корней куста буквально на поверхности; в почву они погружены только своей нижней частью. Зимовочные же камеры в корнях лиственницы, как и в земляных гнездах в тех же условиях, находятся все-таки глубже — на 5-15 см. Быть может, разница в несколько сантиметров оказывается значимой для выживания зимующих насекомых. Не исключено, что кедровый стланик эффективнее, чем лиственница, защищен от стволовых насекомых обильным выделением смолистых жидкостей. Как бы там ни было, поселения даже древооточца в кедровом стланике достаточно редки. Гнезда, точнее, прогревочные камеры *L. acervorum* встречаются в остатках древесины

кедрового стланика, но и они нечасты, тогда как в остатках лиственницы вполне обычны.

Избегая затенения кустами кедрового стланика и не строя гнезд в его древесине, все виды муравьев не только не связаны с этим растением, но располагают гнезда в пространстве между кустами. Обычно стланик поселяется на бедных и кислых почвах, на которых группировки наземного растительного покрова в большинстве случаев также бедны и представлены различными смешанными вариантами лишайниковых и кустарничковых ассоциаций (см. главу 1). В конце концов, все это сказывается на обеднении видового состава муравьев, и население вырождается в различные соотношения главным образом двух видов — *F. gagatoides* и *L. acervorum*.

Таким образом, принципиальная обобщенная схема биотопического распределения муравьев выглядит следующим образом. Абсолютно подавляющая часть среднегорий Верхней Колымы практически повсеместно населена тремя массовыми и благоденствующими видами (*L. acervorum*, *F. gagatoides*, *C. herculeanus*), причем *L. acervorum*, судя по численности гнезд и разнообразию освоенных местообитаний, видимо, имеет здесь оптимум ареала, по К.В. Арнольди (1957) — биоценотический оптимум (см. Заключение к книге). В сфагновых редколесьях и на болотах шлейфов южных склонов в число доминантов входит *M. kamtschatica*. Все остальные виды, известные с Верхней Колымы, связаны в своем распространении с локальными местообитаниями, имеющими резко уклоняющиеся от характерных для региона в целом (т.е. зональных) условия. Названные же 4 вида, как правило, уступают здесь свои позиции. В мезо-ксерофитных группировках южных склонов доминирует *F. lemani*; в предельно сухих и жарких на Верхней Колыме (подчеркнем — уникальный случай!) — *F. candida*, а на Верхней Индигирке — *L. muscorum*. *M. bicolor* встречается исключительно в поймах вместе с массовой здесь *F. candida*. Единственный вид — *F. exsecta*, безусловный мезофилл, распространен широко, но пятнисто, и его биотопическая приуроченность, исходя из летних условий, не очевидна (см. гл. 5).

Население муравьев существенно меняется в интервале высот 900–1100 м н.у.м., т.е. при переходе от редколесий к горным тундрам: беднеет видовой состав, уменьшается численность, сужается спектр занимаемых местообитаний. Сюда не доходят *M. kamtschatica*, *F. lemani*, лишь однажды вблизи границы леса (более 800 м н.у.м.) была найдена *F. candida* (пойма верховьев р. Аян-Юрях, одного из истоков Колымы). На названных высотах северные склоны и платообразные поверхности муравьями не заселяются; там удалось найти лишь несколько гнезд *L. acervorum*. На западных и восточных склонах плотность гнезд всех видов резко падает — до полного исчезновения. По южным же поднимается *F. exsecta*, одиночные гнезда которой обнаруживаются до 1200 м н.у.м., и 3 массовых в редколесьях вида — *L. acervorum*, *F. gagatoides*, *C. herculeanus*. Здесь население муравьев неоднородно, точнее, пятнисто: на благоприятных участках их численность так же высока, как и в редколесьях на высоте 400–600 м, местами же муравьи полностью отсутствуют. Выше встречается только

*L. acervorum*, причем по восточным и западным склонам — до 1200 м, а по южным — до 1400 м, где одиночные гнезда все еще можно найти (Берман и др., 1980).

Названные высотные отметки могут смещаться в местностях с особым мезоклиматом. Например, они ниже в узких долинах с большой закрытостью горизонта, выше — в обширной котловине оз. Джека Лондона (урез воды 804 м н.у.м.). Исключение составляют осоковники (из *Carex argunensis*, *C. rupestris* и др.) — теплые, ксероморфные, иногда умеренно влажные сообщества, обычно занимающие водоразделы или уступы террас, но всегда «ветроударные» местоположения (Берман, 1990). Несмотря на высокую теплообеспеченность, муравьев здесь нет (не считая одиночных гнезд по опушкам), что связано, очевидно, с отсутствием снега зимой и вымерзанием муравьев.

Таким образом, по мере подъема в горы и уменьшения теплообеспеченности азональные экосистемы и виды, обитающие в них, выпадают и господствующими становятся зональные, а с ними и повсеместно распространенные три вида (*C. herculeanus*, *L. acervorum*, *F. gagatoides*), к которым в некоторых местообитаниях присоединяется *F. exsecta* (Берман и др., 1980). Однако и этот комплекс видов с высотой претерпевает заметные изменения — снижается плотность их гнезд, сокращается спектр населяемых местообитаний. В первую очередь муравьи перестают встречаться на северных склонах, затем на склонах нейтральных экспозиций, проникая в высокогорья только по южным.

### Место муравьев в населении мезофауны

Картина населения муравьев будет не полна без обсуждения места муравьев в населении беспозвоночных животных мезофауны региона. Вопреки большой обследованной территории и значительному разнообразию изученных экосистем по структуре доминирования отчетливо проявляются лишь несколько крупных, ярко выраженных типов населения и соответствующие им объединения местообитаний (Берман, Бухкало, 1985).

I. Абсолютное доминирование энхитреид (до 20 тыс. на 1 м<sup>2</sup>) со значительным участием многоножек, иногда с содоминированием личинок двукрылых и относительной редкостью остальных членистоногих. Этот тип населения свойственен самым холодным участкам с водоупорной мерзлотой (СТС порядка 50–60 см), над которой располагается мощный слой рыхлого торфа с высокой порозностью — идеальный субстрат для обитания микроартропод и питающихся ими многоножек; напочвенный покров либо моховой, либо мохово-лишайниковый. Муравьи в этом типе населения занимают весьма скромное место и представлены тремя гипоарктами.

II. Абсолютное доминирование (до 81% по численности и 75% по массе всех членистоногих) при очень высокой численности многоножек, иногда также с содоминированием личинок двукрылых. Многоножки представлены двумя семействами — Geophilidae и Lithobiidae (преобладает *Dacrobius krivolutzkyi*).

Огромная численность (в эклекторной выгонке свыше 400 особей на 1 м<sup>2</sup> обеих групп!) выявлена в холодных, с моховым покровом сообществах кедрового стланика и густых ольховниках с СТС около 60–80 см. Муравьи еще более редки, чем в предыдущем типе.

III. Абсолютное доминирование мезофильных муравьев (*Leptothorax acervorum*, *Camponotus herculeanus*, *Formica gagatoides* и *Myrmica kamtschatica*) — до 90% по численности и до 80% по массе, при содоминировании многоножек. Подобное население характерно для кустарничково-моховых листовенных редколесий, как правило с кочкарным или бугристым нанорельефом. Этот тип населения по существу представляет собой предыдущий, в который «вселились» муравьи, отсутствовавшие там из-за затененности и слабо выраженного нанорельефа.

IV. Доминирование ксерофильных муравьев (*Formica lemani*, *Myrmica angulinodis*) и содоминирование жуков или наоборот — в зависимости от затенения. Эти варианты населения свойственны ксерофитным биотопам, будучи максимально выражены в степных группировках. Жесткокрылые в половине (по числу) обследованных сообществ — доминанты или содоминанты. Однако среди более 20 зарегистрированных семейств к их числу могут быть отнесены только 6: шелкуны, жужелицы, мягкотелки, стафилины, долгоносики и усачи.

Названные выше всего лишь 4 основных типа населения не исчерпывают, конечно, его разнообразия в регионе, но отражают наиболее часто встречающиеся. Можно назвать еще несколько наиболее характерных, приуроченных к особым местообитаниям, суммарная площадь которых в ландшафте, между тем, ничтожна. Это население рощиц осины и участков послепожарных ксероморфных лугов с абсолютным доминированием дождевых червей (здесь, как мы отмечали, встречается *M. angulinodis*); тополево-чозениевого леса с огромной долей в населении личинок мух, в основном бибионид (муравьи представлены *F. candida* и *M. bicolor*); куртинных ольховников северных склонов с доминированием личинок типулид при участии личинок мелких мух и др., напроочь лишенных муравьев; кустарничко-вейниковых березняков и пойменных листовенничников с супердоминированием (56–70% населения членистоногих) червецов, главным образом *Arctorthezia cataphracta*, встречающихся также во многих сообществах Верхней Колымы.

Первые 3 основных типа занимают подавляющую часть территории, варьируя и плавно переходя один в другой. Общее число видов всех групп почвенной мезофауны, «задающих» структуру населения большинства подобных сообществ, по-видимому, не превосходит 25–30 (подчеркнем — из проанализированных групп). Поскольку подавляющую часть региона занимают разнообразные сырые и (или) холодные биотопы на водоупорной мерзлоте и с небольшим СТС, постольку на территории в целом преобладает олигодоминантный комплекс, основу которого составляют многоножки (2–3 вида) и мезофильные муравьи (3–4 вида). Многоножки обсуждаемых групп, как

известно, хищники; муравьи также нуждаются в значительном количестве белковой пищи для выкармливания расплода. Таким образом, в населении мезофауны огромных пространств доминируют облигатные и факультативные хищники, питающиеся крайне многочисленными, особенно в рыхлых торфяных и торфоподобных («сухие торфы») субстратах, представителями микрофауны.

Ксероморфные же сообщества невелики по площади, и в населении их подавляющего большинства доминируют муравьи.

Важнейшая черта населения — отсутствие зависимости его структуры от доминирующих в регионе лесобразующих пород: лиственницы и кедрового стланика. Иными словами, предсказать население (в том числе и муравьев) по доминирующей породе невозможно, что связано с отмеченной выше огромной экологической валентностью лиственницы и кедрового стланика, позволяющей им существовать в широком диапазоне местоположений и в разных почвенно-мерзлотных условиях.

Состав населения мезофауны и доминирующих видов муравьев в редкостойных насаждениях, столь характерных для региона, почти однозначно зависит от местоположения на рельефе (заметим — в пределах распространения одной горной породы). Такая предсказуемость, несомненно, связана с решающим влиянием местоположения на условия дренажа и теплообеспеченности, сказывающихся, в свою очередь, на характере мерзлоты (водоупорная или «сухая») и определяемом ею в очень большой мере напочвенном растительном покрове. Повторимся — состав и численность населения (особенно муравьев) при этом крайне зависят и от степени затенения, создаваемого любым растительным ярусом.

Таким образом, муравьи на подавляющей части территории пояса редколесий в бассейне верховий Колымы занимают исключительно важное место в населении беспозвоночных животных из числа мезофауны.

\*\*\*

Описанная картина распределения муравьев характерна для континентальных горно-таежных районов Магаданской области, тогда как в сторону большей континентальности климата — в Северо-Восточной Якутии, и в сторону меньшей — к побережью Охотского моря, она несколько меняется. В рекогносцировочно обследованных нами Оймяконской, Момской и Нерской котловинах, находящихся в регионе, служащем эталоном континентальности, границы вертикальных поясов, в частности граница леса, несколько смещены, кедровый стланик оттеснен в горы выше, чем на Колыме. Условия обитания муравьев оказываются приемлемы лишь для трех видов зонального комплекса; другие виды в сообществах кедрового стланика там пока не найдены.

На побережье Охотского моря с его значительно отличным от внутренних районов Колымы климатом (Клюкин, 1970) границы вертикальных поясов смещены в противоположном направлении: лес не достигает высоты более 650–700 м н.у.м. Сообщества же кедрового стланика располагаются от

уровня моря до вершин гор, т.е. до 900–1000 м на склонах всех румбов, включая северные. Мы уже отмечали, что фауна муравьев побережья богаче. Но и здесь муравьи связаны с разреженными вариантами лесов (лиственничными и каменноберезниками) и кедрово-стланиковых сообществ. Как и на Колыме, подавляющая часть видов муравьев встречена только в нижних частях склонов. Начиная с 200–250 м н.у.м. на северных склонах и с 350–400 м на южных склонах фауна беднеет и население образуют, как и на Колыме, вне зависимости от характера растительности, вездесущие *L. acervorum*, *C. herculeanus* и *F. gagatoides*.

Таким образом, вопреки значительным отличиям географической среды Северо-Восточной Якутии, верховьев Колымы и Охотского побережья и экологических условий конкретных биотопов, население муравьев в господствующих сообществах (лиственничниках и кедровниках) формируется под влиянием небольшого числа общих факторов. В частности, муравьи избегают затенения, создаваемого любыми «тенеобразователями», их гнезда или прогревочные камеры крайне редко устраиваются в любой древесине, кроме древесины лиственницы. Все прочие древесные породы не проходят на Северо-Востоке мирмицидную стадию разрушения. Лишь изредка на верхней границе распространения кедрового стланика в старых отмерших толстых побегах встречаются гнезда древоточца. С увеличением высоты местности видовое разнообразие падает и кедровники населяет только доминантный гипоарктический комплекс (Жигульская, Берман, 1989; Берман, Жигульская, 1996а).

### Глава 3

## ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ ЗИМОВКИ МУРАВЬЕВ НА ВЕРХНЕЙ КОЛЫМЕ

Как показано в предыдущей главе, зимовка большей части видов муравьев на Верхней Колыме проходит в поверхностных горизонтах почвы и лишь некоторых — глубже 50 см. Снег, растительность, слой почвы и (или) грунтов смягчают температурные условия относительно чрезвычайно суровых наблюдаемых в воздухе. Сколько-нибудь достоверных описаний температурных режимов под снегом не только в верховьях Колымы, но и в смежных регионах с еще более холодным континентальным климатом нет. Измерения подобного рода в сети Гидрометеослужбы проводятся на небольшом числе метеостанций, а для широкого применения расчетных методик отсутствуют необходимые исходные теплофизические данные. Кратковременные наблюдения не позволяют оценить типичность полученной картины, так как сезонный ход температур воздуха и режима снегонакопления от зимы к зиме подвержен высокой изменчивости. Все перечисленные причины побудили нас детально исследовать условия в верхних слоях почв и грунтов наиболее характерных биотопов и непосредственно в гнездах муравьев в течение нескольких зим. Для удобства изложения вначале рассмотрим факторы, определяющие зимний термический режим в верхнем 20 см слое почвы, и его вариации в различных биотопах на вертикально-поясном профиле от долины Колымы до верхней границы горных тундр; затем на этом фоне опишем ход температур в гнездах муравьев.

### Методические подходы

Для определения температуры почвы более чем в 40 характерных биотопах и в крупных гнездах муравьев использовались дополнительно гидроизолированные стандартные термометры сопротивления (ТСМ) с номинальным сопротивлением 53 и 100 Ом в комплекте с мостом сопротивления Р-333, а также специальные метеорологические датчики с сопротивлением 270 Ом и регистратор АМ-29М. В небольшие гнезда вживлялись изготовленные вручную термометры сопротивления меньшего размера. Датчики устанавливались обычно летом, и регистрация велась 2–3 года. Зимой наблюдения проводили раз в 5–7 дней. Для надежной интерпретации получаемых таким образом рядов данных привлекались материалы круглосуточных измерений температур воздуха и почвы с помощью 12-точечных самопишущих мостов КСМ-4, позволяющих определить положение значений разовых измерений на кривых суточного и сезонного хода температур. Самопишущие мосты были установлены в 4 характерных биотопах: в сфагново-кустарничковом листовничнике на шлейфе восточного склона, где располагалось гнездо *M. kamtschatica*; в сфагново-кустарничковом листовничнике на шлейфе южного склона вблизи от гнезда *F. candida*; на луговом



участке сухого южного склона с гнездами *F. lemni* и в сфагново-кустарничковом лиственничнике на северном склоне. Кроме того, почти во всех точках регистрации сезонного хода температур почвы и в ряде характерных биотопов два и более года подряд минимальными термометрами определялись сезонные минимумы на глубине 0–1, 5, 10, 20, 40, 60 см (в случае большей мощности сезонноталого слоя — и глубже). Точность определения температуры во всех случаях составляла 0.5°C.

Высота снега измерялась по постоянной рейке непосредственно в месте установки термометров; для более полной характеристики снежного покрова проводились снегомерные съемки (Наставление..., 1969). Кроме перечисленных данных, для характеристики температурного поля почв привлечены материалы многолетних наблюдений близлежащих метеостанций (Справочник..., 1966) и наши данные по температуре воздуха на вертикальном профиле от днища долины Колымы до горных тундр. Основные наблюдения были проведены в 1976–1982 гг.

Зимой температуры в гнездах под насыпным конусом из растительных остатков, в частности у *F. exsecta*, и на той же глубине рядом с гнездами мало отличимы, а в земляных гнездах эта разница отсутствует полностью. Поэтому о режиме в зимовочных камерах муравьев в большинстве биотопов мы судили по ходу температур соответствующих горизонтов почвы и грунтов.

В то же время условия в пределах любого биотопа неоднородны вследствие пятнистости растительности, особенностей залегания снега и т. д. Поэтому для большей надежности получаемых данных сезонный ход температур был также определен непосредственно в гнездах большей части видов муравьев. В частности, — в 4 гнездах *F. exsecta*; 3 из них были расположены в разреженном лиственничнике с подлеском из ив на террасе руч. Олень (500 м н. у. м.), одно — на южном склоне в горной тундре (1300 м н. у. м.). В гнездах *L. acervorum* — на тех же участках, что у *F. exsecta*, и в сфагново-кустарничковом лиственничнике на высоте 500 м (всего 8 гнезд). У *F. gagatoides* — на всех названных выше участках и дополнительно — на сухом щебнистом южном склоне с луговой растительностью (всего 5 гнезд). Температуры в 4 гнездах *M. kamtschatica* измерялись в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (высота 500 м н. у. м.), в 3 гнездах *F. candida* — в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе южного склона. Гнезда *C. herculeanus* обследовались в пне и в трех поваленных стволах лиственниц, — все на разных участках террасы руч. Олень. Об условиях в гнездах *L. muscorum* судили по температурам почвы на степном склоне в долине р. Учугей в 3 км от ее впадения в р. Агаякан (левый приток Индигирки) близ одноименной метеостанции (август 1977 г. – сентябрь 1978 г.). Зимние условия в гнездах *M. bicolor* и *F. candida*, поселяющихся только на пойменных террасах, нередко в непосредственной близости друг от друга, изучались в пойме р. Детрин на краю тополево-чозениевой рощи рядом с гнездом *M. bicolor*. Кроме того, в конце февраля 1980 г. в течение 3 сут регистрировались температуры в 4 гнездах *F. exsecta*, 2 гнездах

*F. gagatoides* и одном гнезде *L. acervorum* в сфагново-кустарничковых листовничниках на высоте 850 м н.у.м. в котловине оз. Джека Лондона. Как выяснилось впоследствии, эти работы проводились в последний за зиму очень холодный период с температурами воздуха ниже  $-40^{\circ}\text{C}$ , что дает право считать зафиксированные условия близкими к экстремальным.

В качестве основного показателя температурного режима биотопов зимой выбраны значения сезонных минимумов по горизонтам 0–1, 5, 10, 20 и 40 см, так как именно эти температуры могут лимитировать существование муравьев. Однако, поскольку почти все экстремальные значения были получены либо с помощью минимальных термометров, либо разовыми измерениями электротермометрами, мы, казалось бы, не можем оценить характерную продолжительность (часы или сутки) минимумов, а значит, не можем использовать их для описания зимней экологии муравьев. Между тем обработка лент самописцев показала, что в области наиболее низких значений колебания температур на глубине 10–20 см даже под небольшим слоем снега в течение суток обычно не превышают  $0.3\text{--}0.5^{\circ}\text{C}$ . Иными словами, учитывая точность измерений (составляющую, как указано выше,  $0.5^{\circ}\text{C}$ ), можно считать, что продолжительность существования минимумов составляла около суток. Именно этот временной масштаб и определяет выживаемость большинства групп беспозвоночных, так как смертность при экспозиции от 16 ч до 20–30 сут мало зависит от времени (Salt, 1966б; Меривээ, 1972; Куузик, 1970).

Термические условия почвы в холодный период зависят от температуры воздуха, высоты и плотности снежного покрова, характера растительности, влажности (или льдистости) почвы и теплозапаса ее более глубоких горизонтов. Первые три фактора имеют наибольшее влияние на формирование минимальных температур поверхностных горизонтов, тогда как характер растительности и влажность грунтов во многом определяют ход промерзания. Влияние теплозапаса более глубоких горизонтов, как правило, не сказывается на температурном режиме верхних слоев (Алфимов, 1984, 1985, 1989), и это обстоятельство будет подробнее рассмотрено при описании зимних условий в таликах.

### Температура воздуха

Зимние условия в бассейне Верхней Колымы определяются, с одной стороны, близостью северо-восточного отрога Азиатского антициклона с самыми холодными в Северном полушарии воздушными массами; с другой — проникающими сюда циклонами, приносящими потепления, ветры и снегопады. Чередование столь контрастных режимов приводит к большим отклонениям среднемесячных температур воздуха от нормы, достигающим  $8\text{--}10^{\circ}\text{C}$ , что позволяет отнести верховья Колымы (наряду с бассейном Юкона) к районам с максимальной для Северного полушария изменчивостью погоды как в течение зимы, так и в многолетнем ходе (Гедеонов, 1967). Средняя многолетняя температура воздуха на стационаре «Абориген» (500 м н.у.м.), определенная методом разно-

стей по 10-летнему ряду наблюдений (Челпанова, 1963), составила для декабря  $-32.6^{\circ}\text{C}$ , января  $-34.1^{\circ}\text{C}$ , февраля  $-31.0^{\circ}\text{C}$ . На такую же величину ( $2-3^{\circ}$ ) варьируют в зимние месяцы и средние многолетние значения абсолютных минимумов температур воздуха на окрестных метеостанциях (Справочник..., 1966). Осредненные же за период с 1978 по 1981 г. результаты наблюдений за те же месяцы были равны соответственно  $-37.7$ ,  $-29.9$  и  $-28.4^{\circ}\text{C}$ . То есть в годы проведения исследований декабри были существенно холоднее, январь — теплее, а февраль близки к норме (Алфимов, 1985). Как следствие, сезонный минимум температуры воздуха может отмечаться практически в любое время с конца ноября по конец февраля, что существенно сказывается на сезонном ходе температур почвы.

При антициклональном режиме погоды стекание и застой холодных воздушных масс в межгорные депрессии усиливают вертикально-инверсионное распределение температур воздуха, вызванное радиационным выхолаживанием поверхности. Наибольшие вертикальные градиенты характерны для нижней части гор (в интервале высот 500–800 м н.у.м.) — среднедекадные температуры меняются здесь максимально на  $3.6^{\circ}\text{C}/\text{на}100$  м подъема. В конечном итоге на верхней границе леса потепление по отношению к днищам долин составляет  $12^{\circ}\text{C}$  (Алфимов, 1984). С увеличением высоты градиент уменьшается и на отметках 1250–1300 м н.у.м. отсутствует. При прохождении циклонов, сопровождающихся потеплением и усилением ветров, инверсионное распределение температур нарушается.

Наиболее важная роль инверсий по отношению к зимующим организмам заключается в «срезании» по мере подъема в горы особенно глубоких минимумов. В горных тундрах на высоте 1250 м н.у.м. мы не отметили значений ниже  $-37^{\circ}\text{C}$ , в то время как на 500 м было  $-54^{\circ}\text{C}$ , а на 350 м н.у.м.  $-59^{\circ}\text{C}$ . Приведенные данные близки к климатическим характеристикам региона: средние из абсолютных минимумов по окрестным метеостанциям, расположенным в этом же высотном поясе, варьируют в пределах  $-40\dots-56^{\circ}\text{C}$  (Справочник..., 1966).

На фоне описанного изменения температуры воздуха с высотой влияние экспозиции склонов пренебрежимо мало: для среднедекадных значений оно не превышает  $\pm 1.2\dots 1.5^{\circ}\text{C}$ , причем нижние части северных и южных бортов долины, где проводились измерения, могут быть как теплее, так и холоднее днища (Алфимов, 1984).

### **Снежный покров**

При минимальных температурах воздуха, близких к  $-60^{\circ}\text{C}$ , особое значение для формирования условий в почве приобретают факторы, препятствующие ее выхолаживанию, и, в первую очередь, динамика накопления и характер пространственного распределения снежного покрова. Для континентальных районов Северо-Востока типично относительно небольшое (100–200 мм) количество твердых осадков, благодаря которым средняя высота снега в наиболее холодные

месяцы составляет 30–40 см, увеличиваясь к марту до 40–50 см (Клюкин, 1970). Однако приведенные значения могут существенно варьировать год от года. Так, для метеостанции Усть-Омчуг, находящейся примерно в 90 км от места проведения наших работ, максимальная за зиму высота снежного покрова составляет обычно 28 см, в отдельные же годы ее значения могут варьировать от 16 до 53 см (Справочник..., 1968). Количество твердых осадков существенно зависит от высоты над уровнем моря: оно растет на 2–3% на каждые 100 м подъема на наветренных макросклонах и на 5–7% — на подветренных (Клюкин, 1970), что также сказывается на высоте снежного покрова.

Биотопическая изменчивость снежного покрова в пределах близких высот в основном формируется ветром за счет метелевого переноса. При этом растительность, а в особенности кустарники и кустарнички, способствуют не только увеличению высоты снега, но и уменьшению его плотности.

В поясе редколесий минимальная высота (0–20 см) и наиболее неравномерное распределение снега наблюдаются на открытых действию ветров и лишенных кустарников и деревьев участках шлейфов, террас и верхних частей склонов различной экспозиции. В горных тундрах, где скорости ветра существенно больше, подобные участки почти всегда бесснежны. Максимальная высота снега при наиболее равномерном залегании отмечена в защищенных от ветра местах — на покрытых лесом склонах и террасах, в долинах ручьев и озерных котловинах, а выше границы леса — на подветренных южных склонах. В остальных биотопах наблюдается средняя высота снега — 20–40 см. Важная характеристика снежного покрова — изменения его высоты в пределах одного биотопа — в большом числе случаев составляет 60–80 см. Значительное увеличение высоты снега в пределах участка может быть вызвано как образованием надувов в ветровой тени вблизи перегибов склонов, куртин деревьев и т.п., так и заполнением снегом различных понижений мезо- и микрорельефа — ложбин, термокарстовых просянок мерзлоты, русел временных водотоков и т.п. Напротив, минимальная высота снега в пределах биотопа отмечается на положительных элементах микрорельефа — кочках, буграх пучения и т.п. Однако неравномерное распределение снега редко находит свое отражение в неоднородности растительности. Немногими примерами такого рода можно считать упомянутые осочковые группировки, как правило, маркирующие бесснежные участки, и золотистый рододендрон (*Rhododendron aureum*), напротив, выживающий только в случае, если полностью закрыт снегом. Весьма сильна также связь со снежным покровом кедрового стланика: торчащие из снега ветви получают морозные «ожоги» — их хвоя после зимовки желтеет и отмирает.

Высота снега в большинстве биотопов пояса редколесий достаточно плавно увеличивается с момента установления снежного покрова до начала таяния. Существенные колебания могут наблюдаться лишь на открытых ветрам участках. Напротив, в горно-тундровом поясе максимальная высота снега достигается в течение 1–2 декад после установления снежного покрова и затем лишь колеблется из-за уплотнения и ветрового переотложения (Алфимов, 1984).

Теплоизолирующее действие снежного покрова, как известно, зависит не только от его мощности, но и от плотности. В редколесьях самый рыхлый снег (до  $0.13 \text{ г/см}^3$ ) залегают на участках, защищенных от ветра; наибольшая же плотность отмечена на безлесных болотах и террасах. Таким образом, поскольку плотность снега обычно велика там, где мала его высота, постольку утепляющее действие снега в различных местах может варьировать сильнее, чем каждый из этих параметров в отдельности.

В горной тундре плотность снега в среднем выше, чем в редколесьях, а распределение плотности отличается от описанного для редколесий в сторону еще большей неравномерности, в том числе и в пределах биотопов. В надувах же наблюдается чередование слоев различной плотности — от снеговой доски до глубинного инея. Подобная неоднородность увеличивает теплоизоляционные свойства снега (Павлов, 1979), что несколько компенсирует эффект более высокой средней плотности и способствует меньшему выхолаживанию участков под снежными надувами.

### **Минимальные температуры почвы**

Совокупное действие температуры воздуха, высоты и плотности снега, почвенного покрова, влажности почвы и ряда других факторов приводит к формированию поля температуры почвы, представляющего собой континуум в любой момент холодного сезона, не исключая периода экстремумов (рис. 16). Группировка участков по значениям минимумов (рис. 17) показывает, что высота снега более 40 см служит достаточным условием для того, чтобы даже в верхнем сантиметре почвы температуры не опускались ниже  $-25...-26 \text{ }^\circ\text{C}$  (на глубине 20 см — не ниже  $-19...-20 \text{ }^\circ\text{C}$ ). Напротив, отсутствие снега приводит к выхолаживанию верхнего сантиметра почвы до  $-40...-48 \text{ }^\circ\text{C}$  и горизонта 20 см до  $-39...-40 \text{ }^\circ\text{C}$ . На долю этих крайних вариантов приходится менее половины обследованных биотопов. Большинство же (по площади они занимают подавляющую часть территории) имеют среднюю высоту снега и, соответственно, минимальные температуры  $-22...-32 \text{ }^\circ\text{C}$  на поверхности почвы и  $-16...-24 \text{ }^\circ\text{C}$  на глубине 20 см.

Варьирование значений рассматриваемых характеристик внутри обозначенных групп и их перекрытие между группами — результат действия иных, кроме высоты снега, факторов, влияющих на формирование поля температур почвы (температура воздуха, характер напочвенного покрова, влажность почвы и др.). Особенно трудно разделить роль влажности почвы и характера растительности. Однако из теплофизических соображений следует, что содержащаяся в почве влага не только способствует замедлению перехода через  $0 \text{ }^\circ\text{C}$  за счет выделяющегося при замерзании скрытого тепла кристаллизации. Превратившись в лед, она увеличивает теплоемкость и теплопроводность почвы, обеспечивая лучшую передачу тепла от слоев многолетней мерзлоты с постоянной температурой около  $-5...-7 \text{ }^\circ\text{C}$ , и, следовательно, препятствует выхолаживанию

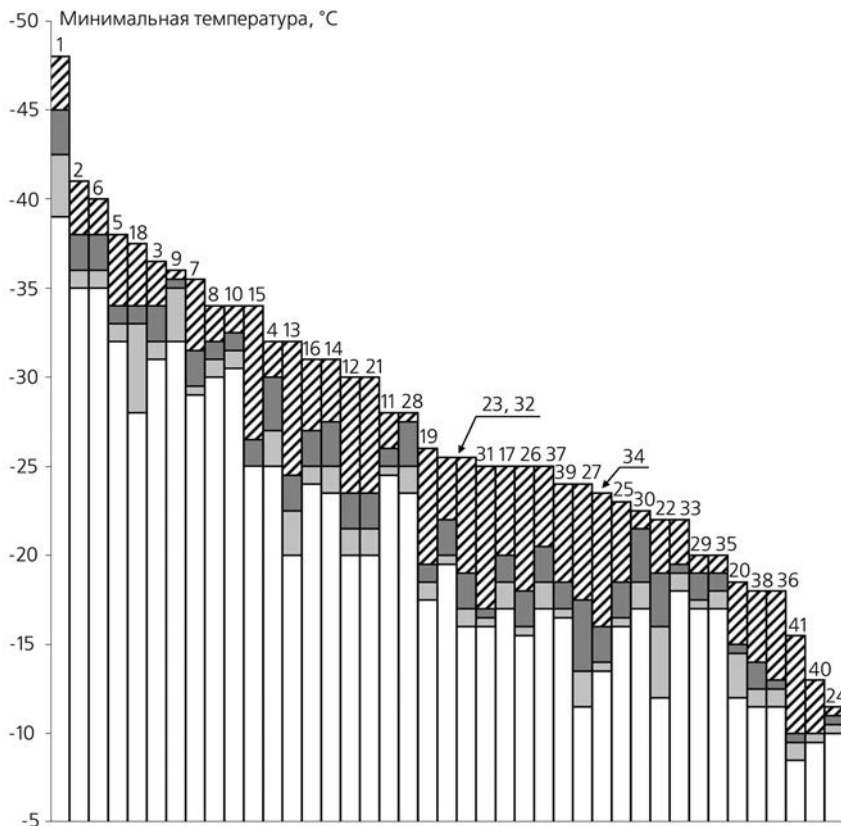


Рис. 16. Минимальные температуры почвы обследованных выделов. Заштрихованные столбики — изменение температур в верхних 5 см, темно-серые — в слое 5–10 см, светло-серые — в слое 10–20 см. Цифры над столбиком соответствуют номеру биотопа в табл. 9.

Fig. 16. Minimal soil temperatures of the examined biotopes. Hatched columns — temperature change in upper 5 cm., dark gray — in the 5–10 cm. layer, light gray — 10–20 cm. The figure above the column corresponds to the number of the biotope in Table 9.

и повышает экстремумы. Увеличение проективного покрытия растительности, кроме того, что способствует накоплению большего количества снега, как правило, сопряжено с относительно мощными органогенными горизонтами, плохо проводящими тепло, что также сказывается на условиях в почве.

Трудноразделимое совокупное действие влажности почвы, характера растительности и мощности снежного покрова наиболее сильно сказывается в первую половину зимы, способствуя растягиванию периода замерзания верхнего слоя почвы в сырых многоснежных биотопах пояса редколесий до 20 дней, а в мягкие и снежные зимы — до 1.5–2 мес. После замерзания почва в таких местах выхолаживается постепенно в течение 4–4.5 мес, и минимальные температуры наблюдаются, как правило, во вторую половину зимы, иногда даже в конце февраля — начале марта.

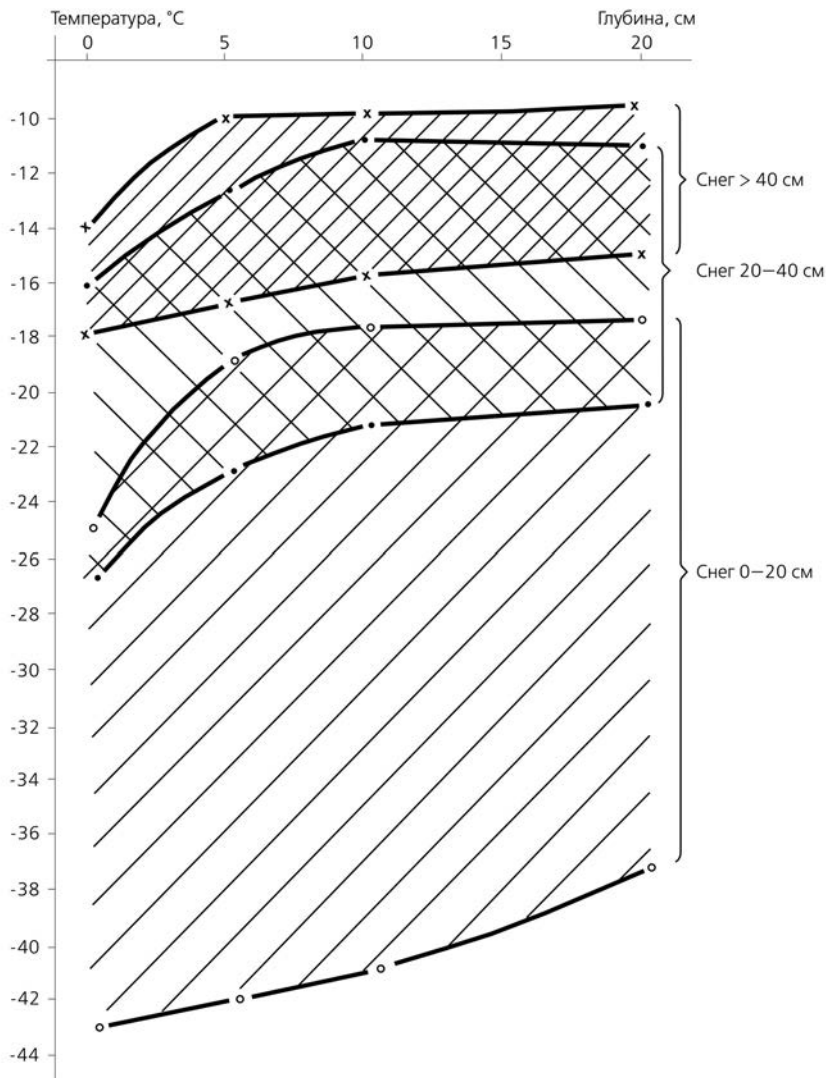


Рис. 17. Амплитуда минимальных температур почвы в биотопах с разной мощностью снежного покрова.

Fig. 17. The range of minimal soil temperatures in biotopes with different thicknesses of snow cover.

На сухих участках, в особенности малоснежных, ход температуры воздуха и почвы тесно связаны. Переход через  $0^{\circ}\text{C}$  занимает порой около недели, минимумы почвы и воздуха совпадают по времени. Таким образом, наибольшие различия между сухими и сырыми почвами наблюдаются в первую половину

зимы и достигают при прочих равных условиях 6–7 °С. Во вторую половину на сырых участках выхолаживание почвы близко к экстремальному, а на сухих почвы вслед за воздухом несколько теплеют, и описываемая разница уменьшается до 2–4 °С.

В горно-тундровом поясе влияние растительности сводится к задержанию небольшого количества снега на платообразных участках. Воздействие влажности почвы на формирование температурного режима поверхностных горизонтов также значительно слабее, чем в поясе редколесий, потому что ее значения поздней осенью колеблются в относительно более узком диапазоне; максимальная же влажность не превышает 70%. Выделяющееся при кристаллизации воды тепло растягивает процесс замерзания почвы на 1–2 нед. Это немного в сравнении с 7–8 нед под мощными снежными надувами, место формирования которых зависит исключительно от рельефа. В результате, благодаря более высоким, чем в поясе редколесий, температурам воздуха, меньшему разнообразию условий увлажнения и растительности в горных тундрах, диапазон изменения температуры почвы в каждой группе биотопов, выделенной по высоте снега, умже, чем для биотопов, расположенных в поясе редколесий.

Взаимодействие всех факторов формирует следующую картину распределения минимальных температур почвы в типичных ландшафтах верховий Колымы (табл. 9). Наименее холодным из всех обследованных закономерно оказывается небольшое число многоснежных и сырых участков, где температуры во всем профиле, кроме поверхности, не опускаются ниже –10...–13 °С (36, 40\*). Однако известно, что зависимость теплопроводности снежного покрова от его высоты имеет логарифмический характер (Павлов, 1979), и под метровым слоем снега не намного теплее, чем под слоем в 50–60 см. Поэтому в поясе редколесий к «теплым» можно еще отнести выделы с не самой большой высотой снега, но отличающиеся значительной влажностью почвы (26, 35, 36, 37, 39). Сказанное позволяет принять высоту снега в 40–50 см за нижнюю границу для «теплых» биотопов. Температуры в подобных местообитаниях на глубине 10 см не опускаются ниже –18.5 °С. Напротив, при влажности почвы ниже средней даже при высоте снега более 40 см ее верхний сантиметр может охлаждаться до –24...–26 °С, а горизонт 20 см — до –16...–17 °С (17, 25, 32). В горной тундре минимумы под снежными надувами лежат в довольно узком диапазоне: от –18...–22 °С в верхнем сантиметре до –11...–18 °С на глубине 20 см (20, 29, 33, 38). Под самыми мощными надувами, стаивающими лишь в середине лета, минимальные температуры во всем верхнем (20 см) слое почвы не опускаются ниже –11...–12 °С (24).

Вторая группа биотопов (т.е. со снегом в 20–40 см) также разбивается на подгруппы в соответствии с влажностью почвы (см. рис. 17). В горно-тундровом поясе участки со средней мощностью снега редки и представлены лишь двумя незначительно различающимися по влажности и минимальным температурам (–28...–31 °С в верхнем сантиметре и –24...–25 °С на 20 см) выделами (11, 16).

\* Здесь и далее в скобках — номера участков в табл. 9.



Таблица 9. Минимальные температуры в верхних слоях почвы различных биотопов  
 Table 9. Minimal temperatures in upper soil layers in different biotopes

№ п/п	Высота над уровнем моря, ориентация, положение на склоне, крутизна	Степень увлажнения, характер растительности	Макси- мальная высота снега, см	Минимальная на глу <sup>и</sup>	
				0-1	5
1	2	3	4	5	6
1	650 м, субгоризонталь- ный участок	Сухой щебнистый участок, осочка ( <i>Carex argemensis</i> ), накипные лишайники, ПП 5-10%	1-3	-48.0	-45.0
2	850 м, верх северного склона, 30-35°	Сухая щебнистая осыпь, накипные лишайники, ПП 5-10%	0-1	-41.0	-38.0
3	1300 м, субгоризон- тальный участок	Полигон вымораживания (мелкоземистая часть). Растительность и снег отсутствуют, поверхность сухая	0-1	-36.5	-34.0
4	500 м, середина юго- восточного склона, 40°	Сухой участок злаково-разнотравной степи, ПП 50-70%	1-10	-32.0	-30.0
5	1300 м, субгоризон- тальный участок	Сухой участок, мелкозема мало, лишайники, ПП 60%	0-1	-38.0	-34.0
6	850 м, верх южного склона, 20-22°	Сухая щебнистая осыпь, мелкозема мало, накипные лишайники, ПП 5-10%	0-1	-40.0	-38.0
7	1350 м, верх южного склона, 24°	Сухой дриадово-осоковый участок, ПП 60%	0-30	-35.5	-31.5
8	1650 м, субгоризон- тальный участок	Сухая плоская часть гребня, мелкозема мало, различные лишайники, ПП 90%	10-15	-34.0	-32.0
9	850 м, верх северного склона, 30-35°	Мохово-лишайниковые группировки с сухими сфагновыми кочками высотой 20-30 см, ПП 100%	3-5	-36.0	-35.5
10	1250 м, субгоризон- тальный участок	Болото, на кочках мохово-осоково-пушицевые группировки, в мочажинах ? мхи, ПП 100%	7-10	-34.0	-32.5
11	1600 м, верх северного склона, 18-20°	Сырой участок, среднее количество мелкозема, мхи, лишайники, редкие кустарнички, ПП 100%	30-50	-28.0	-26.0
12	500 м, середина южного склона, 30°	Сухой парковый лиственничник, сомкнутость крон 0.2-0.3, травянистый напочвенный покров, ПП 40%	30-40	-30.0	-23.5

1	2	3	4	5	6
13	350 м, пойменная терраса Колымы	Болото пушицево-сфагновое, ПП 100%	30-35	-32.0	-24.5
14	550 м, середина южного склона, 30-35°	Сухой мелкоземистый участок, зарастающий кустарничково- травянистой растительностью, горельник, ПП 40%	30-50	-31.0	-27.5
15	475 м, пойменная терраса ручья	Мохово-осоково-пушицевое болото в долине ручья, ПП 100%	10-15	-34.0	-26.5
16	1400 м, низ восточного склона, 15-18°	Сухой участок, обилие мелкозема, лишайники, редкие кустарнички и кустарники, ПП 100%	30-35	-31.0	-27.0
17	400 м, пойменная терраса Колымы	Заросли стланика на сухой песчаной террасе, лишайничково- кустарничкового напочвенный покров, ПП 60%	50-60	-25.0	-20.0
18	850 м, верх северного склона, 30-35°	Сырое мохово-лишайниковое листовенничное редколесье с сомкнутостью крон менее 0,1 и с ПП 100%	5-10	-37.5	-34.0
19	450 м, середина южного склона, 30-35°	Сухой злаковник из <i>Calamagrostis purpurescens</i> , ПП 50%	30-35	-26.0	-19.5
20	1250 м, середина юж-ного склона, 20-25°	Сухой участок, мелкозема мало, лишайники, филодоце, лузгеллеурия, спирея, ПП 55%	60-70	-18.5	-15.0
21	450 м, середина южного склона, 20-25°	Сухой листовенничник с сомкнутостью крон около 0,3, напочвенный покров ? лишайники, ПП 50%	30-35	-30.0	-23.5
22	500 м, шлейф южного склона, 8-10°	Сфагновая кочка в сырой мохово-кустарничковой лист- венничной редине. Сомкнутость крон менее 0,1, ПП 100%	30-40	-22.0	-19.0
23	500 м, шлейф северного склона, 18-20°	Сырое мохово-лишайниковое листовенничное редколесье с сомкнутостью крон около 0,1, ПП 100%	50-60	-25.5	-22.0
24	1650 м, верх южного склона, 15-18°	Сырой участок, среднее количество мелкозема, лишайники, редкие кустарнички, ПП 100%	>180	-11.5	-11.0
25	450 м, пойменная терраса Колымы	Галечно-песчаная пойма с тополево-чозениевой разнотрав- ной группировкой, сомкнутость крон около 0,8, ПП 60%	45-55	-25.0	-20.5
26	550 м, середина южного склона, 25-30°	Сырой травянистый березняк, сомкнутость крон около 0,3, ПП 100%	40-50	-23.0	-18.5
27	380 м, пойменная терраса Колымы	Сухой песчаный береговой вал. Подрост листовенницы, сомкнутость 0,3, лишайничково-травянистый покров, ПП 70%	45-50	-24.0	-17.5

Таблица 9 (окончание)

1	2	3	4	5	6
28	500 м, середина южного склона, 30–35°	Сухая злаково-разнотравная степь, ПП 70%	25–50	-28.0	-27.5
29	1300 м, верх южного склона, 15–20°	Сырой участок, обилие мелкозема, лишайники, редкие кустарники и кустарнички, ПП 100%	90–110	-20.0	-19.0
30	650 м, субгоризонтальный участок	Сухое плато с зарослями стланика с лишайниково-кустарничковым покровом, ПП 100%	45–70	-22.5	-21.5
31	750 м, середина восточного склона, 20–22°	Сухой участок, заросли кедрового стланика, с сомкнутостью 0.3–0.4, мохово-лишайниковые, ПП 70%	35–50	-25.0	-17.0
32	450 м, середина южного склона, 30–35°	Сухой участок, осинник мертвopoкpoвный с сомкнутостью крон 0.3, ПП 70%	45–75	-25.5	-19.0
33	1275 м, середина южного склона, 20–25°	Сухой участок, мелкозема мало, лишайники, кассиопея, лаузелеурия, спирея, ПП 100%	50–60	-22.0	-19.5
34	380 м, пойменная терраса Колымы	Сухой участок. Лиственничное редколесье на галечнике, сомкнутость 0.1, березка, лишайник, кустарнички, ПП 90%	35–40	-23.5	-16.0
35	500 м, шлейф южного склона, 8–10°	Заболоченное мохово-лишайниково-кустарничковое лиственничное редколесье с сомкнутостью 0.1, ПП 100%	40–50	-20.0	-19.0
36	500 м, середина юго-западного склона, 20°	Сырой лиственничник с примесью ольхи и березы, сомкнутость 0.3, мхи, кустарнички, ПП 90%	55–60	-18.0	-13.0
37	750 м, середина восточного склона, 15–20°	Сырое лиственничное редколесье мохово-лишайниковое, сомкнутость крон менее 0.1, кедровый стланик, ПП 100%	40–55	-25.0	-18.0
38	1300 м, середина южного склона, 28°	Сухой участок, мелкозема мало, кассиопея, лаузелеурия, филодоце, ПП 60%	100–170	-18.0	-14.0
39	400 м, шлейф южного склона, 5°	Сырой ольховник, сомкнутость 0.8, напочвенный покров брусничный, ПП 100%	40–50	-24.0	-18.5
40	500 м, шлейф южного склона, 8–10°	Заболоченное мохово-лишайниково-кустарничковое лиственничное редколесье, сомкнутость менее 0.1, ПП 100%	50–55	-13.0	-10.0
41	480 м, терраса ручья	Умеренно сырой лиственничник с подростом ивы в прирусловой части террасы, разнотравье, кустарнички, ПП 60%	45–50	-15.5	-10.0

В редколесьях средние по влажности почвы биотопы лежат в интервале от  $-23...-24$  °C в верхнем сантиметре до  $-13...-16$  °C на 20 см (31, 34), не перекрываясь с многоснежными выделами. В целом же температурный диапазон биотопов со средней высотой снега весьма широк: от  $-22$  до  $-32$  °C на поверхности и от  $-12$  до  $-23$  °C на глубине 20 см (12, 13, 14, 19, 22), перекрываясь со многими указанными выше участками. Степень выхолаживания поверхности многих биотопов со средней высотой снега зачастую бывает одинакова, независимо от того, моховая ли это кочка или сухой щебнистый склон.

К третьей группе относятся, как уже отмечалось, бесснежные выделы в редколесьях и в горной тундре. В наиболее холодных из них, расположенных в поясе редколесий, в верхнем сантиметре почв минимумы падают до  $-36...-48$  и  $-32...-39$  °C на 20 см (1, 2, 6, 9, 18). Аналогичные участки в горной тундре несколько теплее в силу более высокой температуры воздуха: от  $-35...-38$  до  $-29...-32$  °C соответственно (3, 5, 7).

Несколько подробнее рассмотрим зимние условия таликовых участков, только в пределах которых строят гнезда *F. candida* и *M. bocolor*. Таликами принято называть территории, расположенные в зоне вечной мерзлоты, у которых среднегодовая температура почвы и грунтов положительна. При среднегодовых температурах воздуха ниже  $-4...-5$  °C такая ситуация складывается за счет относительно мягких зимних условий, определяемых незамерзающими поверхностными водотоками и выходами подмерзлотных вод. В зависимости от высоты снега, мощности водотока, гранулометрического состава отложений, через которые фильтруется поток, и других факторов отепляющее действие воды в верхних горизонтах может быть выражено в разной степени. Измерения под ежегодно образующейся наледью на ручье Олень, подруслового стока которого не прекращается даже в самые большие холода, показали, что зимой распределение температур грунтов в ложе наледи существенно варьирует даже на расстоянии нескольких десятков метров (рис. 18). Судя по толщине льда, профили I и II располагались вблизи мест концентрации подруслового стока, часть которого шла на образование наледи, а профиль III (толщина льда не превышала 20 см) находился на окраине наледного поля. Во второй половине декабря по завершению промерзания метрового слоя грунта нормальная зимняя стратификация (температуры растут с глубиной) установилась лишь на профиле I. На профиле II минимумы на 60 см были на  $1.4^{\circ}$  выше, чем на 80 см, и совпадали с минимумами на глубине 100 см. На окраине наледи сильно выхолаживался весь обследованный слой, притом что вертикальные градиенты температур глубже 40 см практически отсутствовали (экстремумы различались менее чем на 1 °C). Из сравнения этих материалов с полем минимальных температур во всех обследованных биотопах (рис. 16 и 19) следует, что участки в центральной части наледи относятся к средней части распределения, а окраинные — к холодному его краю. Таким образом, единственное следствие влияния подруслового стока на температуры наледного ложа заключается в подъеме на  $3-4^{\circ}$  минимальных температур грунта на глубине 60 см, что вряд ли имеет какое-либо значение для биоты.

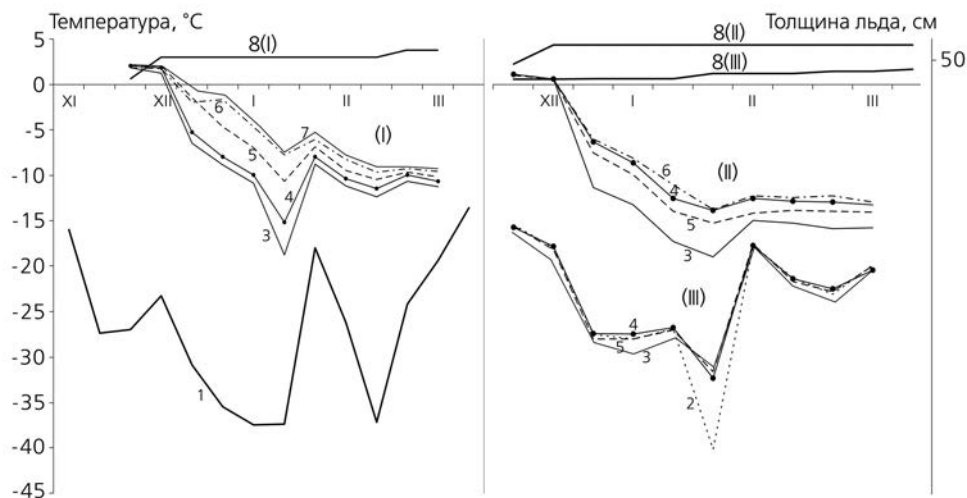


Рис. 18. Ход температур воздуха и грунтов на профилях I–III под ложем наледи р. Олень зимой 1989–1990 гг. Среднедекадная температура воздуха — 1; температура грунта по измерениям раз в декаду на глубине: 20 см — 2, 40 см — 3, 60 см — 4, 80 см — 5, 100 см — 6, 120 см — 7; толщина льда — 8.

Fig. 18. Seasonal changes of the temperatures of air and ground on the profile I–III under bottom of Olen' creek frazil during winter 1989–1990 y. Mean air temperature for ten days — 1; ground temperature, measured once at ten days at the depth of: 20 cm. — 2, 40 cm. — 3, 60 cm. — 4, 80 cm. — 5, 100 cm. — 6, 120 cm. — 7; ice thickness — 8.

Подобные условия для зимующих насекомых складываются в биотопах на поймах больших рек с сохраняющимся русловым стоком. Значительное падение уровня воды в зимнюю межень выводит поверхностные горизонты почвы из-под тепляющего влияния потока. Например, в почве тополево-чозениевой рощи, несомненно индицирующей водоносный талик (Некрасов, 1967), в пойме притока Колымы второго порядка (р. Вакханка) при высоте снега 45–50 см минимальная температура на глубине 20 см соответствовала температуре в мерзлотных биотопах с такой же высотой снега. Напротив, на низких террасах непромерзающих ручьев либо в местах выходов подземных вод влияние талика может отчетливо проявляться даже в верхнем 20 см слое почвы. Из рисунка 19 видно, что таликовые участки имеют достоверно более высокие, по сравнению с мерзлотными биотопами, минимальные температуры почвы (Алфимов, 1989). Наиболее сильное влияние талика отмечено не в поймах рек или ручьев, а на участке шлейфа с кустарниковой ольхой у выходов глубинных вод по антропогенным нарушениям. Оно привело к осязательному (на 10 °С, по отношению к мерзлотным биотопам с такой же высотой снега) повышению минимальной температуры уже на глубине 5 см.

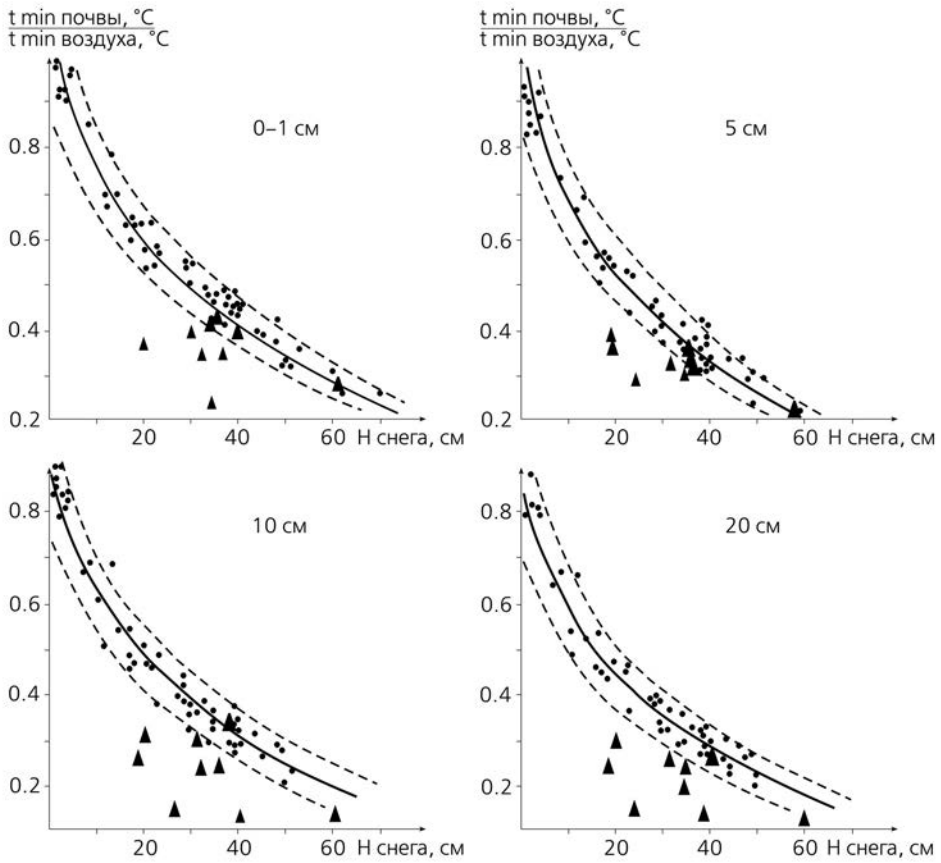


Рис. 19. Зависимость отношения минимальных температур почв на разной глубине и воздуха от высоты снега для мерзлотных (точки) и таликовых (треугольники) биотопов. Сплошная линия — уравнение связи; штриховые линии ограничивают доверительный интервал 95% вероятности.

Fig. 19. Dependence of ratio of minimum soil to air temperature on the snow depth for the frozen (dots) and talik (triangles) biotopes. Firm line — equality of the ratio; dashed lines — 95% confidence limits.

### Сезонная динамика и экстремумы температуры в гнездах муравьев

Наиболее подробно выяснен термический режим гнезд муравьев в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточной экспозиции. По значениям зимних экстремумов этот биотоп относится к наиболее холодным в группе с мощностью снега 20–40 см. В то же время по числу гнезд муравьев

(до 44 на 1 м<sup>2</sup>) он стоит на одном из первых мест (табл. 8). Помимо обитающей только в таких лиственничниках *M. kamtschatica*, здесь много гнезд *L. acervorum*, несколько меньше *F. gagatoides*, а при наличии подходящих старых лиственниц встречаются и гнезда *C. herculeanus*. Подобные редколесья занимают в регионе значительные площади. Поэтому анализ температурного режима в этом местообитании дает одновременное представление и об условиях в гнездах названных видов муравьев, и о закономерностях хода температур в одном из характерных биотопов.

Измерения температур проведены в гнездах *M. kamtschatica*, *F. gagatoides*, *L. acervorum*, находившихся в сфагновых кочках. Одно из гнезд *M. kamtschatica* (№ 1; здесь и далее номера гнезд соответствуют их нумерации в табл. 10) было расположено в сфагновой кочке высотой около 25 см и диаметром около 50 см в основании и 30 см в верхней части. Датчики электротермометра были размещены в поверхностном горизонте (0.5 см) и на глубине 5 см на южной, северной, западной и восточной сторонах и на плоской вершине кочки, а также во мху по ее центру на глубине 15 см. Для сравнения измерялись температуры ровного участка шлейфа без мхов и торфяного горизонта (маломощный подбур) с разреженной растительностью (брусника, голубика, багульник и др.) на глубине 10, 15 и 20 см. Измерения проводились в 1978–1982 гг. круглогодично, ежедневно по 8 раз в сутки с регистрацией на диаграммную ленту самопишущего моста.

За весь период наблюдений наиболее суровые условия в поверхностных горизонтах почвы отмечались зимой 1978–1979 гг. (рис. 20). В моховых покровах и в минеральных горизонтах почвы среднесуточные температуры опустились ниже 10 °С в первых числах сентября; в воздухе в это время они упали уже до 6–8 °С, и постоянно отмечались ночные заморозки. Хотя в солнечные дни поверхность почвы еще прогревалась до 10–15 °С, суточная амплитуда колебаний на глубине 10–15 см не превышала 1–2 °С на ровном участке и 3–5 °С в моховой кочке. К моменту выпадения снега (27 сентября) во всем профиле установилась нулевая изотермия; лишь западная и южная стороны кочек нагревались солнцем, и снег там днем таял (рис. 21). Среднесуточная температура воздуха колебалась около 0 °С с 26 сентября по 9 октября. Однако в глубине кочки (на 15 см) она держалась около этой отметки много дольше — до 15 октября, а на ровном участке — до 17 октября. Большая, по сравнению с воздухом, длительность периода с околонулевыми температурами в почве связана с выделением скрытого тепла кристаллизации почвенной влаги при замерзании. Начавшееся 17 октября значительное понижение температуры воздуха при небольшом снежном покрове способствовало быстрому выхолаживанию поверхностных горизонтов почвы: за 5–7 дней температура во всей кочке опустилась до –12...–16 °С, а на ровном участке — до –4...–6 °С. Дальнейшее выхолаживание даже под небольшим слоем снега продолжалось медленно, колебания температуры в верхних 5 см почвы были вдвое, а на глубине 15–20 см — в 5 раз меньше, чем в воздухе (рис. 22).

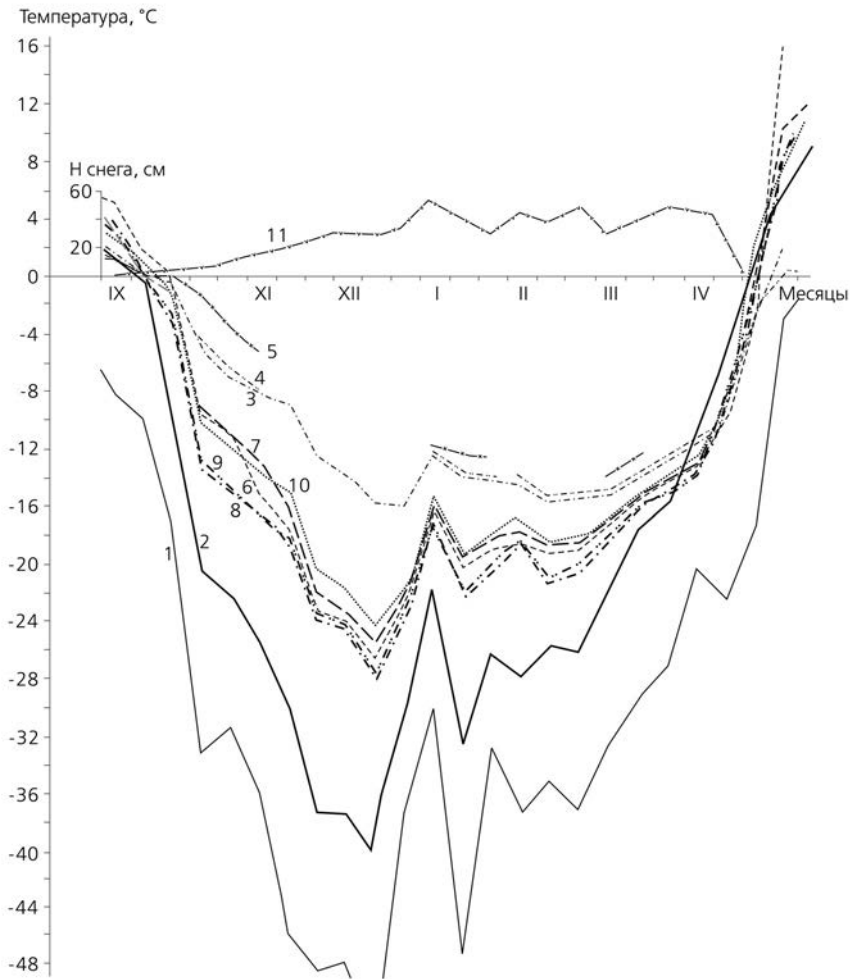


Рис. 20. Сезонные изменения температуры воздуха, почвы и высоты снега в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (500 м н. у. м.) зимой 1978–1979 г. Температура воздуха: минимальная — 1, средняя — 2; среднедекадная температура почвы: ровный участок, глубина 10 см — 3, 15 см — 4, 20 см — 5; в моховой кочке, южная сторона, глубина 0,5 см — 6, 5 см — 7; западная сторона, глубина 0,5 см — 8, 5 см — 9; центр кочки, глубина 15 см — 10; высота снега — 11.

Fig. 20. Seasonal changes of the temperatures of air, soil and height of snow cover in sphagnum-dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) in winter of 1978–1979. Temperature: minimal air — 1, average air — 2; ten days average of the flat part of soil at a depth of 10 cm. — 3, 15 cm. — 4, 20 cm. — 5; in the moss hummocks, at a depth of 0,5 cm. on the southern side — 6, 5 cm. on the southern side — 7; 0,5 cm. on the western side — 8, 5 cm. on the western side — 9; 15 cm. below the hummock's center — 10; snow depth — 11.



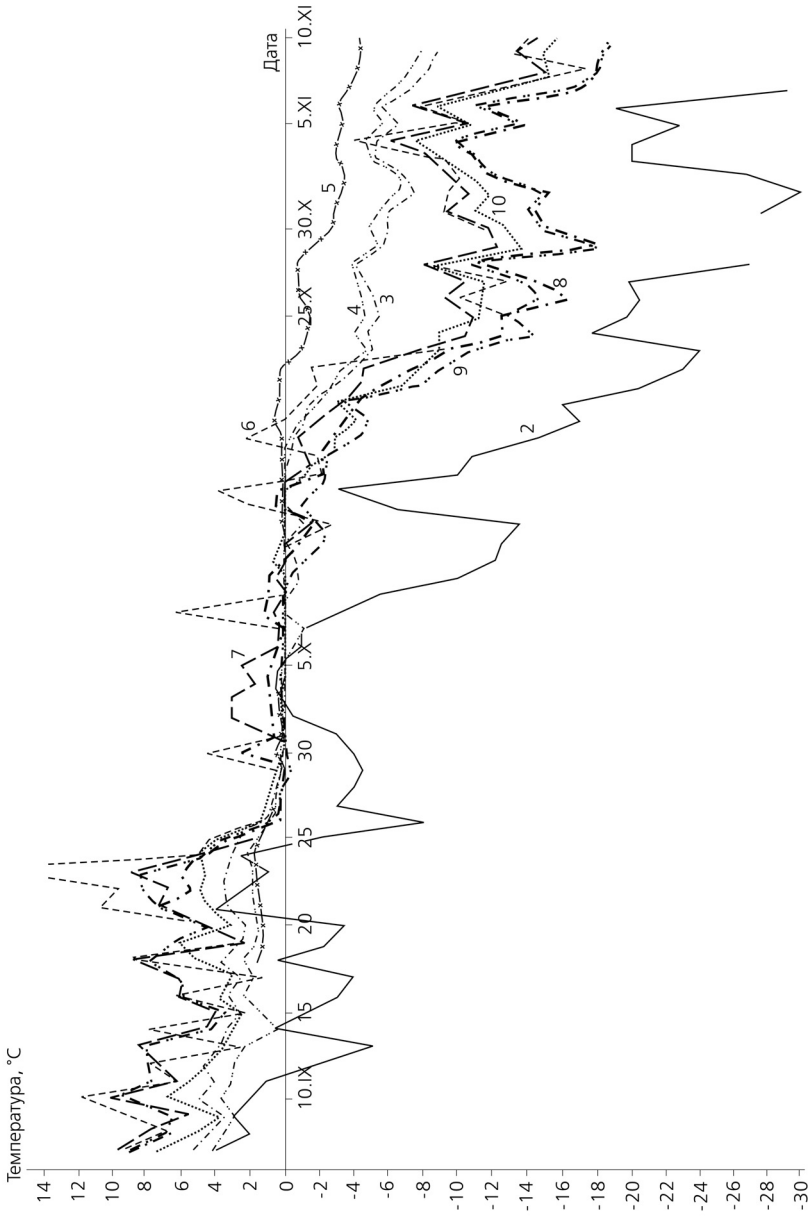


Рис 21. Изменения среднесуточной температуры воздуха и температуры почвы в 15 ч в сфагново-кустарничковом листовничнике на шлейфе восточного склона (500 м н.у.м.) при промерзании почвы в 1978 г.; обозначения как на рис. 20.

Fig. 21. Mean daily air temperature and soil temperature at 15.00 in sphagnum- dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) during soil freezing in 1978; labels are the same as in Fig. 20.

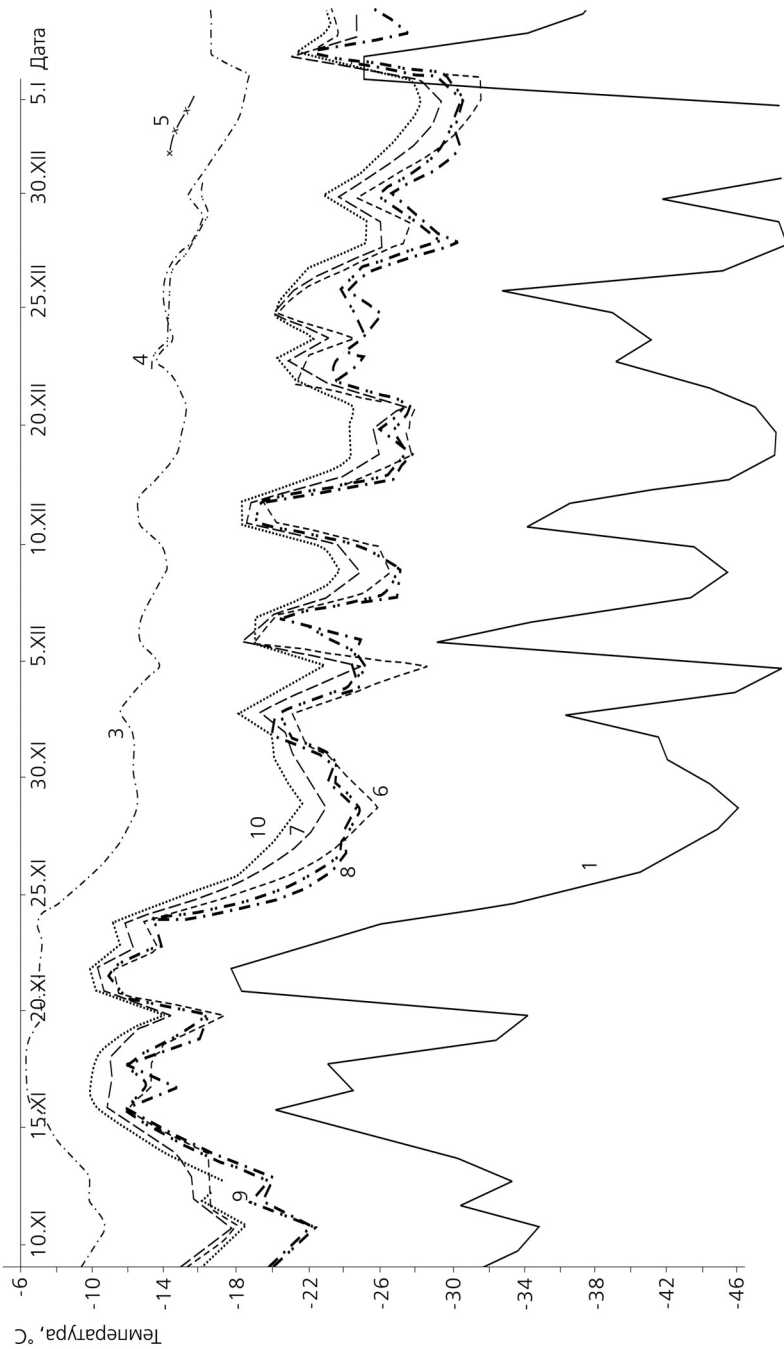


Рис. 22. Изменения минимальной за сутки температуры воздуха и температуры почвы в 15 ч в сфагново-кустарничковом лиственничнике на склоне восточного склона (500 м. н.у.м.) в первую половину зимы 1978/1979 гг.; обозначения как на рис. 20.

Fig. 22. Minimal daily air temperature and soil temperature at 15.00 in sphagnum-dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) during the first half of the winter in 1978/1979; labels are the same as in Fig. 20.

Похолодание в последних числах декабря сопровождалось понижением температуры почвы с запаздыванием на 3 ч в верхних 5 см кочки до 1 сут на ровном участке. Скорость выхолаживания постепенно убывала, причем в последние три дня перед наступлением экстремума она составила  $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{сут}$ . Минимумы в почве наблюдались 31 декабря при минимуме в воздухе  $-54\text{ }^{\circ}\text{C}$  и высоте снега над верхушкой кочки 15 см. Они составили на ровном участке на глубине 10 и 20 см соответственно  $-18$  и  $-15.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , в верхнем сантиметре кочки от  $-28$  до  $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ , на глубине 5 см  $-28\text{...}-30.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , и на глубине 15 см в центре кочки  $-28\text{ }^{\circ}\text{C}$  (рис. 23). Последовавшее потепление в воздухе отразилось в почве с запаздыванием всего на 3–6 ч: уже через сутки температура поднялась на  $12\text{ }^{\circ}\text{C}$  в верхнем сантиметре, на  $7\text{ }^{\circ}\text{C}$  в глубине кочки и на  $2\text{ }^{\circ}\text{C}$  на ровном участке.

Отметим, что зимой 1978/1979 гг. наиболее холодные сутки пришлись на самый темный период года, когда суточный ход температуры воздуха составлял всего  $2\text{--}3\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а в почве суточные колебания и вовсе были близки к нулю (рис. 23). Низкие температуры в почве (ниже  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) держались до 25 апреля. В конце апреля снег начал таять, быстрее над кочкой, несколько позже на ровном участке; температуры в поверхностных горизонтах почвы выросли (рис. 24). Заметим, что в первых числах апреля суточный ход в воздухе составлял лишь около  $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ , затем амплитуда увеличилась до  $15\text{--}20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . В почве суточные колебания 8–10 апреля были около  $1\text{ }^{\circ}\text{C}$  на глубине 10 см ровного участка,  $2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  на 15 см в кочке и до  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$  на ее поверхности. К 28 апреля на ровном участке, где еще не сошел снег, они остались такими же, а в кочке, вершинка которой уже была свободна от снега, выросли вдвое-втрое:  $4.5$  и  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  на 15 см и у поверхности соответственно (рис. 25). Похолодание 30 апреля — 2 мая несколько задержало прогрев кочки, и подъем температуры от  $-10$  до  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  занял 10 дней. Таким образом, весенний переходный период оказался много короче осеннего.

Следующая зима (1979/1980 гг.) была наиболее мягкой за 5 лет наблюдений: температуры воздуха были не очень низкими, снежный покров — более мощным (рис. 26). Началась зима почти на 3 нед раньше, чем предыдущая: снижение среднесуточной температуры воздуха до отрицательных значений отмечено уже 10–11 сентября, а устойчивый ее переход через  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  — 19 сентября. Поскольку устойчивые отрицательные, хотя и не очень низкие, температуры воздуха в последней декаде сентября наблюдались при отсутствии снега, период нулевой изотермии в кочке был много короче, чем на ровном участке. Промерзание в кочке достигло глубины 15 см к 22 сентября, т.е. близкие к нулю температуры в этом горизонте держались около 17 дней, что всего на 2 дня меньше, чем в предыдущем году. На глубине 10 см ровного участка благодаря снегу, выпадавшему 10 и 20 октября, температура достигла  $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$  лишь 23 октября, а  $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$  — только 17 ноября (рис. 27). Последняя декада октября, более теплая, чем в 1978 г., и значительная мощность снега (максимально 30 см над верхушкой кочки и 55 см на ровном участке) также замедляли дальнейшее выхолаживание почвы.

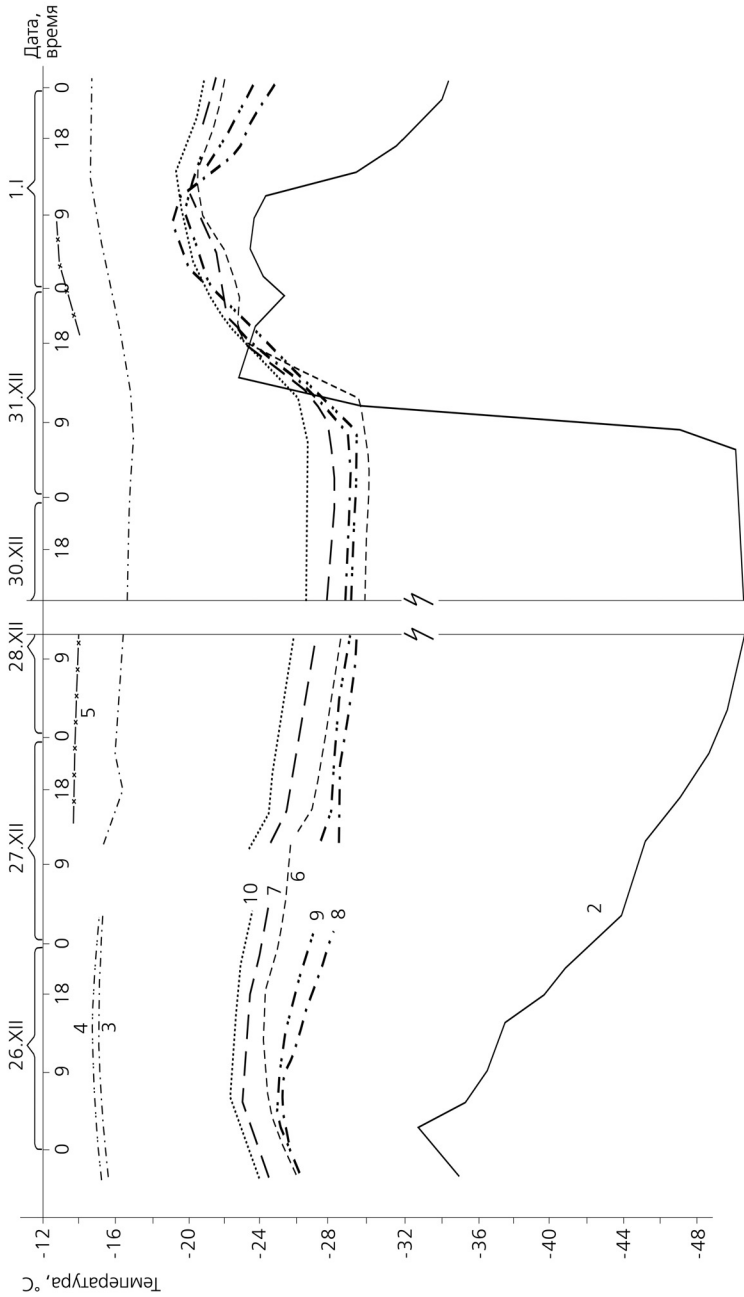


Рис. 23. Суточный ход температуры воздуха и почвы в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (500 м н. у.м.) в самый холодный период зимы 1978/1979 г.; обозначения как на рис. 20.

Fig. 23. Daily temperature run of the air and of the soil in sphagnum-dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) during the coldest winter period in 1978/1979; labels are the same as in Fig. 20.

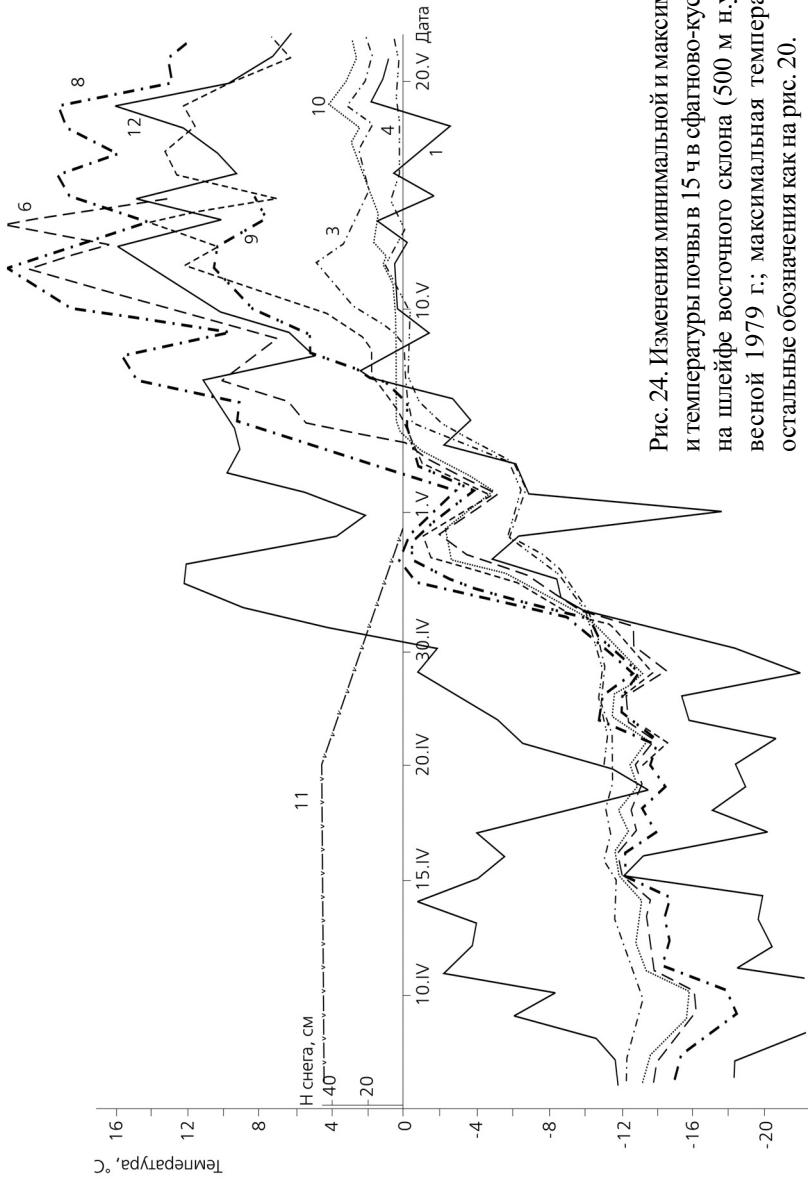


Рис. 24. Изменения минимальной и максимальной температуры воздуха и температуры почвы в 15 ч в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (500 м н.у.м.) при протаявании почвы весной 1979 г.; максимальная температура воздуха — линия 12; остальные обозначения как на рис. 20.

Fig. 24. Changes of the daily minimum and maximum temperatures of air and soil temperature at 15.00 in sphagnum-dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) during soil thawing through the spring of 1979; maximum air temperature — 12, other labels are the same as in Fig. 20.



Рис. 25. Суточный ход температуры воздуха и почвы в сфагново-кустарничковом лиственничном лесу на шлейфе восточного склона (500 м н.у.м.) при протаивании почвы весной; обозначения как на рис. 20.

Fig. 25. Daily temperature run of the air and of the soil in sphagnum-dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) during soil thawing through the spring of 1979, labels are the same as in Fig. 20.

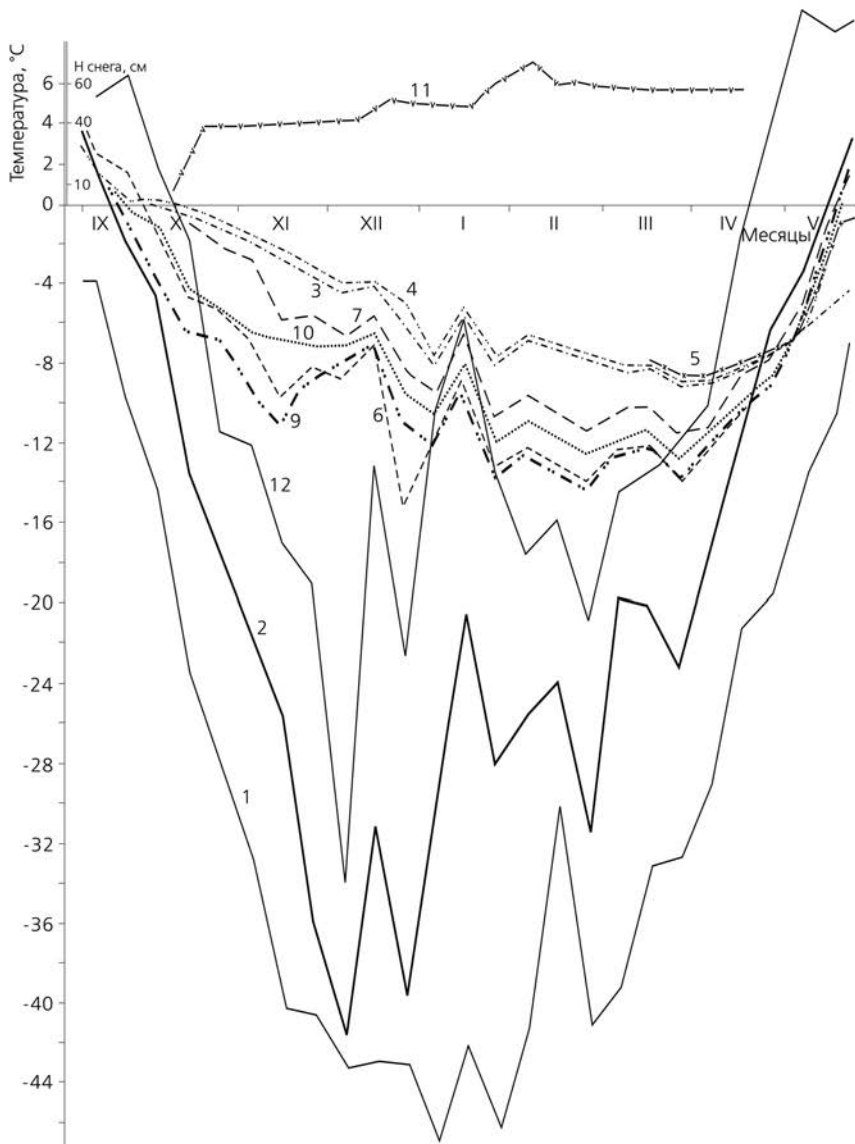


Рис. 26. Сезонные изменения температуры воздуха, почвы и высоты снега в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (500 м н.у.м.) зимой 1979/1980 гг.; обозначения как на рис. 20 и 24.

Fig. 26. Seasonal changes of the temperatures of air, soil and height of snow cover in sphagnum-dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) in winter of 1979/1980; labels are the same as in Figs. 20 and 24.

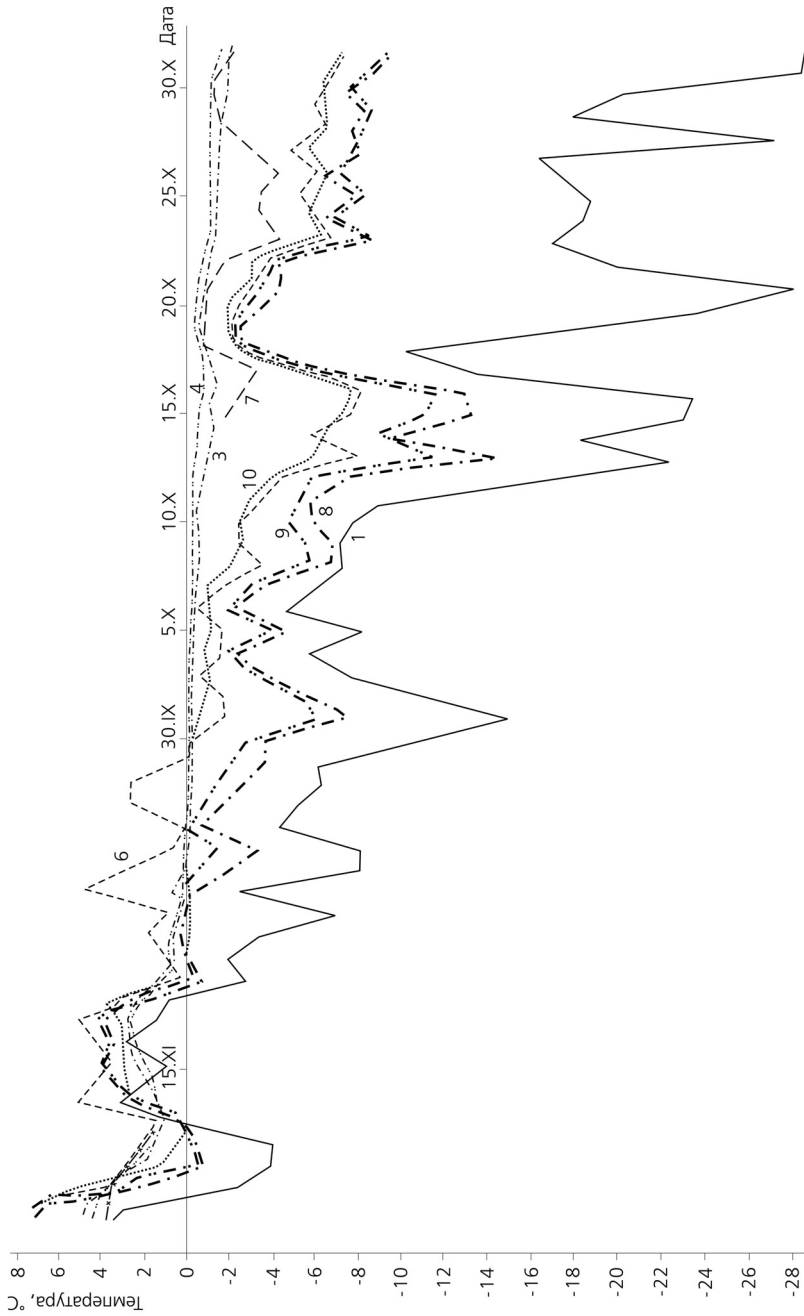


Рис. 27. Изменения минимальной за сутки температуры воздуха и среднесуточной температуры почвы в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (500 м н.у.м.) при промерзании почвы в 1979 г.; обозначения как на рис. 20.

Fig. 27. Changes of minimal daily air temperature and average daily soil temperature in sphagnum- dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.), during soil freezing in 1979; labels are the same as in Fig. 20.



Минимумы в кочке в этот сезон отмечены 23 января при температуре воздуха  $-46^{\circ}\text{C}$ . Они составили в верхнем сантиметре лишь  $-15\text{...}-19^{\circ}\text{C}$ , на глубине 5 см  $-14\text{...}-17^{\circ}\text{C}$  и на 15 см  $-15^{\circ}\text{C}$ . То есть во всех горизонтах экстремумы были на  $13\text{--}15^{\circ}\text{C}$  выше, чем в предыдущую зиму. На ровном участке выхолаживание шло более равномерно, с меньшими колебаниями: минимумы зарегистрированы лишь 1 апреля и составили  $-9.7^{\circ}\text{C}$ ,  $-9.5^{\circ}\text{C}$  и  $-9^{\circ}\text{C}$  на 10, 15 и 20 см соответственно; это только на  $7\text{--}8^{\circ}\text{C}$  выше, чем в предыдущую зиму. Таким образом, межгодовые отличия минимальных температур в почве благодаря большей высоте снежного покрова на ровных участках меньше, чем на кочках.

Подъем температуры, как и в предыдущем году, проходил быстро: с 8 по 13 мая на всех горизонтах — с  $-6\text{...}-7^{\circ}\text{C}$  до  $0\text{...}-1^{\circ}\text{C}$ , но последующее оттаивание заняло еще 9 дней в поверхностных горизонтах кочки и не менее 2 нед в ее глубине и на ровном участке (см. рис. 26). Общая продолжительность отрицательных температур составила 7.5 мес, т.е. была на 2–3 нед больше, чем в предыдущую зиму.

Для того чтобы представить, насколько микроклиматические различия, полученные нами на одной паре смежных элементов нанорельефа «кочка – ровный участок», репрезентативны для всего биотопа, мы оценили не только их межгодовые флуктуации, но и неоднородность поля температур на большей территории. Обсуждаемый участок сфагново-кустарничкового лиственничника и в этом плане представляет хороший пример, так как на нем четко выражен нанорельеф (кочки в виде подушек) и связанное с ним, а также с мозаичностью растительного покрова неравномерное распределение снега. Измеренные одновременно в декабре 1978 г. температуры на поверхности 10 сфагновых кочек-«подушек» высотой около 20 см и в западинах между ними различались на  $10\text{--}13^{\circ}\text{C}$  ( $-25\text{...}-30^{\circ}\text{C}$  и  $-17\text{...}-21^{\circ}\text{C}$  соответственно) при температуре воздуха  $-48^{\circ}\text{C}$  и высоте снега 12–15 см над верхушкой кочки и до 35 см в западине. Иными словами, ситуация, подробно описанная нами выше на примере пары смежных элементов нанорельефа, типична для всего биотопа.

Диапазон температуры в почве различных элементов нанорельефа сфагново-кустарничкового лиственничника, описанный нами для зим 1978/1979 гг. и 1979/1980 гг., не изменился и в последующем. Измерения зимой 1980/1981 гг. на этом же участке в нескольких гнездах *M. kamtschatica* показали, что сезонные минимумы наблюдались дважды — 26 февраля и 2 марта; между этими датами значения повышались на  $1\text{--}2^{\circ}\text{C}$ . Даже в самом холодном из обследованных гнезд (№ 1, табл. 10) они были на  $8\text{--}10^{\circ}\text{C}$  выше, чем на соответствующей глубине в 1978/1979 гг., а по сравнению с наиболее теплыми гнездами эта разница увеличивалась до  $12\text{--}14^{\circ}\text{C}$ .

Приведенные материалы по суточному и сезонному ходу температур, в том числе и экстремальных, а также по их межгодовой и пространственной изменчивости в поверхностных горизонтах различных элементов нанорельефа позволяют считать, что характерная черта термического режима почв в сфагново-кустарничковом лиственничнике — более резкие колебания температур в кочках по сравнению с выровненными участками. Сказанное относится и к условиям зимовки нескольких видов муравьев.

Таблица 10. Сезонный минимум температур в гнездах *M. kamtschatica* в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона зимой 1980/1981 гг.

Table 10. Seasonal minimum of the temperatures in the *M. kamtschatica* nests sphagnum-dwarf shrub larch forest at the east-facing foot of the slope in winter of 1980/1981

№ гнезда	Минимальная температура на глубине, °С	
	15 см	20 см
1	-21.6	-20.8
2	-18.8	-18.2
3	-16.8	-15.7
4	-14.3	-13.4
5	-18.8	-17.7

*M. kamtschatica* встречается только в описанном типе биотопов, поэтому приведенные материалы полностью характеризуют условия зимовки вида и могут быть кратко сформулированы следующим образом. При длительности зимы 7.5 мес температуры в зимовочных камерах на глубине 15–20 см ниже  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  держатся в отдельные годы до 5 мес, ниже  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$  — свыше 3 мес, ниже  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  — более месяца. Минимальные температуры в гнездах варьируют в пределах биотопа в зависимости от высоты кочек, а в многолетнем ходе — от колебаний сезонного хода высоты снега и температур воздуха; они составляют, как правило,  $-14\text{...}-21\text{ }^{\circ}\text{C}$ , достигая в наиболее неблагоприятные сезоны  $-26\text{...}-28\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

*F. gagatoides* в сфагново-кустарничковом лиственничнике так же, как *M. kamtschatica*, устраивает гнезда в моховых кочках, где зимует на глубине 10–20 см, предпочитая участки с менее выраженным нанорельефом. В подобном лиственничнике на шлейфе восточного склона измерения температуры в гнезде *F. gagatoides* проводились зимой 1976/1977 гг. ежедневно. Осредненный по пятидневкам ход температур (рис. 28) отличается от рассмотренного выше в гнездах *M. kamtschatica* лишь более длительным периодом с близкими к  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  температурами. Минимумы зафиксированы в конце марта во всех горизонтах, кроме поверхности, где одинаково низкие значения ( $-26\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) отмечены дважды: в конце ноября и конце декабря. Температура на глубине 5 см опускалась до  $-19\text{ }^{\circ}\text{C}$ , на 10 см — до  $-17.4\text{ }^{\circ}\text{C}$  и на 20 см — до  $-17.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ , что мало отличается от минимумов в наиболее холодных гнездах предыдущего вида.

В течение зимы 1980/1981 гг. температуры измерялись в четырех гнездах *F. gagatoides* (№ 6, 7, 8, 9), расположенных на многократно упомянутом участке шлейфа восточного склона, в двух гнездах этого вида (№ 10, 11) в ксерофитной луговой группировке сухого щебнистого участка в нижней части южного склона (напочвенный покров из брусники, сон-травы, шиповника) и двух гнездах (№ 12, 13) в лиственничнике с подростом ивы на террасе руч. Олень (табл. 11). Оба последних участка характеризуются средней мощностью снега, но южный склон относится к числу холодных, а терраса ручья — к наиболее

Таблица 11. Минимумы температур в гнездах *F. gogatoides* зимой 1980/1981 гг. в характерных для него биотопах (описание в тексте)

Table 11. Temperature minimumes in the *F. gogatoides* nests in winter of 1980/1981 in different typical for it biotopes (descriptions are in the text)

Участок	№ гнезда	Дата наблюдения минимума	Минимальная температура (°С) на глубине (см)				
			0	5	10	15	20
Шлейф восточного склона	6	2.03.1981	–	–	–	–16.8	–15.3
	7	2.03.1981	–	–	–	–18.8	–17.7
	8	2.03.1981	–	–	–	–15.4	–13.5
	9	2.03.1981	–26.0	–19.0	–17.4	–	–17.2
Южный склон	10	3.01.1981	–	–19.1	–17.5	–	–16.7
	11	3.01.1981	–	–20.1	–19.7	–	–17.8
Терраса руч. Олень	12	2.03.1981	–	–	–19.7	–	–
	13	2.03.1981	–19.0	–	–11.6	–	–10.8

Прочерк — отсутствие данных.

теплым (см. табл. 9, участки № 14 и 41). Таким образом, измерения, проведенные на четырех весьма различающихся участках, дают достаточно полное представление о диапазоне условий в гнездах *F. gogatoides*. Минимальные температуры в зимовочных камерах гнезд на наиболее теплых участках составляют лишь  $-10...-12$  °С, на большей же части территории  $-15...-20$  °С. Наиболее низкие температуры характерны для гнезд в сфагновых кочках и на сухих щебнистых участках со средней мощностью снега. Зарегистрированные в таких гнездах минимумы достигали  $-20$  °С; в более суровые зимы они могут, по видимому, понижаться до  $-23...-25$  °С.

*L. acervorum* во время зимовки наименее защищен от холода, о чем можно судить по результатам измерений, проводившихся в отдельные годы в 8 гнездах, которые находились в почве сильно отличающихся местообитаний. Самые низкие температуры характерны для гнезд, размещенных в моховых кочках, где, как мы писали, они могут опускаться до  $-28...-30$  °С (см. рис. 20). В поясе редколесий на глубине 5 см холоднее может быть только в самых малоснежных биотопах; на территориях со снегом почвы на этой глубине теплее (табл. 9; рис. 17). Таким образом, диапазон зимних условий в гнездах *L. acervorum* не намного уже всего диапазона варьирования минимальных температур в почве на глубине 5 см.

*C. herculeanus* переживает зиму в не менее суровых условиях, чем предыдущий вид. В зимовочных камерах, расположенных в валежинах на уровне почвы или в корнях на глубине примерно 5–10 см, минимальные температуры могут достигать  $-25...-26$  °С (рис. 29). Зимой 1980/1981 гг. в гнезде, находившемся на нижней стороне лежащего и почти не прикрытого землей крупного ствола лиственницы, благодаря значительной массе древесины минимумы составили

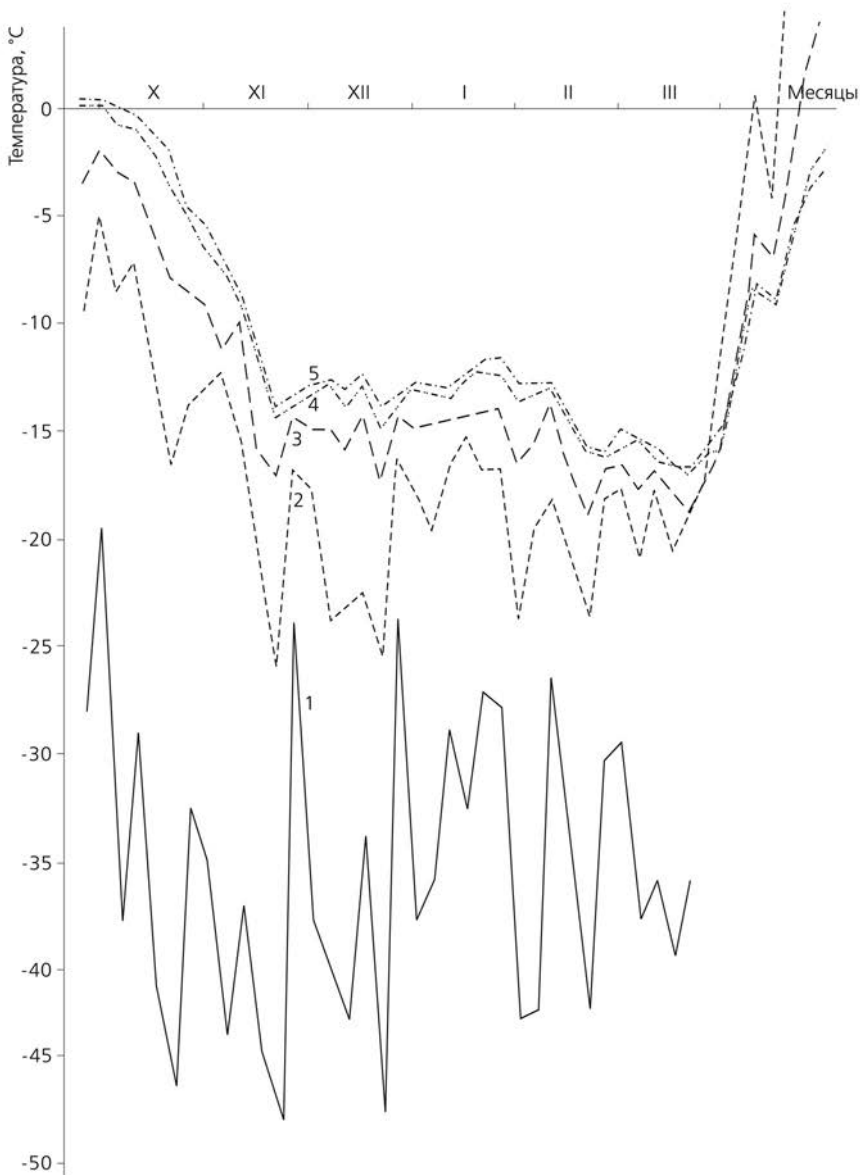


Рис. 28. Сезонные изменения температуры в зимовочных камерах гнезда *F. gagatoides*, расположенного в сфагново-кустарничковом лиственничнике на шлейфе восточного склона (500 м н.у.м.) зимой 1976/1977 гт. Осредненная по 5-дневкам температура в 15 ч: воздуха — 1; поверхности почвы — 2; почвы на глубине 5 см — 3; 15 см — 4; 20 см — 5.

Fig. 28. Seasonal changes of temperature in the wintering chambers of *F. gagtoides* nest in sphagnum- dwarf shrub larch forest on the east-facing foot of the slope (500 m. a.s.l.) in winter of 1976/1977. Averaged five-day temperature at 15.00: air — 1; soil surface — 2; soil at a depth of 5 cm. — 3; 15 cm. — 4; 20 cm. — 5.

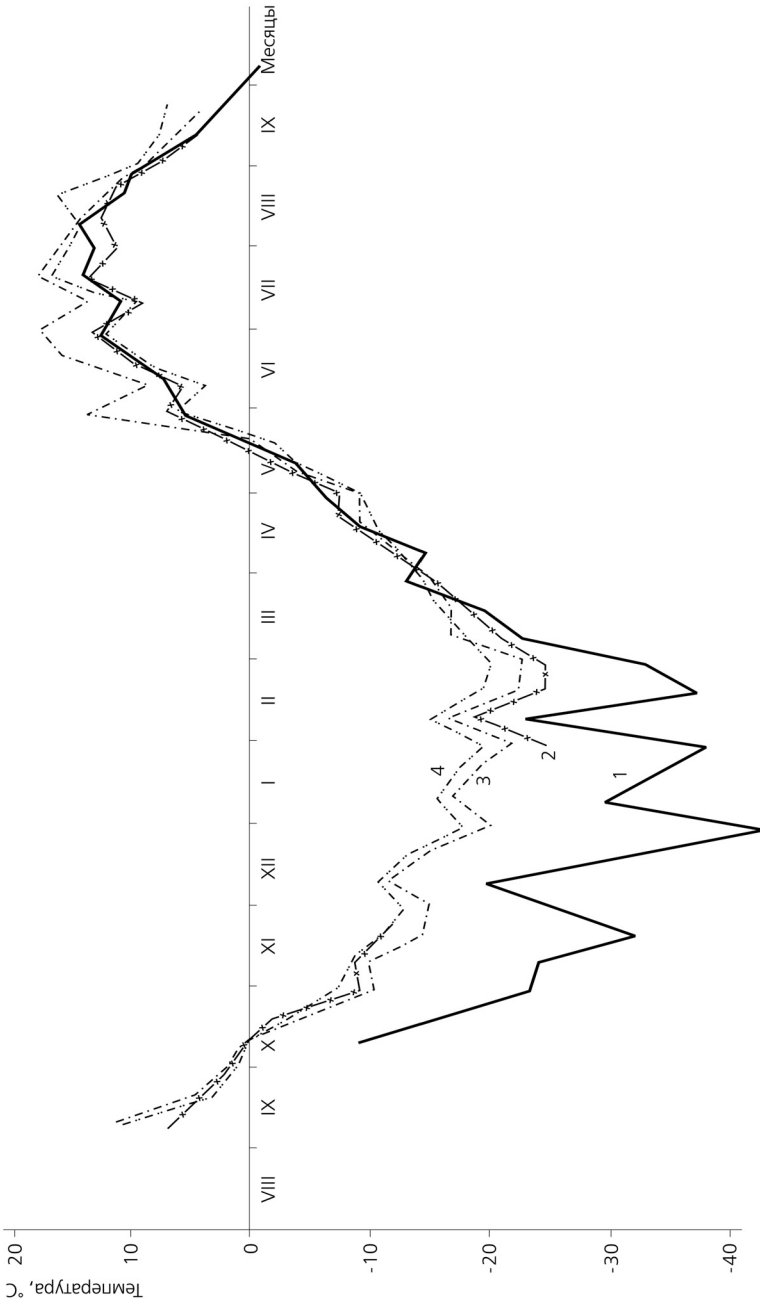


Рис. 29. Сезонные изменения осредненных за декаду температур в 15 ч в зимовочных камерах гнезд *C. herculeanus* и среднесуточной температуры воздуха в сухом кустарничково-лишайниковом листовничнике на террасе ручья Олень (500 м н.у.м.) зимой 1977/1978 гг. Температура: воздуха — 1; в зимовочных камерах гнезд *C. herculeanus* в комле пня лиственницы (диаметр 25 см) — 2, в лежащем стволе лиственницы — 3 и в почве под стволом на глубине 15 см — 4.

Fig. 29. Seasonal changes of the ten-day averaged temperatures at 15.00 in the wintering chambers of *C. herculeanus* nests, and averaged daily air temperature in the dry dwarf shrub-lichen larch forest on the terrace of Olen' creek (500 m. a.s.l.) in winter 1977/1978. Temperature: of air — 1; in the wintering chambers of *C. herculeanus* nests in the lower part of larch stump (25 cm. in diameter) — 2, in fallen larch trunk — 3 and in the soil under the fallen larch trunk at a depth of 15 cm. — 4.

–25 °С; это лишь на 5 °С ниже, чем зарегистрированная в тот же срок температура в корнях пня на глубине 5 см от поверхности. Иными словами, режим в зимовочных камерах *C. herculeanus*, размещенных в основании пней или в наполовину погруженных в почву стволах деревьев, мало отличается от режима соответствующих горизонтов почвы. Его основной особенностью можно считать лишь короткий период с околонулевыми температурами осенью и быстрый прогрев весной после схода снега.

*L. muscorum* зимой подвержен действию еще более низких температур, чем два предыдущих вида. В Оймяконской котловине при очень сильных морозах и относительно маломощном снежном покрове верхние горизонты почвы сильно выхолаживаются. К сожалению, мы не могли сравнить результаты измерений в почве, проводившихся нами 1 раз в 5–7 сут зимой 1977/1978 г. на степном склоне в долине р. Учугей, с данными их непрерывной регистрации в каком-либо смежном биотопе, как это происходило в окрестностях стационара «Абориген» (рис. 30). Однако из рисунка видно, что значительное число измерений приходилось на сутки с температурами воздуха, близкими к сезонному минимуму. Поэтому и полученные значения минимумов в почве, по-видимому, можно считать близкими к истинным.

В воздухе минимум (–59.8 °С) зарегистрирован в третьей декаде декабря, а в почве — в конце января. При среднесуточных значениях в воздухе –56.7 °С и мощности снега 37 см минимумы составляли на глубине 1 см –25 °С, на 5 см –24.7 °С, на 15 см –23.7 °С, на 20 см –22.8 °С, на 40 см –21 °С. Разница условий в почве в интервале глубин от 1 до 40 см не превышает 4 °С, а в интервале от 1 до 15 см — всего лишь 1.3 °С. Это обстоятельство позволяет пренебречь различиями в глубине расположения зимовочных камер разных гнезд при оценке условий зимовки. Учитывая, что температура воздуха на метеостанции «Оймякон» зимой ниже на 1.5–2.5 °С, чем на метеостанции «Агаякан», и что на степном склоне, где проводились измерения, мощность снега в год наблюдения была значительно больше среднегодовой (Справочник..., 1966), можно предположить, что температуры в местах зимовки *L. muscorum* могут быть ниже отмеченных нами.

В общей сложности зимой 1977/1978 г. муравьи находились при отрицательных температурах 7 мес: при –10 °С и ниже — 5.5 мес, ниже –15 °С — 4,5 мес, ниже –20 °С — 2 мес. Таким образом, условия зимовки *L. muscorum* как вида, зимующего в почве под снегом, можно считать весьма жесткими.

*M. bicolor* и *F. candida*, как мы отмечали в главе 2, поселяются на пойменных террасах, нередко в непосредственной близости друг от друга. Поэтому материалы, полученные в пойме р. Детрин на краю тополево-чозениевой рощи рядом с гнездом *M. bicolor*, приложимы к обоим видам. Напомним, что тополево-чозениевые леса связаны в своем распространении с таликовыми зонами речных пойм и существуют здесь благодаря особому гидротермическому режиму. Однако зимой в месте расположения гнезд температурный режим песчано-галечного аллювия, по крайней мере до глубины 60 см, мало отличался от условий в почвах внепойменных мерзлотных биотопов. В начале зимы аллювий

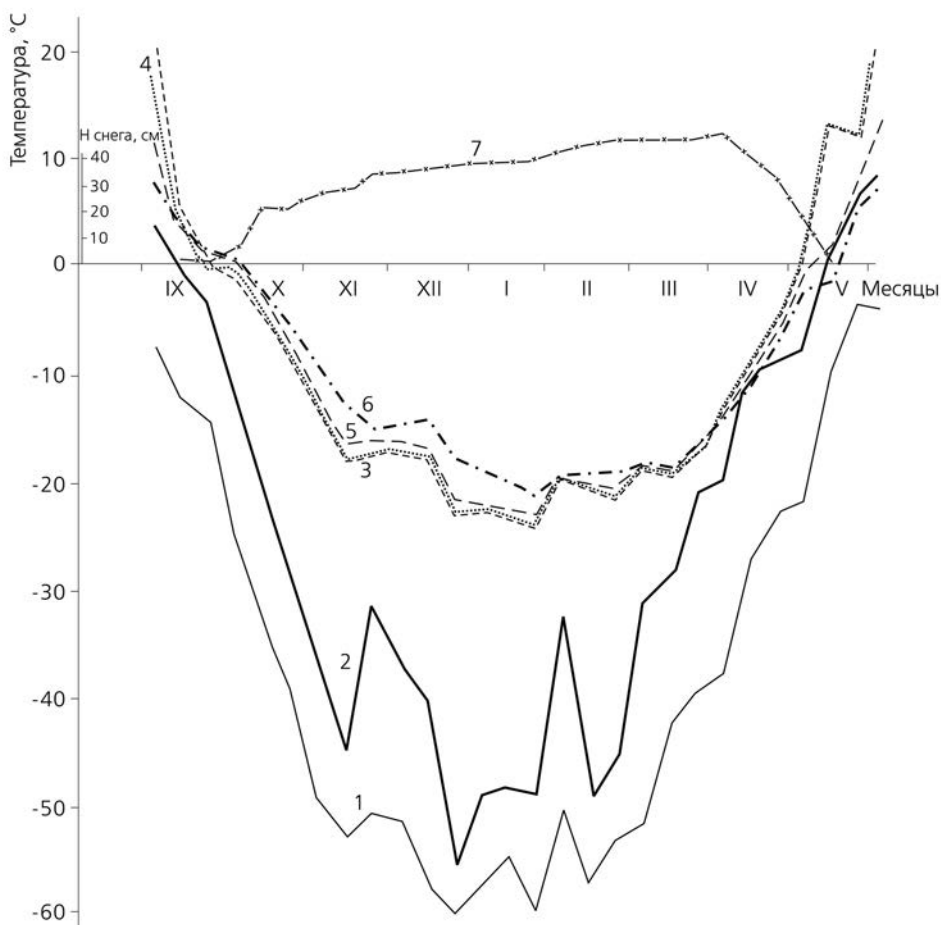


Рис. 30. Сезонные изменения температуры воздуха, почвы и высоты снежного покрова на степном склоне в долине р. Учугей (в 3 км от впадения в р. Агаякан) зимой 1977/1978 гг. Температуры воздуха на метеостанции «Агаякан»: абсолютный минимум за декаду — 1, среднедекадные — 2; срочные температуры почвы на глубине 1 см — 3, 5 см — 4, 15 см — 5, 40 см — 6; высота снега — 7.

Fig. 30. Seasonal changes of temperature of air, soil and snow depth on the steppe slope of the valley of Uchugei river (3 km from the confluence into Agayakan river) in winter of 1977/1978. Temperatures: of air at Agayakan weather station: absolute minimum over ten days — 1, ten-day average — 2, soil temperatures at a depth of 1 cm. — 3, 5 cm. — 4, 15 cm. — 5, 40 cm. — 6; snow depth — 7.

поймы промерзал в те же сроки, что и почвы за пределами поймы. В конце января температуры в верхнем сантиметре галечника достигали  $-17^{\circ}\text{C}$ , на 5 и 10 см  $-15^{\circ}\text{C}$ , а в слое, где размещаются зимовочные камеры (на глубине 30–40 см), варьировали от  $-9$  до  $-12.5^{\circ}\text{C}$  (рис. 31). Позже температуры опустились на глубину 20 см до  $-20^{\circ}\text{C}$ . Таким образом, в местах расположения гнезд муравьев температурные условия зимовки были не мягче, чем в большинстве мерзлотных биотопов пояса редколесий. Специфика термики таликовых зон, по-видимому, проявляется здесь только весной, когда относительно маломощный слой промерзших грунтов оттаивает и сверху (за счет инсоляции и адвекции тепла воздухом), и снизу (за счет тепла речных вод). Однако оттаивание грунтов снизу лишь незначительно сокращает срок пребывания муравьев в зимующем состоянии. Различие речного талика и сухих каменистых участков с мерзлотой по времени протаивания до глубины расположения зимовочных камер (40 см) составляет не более 10–15 сут, т.е. 5–10% времени сезонной активности муравьев (Алфимов, 1985).

*F. exsecta*, как мы отмечали, спорадически встречается в различных местообитаниях, и распределение вида не связано с особыми экологическими условиями теплого сезона. Поэтому выяснению зимнего температурного режима его гнезд было уделено особое внимание. В разные годы измерялись температуры в 9 гнездах *F. exsecta* на различных участках (в 3 из них наблюдения проводились на протяжении 3–4 лет).

Для определения влияния насыпного конуса на температурный режим гнезд *F. exsecta* в зимнее время в 3 гнездах устанавливались по 2 серии электротермометров — непосредственно в камерах гнезда и на расстоянии 0.6–1 м от конуса в соответствующих горизонтах почвы. Выяснилось, что уже на глубине 5 см от поверхности почвы температуры под конусом высотой около полуметра и диаметром основания 60 см и рядом с ним не различаются, т.е. защитного теплоизолирующего действия конус зимой не оказывает.

Минимальные температуры в гнездах *F. exsecta* на разных участках оказались практически идентичны, несмотря на существенные отличия самих участков по высоте над уровнем моря, рельефу, растительности, почвам, уровню грунтовых вод, глубине сезонноталого слоя, высоте снега (рис. 32). В слое, где сосредоточена основная масса зимующих муравьев, минимальные температуры лежат в диапазоне  $-9...-12^{\circ}\text{C}$ . Глубина расположения этого слоя, как хорошо видно на рис. 32, меняется от 120 см на песчаной террасе Колымы до 5 см в котловине оз. Джека Лондона. На песчаных грунтах террасы Колымы и ее береговых валах при мощности снега 40–50 см и очень низких температурах воздуха почва на 20 см выхолаживается до  $-16^{\circ}\text{C}$ ; муравьи же зимуют существенно глубже, где температура остается относительно высокой (уже на 60 см она не опускается ниже  $-12^{\circ}\text{C}$ ). В котловине оз. Джека Лондона близкие минимальные температуры формируются на глубине всего 5–10 см благодаря высокому (до 80 см) и рыхлому снежному покрову и не таким низким минимальным температурам воздуха — здесь они на  $8-10^{\circ}\text{C}$  выше, чем в долине Колымы.



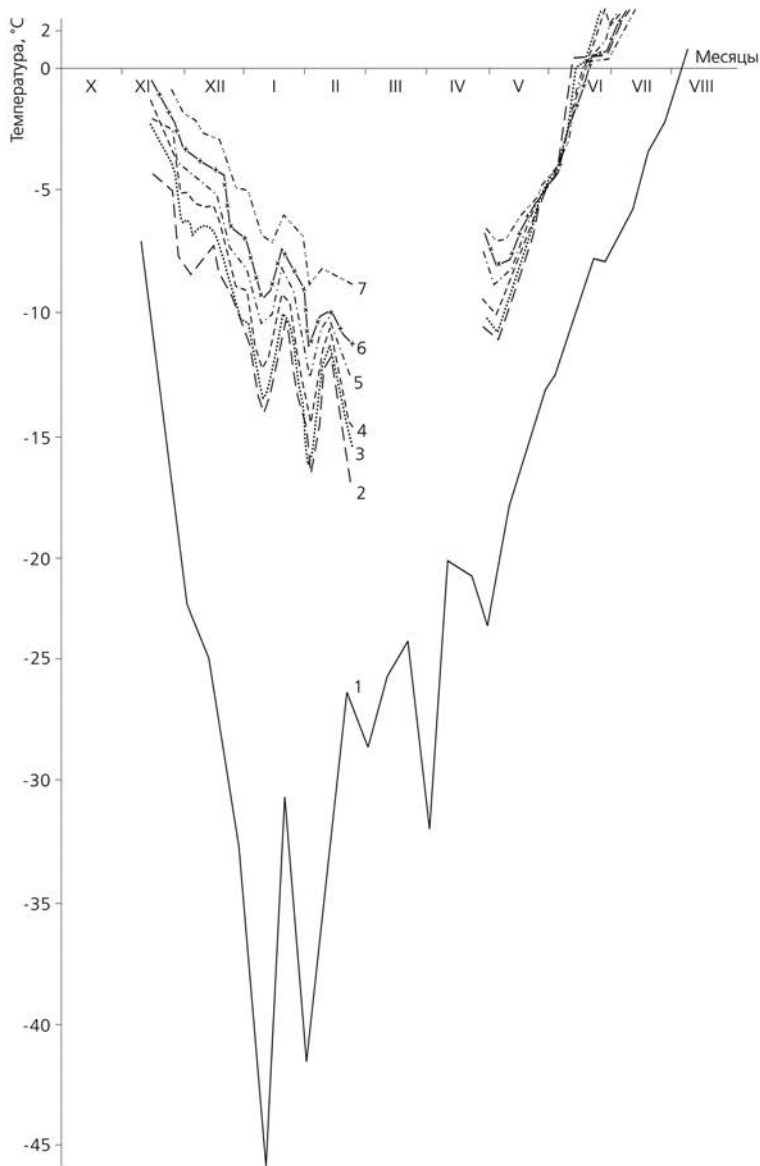


Рис. 31. Сезонные изменения температуры воздуха и почвы на опушке тополево-чозениевой рощи в пойме р. Детрин рядом с гнездом *M. bicolor* (480 м н.у.м.) зимой 1979/1980 гг. Температура: воздуха среднедекадная — 1, на поверхности почвы — 2, на глубине 5 см — 3, 10 см — 4, 20 см — 5, 40 см — 6, 60 см — 7 (измерения в почве проводились 1 раз в 4 дня).

Fig. 31. Seasonal changes of air and soil temperatures at the margin of the poplar–chozeniya grove in the flood-plain of the river Detrin near the *M. bicolor* nest (480 m. above sea level) in winter of 1979/1980. Temperature: air (ten-day average) — 1; soil (measured once in 4 days) at the surface — 2, at a depth of 5 cm. — 3, 10 cm. — 4, 20 cm. — 5, 40 cm. — 6, 60 cm. — 7.

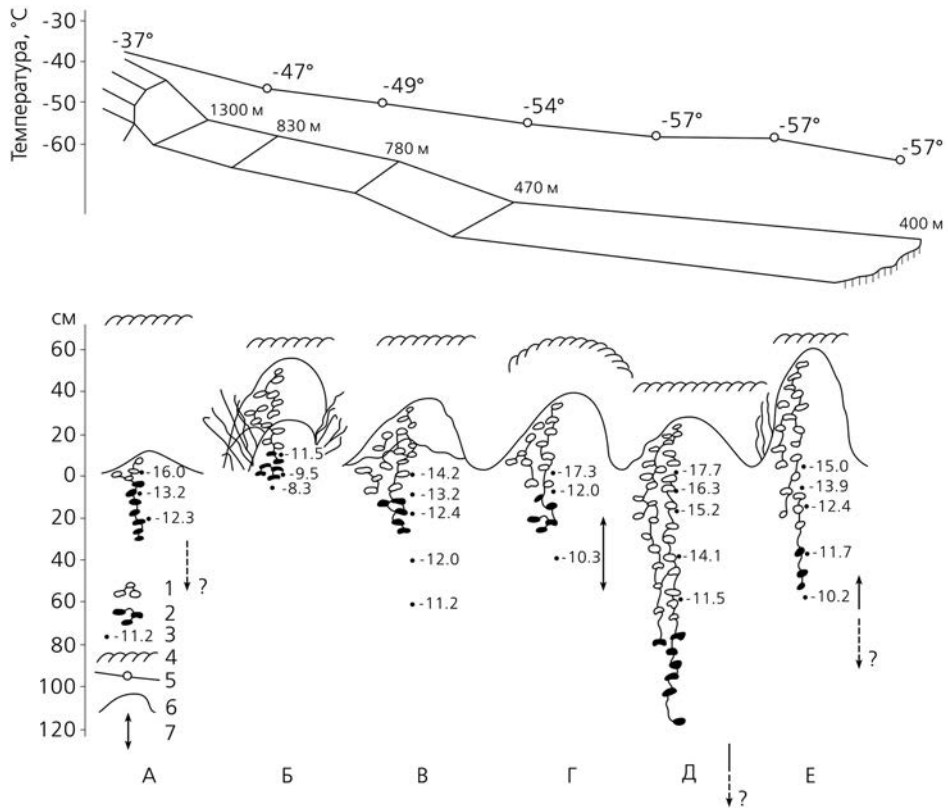


Рис. 32. Расположение зимовочных камер и минимальные температуры в гнездах *F. exsecta*: А — южный склон в горной тундре; Б — котловина оз. Дж. Лондона; В — шлейфы склонов по ручью Олень; Г — таликовая зона террасы ручья Олень; Д — надпойменная терраса Колымы (песчаные отложения); Е — береговой вал Колымы. Условные обозначения: 1 — летние камеры; 2 — зимовочные камеры; 3 — местоположение электротермометров и минимальные за зиму температуры; 4 — высота снежного покрова; 5 — абсолютный минимум воздуха; 6 — поверхность погребенной муравейником кочки; 7 — максимальный и минимальный уровни грунтовых вод (разрыв линии и вопросительный знак — минимальный уровень не определен).

Fig. 32. Location of the wintering chambers and minimal temperatures in *F. exsecta* nests in different habitats: А — south-facing slope in mountain tundra; Б — hilly-lacustrine depression of Jack London Lake; В — feet of slopes along Olen' creek; Г — talik zone of terrace of Olen' creek; Д — sandy sediments on Kolyma valley terrace; Е — coastal bank of Kolyma river. Key: 1 — summer chambers; 2 — wintering chambers; 3 — location of electrothermometers and minimal winter temperatures; 4 — snow depth; 5 — absolute air minimum; 6 — surface of hummock buried by ants; 7 — maximum and minimal levels of subterranean waters during the season (dashed line and question mark — minimal level is not determined).

Те же факторы (температуры воздуха и снежный покров) обеспечивают высокие температуры в гнездах, расположенных на южных склонах (они одновременно и подветренные) горных тундр и в склоновых лиственничниках на высоте около 750 м н.у.м. В горных тундрах при минимальной температуре воздуха не ниже  $-37...-40$  °С снежные надувы (70–80 см) сохраняют в верхних горизонтах почвы относительно высокие температуры — до  $-12...-13$  °С на глубине 20 см. В лиственничниках на высоте 750 м н.у.м. такой же результат достигается повышением минимальных температур воздуха на  $7-8$  °С и увеличением средней мощности снежного покрова на 10–15% по отношению к днищам долин. Правда, гнезда в этих биотопах обычно расположены в неглубоких ложбинах, которые даже в малоснежные годы заполняются снегом.

Благоприятные условия в гнездах *F. exsecta* могут быть также следствием отепляющего влияния подземных вод. Об их присутствии обычно свидетельствуют формирующиеся в течение зимы наледи, толщина которых в нашем районе к весне может варьировать от 20–30 см до 1.5 м, а местами и 2.5 м. Именно влияние подземных вод наряду с рыхлым снежным покровом способствует сохранению высокой температуры в обследованных нами гнездах в лиственничниках на террасах руч. Олень и Озерный. Длительность периода с околонулевыми температурами в гнездах *F. exsecta*, как и в гнездах *M. kamtschatica*, *F. gagatoides*, *L. acervorum*, расположенных в подробно описанном сфагново-кустарничковом лиственничнике, зависит от динамики температуры воздуха и снежного покрова и существенно варьирует год от года. Так, температура на глубине 10 см осенью 1978 г. держалась в интервале  $+1.5...0$  °С в течение 2 нед. (рис. 33), а в 1979 г. — более 2 мес (на глубине 40 см — соответственно 1 и 2 мес). Отметим, что муравьи не появляются на поверхности купола уже с первых чисел сентября (а иногда и раньше), но продолжают перемещаться в глубинных ходах при близких к нулю отрицательных температурах до конца октября. Подобные перемещения впервые были описаны в гнездах рыжих лесных муравьев (Мариковский, 1965), затем у *Formica polyctena* (Сейма, 1998).

Последующее выхолаживание поверхностных горизонтов происходит также медленно, и в первую половину зимы температуры в почве остаются относительно высокими даже при очень низких воздуха ( $-45...-55$  °С) и еще небольшой мощности снежного покрова. Минимумы же наблюдаются в период с января по конец марта.

*F. sanguinea* встречена нами лишь в двух лиственничниках на террасах руч. Озерный и Олень, где она обитает совместно с *F. exsecta*. Поэтому можно считать термические условия в гнездах *F. exsecta* и *F. sanguinea* если не одинаковыми, то близкими. Иными словами, как по ходу температур, так и по минимумам в зимовочных камерах температурный режим гнезд *F. sanguinea* подобен представленному на рис. 33.

*F. lemami* поселяется на быстро и глубоко оттаивающих участках, расположенных на южных склонах; ходы этого вида проникают в почву больше, чем на 150 см. Общий характер термического режима поверхностных горизонтов местообитаний

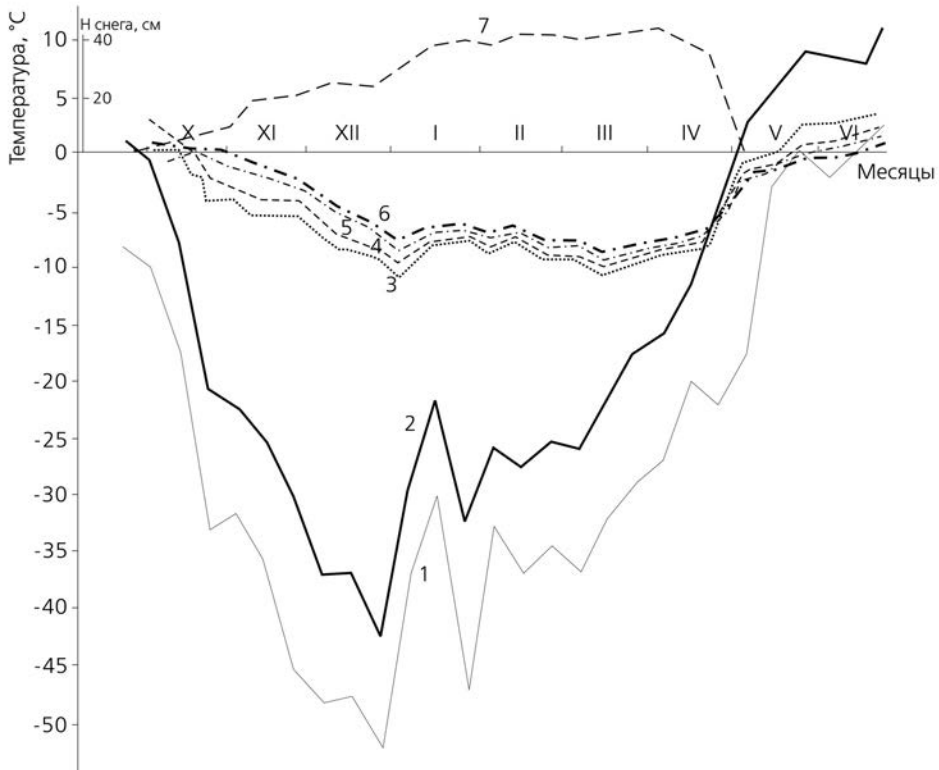


Рис. 33. Сезонные изменения температуры воздуха, температуры в зимовочных камерах гнезда *F. exsecta* и высоты снега в разнотравно-кустарничковом лиственничнике с ивовым подлеском на террасе ручья Олень (480 м н.у.м.) зимой 1978/1979 гг. Температура воздуха минимальная за декаду — 1, среднедекадная — 2. Температура в гнезде на глубине 5 см — 3, 10 см — 4, 20 см — 5, 40 см — 6 (измерения в почве проводились 1 раз в 5–7 дней). Высота снега — 7.

Fig. 33. Seasonal changes of air temperatures, temperatures in the wintering chambers of *F. exsecta* nest and snow depth in the forb- dwarf shrub larch forest with willow undergrowth on the terrace of Olen' creek (480 m. a.s.l.) in winter of 1978/1979. Air temperature: ten-day minimum — 1, ten-day average — 2. Temperature in nest at a depth of 5 cm. — 3; 10 cm. — 4; 20 cm. — 5; 40 cm. — 6 (measured once in 5–7 days). Snow depth — 7.

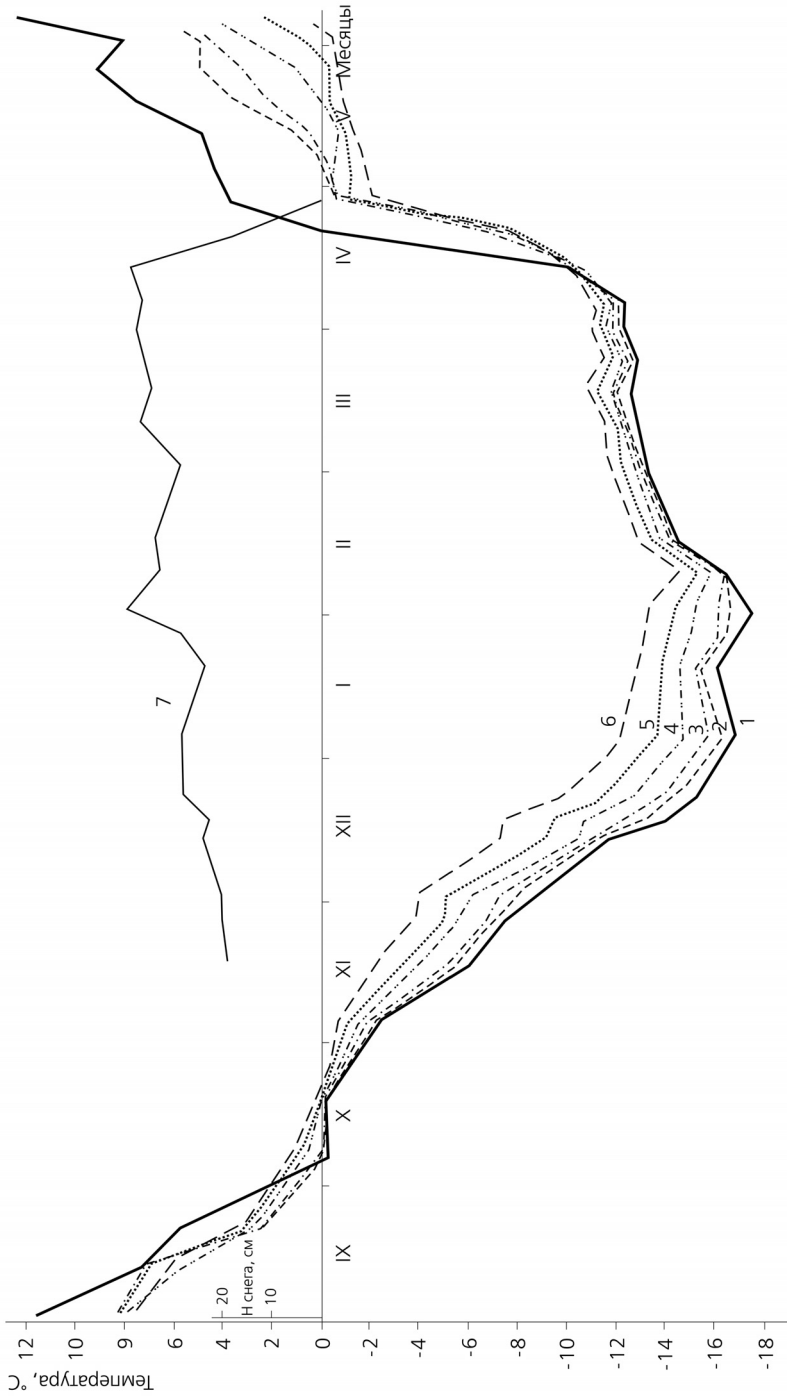


Рис. 34. Сезонные изменения температуры почвы и высота снега в парковом лиственничнике на южном склоне зимой 1981/1982 гг. Температура почвы на глубине 1 см — 1; 5 см — 2; 10 см — 3; 20 см — 4; 40 см — 5; 60 см — 6. (измерения в почве проводились 1 раз в 5–7 дней). Высота снега — 7.

Fig. 34. Seasonal changes of soil temperature and snow depth in the park larch forest on the south-facing slope in winter of 1981/1982. Temperature of the soil at a depth of: 1 cm. — 1; 5 cm. — 2; 10 cm. — 3; 20 cm. — 4; 40 cm. — 5; 60 cm. — 6 (measured once in 5–7 days). Snow depth — 7.

*F. lemni* отражен на рис. 34. Верхний заселяемый горизонт подвержен значительным межгодовым температурным флуктуациям, обусловленным различием хода температур воздуха и накопления снега, а также относительно малой теплоемкостью почвы, влажность которой в конце осени не превышает 10%. Кроме того, в этих выгодно экспонированных биотопах во время осенних оттепелей снег может стаивать полностью, и последующие понижения температур воздуха оказывают особенно сильное влияние на температуру почвы. Полученный за несколько лет наблюдений диапазон колебаний годовых минимумов в первом сантиметре почвы в лиственничнике и осиннике (с мезо-ксерофитными покровами) на южном склоне был около 10 °С (соответственно –17...–27 °С и –13...–23 °С), т.е. около трети от всего диапазона минимумов, характерных для региона. Однако уже к глубине 20 см колебания уменьшались до 4–5 °С. В пределах всего множества обследованных нами участков, заселенных *F. lemni*, отмечен еще больший диапазон зимних минимумов в почве: –13...–26.5 °С в первом сантиметре почвы, –10...–20 °С — на глубине 20 см, –8...–19 °С — на 60 см и от –5 до примерно –16...–17 °С — на 80 см. Столь значительная изменчивость температурных условий в пределах участков, близких по характеру растительности, влажности и механическому составу почвы, определяется в основном различиями в высоте снежного покрова, который, в свою очередь, зависит от микрорельефа и ориентации участка по отношению к направлению преобладающих ветров. Исходя из всего сказанного, обычными сезонными минимумами в зимовочных камерах этого вида, расположенных на глубине не менее 50–60 см, можно считать температуры –12...–15 °С. Подобные температуры на 60 см наблюдаются на большей части территории района работ. Однако для зимовки муравьев эти горизонты нигде, кроме южно экспонированных и, главное, сухих склонов, не пригодны, так как в подавляющем большинстве обследованных биотопов оттаивание мерзлоты на 50–60 см происходит лишь в конце лета. На сухих же щебнистых южных склонах переход через 0 °С на глубине 50–60 см отмечен в середине — второй половине мая.

### **Поле минимальных температур в почвах и в гнездах муравьев**

Суммируя все сказанное о температурах поверхностных горизонтов почвы и условиях зимовки муравьев, выделим наиболее важные моменты. Положение рассматриваемого региона в зоне сплошного распространения многолетне-мерзлых пород и близости полюса холода Северного полушария определяет особенности гидротермического режима верхних горизонтов почвы. Малые скорости оттаивания на подавляющей части территории оставляют пригодными для обитания (в том числе и для зимовки) муравьев лишь верхние горизонты почвы, протаивающие к концу июня до глубины 25–30 см. Исключения составляют немногие участки, где мерзлота отступает быстро и глубоко (более 1–1.5 м); поселяющиеся здесь муравьи поэтому могут зимовать на значительной глубине.

Для обследованной территории характерно поле температур очень широкого и практически непрерывного диапазона. Биотопы, отличающиеся мощностью снега, характером растительности, влажностью почвы и т.п., на вертикальном профиле от уреза Колымы до верхней границы горных тундр образуют в верхнем 20 см слое почвы континуальный ряд от  $-48$  до  $-10$  °С.

Самые низкие температуры ( $-36...-48$  °С в верхнем сантиметре и  $-29...-39$  °С на глубине 20 см) отмечены на немногих участках в поясе редколесий, в их пределах максимальная за сезон высота снега редко превышает 10 см. В горных тундрах на аналогичных участках диапазон минимумов в тех же горизонтах составляет, соответственно,  $-34...-38$  и  $-32...-34$  °С. На подавляющей части территории Верхней Колымы снежный покров в 20–40 см препятствует выхолаживанию ниже  $-28...-30$  °С в верхнем сантиметре почвы и  $-20...-24$  °С на глубине 20 см. Еще большая высота снега практически всегда, даже при близких к  $-60$  °С минимумах в воздухе, обеспечивает на тех же горизонтах температуры не ниже  $-25$  и  $-17$  °С соответственно.

Наиболее высокие минимумы (около  $-10...-13$  °С в слое 10–40 см) наблюдаются в ограниченном числе местообитаний. В поясе редколесий это либо таликовые зоны, либо многоснежные участки у верхней границы леса (котловины озер, долины ручьев, ложбины, подветренные склоны), либо отдельные биотопы с мощным снежным покровом (за счет благоприятного сочетания ориентации, микрорельефа и растительности) и высокой влажностью почвы. Поверхностные горизонты таликовых зон в случае глубокого расположения водоносных горизонтов по степени выхолаживания могут не отличаться от почв обычных мерзлотных биотопов. В горно-тундровом поясе высокие температуры в верхних горизонтах почвы сохраняются лишь под снежными надувами значительной (более 70–90 см) мощности; площадь таких участков невелика.

Важная черта режима мерзлотных почв — наличие осеннего переходного периода с околонулевыми температурами во всем профиле, кроме верхних 3–5 см. Длительность нулевой изотермии колеблется от 1–2 нед на сухих участках при позднем выпадении снега до 1.5–2 мес на влажных участках, в особенности при раннем и обильном снеге, лежащем на непромерзшую землю.

Ход температур в почве большинства биотопов (кроме сухих бесснежных) отличается значительной сглаженностью. Чрезвычайно важно, что резкие и глубокие похолодания в воздухе в силу теплоизолирующего действия снежного покрова и значительной теплоемкости почвы, особенно высокольдистой, отражаются в ней плавным падением с большой задержкой. Суточный же ход в середине зимы даже под относительно тонким слоем снега на глубине свыше 5–10 см практически не выражен. Таким образом, муравьи на зимовке в большинстве случаев защищены как от очень низких (регистрируемых над поверхностью снега) температур, так и от их резких флуктуаций.

При такой инерционности хода температур в почве минимумы держатся не менее суток, а более высокие температуры (на 1–3 °С) — от 1–2 нед до нескольких месяцев. В подобных условиях успех зимовки муравьев определяет-

сы собственно значениями минимумов и мало зависит от их продолжительности (см. ниже).

Длительность зимы — периода между датами устойчивого перехода через 0 °С — мало отличается на разных участках в заселяемом муравьями слое почвы и составляет, как правило, 7–7.5 мес, уменьшаясь на сухих участках южных склонов на 3–4 нед.

На описанном фоне зимовочные камеры изученных видов муравьев располагались в следующих диапазонах температур.

*F. exsecta* встречалась, с одной стороны, в местообитаниях с наиболее высокими минимальными температурами почвы (в многоснежных биотопах и в таликовых зонах крупных ручьев), с другой — на редких глубоко протаивающих участках (береговой вал и песчаная терраса Колымы), где зимовочные камеры размещены аномально глубоко (80–120 см) относительно фоновой ситуации. Температуры, при которых зимуют муравьи *F. exsecta*, лежат в пределах –10...–13 °С. Даже на наиболее холодных из этих участков значения ниже –10 °С в зимовочных камерах гнезд сохраняются лишь 1–2 мес. Такие же характеристики наблюдаются в гнездах *F. sanguinea*, встречающейся в небольшом числе местообитаний вместе с *F. exsecta*.

Аналогичные, предельно мягкие условия зимовки характерны для *F. lemani*, заселяющей сухие участки южных склонов, оттаивание которых проходит за 1–2 нед на глубину свыше 1 м, где и размещены зимовочные камеры. Поверхностные горизонты почвы этих биотопов выхолаживаются до –18...–22 °С, но на глубине 1 м температуры не опускаются ниже –10...–12 °С.

Минимальные температуры в гнездах всех остальных изученных видов значительно ниже. В зимовочных камерах *F. candida* и *M. bicolor*, расположенных на галечниковых косах р. Детрин, на глубине 40 см минимум, как показали результаты экстраполяции, должен был составлять –18...–19 °С, причем значения ниже –10 °С держались около 2 мес. В гнездах *F. candida* в сфагново-кустарничковом листовничнике на шлейфе южного склона, несмотря на относительно глубокое расположение зимовочных камер (30–40 см), минимумы также опускались до –20 °С. Условия зимовки *F. gagatoides* варьируют в широких пределах; в гнездах на сфагновых кочках минимумы достигают, как правило, –16...–18 °С, на сухих участках южных склонов –22 °С. В таких гнездах температуры ниже –10 °С держатся до 4–4.5 мес, а ниже –15 °С — до 2 мес.

В большей части гнезд *M. kamtschatica* в сфагновых кочках минимумы держались около –16...–18 °С при длительности периодов с температурами ниже –15 и –10 °С соответственно в 1 и 2 мес. Однако в отдельных гнездах были зафиксированы –26...–28 °С.

Наиболее широкий диапазон и самые низкие минимальные температуры на Верхней Колыме характерны для зимовочных камер *L. acervorum* и *S. hirculeanus*. Заселяемый ими приповерхностный горизонт почвы выхолаживается до –15...–30 °С. Температуры ниже –20 °С могут держаться на наиболее



холодных участках до 2 мес, ниже  $-15^{\circ}\text{C}$  — около 4 мес, ниже  $-10^{\circ}\text{C}$  — до 6 мес. В еще более жестких условиях зимует *L. muscorum*, обитающий на реликтовых степных участках Верхней Индигирки.

В заключение подчеркнем, что температуры в гнездах даже самых неприхотливых видов не опускаются ниже  $-30^{\circ}\text{C}$ , что почти в два раза выше минимальных температур воздуха. В биотопах с минимальными температурами поверхностных горизонтов ниже этого значения муравьи отсутствуют.

## Глава 4

# ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ МУРАВЬЕВ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФИЗИОЛОГО- БИОХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

### Основные представления о холодоустойчивости насекомых

В отечественной литературе после выхода книги Р.С. Ушатинской «Скрытая жизнь и анабиоз» (1990) не появилось ни одной монографии, посвященной холодоустойчивости насекомых. Учитывая это обстоятельство и бурное развитие направления за рубежом, мы сочли целесообразным предварить настоящую главу кратким «словарем» основных понятий и терминов, применяемых в мировой литературе. Они детально рассмотрены в ряде монографий и обзорных статей (Lee, Denlinger, 1991; Somme, 1995; Block, 1995; Denlinger, Lee, 1998). Приведенный минимум ключевых терминов (Somme, 1995; Block, 1995) необходим для последующего изложения материалов.

*Холодоустойчивость* — способность организмов выживать при низких температурах, в том числе и при их длительном воздействии.

*Неустойчивость к замерзанию* (чувствительность к замерзанию) — отсутствие способности переносить образование льда в жидкостях тела.

*Избегание замерзания* — стратегия выживания, реализуемая чувствительными к замерзанию видами.

*Устойчивость к замерзанию* — способность выдерживать внеклеточное образование льда, провоцируемое с помощью ядер кристаллизации. Термин обычно используется по отношению к насекомым, переживающим замерзание при температурах ниже точки переохлаждения.

*Точка замерзания* — температура, при которой в растворе начинается рост кристаллов льда.

*Точка таяния* — температура, при которой замороженный раствор завершает таяние (исчезновение последних кристаллов льда).

*Переохлаждение* — сохранение жидкого состояния раствора при температуре ниже его точки таяния.

*Точка переохлаждения* (температура максимального переохлаждения, температура кристаллизации) — температура, при которой в переохлажденной системе начинается кристаллизация или спонтанное замерзание.

*Способность к переохлаждению* (глубина переохлаждения) — разница между точкой переохлаждения целого насекомого и точкой таяния его гемолимфы.

*Нижняя летальная температура* — температура, при которой насекомое погибает от холода.

*Антифризы* — вещества, понижающие температуру замерзания раствора.

*Полиолы* — многоатомные спирты (глицерин, этиленгликоль и т.п.) низкой молекулярной массы, выполняющие роль антифризов.

*Криопротектор* — вещество, которое может защитить клеточные структуры либо целый организм от повреждающего воздействия отрицательных температур, в том числе и от замерзания.

*Агенты кристаллизации* — субстанции (нередко специфические белки), вызывающие образование ядер кристаллизации в переохлажденной системе.

*Термальный гистерезис* — разница температур между точкой замерзания и точкой таяния раствора (гемолимфы или иных жидкостей тела).

*Белки термального гистерезиса* — антифризные белки, обеспечивающие гистерезис.

*Витрификация* — процесс, в результате которого переохлажденный концентрированный водный раствор становится аморфным твердым (как стекло) без кристаллизации.

*Акклимация* — воздействие (и результат воздействия) постепенно снижающихся температур в лабораторном эксперименте, как правило в течение дней и недель.

*Акклиматизация* — тот же процесс и результат, но при постепенно снижающихся сезонных температурах в природе.

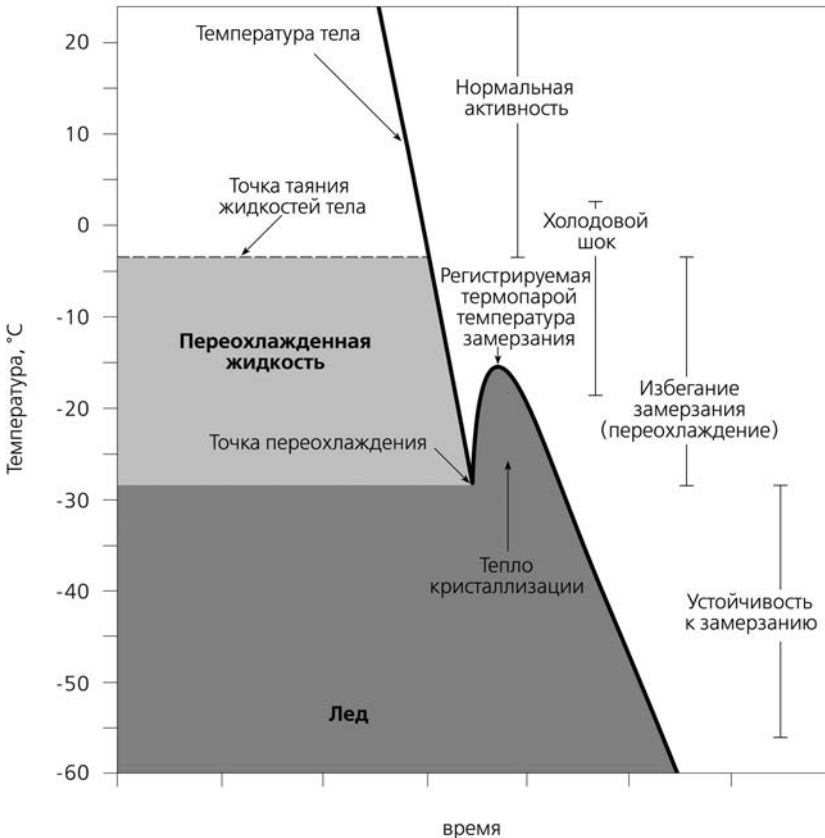


Рис. 35. Типичные реакции насекомого, охлаждаемого ниже  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , — его температура тела, активность и холодоустойчивость. Диапазоны возможной активности насекомых разных природных зон обобщены (Lee, 1989).

Fig. 35. Typical response of an insect cooling below  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  in terms of its body temperature, activity and cold-resistance. Possible activity ranges in different natural zones are generalized (Lee, 1989).

Насекомые умеренной зоны, обитающие в климате с выраженным сезонным ходом температуры воздуха, в той или иной мере подвержены воздействию отрицательных температур зимой. Зимующие насекомые используют две основные стратегии холодоустойчивости — они либо избегают замерзания (*freeze avoidance*, *freeze intolerance*, *freezing susceptible* в англоязычной литературе), либо переносят образование льда в теле, как правило внеклеточное (*freeze tolerance*). Схематически реакция насекомых на воздействие низких температур представлена на рис. 35 (Lee, 1989).

Избегающие замерзания насекомые переносят значительное охлаждение, оставаясь в физическом смысле незамерзшими (т.е. без образования льда). Это достигается благодаря как снижению температур замерзания жидкостей тела вследствие повышения их осмотической концентрации, так и увеличению способности к переохлаждению. Замерзание губительно для этой группы. Напротив, способные выдерживать замерзание насекомые восстанавливают все жизненные функции после оттаивания. У обеих групп устойчивость к воздействию низких температур подвержена сезонной изменчивости. Характерные особенности двух основных стратегий холодоустойчивости насекомых схематически представлены на рис. 36 (Block, 1995).

Общие закономерности, связанные с подготовкой к зимовке, заключаются в накоплении веществ, играющих роль антифризов: многоатомные спирты, сахара, аминокислоты в концентрациях от 0.5 до 4 моль (Storey, Storey, 1991). Следствие этих изменений — уменьшение вероятности образования льда. У избегающих замерзания видов, кроме того, сокращается число центров кристаллизации льда (Lundheim, 2002), нередко также синтезируются антифризные белки (Duman et al., 1991, 2004). Механизм действия антифризных полипептидов состоит в образовании водородных связей и адсорбционном разрушении возникающих кристаллов льда (Davies et al., 2002). В совокупности уменьшение числа центров кристаллизации и синтез антифризных белков усиливают способность к переохлаждению, что позволяет этим видам избегать кристаллизации, как правило, до  $-20...-30$  °C, а иногда и до  $-40$  °C (Somme, 1982; Duman et al., 1991; Lee, 1991). Наиболее низкие значения температуры максимального переохлаждения могут достигать  $-60$  °C (Miller, Werner, 1987) и даже  $-80$  °C (Bennett et al., 2005).

Для большей части устойчивых к замерзанию насекомых, напротив, характерны увеличение числа центров кристаллизации, потеря способности к переохлаждению и внеклеточное замерзание воды при  $-5...-10$  °C. Синтезирующиеся при подготовке к зимовке полиолы и сахара играют роль криопротекторов, защищая частично замороженные ткани. Пороги переносимых температур лежат в широких пределах: от  $-25$  до  $-70$  °C. У переносящих очень низкие зимние температуры ( $-40...-70$  °C) видов отмечены также антифризные белки (Duman et al., 2004), способные подавлять перекристаллизацию льда, вероятность которой возрастает при температуре около  $-20$  °C. Обнаружено также несколько видов, в основном из числа зимующих открыто выше линии снега, для которых характерны как очень низкие температуры максимального переохлаждения



Рис. 36. Схематическое представление характерных особенностей двух основных стратегий холодоустойчивости насекомых (Block, 1995).

Fig. 36. Schematic representation of the peculiarities of the two basic strategies of the insect cold-resistance (Block, 1995).

(до  $-50...-60$  °C), так и способность выживать после замерзания (Ring, 1982; Sinclair, 1999). Обе стратегии имеют свои достоинства и недостатки с точки зрения достигаемой холодоустойчивости и энергетической ее стоимости; некоторое число видов обладает обеими стратегиями (Block, 1995).

Все зимующие насекомые в той или иной мере подвержены дегидратации. У избегающих замерзания видов нередко наблюдается сопряженное с диапаузой снижение содержания воды при подготовке к зимовке; клетки устойчивых к замерзанию видов обезвоживаются в результате внеклеточного замерзания части воды (см. обзор: Danks, 2000). Различие в водном балансе может быть решающим в обеспечении неодинаковой холодоустойчивости у избегающих замерзания насекомых из разных популяций (Bennett et al., 2005).

Большинство насекомых умеренной зоны испытывает воздействие низких температур, находясь в зимней диапаузе (Denlinger, Lee, 1998). Диапауза разви-

валась у многих видов беспозвоночных именно как способ адаптации к сезонным изменениям внешней среды, в том числе к сезонно-низким температурам и связанным с ними изменениям возможности добычи пищи, режима влажности и др. (Ушатинская, 1980). Состояние диапаузы объединяет в себе сложный комплекс физиолого-биохимических перестроек, выражающихся в большем или меньшем угнетении всех жизненных процессов, нередко с полным прекращением питания, освобождением кишечника и т.д. Как правило, диапаузе предшествует накопление резервных веществ, а в ходе диапаузы происходит переключение на анаэробный обмен. Следствие всех этих изменений — неспецифическое повышение устойчивости организма к воздействию неблагоприятных факторов самой разной природы (от низких температур до ядов). Существует, впрочем, немало примеров как диапаузы, не ведущей к повышению холодоустойчивости, так и значительной холодоустойчивости недиапаузирующих стадий и видов (см.: Denlinger, Lee, 1998). Иными словами, повышение холодоустойчивости, приходящееся на диапаузу, может быть как случайным совпадением, так и частью программы диапаузы. Связь диапаузы и холодоустойчивости рассценивается как случайная, если они регулируются различными сигналами внешней среды (Denlinger, Lee, 1998). Однако независимо от случайного совпадения или тесной связи большинство насекомых во время диапаузы имеет наибольшую холодоустойчивость (Denlinger, Lee, 1998; Bennett et al., 2005).

Для некоторых групп беспозвоночных показана тесная взаимосвязь особенностей зимней экологии и холодоустойчивости (Kirchner, 1973; Somme, 1981; см. также обзор: Turnock, Fields, 2005). Устойчивость к воздействию низких температур сказывается на пространственном размещении этих животных — от ареала в целом до биотопического распределения и выбора зимних убежищ (Ушатинская, 1980; Danks, 1978; Chen, Kang, 2005). К настоящему времени для ряда видов изучена холодоустойчивость как из нескольких географических точек, разнящихся зимними температурами, так и из одной точки в разные сезоны (см.: Turnock, Fields, 2005). Хотя обитатели суровых условий нередко обладают более низкими значениями температуры максимального переохлаждения, удивительнее кажется совпадение характеристик удаленных на тысячи километров популяций (Turnock, Fields, 2005).

Описанные физиолого-биохимические типы адаптивных стратегий холодоустойчивости определяют схему работы с любой группой по выяснению механизмов адаптаций. Для количественной оценки устойчивости к холоду необходимо, с одной стороны, выяснить наиболее низкую температуру, не приводящую к гибели насекомых при быстром охлаждении (подробно роль скорости охлаждения будет рассмотрена ниже), с другой — оценить способность переносить длительное воздействие низких температур, т.е. определить пороги длительно переносимых отрицательных температур. Кроме того, необходимо изучить природу и содержание криопротекторов.

Замерзание переохлажденной жидкости сопровождается выделением скрытого тепла кристаллизации и повышением температуры до точки замерзания

(см. рис. 36), значение которой обусловлено ионной концентрацией раствора. Температура максимального переохлаждения — это наиболее низкая температура, которую еще может кратковременно перенести избегающее замерзания насекомое; замерзание же ведет к его неизбежной гибели. Технически температура максимального переохлаждения может быть легко измерена термопарой, которая регистрирует сопровождающий кристаллизацию скачок температуры.

Выяснение устойчивости к длительному холодовому воздействию более трудоемко, требует большого количества животных. Для некоторых видов беспозвоночных, избегающих замерзания, была определена выживаемость при постоянных низких температурах в зависимости от времени (Hansen, Merivee, 1971; Salt, 1958, 1966в; Хансен, 1975). Лишь в немногих исследованиях соотнесены обе эти характеристики — устойчивость к интенсивности холодового воздействия и к его длительности (Куузик, 1970; Somme, 1996; Berthiaume et al., 2003). Исследования такого рода до сих пор проводятся лишь на видах, для которых возможен сбор большого количества насекомых. Выяснилось, что при не очень значительных сезонных изменениях температур максимального переохлаждения устойчивость к длительному воздействию холода меняется весьма сильно. В периоды максимальной устойчивости к холоду смертность животных наблюдается при длительном состоянии переохлаждения и температурах на 3–5 °C выше средней температуры максимального переохлаждения. Таким образом, температура максимального переохлаждения дает хорошее представление об эколого-физиологическом статусе избегающих замерзания организмов, однако она не характеризует устойчивые к замерзанию виды. Для этой группы в качестве меры холодоустойчивости общепринята температура, при которой погибает половина особей после суточной экспозиции, —  $LT_{50\%}$  (Ring, 1982).

### **Аппаратура и методы исследования**

#### **Измерение температур максимального переохлаждения**

Поскольку муравьи не переносят образования льда в тканях, их холодоустойчивость оценивали по величине температуры максимального переохлаждения, соответствующей началу кристаллизации переохлажденной жидкости в тканях, определяемой термоэлектрическим способом манганин-константановой термопарой с точностью до 0.2 °C (Горышин, 1966).

При измерении температуры замерзания термопарой всегда существует опасность ее занижения. Незначительное количество тепла, выделяемого замерзающим мелким объектом, даже при указанных скоростях охлаждения распределяется в массе объекта (доля жидкости составляет 30–70%) и «съедается» холодильником. Поэтому регистрируемая температура замерзания может быть ниже относительно истинной. В идеальном случае — при значительной массе объекта и небольшой мощности холодильника на кривой охлаждения

должен быть изотермический участок: температура некоторое время остается постоянной в точке замерзания, пока не рассеется все тепло кристаллизации. Точное определение температуры замерзания возможно либо при наблюдении под микроскопом роста кристаллов в жидкости (извлеченной из насекомого), либо расчетным путем при использовании приборов, основанных на принципе калориметрической бомбы (например — дифференциального сканирующего калориметра), улавливающей весь поток тепла.

Однако в процессе работы было выяснено, что эта опасность не столь велика. Температуры замерзания как самых крупных (*C. herculeanus*), так и самых мелких (*L. acervorum*) муравьев северной Палеарктики, различающихся по массе примерно в 10 раз, оказались весьма близки. У *C. herculeanus* на кривой охлаждения обычно есть изотермический участок, и его  $T_z$  можно считать определяемой весьма точно. Более того, тщательное сравнение показало, что у *C. herculeanus* температура замерзания в большинстве обследованных гнезд ( $-32...-35$  °C) даже несколько ниже, чем у *L. acervorum* ( $-28...-33$  °C), при температуре максимального переохлаждения для обоих видов соответственно  $-35...-40$  °C и  $-33.5...-46.4$  °C (Лейрих, 1989). Как видно, глубина их переохлаждения, т. е. разница между температурами максимального переохлаждения и замерзания, невелика:  $\sim 8$  °C (Лейрих, 1985), тогда как у представителей рода *Formica* она достигает  $17.2$  °C (Берман и др., 1987а). Таким образом, постоянство условий охлаждения позволяет использовать получаемые значения как относительные для сравнения серий насекомых одного вида или близких по размеру особей разных видов.

Температуры максимального переохлаждения измерены у насекомых из 165 гнезд, в общей сложности более чем у 10 тыс. экз. Калибровка термопар проводилась для получения поправок к справочным таблицам для медь-константановых термопар (Скотт, 1954) с точностью  $0.05$  °C в диапазоне температур  $-75...+5$  °C. Нулевой спай термопары помещался в закрытый термос с тающим льдом (тройная точка дистиллированной воды  $0.01$  °C), рабочий спай вводился через отверстие в пробке в термос с охлажденным до  $-75$  °C при помощи жидкого азота 96%-ным этиловым спиртом. Контроль температуры спирта осуществлялся платиновым термометром сопротивления ТСП без изолирующего корпуса, характеристики которого при  $0$  °C предварительно определялись с точностью до  $0.01$  Ом. Во избежание влияния возникающих в спирте градиентов температур рабочий спай термопары накладывался на термометр сопротивления и фиксировался. Для получения каждой точки калибровочной кривой снятие отсчетов проводилось при стабилизации температуры в термосе после 5–7 мин встряхивания. Сопротивление ТСП замерялось цифровым вольтфарадометром Р-385 с точностью до  $0.01$  Ом, термоэлектродвижущая сила термопары — цифровым универсальным вольтметром В7-21 с точностью до  $1$  мкВ.

При определении температур максимального переохлаждения применялись усилитель постоянного тока И-37 (рис. 37) или микроампервольтметр



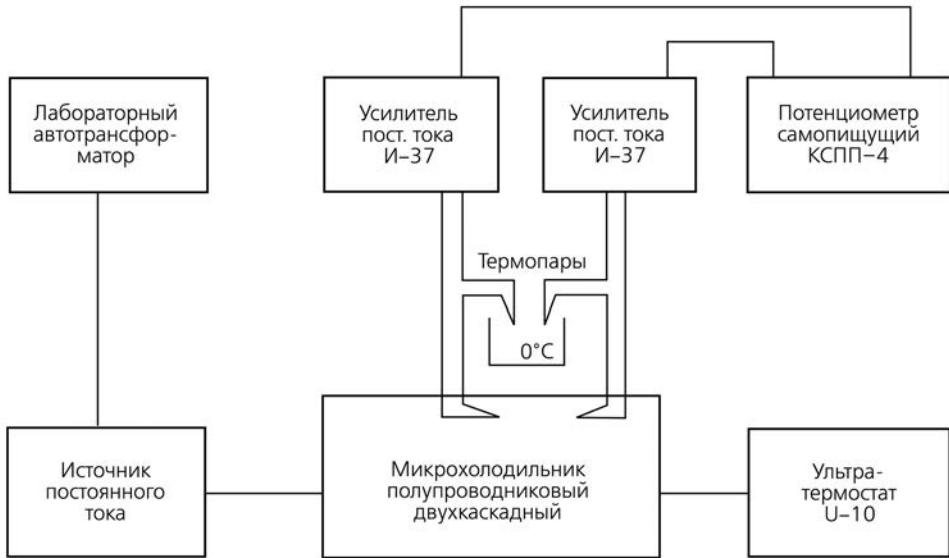


Рис. 37. Блок-схема установки для определения температуры максимального переохлаждения беспозвоночных животных.

Fig. 37. Scheme for measuring the supercooling points of invertebrates.

НЗ012 и самопишущий двухканальный потенциометр КСПП с пробегом каретки за 1 с; для согласования выхода усилителя с входом самопишущего потенциометра использовался делитель напряжения. Точность измерений температурных характеристик насекомых с учетом класса приборов составила  $0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Муравьи охлаждались в двухкаскадном полупроводниковом микрохолодильнике (Горышин, 1966) или в специально переоборудованной морозильной камере бытового холодильника. Для получения температур ниже  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  использовали сосуд Дьюара вместимостью 20 л с небольшим количеством (3–4 л) жидкого азота на дне. При таком соотношении объемов внутри сосуда Дьюара устанавливается нужный для эксперимента градиент: температуры в горле сосуда меняются от 0 до  $-60\dots-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Внутри сосуда при помощи универсального физического штатива с кремальерой опускался ступенчато (сначала на 5–10 см, а затем по 1–1.5 см) полый стержень из винипласта (внешний диаметр 2.5 см), на конце которого находилась камера с охлаждаемыми животными. Камера представляла собой половину цилиндра высотой 2 см; дно камеры закрыто наглухо, охлаждение происходит через сдвигаемую переднюю стенку, образованную плотно пригнанным к стержню отрезком латунной трубки (рис. 38). Термопары пропущены внутри стержня, и их рабочие спаи введены в камеру; внутри стержня над камерой расположена лампочка (3 В), служащая, помимо подсветки, для быстрого нагрева камеры между циклами охлаждения. Скорость охлаждения

воздуха в камере зависит от теплопроводности и теплоемкости материала стенки и от разницы температур внутри камеры и снаружи; последняя величина задается оператором вручную и позволяет регулировать скорости охлаждения в желаемых пределах (от 0,5 до 7–10 °С/мин). Обычно охлаждались одновременно по два насекомых, закрепленных на спаях двух термопар тонким слоем вазелина, обеспечивающего лучший тепловой контакт. Для уточнения двойного замерзания насекомые некоторых видов муравьев укладывались грудью на одну термопару, а брюшком на другую.

Однако определение температур максимального переохлаждения термопарами весьма трудоемко, так как каждое новое измерение сопряжено с повторением цикла процедур по фиксации объекта, обеспечению нужных скоростей охлаждения и т.д. Поэтому при решении задач, требующих обследования больших выборок насекомых, наряду с отдельными термопарами применялась батарея из 30 последовательно соединенных термопар, все спаи которой находились при одной температуре; температура в камере контролировалась отдельной «независимой» термопарой. Термобатарея изготовлялась путем электролитного нанесения на очищенную от эмали константановую проволоку слоя меди. Возможно также изготовление термобатареи путем сварки спаев.

Регистрирующая часть установки состояла из двух усилителей И-37 (один для термобатареи с использованием блока компенсации, второй для контрольной термопары), подключенных к двум каналам автоматического самопишущего потенциометра КСПИ-4.

Решающее условие надежности измерения температур максимального переохлаждения термобатареями без потери точности по сравнению с одиночной термопарой — исключение градиентов температур внутри

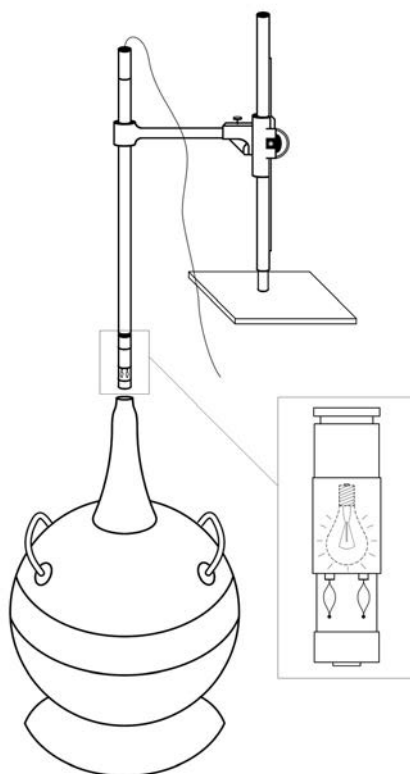


Рис. 38. Схема установки для определения температуры максимального переохлаждения на основе сосуда Дьюара с жидким азотом. На врезке — охлаждаемая камера с двумя термопарами и лампочкой для быстрого нагрева.

Fig. 38. Scheme for measuring the supercooling points on the basis of a Dewar bottle with liquid nitrogen. The system comprises refrigerated chambers with two thermocouples and lamp for rapid warming.

охлаждаемой камеры. В качестве последней мы использовали медную коробку размерами 80×80×50 мм со стенками толщиной 2 мм, оклеенную слоем пластмассы (толщиной 2 мм) и помещаемую в морозильную камеру фреонового холодильника. Смонтированные в разных частях такой коробки на расстоянии 1, 2, 4 см от стенок 4 отдельные термодатчики при скорости охлаждения от 0.5 до 10 °С / мин выявили максимальные различия лишь в 0.2 °С. Столь незначительные градиенты температуры в объеме камеры позволяют использовать ее для размещения термобатареи из 30 рабочих и 30 «нулевых» (сравнительных) спаев для одновременного измерения характеристик 15–30 насекомых (в зависимости от их размеров и заданных скоростей охлаждения) с регистрацией замедления особей с интервалом 0.5 с.

Многие авторы указывают на важность выбора скоростей охлаждения беспозвоночных животных при определении их температур максимального переохлаждения. Ограничения диапазона скоростей охлаждения связаны с несколькими факторами. Поскольку вероятность спонтанного возникновения ядер кристаллизации в переохлажденной жидкости пропорциональна снижению температуры и увеличению времени экспозиции, постольку при слишком малых скоростях состояние переохлажденной жидкости будет приближаться к таковому при постоянной температуре. При высоких же скоростях внутри охлаждаемого объекта возникнут значительные градиенты, снижающие точность измерений и приводящие к началу замедления в наиболее охлаждаемых частях (Salt, 1966a). В соответствии с вышесказанным для личинок пилильщика *Cephus cinctus* (Hymenoptera: Cephidae) Р. Солт (Salt, 1966b) получил снижение температур максимального переохлаждения на 0.24 °С при каждом удвоении скорости охлаждения в диапазоне от 0.5 °С / ч до 11.5 °С / мин на сериях в 10–20 экз.

Позже Э.Э. Меривэ (1970) и А.Е. Кузик (1971) определили для объектов разной массы допустимые скорости охлаждения, при которых возникающие внутри них градиенты еще не велики и не приводят к искажению температур максимального переохлаждения. Рекомендуемые ими скорости охлаждения для объектов массой 400 мг составляют 0.2–0.5 °С / мин, 5–30 мг — 1 °С / мин, до 5 мг — 3–4 °С / мин. Отмеченное Р. Солтом снижение температур максимального переохлаждения при увеличении скорости охлаждения этими авторами не наблюдалось. Указанные ограничения скоростей охлаждения справедливы лишь для избегающих замедления беспозвоночных, в то время как для способных переносить образование льда в тканях животных скорости охлаждения не должны превышать 0.2 °С / мин (Miller, 1978).

Ограничение скорости охлаждения определяется не столько массой объекта, сколько соотношением его поверхности и объема, сказывающимся на равномерности охлаждения. Муравьи по конфигурации (обособленность брюшка, груди и головы) значительно отличаются от изучавшихся ранее насекомых. Поэтому мы проверили пригодность для них рекомендуемых скоростей охлаждения. Для работы были взяты значительно различающиеся по средней массе муравьи *F. exsecta* (6 мг) и *L. acervorum* (0.5 мг). Определение темпе-

Таблица 12. Средние температуры переохлаждения рабочих *F. exsecta* и *L. acervorum*, получаемые при разных скоростях охлаждения насекомых из одного гнездаTable 12. Average supercooling points of the *F. exsecta* and *L. acervorum* workers, obtained at different cooling rates for the insects from the same nest

Вид	Глубина расположения зимовочных камер, см	Скорость охлаждения, °С/мин	Температура переохлаждения, °С $m \pm se$	Кол-во тестируемых особей	Разница температур переохлаждения, °С	Достоверность различий, %
<i>F. exsecta</i>	5	7	-18.6±0.6	33	2.1	97.1
	5	0.7	-20.7±0.4	58		
	10	7	-20.5±0.5	60	0.4	44.5
	10	0.7	-20.9±0.4	63		
<i>L. acervorum</i>	10	7	-38.1±0.4	37	1.2	89
	10	0.7	-39.3±0.6	32		
	7	7	-38.7±0.4	38	1.9	99
	7	0.7	-36.8±0.6	32		

ратур максимального переохлаждения проведено в середине зимы, когда вариации холодоустойчивости минимальны (см. ниже). Сравнение проводилось для серий рабочих *L. acervorum* из одного гнезда, а для *F. exsecta* — не только из одного гнезда, но и из расположенных на одной глубине в почве зимовочных камер для исключения влияния температурных условий зимовки на получаемые результаты. Муравьи охлаждались со скоростью 7–8 и 0.6–0.7 °С / мин. В соответствии с работой Р. Солта можно было ожидать более низких средних значений температур максимального переохлаждения примерно на 1 °С у всех серий быстро охлаждаемых насекомых. В действительности же наблюдались отклонения разной степени достоверности (табл. 12) в сторону как снижения температур максимального переохлаждения (на 1.9 °С у *L. acervorum*), так и повышения (максимально на 2.1 °С у *F. exsecta*). Очевидно, что полученные различия — не результат изменения скоростей охлаждения, а определяются значительным разбросом холодоустойчивости отдельных особей (см. ниже), т.е. носят статистический характер. Выделить же влияние собственно изменений скорости охлаждения в исследуемом диапазоне не представляется возможным, ибо оно слишком мало.

Таким образом, для муравьев массой до 5–6 мг можно использовать скорость охлаждения в интервале 0.7–7 °С/мин. Реально же в работе использовались скорости 1–3 °С/мин.

### Определение смертности муравьев при низких отрицательных температурах

Хотя температура максимального переохлаждения наиболее часто используется в качестве критерия холодоустойчивости зимующих в незамерзшем

состоянии беспозвоночных, эта характеристика недостаточна в случаях, когда разница между температурами максимального переохлаждения и температурами зимовки невелика. Температура максимального переохлаждения отражает лишь способность переносить кратковременное воздействие низких температур, что справедливо для организмов, зимующих в быстро меняющихся условиях, например на воздухе. Для защищенных же слоев снега и почвы организмов исключены резкие изменения температур, однако минимумы могут держаться в почве длительное время (до нескольких суток). Поэтому для оценки реальной экологической ситуации необходимо соотнести температуры максимального переохлаждения и способность длительно переносить низкие температуры.

С этой целью для большинства видов муравьев мы определяли, кроме температуры максимального переохлаждения, также и смертность при температурах, близких к средним температурам максимального переохлаждения, и длительности воздействия 1 сут. Обе характеристики для насекомых из одного гнезда определялись одновременно.

Установка для определения выживаемости беспозвоночных включает комплект низкотемпературных термостатов (рис. 39), позволяющих неограниченное время содержать животных при различных температурах с шагом 3–5 °С.

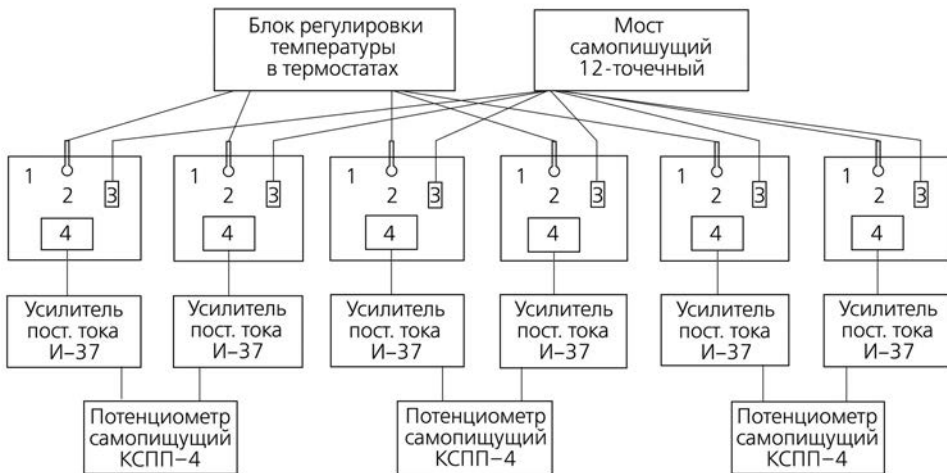


Рис. 39. Блок-схема установки для определения выживаемости беспозвоночных животных при различных температурах и экспозициях: 1 — низкотемпературный термостат на базе бытового холодильника; 2 — контактный термометр; 3 — контрольный термометр сопротивления (ТСМ); 4 — батарея термопар.

Fig. 39. Scheme for measuring the survival rate of invertebrates under different temperatures and exposures. Key: 1 — low-temperature thermostat on the basis of household refrigerator; 2 — contact thermometer; 3 — control resistance temperature detector (TCM); 4 — battery of thermocouples.

В качестве таких термостатов служили бытовые компрессионные холодильники с дополнительной термоизоляцией испарителя и замененной автоматикой. Эти несложные дополнения к конструкции позволяют поддерживать температуру в морозильной камере с точностью 2 °С. Однако благодаря сглаживающим колебания медным контейнерам, в которых находятся животные, температура в них меняется в пределах лишь 0.2 °С. Для выяснения зависимости числа замерзших насекомых от времени использовалась батарея последовательно соединенных термопар, помещенная в описанный выше контейнер. Кроме того, при тех же температурах экспонировались серии насекомых без регистрации замерзания отдельных особей; оценивался лишь интегральный результат, т.е. распределение числа пиков по меняющейся температуре. Все насекомые после экспонирования оживлялись в стандартных лабораторных условиях.

### **Методы анализа химического состава муравьев**

Как известно, повышенная холодоустойчивость многих видов беспозвоночных связана с несколькими физиолого-биохимическими факторами. В основном за нее ответственны сопряженные с состоянием диапаузы уменьшение содержания воды, накопление многоатомных спиртов (в частности глицерина и сорбитола), моносахаридов, аминокислот; некоторую роль играет и динамика жировых веществ. Процентное содержание воды получали стандартным способом — взвешиванием живых насекомых и после высушивания при температуре 100 °С. Количество суммарных полиолов определялось спектрофотометрически по цветной реакции формальдегида, образующегося при периодатном окислении полиолов с ацетилацетоном (Vaskovsky, Isay, 1969); глюкозы — также спектрофотометрически о-толуидиновой методикой (Рруссе, 1967). Гликоген экстрагировали 30%-ным раствором едкого кали, количественно определяли по глюкозе, образующейся после кислотного гидролиза 2 N серной кислотой (Мосин, Петрова, 1980). Извлечение суммарных липидов проводили смесью гексана с ацетоном (Hara, Radin, 1978), количественное определение — нефелометрически (Canal et al., 1972).

Качественный состав полиолов определяли микротонкослойной хроматографией со свидетелями. Разделение проводили на пластинах с силикагелем (Кейтс, 1975), пропитанных фосфорнокислым натрием в системе «изопропиловый спирт : ацетон : вода» в соотношении 6 : 3 : 1 (Lato et al., 1969), проявляли анилинфталатом (Хроматография..., 1965).

В стабилизации переохлажденного состояния могут также участвовать антифризные белки, однако их присутствие мы не определяли.

### **Зависимость температурных параметров холодоустойчивости муравьев от характера анализируемой выборки**

Известно, что температурные характеристики холодоустойчивости беспозвоночных животных нередко существенно зависят как от физиологического

состояния, так и от применяемых методических приемов, в частности от скорости охлаждения (Ушатинская, 1980; Salt, 1966b). Причины физиологической неоднородности популяции могут быть весьма различны. Холодоустойчивость многих видов беспозвоночных связана с наличием холодозащитных резервных веществ. На их накопление в различных количествах у отдельных особей, как показали Т. Хансен и М. Вийк (1981a,б) для *F. aquilonia*, влияет время ухода на зимовку. Холодоустойчивость ряда видов муравьев зависит от степени наполненности зоба (Маавара, 1971). Нетрудно предположить существование и многих других причин индивидуальных различий насекомых. Как выяснилось в процессе работы, неоднородность физиологического состояния у муравьев разных видов может проявляться в пределах одной семьи, в разных гнездах одного участка и, тем более, в гнездах, расположенных на разных по термическим условиям участках. Приведем некоторые из наиболее показательных результатов, которые необходимо учитывать при анализе холодоустойчивости.

### **Влияние наполненности зоба на холодоустойчивость муравьев летом**

У муравьев в активном состоянии наблюдаются значительные вариации неспецифической холодоустойчивости, связанные с разной степенью наполненности зоба. В.Ю. Мааварой (1971) для нескольких видов муравьев, в том числе для *F. aquilonia*, было получено четкое разделение особей с наполненным и ненаполненным зобом по температурам максимального переохлаждения, составляющим соответственно  $-8.6 \pm 0.4$  и  $-15.8 \pm 0.4$  °C (измерения проведены в начале октября). В отличие от В.Ю. Маавары, нам не удалось получить в выборках из природных условий разделения на группы, отличающиеся по температурам максимального переохлаждения в соответствии со степенью наполненности зоба, ни для одного из обитающих в верховьях Колымы видов муравьев, даже имеющих очень большие вариации температур максимального переохлаждения муравьев рода *Formica*.

У части насекомых при охлаждении наблюдаются два пика выделения тепла. Природа двухстадийного замерзания впервые описана на *Camponotus obscuripes* (Ohyama, Asahina, 1972). Она связана с морфологией зоба муравьев, предотвращающего проникновение ядер кристаллизации из замерзающей в первую очередь пищи далее по пищеварительному тракту. Идентификация пиков проведена этими авторами с использованием дифференциального термического анализа и микроскопического исследования срезов. Соответствующий замерзанию содержимого зоба пик характеризуется у муравьев малой глубиной переохлаждения и небольшим, в сравнении с замерзанием тканей тела, количеством выделяющегося тепла.

Для выяснения влияния пищи мы поставили ряд экспериментов с активными насекомыми. Выборки рабочих особей каждого вида были разделены на две части. Температурные характеристики холодоустойчивости первой измеряли сразу

после сбора насекомых, второй — после свободного кормления насекомых раствором сахарозы в течение 1–3 ч.

Лишь у одного из 4 исследованных видов муравьев — *F. exsecta* большое количество пищи в зобе иногда приводило к изменению параметров холодоустойчивости. Серия рабочих *F. exsecta* из естественных условий имела среднюю температуру максимального переохлаждения  $-12.9 \pm 0.8$  °C ( $n = 33$ ), большинство насекомых (31 особь) значительно переохлаждалось; при средней температуре максимального переохлаждения  $-13.7$  °C температура замерзания составляла  $-4.6$  °C, т.е. глубина переохлаждения —  $9.1$  °C (рис. 40). Небольшая часть муравьев замерзала при более высокой температуре ( $-2...-4$  °C) с глубиной переохлаждения всего лишь  $1-1.5$  °C. Соответствующий замерзанию содержимого зоба пик выделения тепла с незначительной глубиной переохлаждения наблюдался при температуре  $-10.8$  °C у трети особей.

Во второй серии муравьев (питавшихся), при практически не изменившейся температуре максимального переохлаждения ( $-13.1 \pm 0.5$  °C,  $n = 40$ ), количество замерзающих при высокой температуре с небольшой глубиной переохлаждения особей увеличилось до 30%, зато средняя температура максимального переохлаждения остальных 70% снизилась на 3 °C по сравнению с первой серией (достоверность различий 89%). Соответствующий замерзанию содержимого зоба пик наблюдался у 88% всех кормившихся особей, его температура максимального переохлаждения снизилась до  $-14.5$  °C. Таким образом, у большинства насекомых кристаллизация жидкости в зобе происходила уже после замерзания тканей, т.е. в обратной, относительно наблюдаемой у насекомых из первой серии, последовательности.

У имаго двух других представителей рода *Formica* — *F. candida* и *F. gagatoides* — из естественных условий в летнее время отмечены еще более низкие, чем у *F. exsecta*, температуры максимального переохлаждения ( $-16...-18$  °C) при способности переохлаждаться на  $10-11$  °C (см. рис. 40). У муравьев этих видов кормление не вызывало возрастания доли особей, замерзающих при высокой температуре, а вело лишь к снижению на  $2-3$  °C температуры максимального переохлаждения и глубины переохлаждения. Особенно хорошо прослеживается увеличение глубины переохлаждения у *F. gagatoides*, у которого в естественной выборке наблюдается разделение по этому признаку: у 40% особей — только  $7$  °C, в то время как у остальных —  $14$  °C. У кормившихся особей глубина переохлаждения составляла  $13.7$  °C. Пик, соответствующий замерзанию содержимого зоба, отмечен у 40% насекомых из естественных условий и у 90% кормившихся. У обоих видов он всегда предшествует замерзанию тканей тела насекомого, отличаясь у кормившихся особей несколько большей глубиной и незначительным снижением температуры.

Летняя холодоустойчивость *M. kamtschatica* отлична от описанной выше для муравьев рода *Formica*: средняя температура максимального переохлаждения рабочих (рис. 41) составляет всего  $-8$  °C, а глубина переохлаждения не превосходит  $4.5$  °C. Выделение тепла, соответствующее замерзанию содержимого



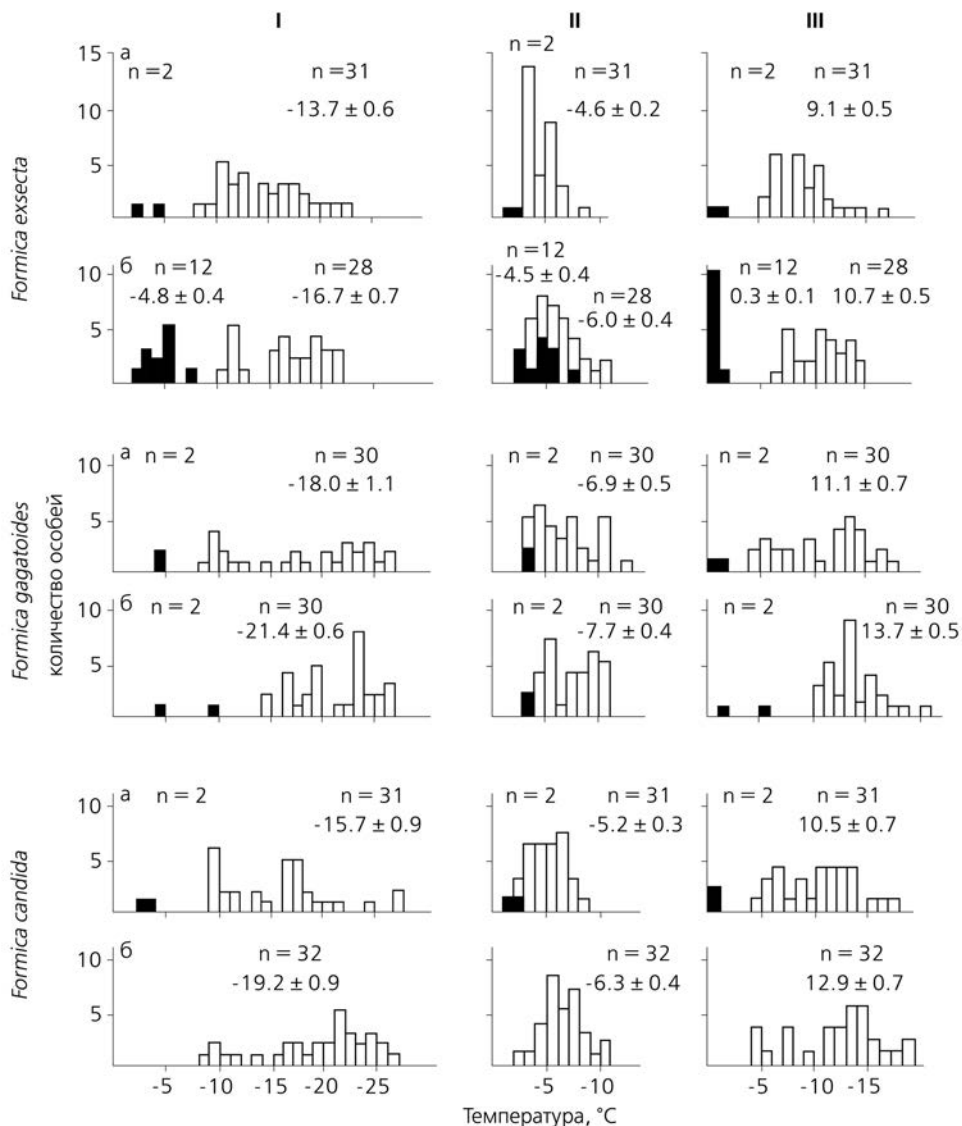


Рис. 40. Распределение температур максимального переохлаждения (I), температур заморозания (II) и глубины переохлаждения (III) у рабочих *F. exsecta*, *F. gagatoides*, *F. candida*, взятых из естественных условий (а) и кормившихся раствором сахарозы (б). Характеристики заморающихся с малым переохлаждением особей затушеваны. Цифрами даны объемы выборки в каждой группе и средние температуры максимального переохлаждения с величиной средней ошибки.

Fig. 40. Distribution of the supercooling points (I), freezing points (II) and the supercooling depth (III) for the workers of *F. exsecta*, *F. gagatoides* and *F. picea*, taken from natural conditions (a) and fed with sucrose solution (b). Characteristics of the specimens with small supercooling are shaded. Figures show the amount of sampling in each group and average supercooling points with mean error values.

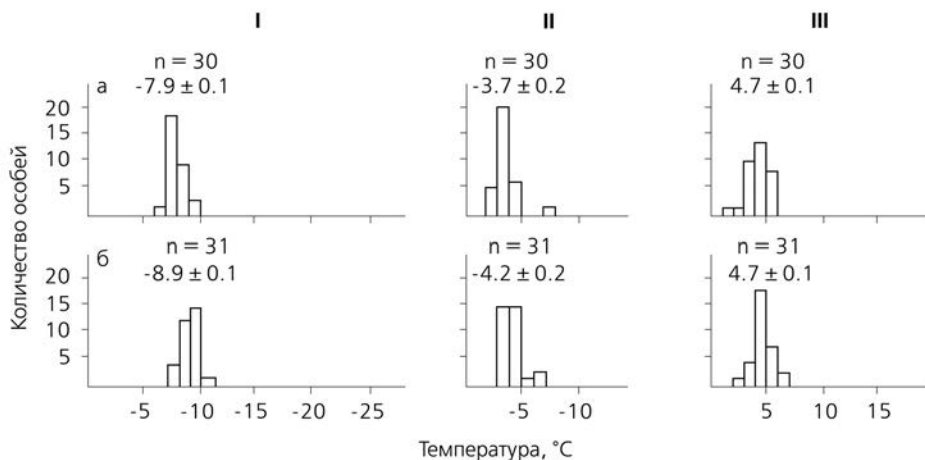


Рис. 41. Распределение температур максимального переохлаждения (I), температур замерзания (II) и глубины переохлаждения (III) у рабочих *M. kamtschatica*, взятых из естественных условий (а) и кормившихся раствором сахарозы (б). Остальные обозначения как на рис. 40.

Fig. 41. Distribution of the supercooling points (I), freezing points (II) and the supercooling (III) in *M. kamtschatica* workers taken from natural conditions (a) and fed with sucrose solution (б). Other symbols are the same as in Fig. 40.

зоба, наблюдается у 40% особей при средней температуре  $-9.4$  °C и, таким образом, нередко происходит после замерзания тканей. У накормленных раствором сахарозы муравьев температура максимального переохлаждения как тканей, так и содержимого зоба незначительно (в среднем на  $1$  °C) снижается; пик, соответствующий кристаллизации содержимого зоба, выражен у 80% особей.

Таким образом, у всех обследованных муравьев замерзание содержимого зоба происходит независимо от замерзания тканей и нередко позднее. У муравьев (в отличие от многих других насекомых) присутствие пищи в зобе не приводит к повышению температур максимального переохлаждения из-за распространения начинающейся в зобе кристаллизации на ткани насекомого. Лишь у рабочих *F. exsecta* пища в зобе повышает температуру максимального переохлаждения у части особей и уменьшает разницу между температурами максимального переохлаждения и замерзания. Кормление раствором сахарозы ведет к некоторому снижению температур максимального переохлаждения, как нетрудно предположить, благодаря увеличению концентрации сахаров в гемолимфе.

Выявленная зависимость средних температур максимального переохлаждения от соотношения в выборке особей с заполненным и пустым зобиком позволяет отчасти объяснить значительные вариации летней холодоустойчивости муравьев, в особенности у представителей рода *Formica*.

### Различия холодоустойчивости муравьев из разных частей гнезда

Как было показано, в зависимости от вида муравьев и местоположения гнезда слой, в котором зимуют муравьи, может располагаться на разной глубине — от 5 см до 1.5 м. Толщина этого слоя в крупных гнездах составляет 15–20 см, и минимальные температуры в его пределах могут различаться на 1–3 °С, что может быть источником вариаций холодоустойчивости зимующих муравьев.

Мы обследовали гнезда *F. exsecta* и *C. herculeanus*. Однозначных тенденций изменения способности к переохлаждению с увеличением глубины расположения зимовочных камер (т.е. с повышением минимальных температур почвы) выявить не удалось. Так, в гнезде *F. exsecta*, где минимальные температуры в камерах различались на 1.1 °С (табл. 13), самая низкая средняя температура максимального переохлаждения оказалась в наиболее глубокой камере. В то же время в расположенной в средней части гнезда камере 3 отмечена наиболее высокая температура максимального переохлаждения. В находившихся же выше и ниже камерах 1 и 5 температуры максимального переохлаждения одинаковы и ниже, чем в среднем для всего гнезда.

Еще более разнородная картина выявлена в гнезде *C. herculeanus*, имевшем 10 зимовочных камер, расположенных в основании пня лиственницы на глубине 5–10 см. Температурные условия зимовки во всех камерах различались незначительно, минимальные зарегистрированные температуры составили –16...–18 °С. Определение холодоустойчивости проведено у насекомых из 4 камер с наибольшим числом особей. Как правило, зимой при охлаждении имаго *C. herculeanus* замерзание происходит в два этапа: сначала при температуре –10...–12 °С с переохлаждением 1.5–2 °С замерзает содержимое зоба, а затем при более низкой температуре и с большей глубиной переохлаждения — ткани тела. В обследованном нами гнезде из 185 особей в два этапа замерзли

Таблица 13. Средние температуры переохлаждения рабочих особей из одного гнезда *F. exsecta*, зимующих в расположенных на разной глубине камерах

Table 13. Average supercooling points of *F. exsecta* ants, wintering in located at different depth chambers of one nest

№ камеры	Глубина расположения камеры, см	Температура переохлаждения, °С $m \pm se$	Кол-во протестированных особей	Минимальная за зиму температура в камере, °С
1	0	–20.9±0.4	59	–9.9
2	5	–20.7±0.4	58	–9.0
3	5	–18.6±0.4	33	–9.0
4	10	–20.5±0.5	60	–8.9
5	10	–20.9±0.4	63	–8.9
6	13	–21.4±0.4	62	–8.8
1–6	0–13	–20.7±0.2	335	

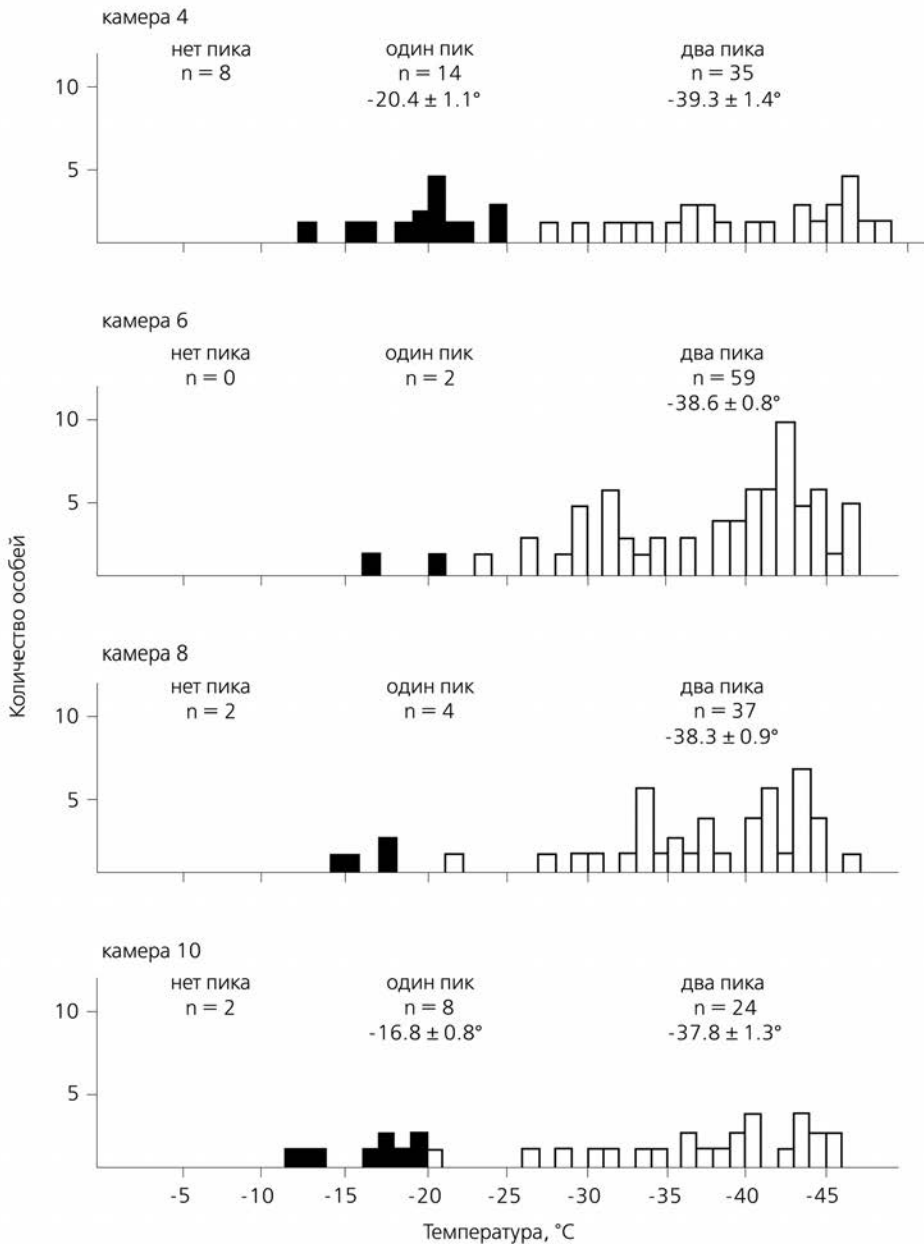


Рис. 42. Распределение температур максимального переохлаждения рабочих *C. herculeanus* из 4 камер одного гнезда (февраль 1981 г.). Температуры максимального переохлаждения замерзающих в один этап насекомых затушеваны, остальные обозначения как на рис. 40.

Fig. 42. Distribution of the supercooling points of *C. herculeanus* workers from 4 chambers of the same nest (February, 1981). Supercooling points of the insects with one-stage freezing are in black, other symbols are the same as in Fig. 40.

132 муравья (71.4%) с температурой максимального переохлаждения  $-33.9 \pm 0.4$  °C; 13 особей (7%) замерзли также в два этапа, но с глубиной пика менее 2 °C и температурой максимального переохлаждения  $-27.5$  °C; у 28 особей (15%) замерзание тканей произошло одновременно с замерзанием содержимого зоба (средняя температура максимального переохлаждения  $-18.6$  °C); 12 особей (6.5%), по-видимому, погибли — температурный скачок у них отсутствовал. Распределение по зимовочным камерам выделившихся таким образом групп муравьев оказалось крайне неравномерным (рис. 42) — в наилучшем состоянии оказались насекомые в камерах № 6 и 8, в то время как в камере № 4 сосредоточено наибольшее количество погибших и замерзающих в один этап особей. Отметим, что при столь разном составе муравьев в зимовочных камерах средняя температура максимального переохлаждения замерзающих нормально в два этапа насекомых различается незначительно ( $-37.8 \dots -39.3$  °C). Эти результаты имеют важное следствие: выборка в 30–50 особей дает верное представление о холодоустойчивости жизнеспособной части гнезда, но не о проценте гибнущих за зиму особей в целом для гнезда.

### Различия холодоустойчивости муравьев из разных гнезд в пределах одного участка

Наибольшие вариации холодоустойчивости зимой в пределах относительно однородного по температурным условиям участка были отмечены для *L. muscorum*, зимующего в почве на глубине 7–10 см под слоем снега около 30 см при минимальных температурах до  $-25$  °C. Средние температуры максимального переохлаждения у муравьев этого вида в шести обследованных гнездах составили  $-36.7 \pm 1.0$  (n = 27),  $-37.9 \pm 1.6$  (n = 20),  $-39.3 \pm 0.6$  (n = 29),  $-41.2 \pm 0.7$  (n = 23),  $-41.4 \pm 0.7$  (n = 24) и  $-42.1 \pm 0.9$  °C (n = 24) (Берман и др., 1982).

В расположенном на высоте около 850 м н.у.м. в котловине оз. Джека Лондона кустарничково-сфагновом листовничнике выяснялись условия зимовки и холодоустойчивость *F. exsecta*. В трех гнездах этого вида при минимальных температурах в зимовочных камерах  $-8 \dots -10$  °C средние температуры максимального переохлаждения составили  $-19.4 \pm 0.4$  (n = 179),  $-19.4 \pm 0.4$  (n = 141) и  $-20.7 \pm 0.2$  °C (n = 335). Как видно, эти различия меньше, чем в разных камерах одного гнезда (см. табл. 13).

Очевидно, наибольшие вариации средних температур максимального переохлаждения характерны для гнезд с малым числом особей, зимующих близко к поверхности почвы, тогда как в крупных гнездах с размещенными в относительно большом слое почвы зимовочными камерами различия холодоустойчивости меньше.

Сходство значений холодоустойчивости муравьев из гнезд с одного участка наблюдается лишь зимой. В переходные же периоды (весной и осенью) различия холодоустойчивости насекомых даже из рядом находящихся гнезд очень велики. Так, 6–9 сентября при среднесуточной температуре воздуха  $2-5$  °C в 4 гнездах *L. acervorum* из кустарничково-сфагнового листовничника средние тем-

пературы максимального переохлаждения составили  $-15.3 \pm 1.0$  ( $n = 25$ ),  $-17.9 \pm 0.8$  ( $n = 37$ ),  $-24.1 \pm 0.8$  ( $n = 26$ ) и  $-26.8 \pm 0.8$  °C ( $n = 29$ ).

### **Зависимость холодоустойчивости зимующих муравьев от микроклиматических условий зимовки**

В верховьях Колымы минимальные температуры в почве на глубине 10 см составляют от  $-9 \dots -10$  °C на сырых многоснежных участках до  $-33 \dots -36$  °C на щебнистых бесснежных. В конце февраля 1981 г. были измерены температуры максимального переохлаждения рабочих и личинок *L. acervorum* из гнезд, расположенных на различающихся по минимальным температурам почвы участках. Одна серия гнезд была взята в кустарничково-сфагновом лиственничнике на высоте 850 м н.у.м. в котловине оз. Джека Лондона, вторая — в кустарничково-сфагновом лиственничнике на шлейфе восточного склона в долине р. Олень на высоте 500 м. Минимальные температуры в почве на глубине 5–7 см, где зимуют муравьи этого вида, достигали на первом участке  $-12 \dots -14$  °C, а на втором, в силу меньшей высоты над уровнем моря и поэтому более низких температур воздуха и меньшей глубины снега, опускались до  $-20 \dots -25$  °C.

Средняя температура максимального переохлаждения 192 рабочих особей из 6 гнезд с первого участка составила  $-39.2 \pm 0.2$  °C, у 190 рабочих из 6 гнезд со второго участка она опустилась до  $-41.2 \pm 0.2$  °C; достоверность различий значений холодоустойчивости превосходит 99.99%. В пределах каждого участка средние температуры максимального переохлаждения имаго из отдельных гнезд различаются максимально на 2.2–2.7 °C (рис. 43). В то же время их значения не перекрываются: самая низкая из средних температур переохлаждения насекомых с первого участка  $-40.5$  °C максимальна для насекомых со второго. В отличие от имаго температурные характеристики холодоустойчивости личинок варьируют сильнее и на втором участке близки к характеристикам имаго (температура максимального переохлаждения  $-41.3 \pm 0.4$  °C,  $n = 198$ ), а на первом участке значительно выше:  $-35.1 \pm 0.4$  °C ( $n = 357$ ).

Таким образом, наблюдаемая летом значительная изменчивость температур максимального переохлаждения связана с различием состояний отдельных особей. Кормление раствором сахарозы приводит к повышению холодоустойчивости у большинства видов. В зимнее время различие средних температур максимального переохлаждения муравьев из разных камер крупных гнезд достигает 3 °C, но не коррелирует с температурными условиями в них. Холодоустойчивость муравьев из отдельных гнезд одного вида в пределах однородного по температурным условиям зимовки участка различается максимально на 5 °C (*L. muscorum*) и сильнее варьирует у видов с малым числом особей в гнезде и расположенными близко к поверхности почвы зимовочными камерами. Также велики различия холодоустойчивости муравьев одного вида, обитающих на разных по температурным условиям зимовки участках в пределах одного региона. Поэтому при исследовании холодоустойчивости

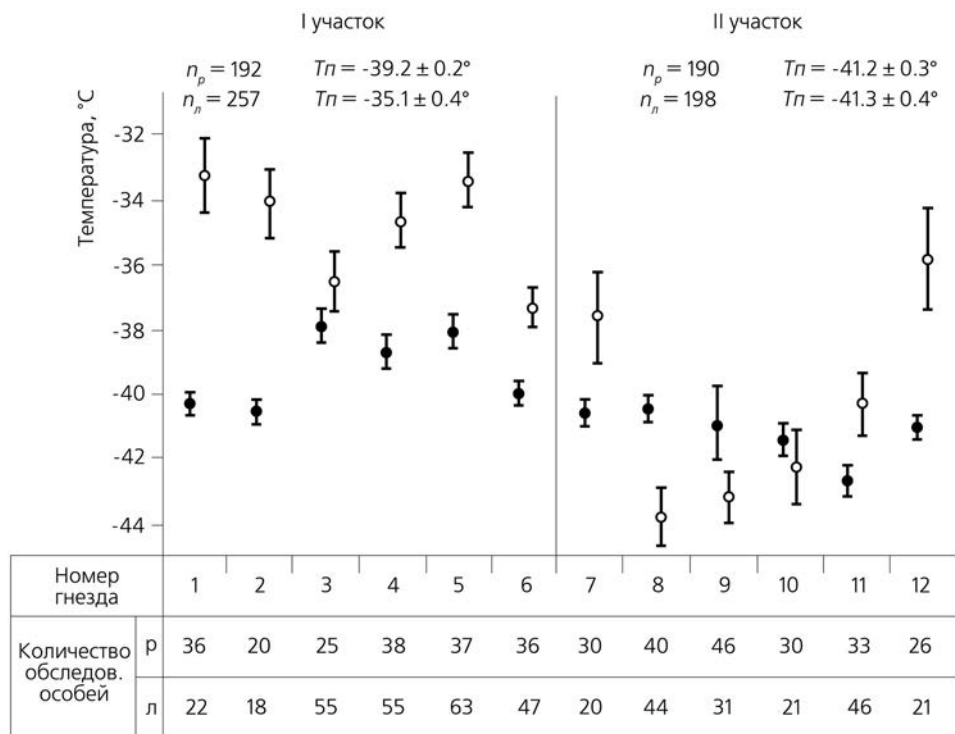


Рис. 43. Средние температуры максимального переохлаждения ( $T_{п}$ ) рабочих и личинок *L. acervorum* из гнезд, различающихся по зимним температурам (объяснения в тексте). Темные кружки на поле рисунка и индекс «р» в таблице — рабочие, светлые кружки и индекс «л» — личинки. Здесь и далее вертикальными штрихами обозначена стандартная ошибка.

Fig. 43. Average supercooling points (SCP,  $T_{п}$ ) of *L. acervorum* workers and larvae from nests differentiated in winter temperatures (explanations in the text). The dark circles and subscript «р» belong to workers, the light circles and subscript «л», to larvae. Vertical lines indicate the average error value.

популяций беспозвоночных из удаленных географических пунктов необходимо предварительно выяснить вариации их холодоустойчивости в контрастных местообитаниях каждого региона.

### Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев на Верхней Колыме и определяющие ее физиолого-биохимические факторы

Как мы уже упоминали, холодоустойчивость муравьев претерпевает значительные сезонные изменения. По летним и зимним температурам максимального переохлаждения, линейному или ступенчатому характеру кривой и амплитуде

их сезонных изменений, а также способу обеспечения зимней холодоустойчивости все исследованные нами виды муравьев разделяются на две группы: в одну входят *L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus* и оба вида *Myrmica*, во вторую — все представители рода *Formica*.

### Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев из родов *Myrmica*, *Camponotus*, *Leptothorax*

**Лето.** В конце мая — начале июня, вскоре после выхода из зимовки, состояние перезимовавших насекомых, очевидно, максимально «синхронизировано» — все они переходят к активной жизнедеятельности. В это время и до середины июля наблюдаются наиболее высокие средние температуры максимального переохлаждения: около  $-5^{\circ}\text{C}$  у рабочих *L. acervorum* и *M. kamtschatica* и  $-7\dots-8^{\circ}\text{C}$  у *C. herculeanus* и *M. bicolor*; температуры замерзания у всех видов лежат в интервале  $-3\dots-5^{\circ}\text{C}$ . В пределах гнезда летняя холодоустойчивость рабочих *L. acervorum* и обоих видов *Myrmica* варьирует слабо, у *C. herculeanus* — несколько сильнее. Однако в разных гнездах средние температуры максимального переохлаждения даже в первую половину лета меняются значительно — от  $-5.0$  до  $-13.0^{\circ}\text{C}$ , причем указанный диапазон одинаков для всей группы видов (рис. 44–47).

В первую половину лета расплод этой группы видов представлен исключительно перезимовавшими личинками одного (третьего) возраста, но отчетливо различного размера. Их средние температуры максимального переохлаждения в основном лежат в интервале  $-8.5\dots-12^{\circ}\text{C}$ , отклоняясь иногда значительно; например, в гнезде *L. acervorum*, обследованном в конце июля, она составила лишь  $-5.5^{\circ}\text{C}$ , а у *M. kamtschatica* в середине июля  $-19^{\circ}\text{C}$ . Разброс средних температур максимального переохлаждения летом отражает значительную неоднородность физиологического состояния насекомых, в том числе и личинок, что, вероятно, связано со сложной организацией муравьиной семьи. Так, наблюдения с использованием витальных красителей свидетельствуют, что практически в любое время в гнезде могут находиться непитающиеся личинки и, напротив, в разное время та или иная часть личинок особенно активно подкармливается и прогревается рабочими. Некоторую роль в формировании физиологического состояния муравьев играют и погодные условия.

Находящиеся в активном состоянии и обладающие незначительной холодоустойчивостью насекомые летом имеют максимальную долю воды — около 70% у *C. herculeanus* и 58–60% у *L. acervorum* и *M. kamtschatica*. Содержание полиолов, связанное у многих видов беспозвоночных с их устойчивостью к холодному воздействию и подверженное сопряженной с ней сезонной кинетике как у имаго, так и у личинок третьего возраста, в это время не превосходит 0.3–0.5%. Количество гликогена, играющего, наряду с липидами, роль резервного вещества, в значительной мере определяемое как внешними факторами, так и возрастом и другими индивидуальными особенностями (Хансен, Вийк, 1981б), варьирует в разных выборках в пределах 1–3%.



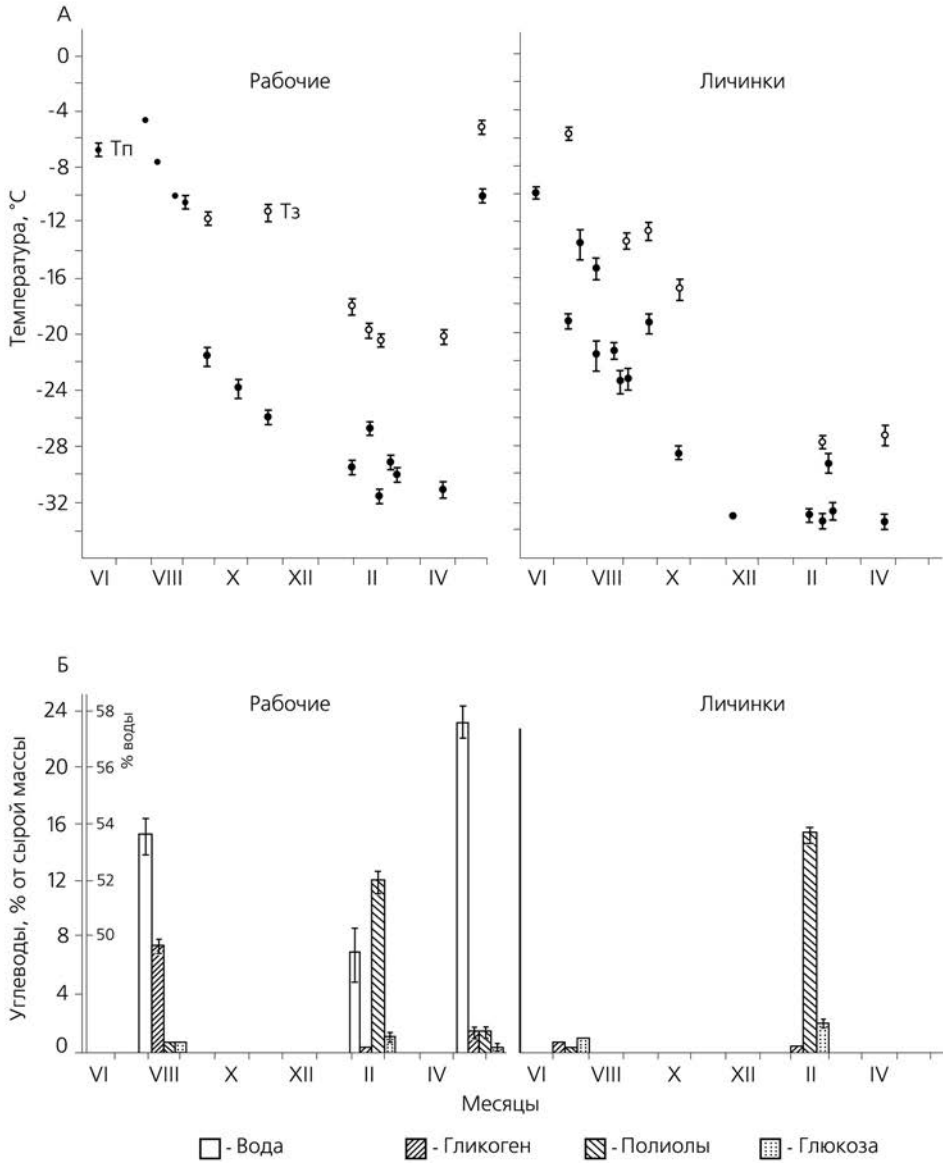


Рис. 44. Сезонные изменения холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих и личинок *M. kamtschatica*. Здесь и далее: темные кружки и индекс Тп — температура максимального переохлаждения, светлые кружки и Тз — температура замерзания.

Fig. 44. Seasonal change of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (B) in workers and larvae of *M. kamtschatica*. Dark circles and Тп index — supercooling points, light circles and Тз — freezing points.

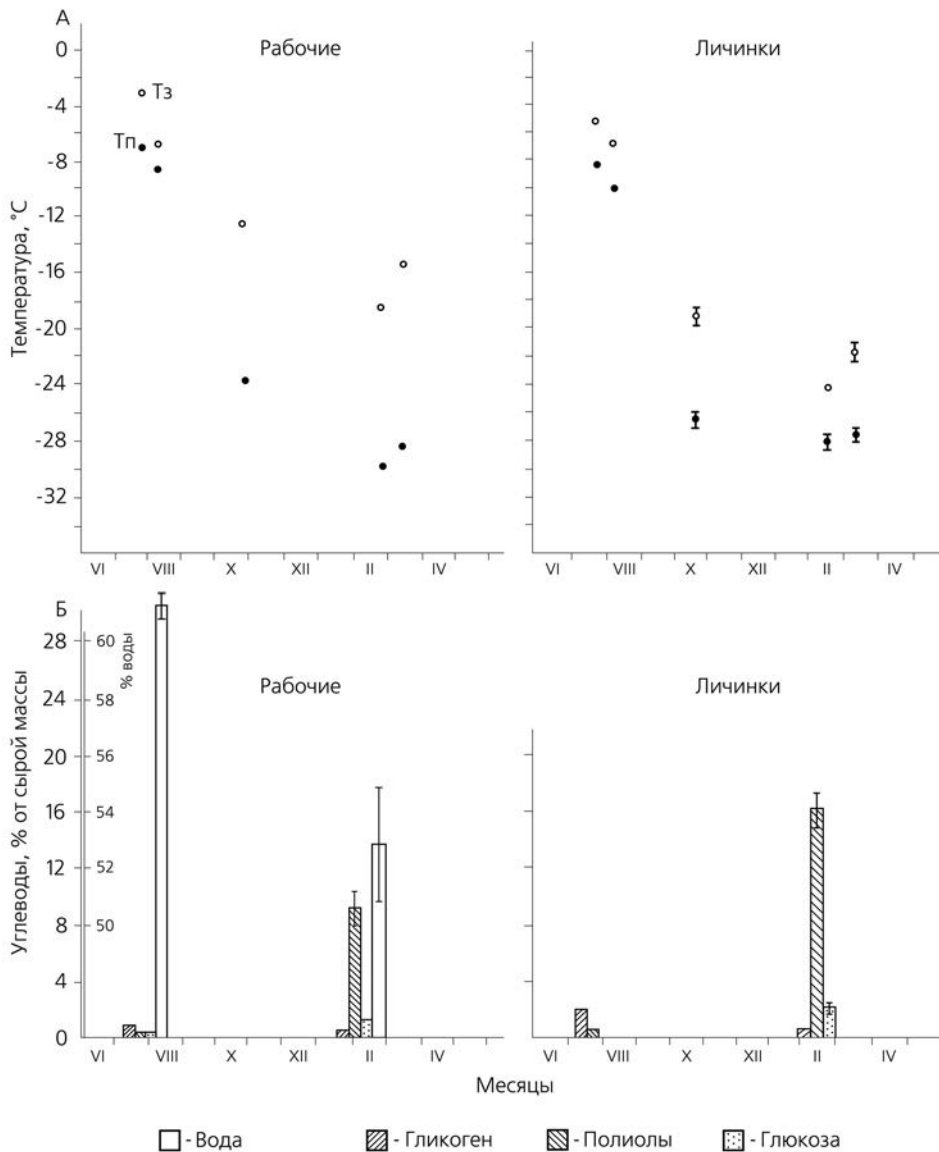


Рис. 45. Сезонные изменения холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих и личинок *M. bicolor*. Остальные обозначения как на рис. 44.

Fig. 45. Seasonal change of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (B) in workers and larvae of *M. bicolor*. Other symbols are the same as in Fig. 44.

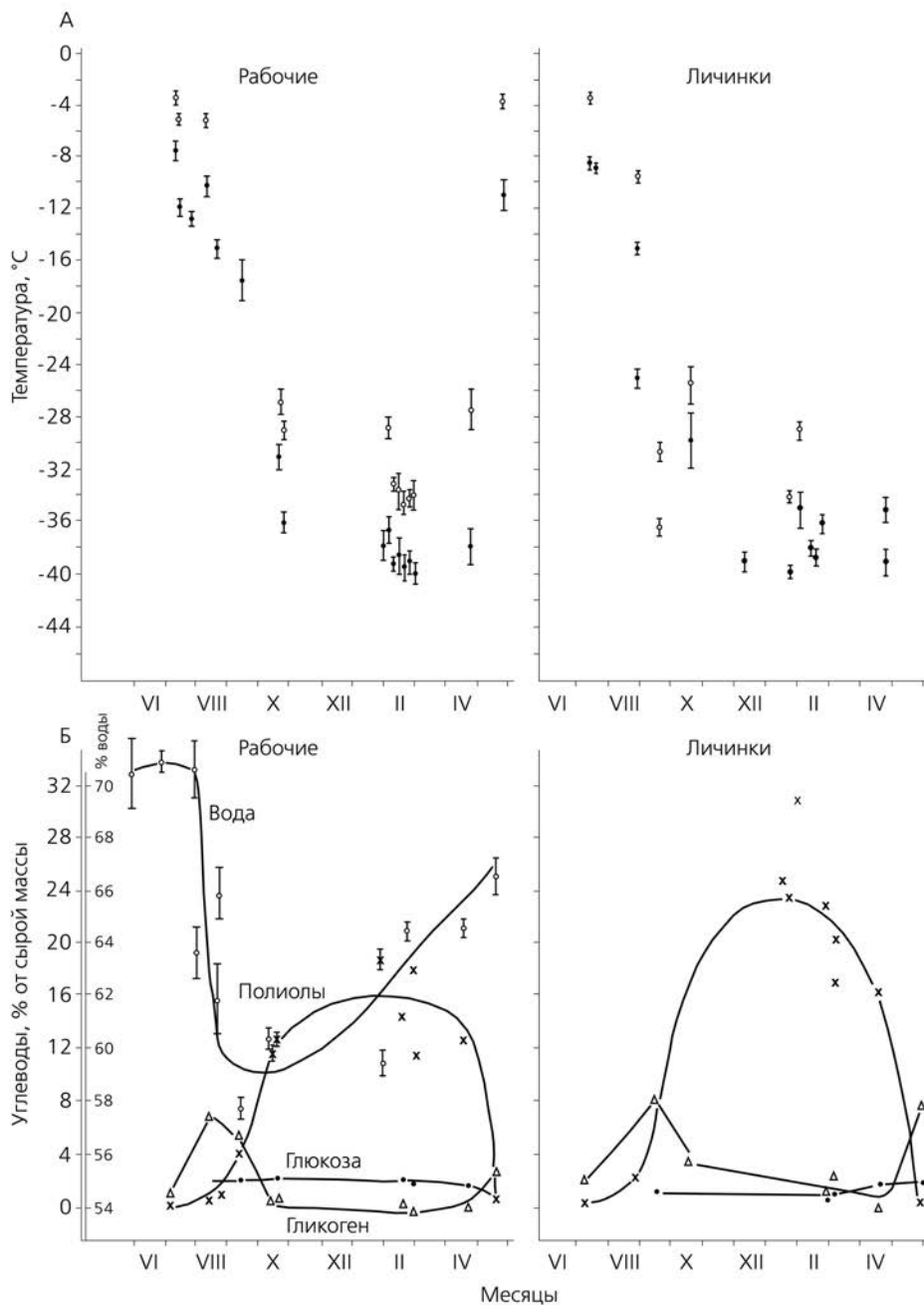


Рис. 46. Сезонные изменения холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих и личинок *C. herculeanus*. Остальные обозначения как на рис. 44.

Fig. 46. Seasonal change of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (Б) in workers and larvae of *C. herculeanus*. Other symbols are the same as in Fig. 44.

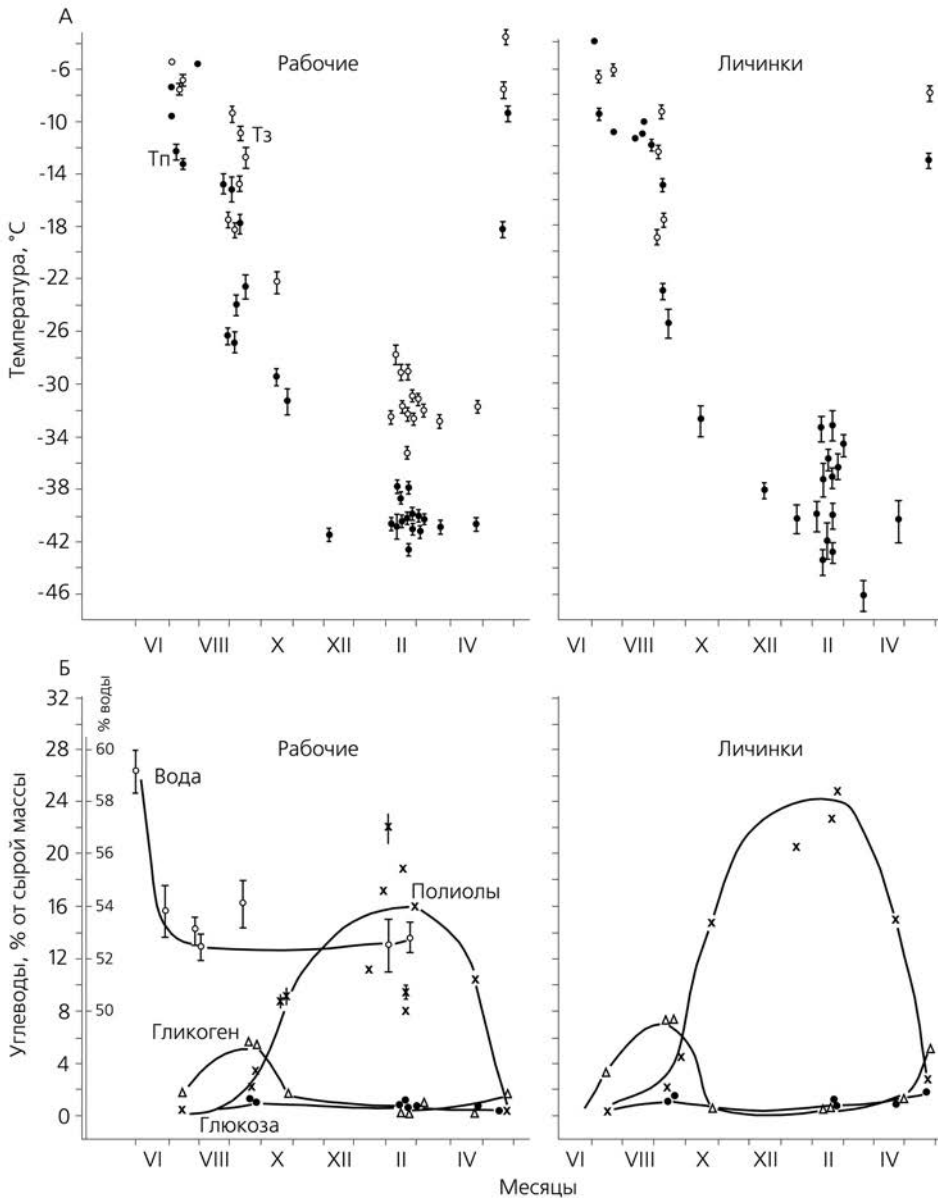


Рис. 47. Сезонные изменения холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих и личинок *L. acervorum*. Остальные обозначения как на рис. 44.

Fig. 47. Seasonal change of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (Б) in workers and larvae of *L. acervorum*. Other symbols are the same as in Fig. 44.

**Осень.** Изменчивость температурных характеристик холодоустойчивости летом не позволяет с уверенностью определить время начала подготовки к зимовке. Однако легко идентифицируемые по внешнему виду находящиеся в диапаузе личинки *L. acervorum* и *M. kamtschatica* обнаруживаются в массе уже в начале августа. Появление таких личинок служит индикатором присутствия в гнезде рабочих, также находящихся в диапаузе (Кипятков, 1981). С этого же времени у всех видов наблюдается тенденция к снижению температур максимального переохлаждения и замерзания, связанному с изменениями в химизме насекомых и накоплением резервных веществ в различной форме (жиры, гликоген, углеводы).

Наиболее значительные и быстротечные изменения холодоустойчивости у этой группы видов происходят в первую половину сентября, когда среднесуточная температура воздуха понижается до 5–7 °С. В это время у муравьев *L. acervorum* средние температуры максимального переохлаждения рабочих сдвигаются в интервал –15...–27 °С, личинок –12...–26 °С. К сожалению, в это время обследовано лишь по одному гнезду *C. herculeanus* и *M. kamtschatica*, что не позволяет судить о диапазоне изменений, свойственных видам. Наши результаты свидетельствуют лишь об увеличении холодоустойчивости — температура максимального переохлаждения рабочих *C. herculeanus* составляет –17.6 °С, личинок –15...–30 °С, а *M. kamtschatica* — соответственно –21.6 и –19.5...–22.4 °С.

Изменение холодоустойчивости — в некотором роде интегральный результат сложного комплекса физиолого-биохимических изменений, отраженных в динамике содержания воды, резервных и холодозащитных веществ. В осенний период увеличение холодоустойчивости этой группы видов сопряжено с уменьшением содержания воды (максимально на 13% у имаго *C. herculeanus* и на 7–8% у *L. acervorum* и муравьев рода *Myrmica*), накоплением значительных количеств гликогена, несколько большим у личинок (7–8% против 6% у имаго), и началом образования полиолов — до 3–4% у имаго *L. acervorum* и *C. herculeanus* и личинок *L. acervorum* и 10% у личинок *C. herculeanus*. Содержание глюкозы в это время у рабочих и личинок всех названных видов составляет около 1–2%.

Наблюдаемые ранней осенью изменения холодоустойчивости муравьев *L. acervorum*, *C. herculeanus* и *M. kamtschatica*, видимо, связаны с прохождением ими глубокой диапаузы. Как известно, для многих зимующих насекомых состояние диапаузы индуцируется в осенний период внутренними и внешними факторами и к моменту падения температуры окружающей среды до 0 °С сменяется олигопаузой — менее глубоким состоянием покоя, но сопряженным с образованием специфических холодозащитных веществ (Ушатинская, 1973, 1980). В соответствии с такой сменой состояний в два этапа меняется и холодоустойчивость.

В гнездах различных видов муравьев в зависимости от глубины расположения зимовочных камер переход температуры через 0 °С происходит с I по III декаду октября, в наиболее же глубоких гнездах *F. exsecta* может затягиваться

до конца ноября. К этому времени средняя температура максимального переохлаждения рабочих *L. acervorum* достигает  $-29.5...-31.5$  °С при температуре замерзания  $-22$  °С; изменение обеих характеристик составляет  $15-18$  °С по сравнению с летними значениями. Температура максимального переохлаждения личинок понижается до  $-33$  °С (изменение более чем на  $20$  °С). Холодоустойчивость рабочих *C. herculeanus* во второй половине октября даже несколько большая, чем у *L. acervorum*: температура максимального переохлаждения  $-31...-36$  °С, замерзания — около  $-28$  °С, разница с летними значениями  $21-23$  °С. Температура максимального переохлаждения личинок — лишь  $-30$  °С. Понижение температур максимального переохлаждения у *M. kamtschatica* (на  $14-19$  °С) близко к двум предыдущим видам. Однако сами температуры максимального переохлаждения достигают лишь  $-24$  °С, температура же замерзания и вовсе остается на уровне сентябрьских значений, что на  $8$  °С ниже, чем в начале лета. Температура максимального переохлаждения рабочих *M. bicolor* также около  $-24$  °С, личинок обоих видов  $-27...-28$  °С. Таким образом, кинетика температур максимального переохлаждения *L. acervorum* и *C. herculeanus* на этом этапе целиком определяется изменениями температуры замерзания (возможно, за счет увеличения осмоса гемолимфы вследствие дегидратации и накопления углеводов, аминокислот и пр.) без значительного увеличения глубины переохлаждения. Напротив, у *Myrmica* наряду с температурой замерзания существенно меняется и глубина переохлаждения: первая — на  $6.5$  °С, вторая — на  $10$  °С.

Однако, судя по кинетике воды, гликогена и полиолов, основные изменения характеристик холодоустойчивости закончились несколько раньше — к концу сентября. В конце октября уже идет накопление полиолов, израсходована значительная часть гликогена. У имаго *C. herculeanus* отмечено и некоторое повышение содержания воды, причиной которого может быть накопление метаболической воды в процессе образования глицерина из гликогена. Аналогичное увеличение содержания воды характерно для насекомых при переходе из состояния глубокой диапаузы в олигопаузу (Ушатинская, 1973).

Увеличение холодоустойчивости продолжается еще  $1-1.5$  мес — до начала декабря при температурах в гнездах  $-10...-20$  °С и обеспечивается, по-видимому, синтезом холодозащитных веществ. Глицерин, как показано для *Pytho americanus*, синтезируется при весьма низких температурах, вплоть до  $-17$  °С (Ring, Tesar, 1980). С декабря и до конца апреля температуры максимального переохлаждения остаются стабильно низкими.

**Зима.** Наиболее низкие значения средних температур максимального переохлаждения среди всех обитающих на Верхней Колыме видов отмечены у *L. acervorum*. У насекомых из отдельных гнезд они лежат в пределах  $-38.0...-42.8$  °С у рабочих и  $-33.5...-46.4$  °С у личинок, при средней для рабочих из всех обследованных в зимний период гнезд  $-40.0$  и  $-40.2$  °С у личинок. Подобная холодоустойчивость муравьев обнаружена также у *L. muscorum* (средняя температура максимального переохлаждения  $-40.4\pm 0.2$  °С для рабочих из 8 гнезд). Как мы

отмечали, средние температуры максимального переохлаждения *L. acervorum* варьируют в гнездах с однородных по температурным условиям участков в пределах 2.5–3 °C (для рабочих) и в среднем ниже на 2 °C на более холодном участке. Холодоустойчивость личинок при близких значениях средних температур максимального переохлаждения отличается значительно большими коэффициентами вариации в пределах каждого гнезда (8–16% для рабочих и 30–35% для личинок).

Низкие температуры максимального переохлаждения характерны также для *C. herculeanus*, однако диапазон их изменения несколько уже: от –37 до –40 °C у рабочих и –35...–40 °C у личинок. Холодоустойчивость самцов (–32.6 °C, n = 10), зимовавших в одном из гнезд, в конце апреля оказалась неотличима от характеристик рабочих (–32.8 °C, n = 30). Как и у *L. acervorum*, глубина переохлаждения рабочих *C. herculeanus* в течение всего года невелика и незначительно колеблется около 8 °C.

Представители рода *Myrmica* наименее устойчивы к холоду в рассматриваемой группе видов. Температуры максимального переохлаждения обоих видов рода близки и у рабочих лежат в интервале –26.8...–31.6 °C, у личинок же несколько ниже: –27.6...–33.2 °C; температура замерзания составляет –16...–20 °C.

Таким образом, по сравнению с поздней осенью (октябрь), к середине зимы у всех рассматриваемых видов наблюдается понижение температуры замерзания на 8–10 °C и практически не увеличивается разница между температурами максимального переохлаждения и замерзания. Изменение же температур максимального переохлаждения по отношению к летним значениям достигает 23–27 °C у *Myrmica* и 32–35 °C у *C. herculeanus* и *L. acervorum*.

Период наибольшей устойчивости к холоду связан у этой группы видов с накоплением значительных количеств полиолов — до 16% от сырой массы в среднем у имаго *C. herculeanus*, *L. acervorum* и *L. muscorum* и 22–24% у их личинок. Как показал анализ методом микротонкослойной хроматографии, а затем и газохроматографический анализ, любезно выполненный В.И. Светашевым (ИБМ ДВО РАН), полиолы у первых двух видов муравьев представлены лишь глицерином. У представителей рода *Myrmica* полиолы накапливаются в несколько меньших количествах — 8–12% у имаго и до 16% у личинок. Газохроматографический анализ выявил, что около половины составляет глицерин, остальное — сорбит и маннит.

Очень значительные вариации содержания полиолов вызваны в основном различным состоянием семей муравьев. Например, содержание глицерина у рабочих *C. herculeanus* в двух выборках из одного гнезда составило 16.2 и 18.9%, а у рабочих *L. acervorum* — 10.5 и 11.8%. Результаты же анализа насекомых из разных гнезд отличаются очень сильно при много меньших вариациях температурных характеристик холодоустойчивости: диапазон варьирования содержания полиолов у имаго *C. herculeanus* от 12 до 19%, *L. acervorum* — 8–22%. Поскольку при различном содержании полиолов зимой резерва гликогена все же не остается, он, видимо, весь расходуется на образование полиолов. Запасы же резервных веществ осенью зависят от сочетания многих факторов, например питания и температурного режима предшествующего лета.

Столь значительное накопление специфических холодозащитных веществ, снижающих точку замерзания, наблюдается на фоне по-прежнему низкого содержания воды, полного расходования гликогена и столь же низкого, как осенью, уровня глюкозы.

Если переходный период от лета к зиме длится 3–4 мес и наращивание холодоустойчивости происходит все это время, то выход из зимовки занимает значительно меньше времени. Так, в конце апреля при температуре в гнездах большинства видов муравьев около  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  отмечены столь же низкие температуры максимального переохлаждения, как в феврале, а через месяц они достигали самых высоких ее летних значений.

Выход из зимовки сопровождается существенными физиолого-биохимическими перестройками, связанными с разрушением полиолов, увеличением содержания воды, некоторым возрастанием содержания гликогена. Индуцируемые температурой обратимые превращения гликоген-глицерин показаны для многих видов беспозвоночных (Wyatt, Meyer, 1959; Dubach et al., 1959; Chino, 1958; Wyatt, 1967; Storey, Storey, 1991). Отметим, что в связи с этим становится понятной роль кристаллов льда, заполняющих зимой ходы: они создают при повышении температуры необходимую для активации влажность. В лабораторных условиях пробуждение насекомых также проходило успешно лишь при абсолютной влажности воздуха, близкой к насыщению.

### Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев рода *Formica*

Как упоминалось, холодоустойчивость муравьев рода *Formica*, обитающих на Верхней Колыме, сильно отличается от описанной для *L. acervorum*, *C. herculeanus*, *Myrmica* spp.

**Лето.** Температура максимального переохлаждения в конце мая и конце июля у рабочих *F. exsecta* варьирует от  $-7\text{...}-8$  до  $-10\text{...}-13.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , т.е. при таком же интервале изменений, как и у первой группы видов ( $5\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), температуры максимального переохлаждения *F. exsecta* ниже. У *F. candida* и *F. gagatoides* средние температуры максимального переохлаждения в первую половину лета еще ниже:  $-14\text{...}-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Несколько меньшая их изменчивость по сравнению с *F. exsecta* может быть следствием меньшего числа обследованных гнезд. Температуры замерзания этой группы столь же высоки, как и у остальных видов: от  $-3.5$  до  $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$  (рис. 48–50). Таким образом, муравьи рода *Formica* отличаются более низкими температурами максимального переохлаждения за счет большей, примерно в 1.5 раза, глубины переохлаждения (в среднем  $10\text{--}11\text{ }^{\circ}\text{C}$  против  $6\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$  у прочих видов).

Как и у рассмотренных выше видов, физиолого-биохимические показатели у *F. exsecta*, *F. candida* и *F. gagatoides* летом соответствуют их активному состоянию. Содержание воды составляет около 70%, полиолов — не более 0.5%, глюкозы — 0.5–0.7%; отличие состоит лишь в меньшем содержании гликогена (менее 0.5%).



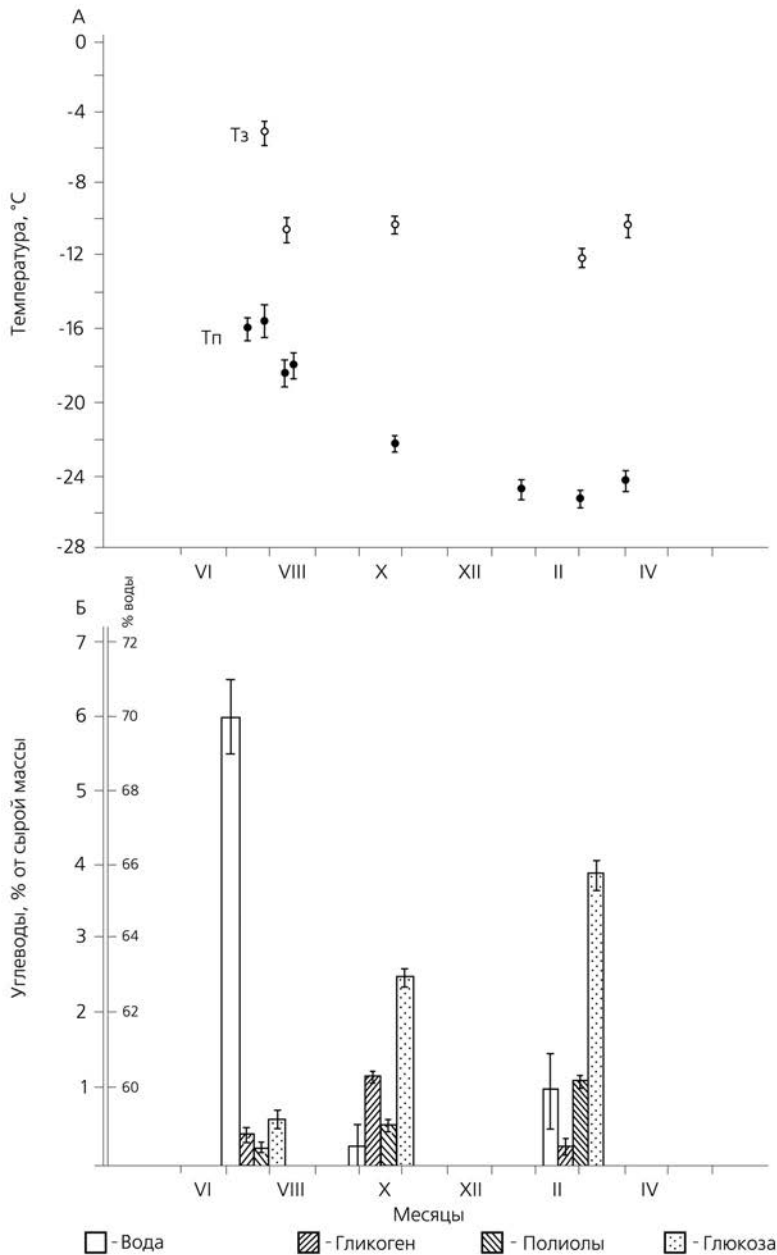


Рис. 48. Сезонные изменения температурных характеристик холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих *F. candida*. Остальные обозначения как на рис. 44.

Fig. 48. Seasonal changes of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (Б) in workers and larvae of *F. candida*. Other symbols are the same as in Fig. 44.

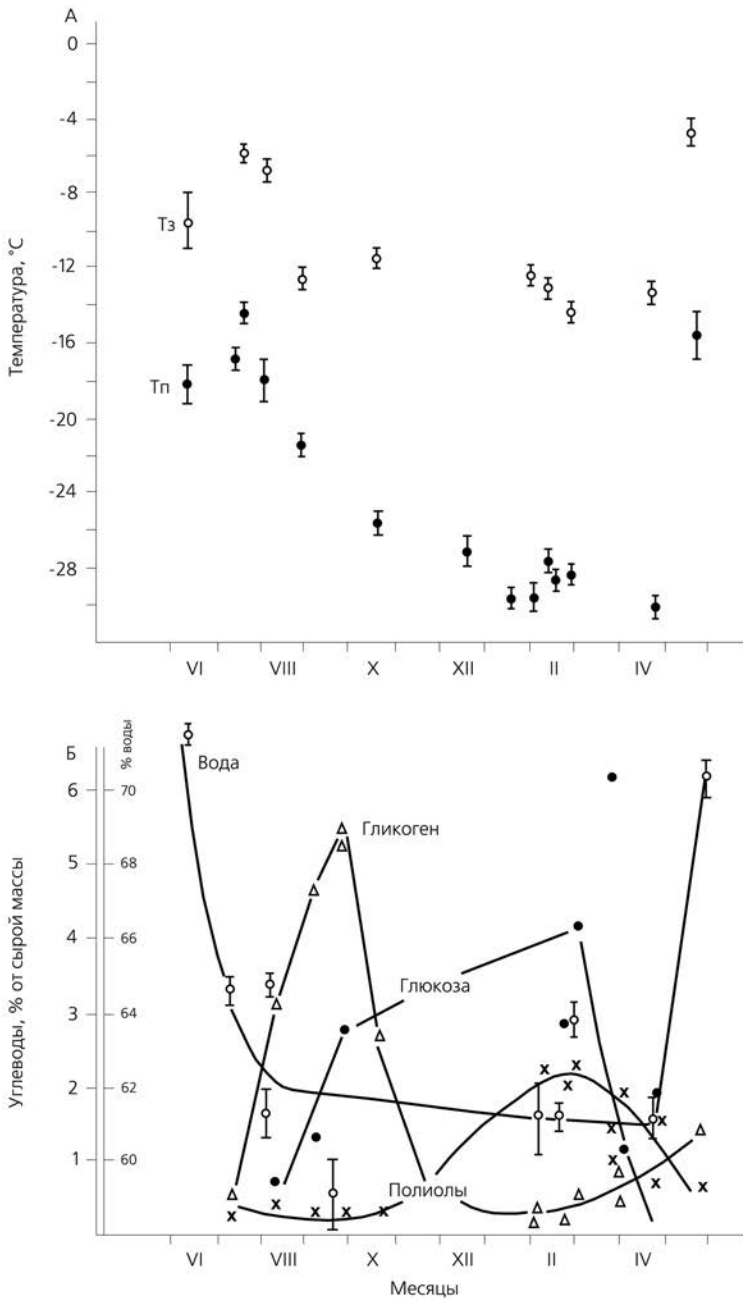


Рис. 49. Сезонные изменения температурных характеристик холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих *F. gagatoides*. Остальные обозначения как на рис. 44.

Fig. 49. Seasonal changes of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (Б) in workers and larvae of *F. gagatoides*. Other symbols are the same as in Fig. 44.

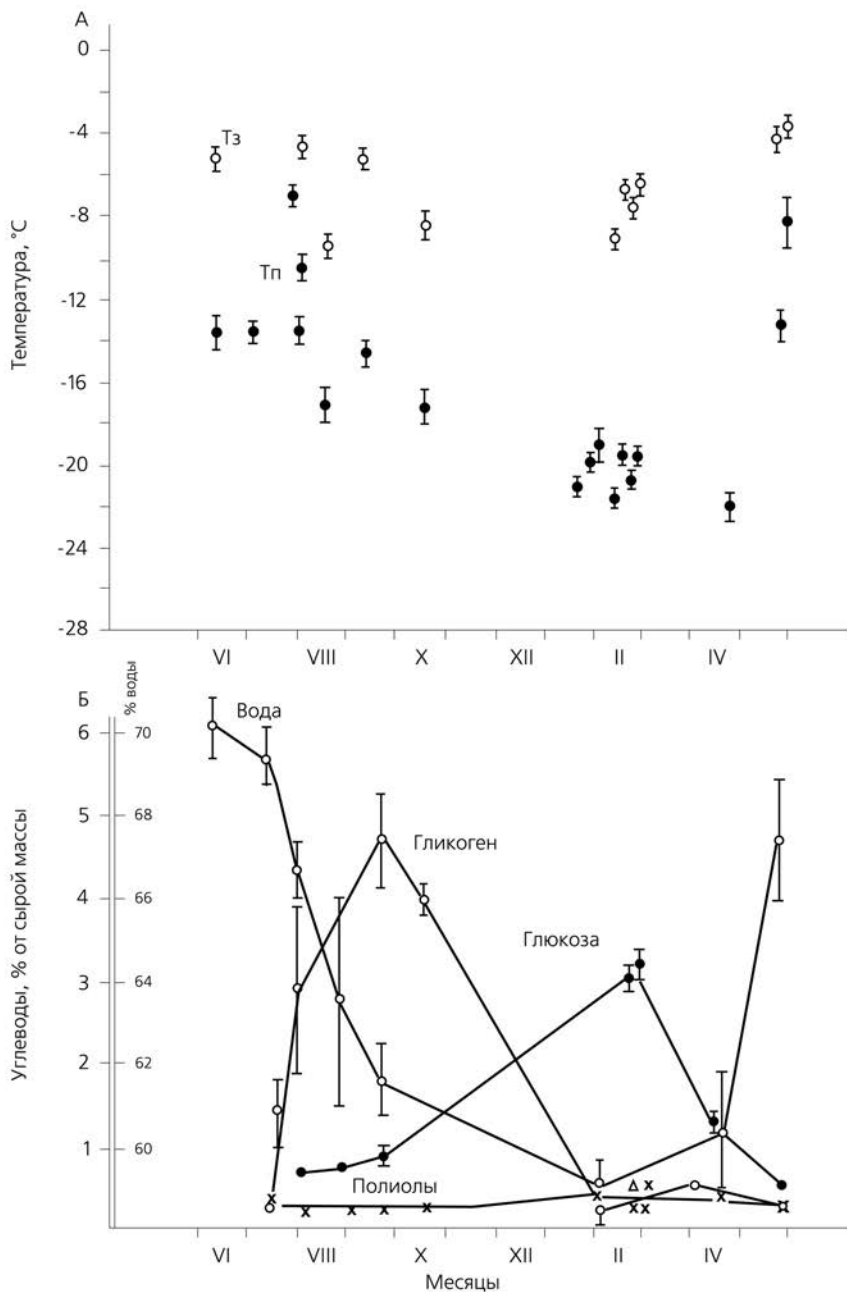


Рис. 50. Сезонные изменения температурных характеристик холодоустойчивости (А), содержания углеводов и воды (Б) у рабочих *F. exsecta*. Остальные обозначения как на рис. 44.

Fig. 50. Seasonal changes of cold hardiness (A), carbohydrates and water content (B) in workers and larvae of *F. exsecta*. Other symbols are the same as in Fig. 44.

**Осень.** Тенденция к повышению холодоустойчивости проявляется у *Formica* также с августа, но температуры максимального переохлаждения меняются значительно медленнее, чем у первой группы видов. К концу октября они достигают у рабочих *F. exsecta*  $-17.2$  °С, *F. candida*  $-22.4$  °С, *F. gagatoides*  $-25.6$  °С, понизившись за 2–2.5 мес лишь на 4–7 °С у каждого из названных видов. Эти изменения температуры максимального переохлаждения в раннеосенний период обеспечены за счет увеличения глубины переохлаждения, температура заморзания остается на прежнем уровне.

Происходящие изменения холодоустойчивости связаны с уменьшением количества воды на 8–10%; содержание гликогена у *F. gagatoides* и *F. exsecta* в это время составляет около 5%, у *F. candida* — лишь 1%. У всех видов этой группы наблюдается накопление глюкозы: от 0.9% у *F. exsecta* до 2.5% у остальных.

Последующее увеличение холодоустойчивости в ноябре-декабре также невелико, максимально на 4.8 °С у *F. exsecta* и *F. gagatoides*, и по-прежнему почти не связано с изменением температуры заморзания.

**Зима.** С декабря и до конца апреля, как и у первой группы, температуры максимального переохлаждения наиболее низки и составляют  $-19.0$ ... $-22.0$  °С у рабочих *F. exsecta*,  $-24.2$ ... $-25.2$  °С у *F. candida* и  $-27.2$ ... $-30.4$  °С у *F. gagatoides*. Температура заморзания, соответственно,  $-6$ ... $-9$ ,  $-10$ ... $-12$  и  $-12$ ... $-14$  °С.

В период максимальной холодоустойчивости видам рода *Formica* свойственно, на фоне по-прежнему пониженного содержания воды и полного расходования гликогена, увеличение содержания глюкозы до 3%, а в отдельных гнездах *F. candida* и до 6%. При общей относительно небольшой холодоустойчивости способность к переохлаждению у этой группы видов хорошо согласуется с количеством полиолов. У наименее холодоустойчивой *F. exsecta* сезонная кинетика полиолов отсутствует, и их количество в течение всего года слабо варьирует около 0.5%. У *F. candida* в середине зимы содержание полиолов возрастает до 1%, а у *F. gagatoides* достигает, по-видимому, максимально возможного для рода количества — 2.2%. Их идентификация тонкослойной хроматографией показала, что полиолы *F. gagatoides* относятся к плохо разделяемой группе сорбита, маннита и дульцита; глицерин не обнаружен.

Данная группа видов характеризуется меньшей изменчивостью средних температур максимального переохлаждения насекомых из отдельных гнезд с разных участков и в разные годы (около 3 °С — против 5 °С для первой группы). Как мы отмечали, различие средних температур максимального переохлаждения муравьев из разных гнезд *F. exsecta* достигает 3 °С, что в точности соответствует интервалу изменения средних значений для муравьев из разных камер в отдельных гнездах.

Таким образом, наибольшие сезонные изменения температур максимального переохлаждения достигают 10 °С у рабочих *F. candida*, 15 °С у *F. exsecta* и 16 °С у *F. gagatoides*, что сравнимо лишь с первым — осенним — этапом наращивания холодоустойчивости первой группы видов и более чем вдвое меньше его полной амплитуды.

Еще одной характерной особенностью холодоустойчивости муравьев рода *Formica* служит кинетика температуры замерзания рабочих особей. Если в первой группе видов она проходит два этапа, последовательно снижаясь в августе-сентябре, а затем в ноябре-декабре, то у *Formica* основные ее изменения отмечены в конце августа и составляют лишь от 6 °С у *F. exsecta* и *F. candida* до 9 °С у *F. gagatoides* — против 15 °С у *Myrmica* и 20–30 °С у *L. acervorum* и *C. herculeanus*.

**Весна.** Выход из зимовки *F. exsecta* и *F. gagatoides* происходит столь же быстро, как и у первой группы видов (к концу мая их температуры максимального переохлаждения и температуры замерзания достигают самых высоких значений) и сопровождается возвратом содержания глюкозы и полиолов к низкому летнему уровню, некоторым увеличением содержания гликогена и гидратацией.

### Особенности выхода из зимовки разных видов

Для выяснения скорости выхода из зимовки муравьев обеих описываемых групп и факторов, ее определяющих, в начале мая была предпринята попытка искусственной «задержки» хода весны. С этой целью в мохово-кустарничковом листовничнике были закрыты войлоком для предохранения от оттаивания участки почвы по 4–5 м<sup>2</sup>, на которых было по несколько гнезд *F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *L. acervorum*. Температура на глубине 5 см была в это время около –3 °С, на глубине 15 см в кочке — около –5...–6 °С. Под войлоком при плавном повышении температуры гнезда находились до 22 мая, после чего были разрыты, и у муравьев определены температуры максимального переохлаждения. К моменту раскопки в гнездах с искусственно задержанным на 20 дней переходным периодом температура не превышала –1...–2 °С, тогда как в естественных условиях уже достигала 5–10 °С. Сопоставление температур максимального переохлаждения насекомых из гнезд с искусственно задержанным переходным периодом и из гнезд с естественным температурным режимом показывает, что к уменьшению холодоустойчивости (относительно зимней) приводит повышение температуры до малых отрицательных значений.

Наиболее значительное повышение температур максимального переохлаждения среди «экспериментальных» муравьев происходит у *L. acervorum* — на 13 °С, причем процесс этот идет целиком за счет подъема температуры замерзания (табл. 14), что свидетельствует о разрушении полиолов. В контрольных гнездах этого вида, расположенных на разных по влажности и размеру кочках, температуры сильно различаются, что отражается в широком диапазоне характеристик холодоустойчивости: для рабочих *L. acervorum* температуры максимального переохлаждения могут варьировать от –9 до –18 °С.

За время пребывания при малых отрицательных температурах у рабочих *M. kamtschatica* температура максимального переохлаждения повышается на 10.5 °С, а температура замерзания на 8.5 °С, в то время как в гнездах с

Таблица 14. Температурные (°C) характеристики холодоустойчивости муравьев из гнезд с различным температурным режимом, раскопанных 22–26 мая 1979 г.

Table 14. Temperature characteristics of the ants cold-resistance from the nests with different temperature regime, digged out on 22–26 of May 1979

Вид	Температура в гнезде	Температура переохлаждения		Температура заморозания тканей m ± se	Глубина переохлаждения тканей m ± se	Кол-во особей n
		зоба m ± se	тканей m ± se			
<i>F. gagatoides</i>	-2	-10.7±0.4	-26.0±0.7	-10.3±0.6	15.8±0.6	23
<i>F. gagatoides</i>	5	-9.5±1.3	-15.7±1.3	-4.8±0.4	11.0±1.0	27
<i>M. kamtschatica</i>	-2	-8.9±0.2	-20.8±1.5	-11.8±1.1	9.1±0.6	21
<i>M. kamtschatica</i>	5	-7.6±0.4	-10.1±0.5	-5.3±0.4	4.8±0.4	22
<i>L. acervorum</i>	-2	-16.1±1.1	-27.6±0.9	-17.8±0.8	9.7±0.6	25
<i>L. acervorum</i>	1	-12.0±0.7	-18.2±0.8	-7.7±0.4	10.5±0.6	24
<i>L. acervorum</i>	10	-7.6±0.3	-9.4±0.6	-3.6±0.4	5.7±0.4	11

естественным режимом они достигают уже летних значений (см. табл. 14). Существенно меньшие изменения произошли при близких к нулю отрицательных температурах за время искусственно задержанного переходного периода у имаго *F. gagatoides*, холодоустойчивость которых уменьшилась на 4 °C, в основном за счет температуры заморозания. Таким образом, для всех обследованных видов муравьев повышение температуры в гнезде до малых отрицательных значений приводит к уменьшению их холодоустойчивости. Амплитуда этих изменений различна у разных групп видов и, очевидно, сопряжена с начинающейся биохимической перестройкой, предшествующей активации.

При пробуждении насекомых, перенесенных в комнатную температуру зимой, на восстановление двигательной активности требуется от нескольких минут до получаса у *F. exsecta*, 12–24 ч у *F. gagatoides*. Пробуждение *L. acervorum* и *M. kamtschatica* происходит не ранее чем через сутки, а *C. herculeanus* — через 3–5 сут. В полном соответствии со сказанным находится кинетика разрушения полиолов у муравьев, перенесенных в январе в комнатную температуру (табл. 15).

Все сказанное относительно скорости переходных процессов у муравьев весной подтверждается еще одним лабораторным экспериментом. Раскопанное в середине марта гнездо *L. acervorum* было разделено, часть его поместили в термостат с температурой -5 °C, другую хранили при комнатной температуре. По истечении 10 сут была определена холодоустойчивость обеих серий. Средняя температура максимального переохлаждения 26 рабочих, содержащихся при температуре -5 °C, оказалась равной -30 °C (напомним, что обычно у рабочих этого вида зимние температуры максимального переохлаждения около -40 °C), в то время как для серии в 27 особей из комнатных условий она составила только -9.0 °C. Таким образом, для завершения переходных процессов муравьям хватило 10 дней. Не исключено, что этот период может быть еще короче, но мы не располагаем соответствующими материалами.

Таблица 15. Содержание полиолов у зимующих и пробуждающихся муравьев (% от сырой массы)

Table 15. Polyols content in wintering and awaking ants (percentage of wet mass)

Вид	У зимующих	В процессе выхода из зимовки			
		1-е сут	2-е сут	3-и сут	30-е сут
<i>C. herculeanus</i>	16.2	–	7	0.6	0.3
<i>M. kamtschatica</i>	10	–	1.6	0.7	0.4
<i>F. gagatoides</i>	0.9	0.5	0.3	0.3	0.3

Прочерк — нет данных.

Из сказанного следует важное заключение методического характера. При работах, связанных с определением максимальной зимней устойчивости к холоду либо ее сезонной изменчивости, после извлечения насекомых из мест зимовки необходимо проводить все измерения в максимально короткие сроки. Недопустимо даже кратковременное содержание животных в условиях, отличных от естественных. В нашем регионе или в другом с повсеместным распространением многолетнемерзлых грунтов и антициклональным типом погоды зимой непродолжительное (1–3 сут) хранение насекомых, взятых из раскопанных гнезд, возможно лишь при температуре около  $-10^{\circ}\text{C}$  для всех видов.

\*\*\*

Подводя итог всему изложенному о холодоустойчивости муравьев, характеризующейся температурами максимального переохлаждения, и обеспечивающих ее механизмах, выделим основные закономерности сезонной изменчивости этого параметра. По значениям температур максимального переохлаждения обитающие на Верхней Колыме муравьи образуют почти непрерывный ряд от наиболее холодоустойчивых *L. acervorum* и *C. herculeanus* (средние температуры максимального переохлаждения соответственно  $-38\dots-43$  и  $-37\dots-40^{\circ}\text{C}$ ) к менее устойчивым видам рода *Myrmica* ( $-27\dots-32^{\circ}\text{C}$ ) и *F. gagatoides* ( $-27\dots-30^{\circ}\text{C}$ ) и наиболее чувствительным к холоду *F. candida* ( $-24\dots-25^{\circ}\text{C}$ ), *F. lemani* ( $-20\dots-24^{\circ}\text{C}$ ), *F. exsecta* ( $-19\dots-22^{\circ}\text{C}$ ), *F. sanguinea* ( $-17\dots-18^{\circ}\text{C}$ ). Значения температур максимального переохлаждения отдельных особей наиболее холодоустойчивых видов близки к рекордным для насекомых.

По характеру сезонной изменчивости температурных характеристик холодоустойчивости исследованные виды подразделяются на две группы. У первой (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*) температуры максимального переохлаждения от лета к зиме меняются максимально на  $25\text{--}30^{\circ}\text{C}$ , в основном за счет снижения температуры замерзания; во второй группе (род *Formica*) — на  $6\text{--}12^{\circ}\text{C}$ , причем в большей мере вследствие увеличения глубины переохлаждения (температура замерзания меняется лишь на  $1\text{--}6^{\circ}\text{C}$ ).

Аналогично различаются и механизмы обеспечения зимней холодоустойчивости. У первой группы видов (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*) холодоустойчивость определяется накоплением значительных количеств полиолов, выполняющих функции антифризов. У второй группы, представленной только видами рода *Formica*, холодоустойчивость меньше и ее рост от лета к зиме осуществляется в основном за счет увеличения переохлаждения при сохранении температур замерзания на фоне почти полного отсутствия антифризов. Однако при столь разных механизмах обеспечения зимней холодоустойчивости у разных видов достигаемый эффект (судя по средним температурам максимального переохлаждения) практически одинаков. Ярчайший пример — *M. kamtschatica* с выраженными биохимическими адаптациями и *F. gagatoides*, по общему мнению исследователей (Кипятков, 1981; Маавара, 1983), не имеющий их.

Температурным характеристикам холодоустойчивости свойственна значительная вариабельность как в летнее время, так и зимой. Температуры максимального переохлаждения большей части особей в каждом гнезде распределены в широком интервале температур, составляющем около 15–20 °С для видов рода *Formica* и 12–15 °С для остальных. Подобная изменчивость холодоустойчивости особей в пределах отдельных гнезд служит свидетельством гетерогенности в популяции и может быть связана с близкими к экстремальным условиями обитания на Северо-Востоке. Отсутствие аналогичных материалов из центральных частей ареала не позволяет с уверенностью говорить об этом.

### **Устойчивость муравьев к длительному воздействию отрицательных температур**

Для оценки отношения насекомых к условиям зимовки, помимо способности переносить кратковременно низкие температуры, необходимо выяснить их резистентность к длительному воздействию холода, т.е. определить пороги длительно переносимых температур и соотнести их с температурами максимального переохлаждения. Мы установили зависимость смертности муравьев от времени экспозиции (для временного интервала от 15 мин до 3 сут) при отрицательных температурах, отличающихся от средних температур максимального переохлаждения на 2–10 °С.

### **Зависимость смертности муравьев от длительности экспозиции**

Напомним, что образование льда в теле избегающих замерзания насекомых, т.е. зимующих в переохлажденном состоянии, однозначно ведет к их гибели. Однако кристаллизация воды — не единственная причина гибели. Даже при отсутствии замерзания воды при низких температурах возможны необратимые нарушения нервной системы, ведущие к параличу и смерти через отдаленное время — до нескольких месяцев (Расницын, 1963). При оценке воздействия холода, особенно при работе с устойчивыми к замерзанию видами, особи с нарушениями



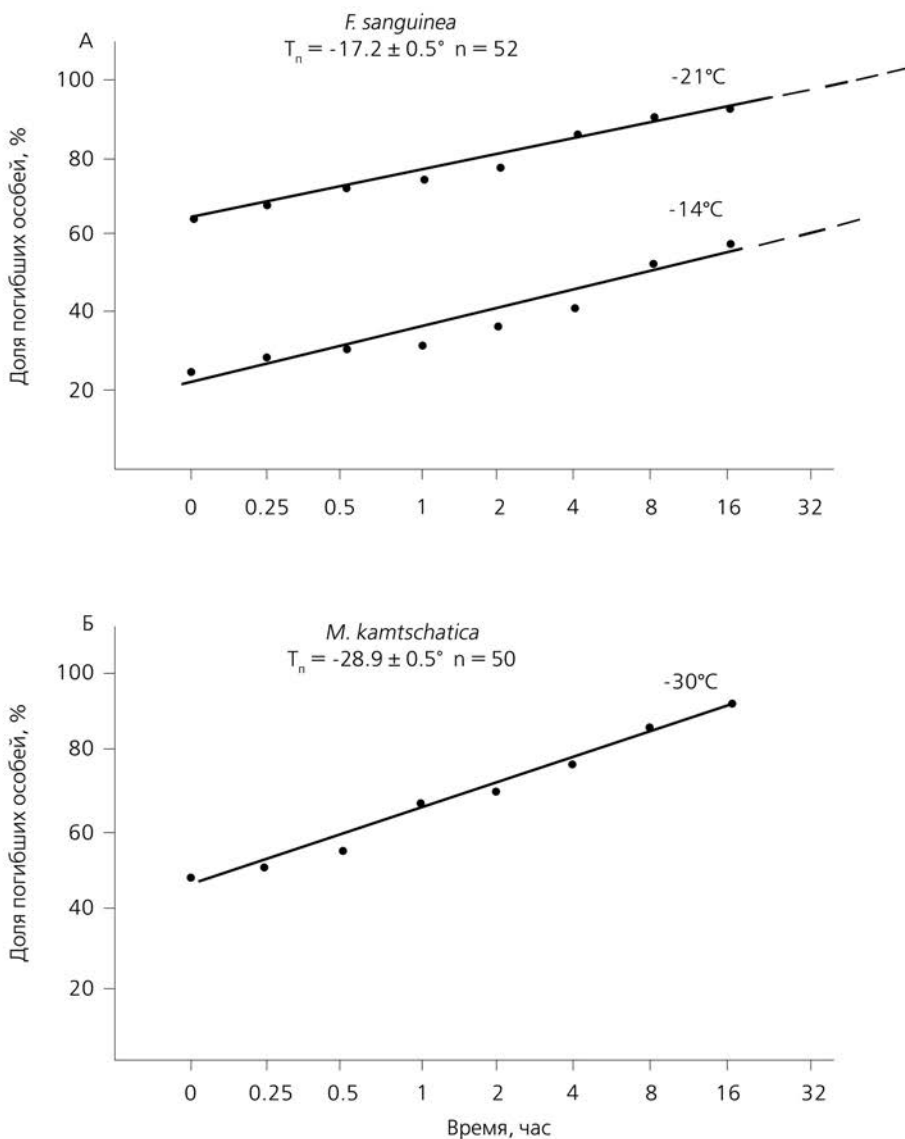


Рис. 51. Зависимость смертности рабочих *F. sanguinea* (А) и *M. kamtschatica* (Б) от продолжительности экспозиции при низких температурах.

Fig. 51. Dependence of *F. sanguinea* (A) and *M. kamtschatica* (Б) workers' mortality on the period of exposure under low temperatures.

координации движений также считаются не перенесшими данную температуру. Причины низкотемпературных повреждений, не связанных с замерзанием, подробно рассмотрены многими авторами (см.: Denlinger, Lee, 1998).

Зависимость смертности избегающих замерзания насекомых от времени экспозиции исследовалась для ряда видов: *Cephus cinctus* (Hymenoptera, Cephidae) (Salt, 1966в); *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae), *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) (Меривээ, 1972, 1978); *Petrova resinella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) (Куузик, 1970); *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) (Маавара, 1983). В названных публикациях было показано, что линейная зависимость между процентом смертности и логарифмом времени экспозиции сохраняется на отрезках от 15 мин до 24 ч (Меривээ, 1972). Эта закономерность прослежена в работе Р. Солта (Salt, 1966в) и на много больших временах — вплоть до нескольких месяцев. При температурах же на 5.5–6.5 °С выше температуры максимального переохлаждения вероятность гибели от замерзания уменьшается почти до нуля (Меривээ, 1972).

Мы также получили линейную зависимость процента замерзания муравьев от логарифма времени (рис. 51). Изменение температуры насекомых от 0 °С до –14...–30 °С не происходит мгновенно и требует, как правило, от получаса до 2 ч. За это время замерзают все особи, имеющие температуры максимального переохлаждения выше, чем температура в термостате. Последующее замерзание отдельных насекомых, по-видимому, надо рассматривать не как результат повышения их температуры максимального переохлаждения с течением времени, а как следствие вероятностного характера процесса образования центров кристаллизации. Закономерно, что чем ниже температура, тем сильнее в среднем переохлаждены насекомые и тем больше вероятность спонтанной кристаллизации переохлажденной жидкости. Это, видимо, и отражено в увеличении угла наклона линий регрессии процента смертности от времени при снижении температуры экспозиции (Меривээ, 1972, 1978). Выполнение указанной зависимости (смертность от логарифма времени экспозиции) означает малые различия доли элиминации при длительном воздействии холода — от суток до нескольких недель и даже месяцев (Salt, 1966в; Меривээ, 1972, 1978).

В нашем случае для зимовки муравьев в почве, обладающей значительной инерционностью хода температур, актуальны экспозиции в 1–3 сут, на протяжении которых обычно наблюдаются минимумы. Поэтому основное внимание мы уделили определению смертности муравьев при относительно длительном воздействии низких температур — в пределах 24–30 ч.

### **Зависимость смертности муравьев от температуры при длительных экспозициях**

В качестве критерия резистентности к холодовому воздействию для устойчивых к замерзанию видов принята температура, при которой наблюдается гибель 50% особей при суточной экспозиции (Ring, 1982). По аналогии и в соответствии

со сказанным выше мы использовали в качестве характеристики устойчивости муравьев к длительному охлаждению эту же величину — ЛТ<sub>50%</sub>. Таким образом, основная задача состояла в выяснении порога переносимых зимой температур (ЛТ<sub>50%</sub>) и соотношении его с температурой максимального переохлаждения для последующей оценки возможной зимней смертности муравьев в природных условиях.

В этом плане зимой были исследованы все массовые на Верхней Колыме виды муравьев, за исключением *F. candida* и *C. herculeanus*. Кроме того, поскольку в литературе есть указания на невозможность переживания активными (летними) насекомыми даже малых отрицательных температур, несмотря на относительно низкие температуры максимального переохлаждения (Ушатинская, 1980), для части видов определены пороги переносимых летом температур.

Для зимующих муравьев *F. exsecta* из двух гнезд со средними температурами максимального переохлаждения  $-17.6 \pm 0.6$  и  $-21.6 \pm 0.6$  °C температуры 50%-ной смертности составили соответственно  $-11.5$  и  $-14$  °C (рис. 52).

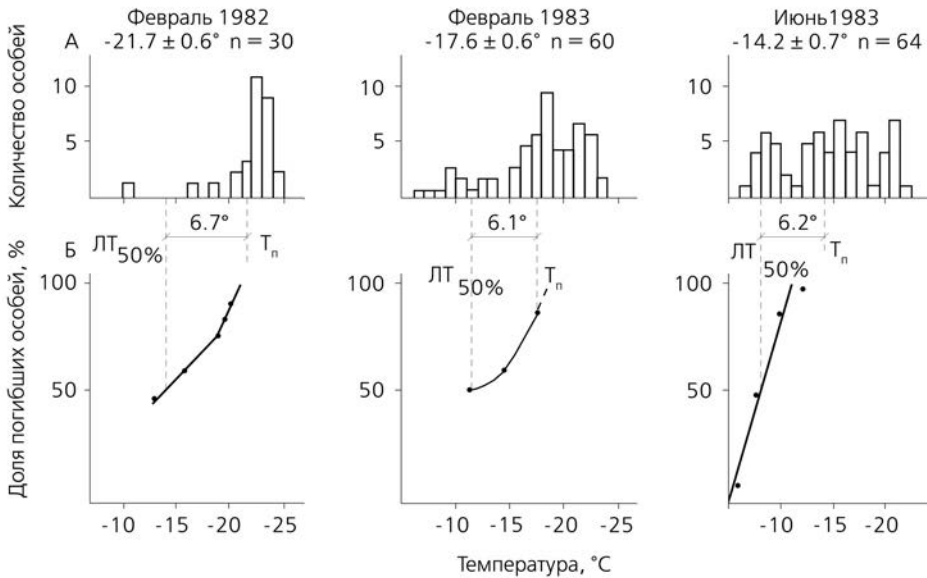


Рис. 52. Распределение температур максимального переохлаждения (А) и зависимость доли гибнущих за 1 сут муравьев *F. exsecta* от температуры экспозиции (Б) зимой и летом. Здесь и далее цифрами на рисунке даны размеры выборки в каждой группе и средние температуры максимального переохлаждения с величиной средней ошибки.

Fig. 52. Distribution of the supercooling points (A) and dependence of percentage of *F. exsecta* ants perishing over 24 hours on exposure temperatures (Б) in winter and in summer. Figures denote amount of sampling in each group and average supercooling points with the average error value.

Таким образом, длительное воздействие температуры выше температуры максимального переохлаждения на 6–7 °С губительно для муравьев этого вида. Как ни странно, и в летнее время эта разница составляет 6–7 °С, что позволяет рабочим *F. exsecta* летом переносить в эксперименте температуры до –8 °С. Такая холодоустойчивость летом, разумеется, избыточна и должна расцениваться как неспецифическая, так как даже на поверхности почвы столь глубокие заморозки летом неизвестны в нашем районе. Учитывая, что температура замерзания *F. exsecta* летом лежит в области –6...–7 °С, а зимой лишь на 2–3 °С ниже, можно считать, что летом этому виду не свойственно состояние переохлаждения, в то время как зимой переохлаждение весьма значительно. Заметим, что приведенные рассуждения справедливы и при том, что температура замерзания заведомо занижена при измерении (см. раздел Методика).

Еще два вида рода *Formica* с высокими зимними температурами максимального переохлаждения имеют ту же зависимость, что и *F. exsecta*. При средней температуре максимального переохлаждения рабочих *F. sanguinea* –17.2 °С гибель половины особей происходит при –11.5 °С (рис. 53), что почти на 6 °С выше средней температуры максимального переохлаждения и на 4.5 °С ниже температуры замерзания (–7.1±0.3 °С). Летом ЛТ<sub>50%</sub> для этого вида не определена, однако она не выше –8 °С, при которых отмечена гибель только 26% муравьев. Рабочие *F. lemani* переохлаждаются в среднем до –21.4 °С, порог переносимых длительно температур составляет –14 °С (на 7.5 °С выше температур максимального переохлаждения и на 4.5 °С ниже температур замерзания). Летняя ЛТ<sub>50%</sub> рабочих *F. lemani* равна их средней температуре замерзания и составляет –8 °С, что выше температур максимального переохлаждения также на 7 °С.

Представляет интерес сравнение характеристик холодоустойчивости рабочих *F. gagatoides* из гнезд *F. sanguinea*, где они содержатся в качестве «рабов», и из «собственных» гнезд. Температуры максимального переохлаждения указанных выборок различаются значительно и составляют соответственно –21.1 и –28.4 °С (рис. 54, 55), что может указывать на худшие условия для этого вида в гнездах *F. sanguinea*. Однако в обоих случаях ЛТ<sub>50%</sub> отличается от средних температур максимального переохлаждения меньше, чем у всех рассмотренных ранее видов. Она составляет для «рабов» –17.5 °С (отличие от температуры максимального переохлаждения на 3.5 °С), а у «свободных рабочих» –27.2 °С, что лишь на 1.3 °С выше средней температуры максимального переохлаждения и на 12.5 °С ниже средней температуры замерзания. Даже если пороги переносимых температур для *F. gagatoides* несколько занижены из-за недостаточного объема выборок (напомним, что при каждой температуре экспонируется не менее 50 особей), столь значительная стабильность состояния глубокого переохлаждения у неэмбриональной стадии примечательна сама по себе. Более высокие температурные характеристики холодоустойчивости у «рабов» *F. gagatoides*, с одной стороны, безусловно, оправданы температурными условиями зимовки: гнезда *F. sanguinea* встречаются лишь на теплых

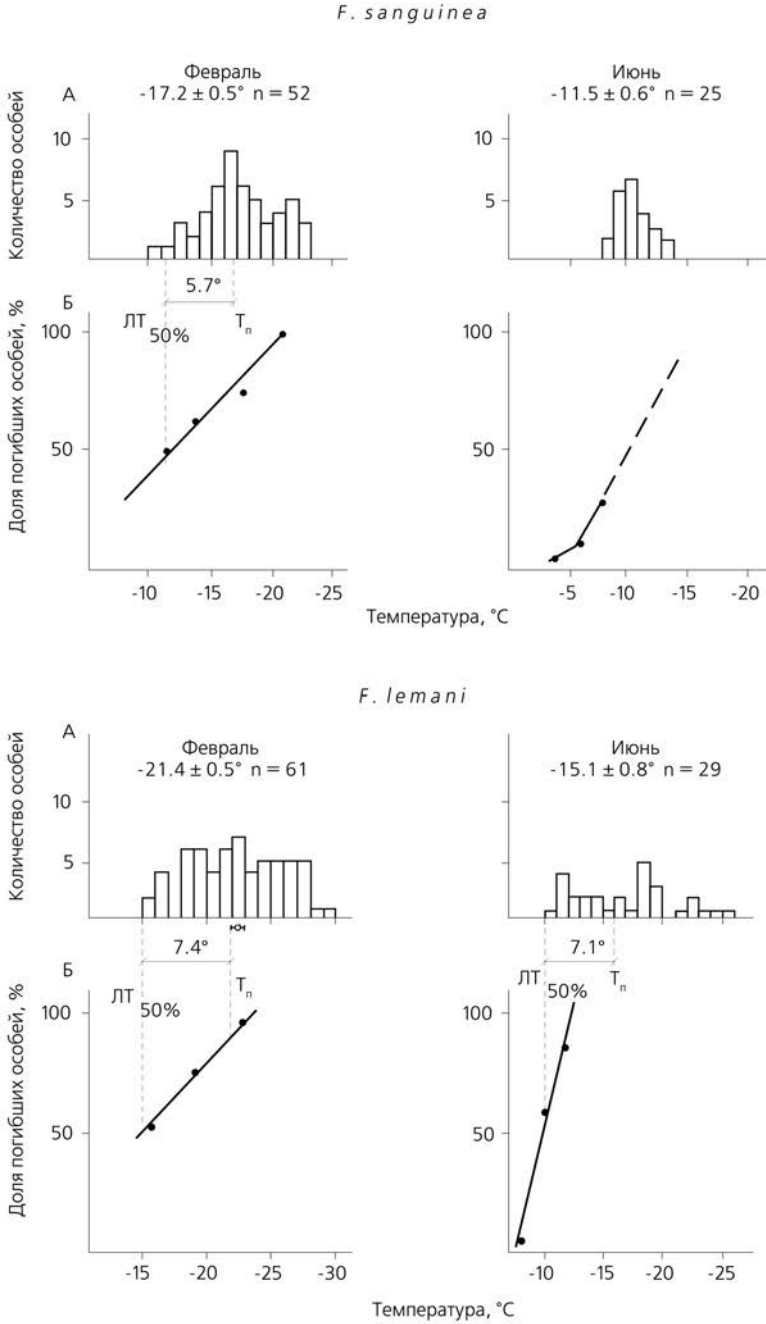


Рис. 53. Распределение температур максимального переохлаждения (А) и зависимость доли гибнущих за 1 сут муравьев *F. lemni* и *F. sanguinea* от температуры экспозиции (Б) зимой и летом.

Fig. 53. Distribution of the supercooling points (A) and dependence of percentage of *F. lemni* and *F. sanguinea* ants perishing over 24 hours on the exposure temperature (B) in winter and in summer.

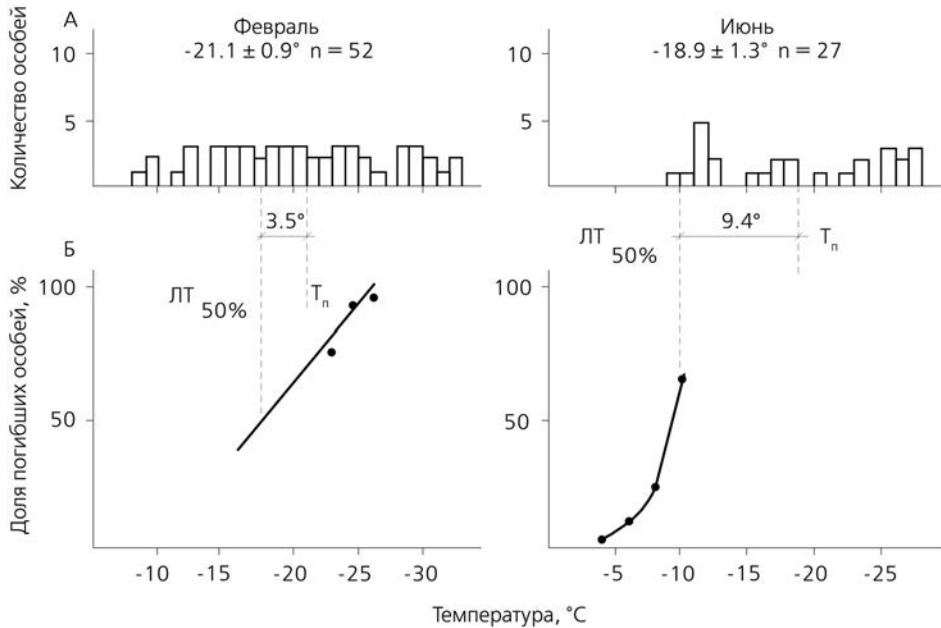


Рис. 54. Распределение температур максимального переохлаждения (А) и зависимость доли гибнущих за 1 сут муравьев *F. gagatoides* (рабы) из гнезда *F. sanguinea* от температуры экспозиции (Б) зимой и летом.

Fig. 54. Distribution of the supercooling points (A) and dependence of percentage of *F. gagatoides* ants (slaves) in the nest of *F. sanguinea* perishing over 24 hours on the exposure temperature (B) in winter and in summer.

участках. С другой — могут быть следствием худших условий для этого вида, что находит выражение в меньших запасах резервных веществ осенью у «рабов» по сравнению со «свободными». Аналогичный феномен был показан для *F. aquilonia*, в гнездах которой выявлены две группы муравьев, имеющих разный запас резервных веществ в зависимости от выполняемых в гнезде функций (Хансен, Вийк, 1981б). Летом при характерных для *F. gagatoides* низких температурах максимального переохлаждения (около  $-18^{\circ}\text{C}$ ) порог переносимых длительно температур составляет  $-9^{\circ}\text{C}$ , что много выше температур максимального переохлаждения, но все же на  $1.5\text{--}2.5^{\circ}\text{C}$  ниже температур замерзания.

Средние температуры максимального переохлаждения рабочих особей обоих видов рода *Myrmica* близки к характеристикам полярного муравья. В обследованных нами гнездах *M. kamtschatica* и *M. bicolor* температуры максимального переохлаждения составили  $-28.9$  и  $-30.1^{\circ}\text{C}$ , пороги переносимых температур — соответственно  $-26.5$  и  $-25.5^{\circ}\text{C}$  (рис. 56). Температуры замерзания этих

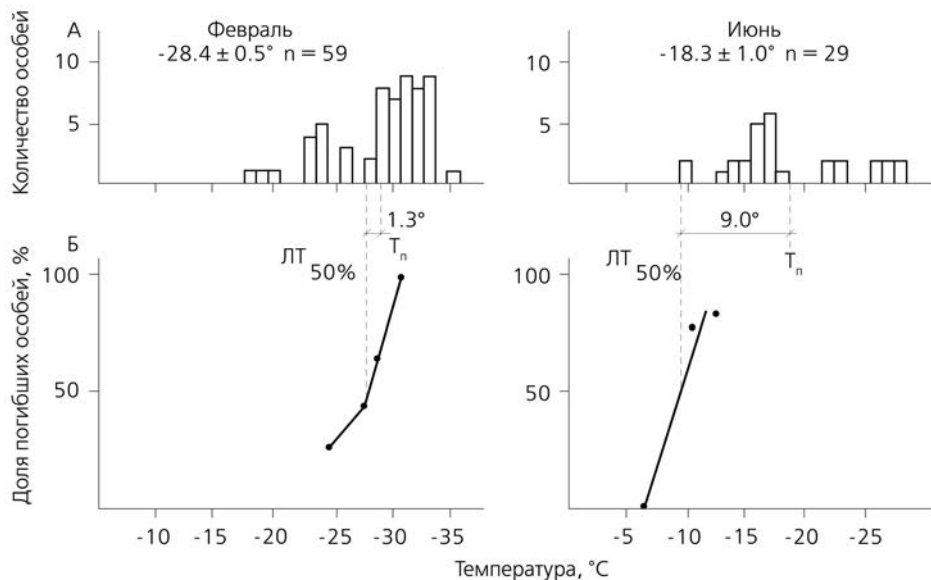


Рис. 55. Распределение температур максимального переохлаждения (А) и зависимость доли гибнущих за 1 сут муравьев *F. gagatoides* от температуры экспозиции (Б) зимой и летом.

Fig. 55. Distribution of the supercooling points (A) and dependence of percentage of *F. gagatoides* ants perishing over 24 hours on the exposure temperature (Б) in winter and in summer.

муравьев лежат около  $-18^\circ\text{C}$ , дальнейшее снижение температуры на  $6\text{--}9^\circ\text{C}$  оказывается для них губительным. В летнее время устойчивость к длительному охлаждению у этих видов не определялась.

Значительные сложности представляло определение порогов длительно переносимых температур у *L. acervorum*. В силу малого числа особей в его гнездах нельзя отобрать из одного гнезда выборки достаточного размера для определения и средних температур максимального переохлаждения, и порогов переносимых температур. Поэтому в работе использованы материалы по четырем гнездам с различными средними температурами максимального переохлаждения. Для муравьев из каждого гнезда определялась смертность при 1–2 температурах, отстоящих от температуры максимального переохлаждения на  $5\text{--}10^\circ\text{C}$ . Полученные данные объединены (рис. 57). Определенные таким образом пороги 50%-ной смертности лежат на  $3\text{--}5^\circ\text{C}$  выше температуры максимального переохлаждения. Учитывая, что глубина переохлаждения рабочих *L. acervorum* составляет  $8\text{--}10^\circ\text{C}$ , длительное пребывание при температурах, более чем на  $5^\circ\text{C}$  ниже температуры замерзания, для них летально.

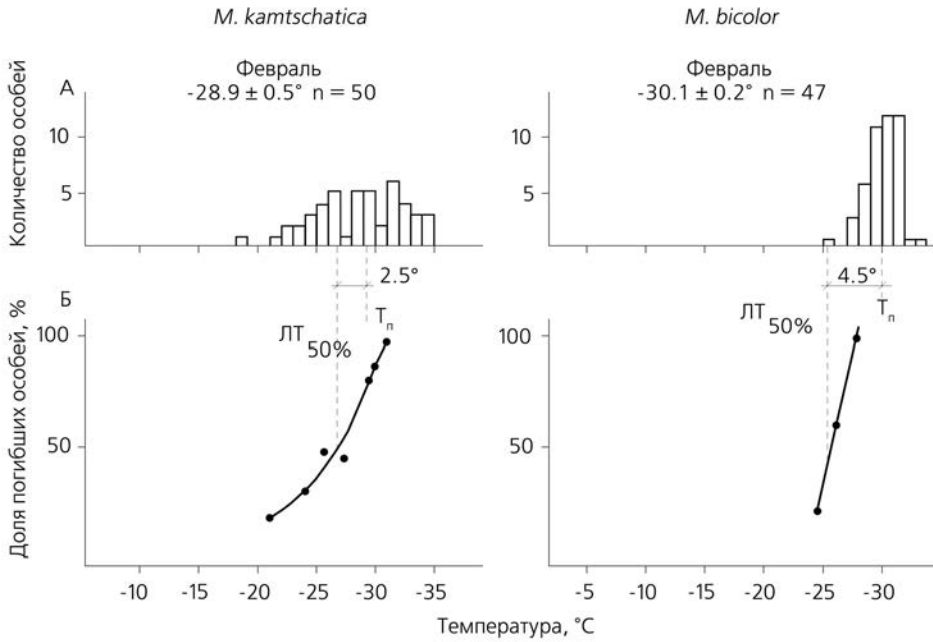


Рис. 56. Распределение температур максимального переохлаждения (А) и зависимость доли гибнущих за 1 сут муравьев *M. kamtschatica* и *M. bicolor* от температуры экспозиции (Б) зимой.

Fig. 56. Distribution of the supercooling points (А) and dependence of percentage of *M. kamtschatica* and *M. bicolor* ants perishing over 24 hours on the exposure temperature (Б) in winter.

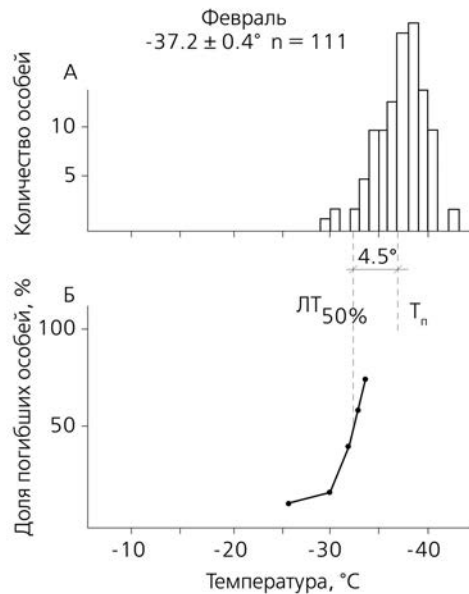


Рис. 57. Распределение температур максимального переохлаждения (А) и зависимость доли гибнущих за 1 сут муравьев *L. acervorum* от температуры экспозиции (Б) зимой.

Fig. 57. Distribution of the supercooling points (А) and dependence of percentage of *L. acervorum* ants perishing over 24 hours on the exposure temperature (Б) in winter.



## Холодоустойчивость муравьев различных географических популяций

Описанная картина холодоустойчивости муравьев, обитающих в очень жестких климатических условиях, ставит естественный вопрос о холодоустойчивости тех же видов в регионах с умеренно холодной зимой. Иными словами, представляет интерес становление холодоустойчивости вида по мере ужесточения климатических условий.

Однако сравнение холодоустойчивости насекомых разных географических популяций — весьма непростая задача. Характерная для природных популяций насекомых значительная физиологическая разнокачественность особей (Ушатинская, 1987), служащая важным приспособлением, способствующим сохранению вида в изменчивых условиях среды, в то же время создает известные сложности корректного сравнения данных из разных географических точек. Как показано выше, распределения особей по параметрам холодоустойчивости даже в одном гнезде (но из разных камер), и тем более — из разных гнезд с одной территории, обычно заметно различны. Только очень большие выборки из многих гнезд могут дать устойчивые для данной территории характеристики насекомых, подобно тому, как это было сделано для *F. exsecta* (Берман и др., 1984). К сожалению, этот путь крайне трудоемок.

Материалы по *L. acervorum* на «Аборигене» показывают, что интервалы холодоустойчивости рабочих особей, выявленные в крупном гнезде солидной выборкой (30–40) особей, при достаточном числе проанализированных гнезд оказываются весьма плотно заполнены переходными значениями средних (рис. 58). Поэтому упрощенный, оценочный подход к сравнению холодоустойчивости разных географических популяций может состоять в использовании

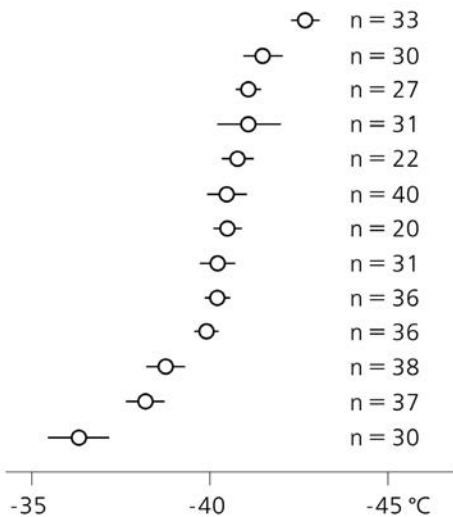


Рис. 58. Диапазон средних значений температуры максимального переохлаждения рабочих особей *L. acervorum* из 13 гнезд («Абориген», 1981 г.).

Fig. 58. Mean supercooling points range of *L. acervorum* ants from 13 nests («Aborigen», 1981)

наиболее низких из средних значений, полученных для разных гнезд, а также наиболее низких величин температуры максимального переохлаждения отдельных особей. Этот подход справедлив при условии, что более жесткие термические условия способны сдвинуть большую часть населения гнезда в область наиболее низких значений холодоустойчивости из зафиксированных в гнезде при относительно высоких температурах.

К сожалению, публикации по холодоустойчивости насекомых, взятых зимой из реальных условий разных географических районов, немногочисленны. На величину средних температур максимального переохлаждения может влиять множество факторов, в том числе и случайных. Поэтому в недавнем обзоре материалов по холодоустойчивости насекомых, обитающих в разных климатах (Turnock, Fields, 2005), за свидетельство действительных различий между видами или популяциями принята разница более 4 °С. Средняя температура максимального переохлаждения у большинства избегающих замерзания видов незначительно варьирует в пределах ареала. Среди 25 видов, для которых имеются данные по холодоустойчивости двух и более географических популяций, различия температур максимального переохлаждения более 4 °С отмечены у 15, а более 10 °С — у 5 видов. Корреляция различий температуры максимального переохлаждения с температурными условиями обитания отмечена лишь для 4 видов. Соответствие холодоустойчивости условиям обитания показано в единственной известной нам работе, посвященной муравью *L. acervorum* (Heinze et al., 1998). Однако авторы рассматривали лишь переносимые температуры, явно недооценивая информативность температур максимального переохлаждения; по этой причине сравнение с нашими данными, к сожалению, невозможно. Сказанное дает основание полагать, что проблема соответствия холодоустойчивости географически удаленных популяций и условий зимовки разработана явно недостаточно.

Имея обширные материалы по холодоустойчивости массовых видов муравьев северо-востока Азии, мы провели сравнительные исследования холодоустойчивости муравьев, обитающих в климатически более мягких регионах: под Магаданом (где заметно сказывается утепляющее влияние моря), в Южной (Тварминне, побережье северо-западной части Финского залива, 59°50' с.ш., 23°15' в.д.) и Северной (Кево, 69°50' с.ш., 27° в.д.) Финляндии.

### **Условия зимовки муравьев в окрестностях Тварминне, Кево, Магадана**

Казалось бы, в наилучшем положении находятся насекомые в Тварминне (табл. 16), где зима наиболее мягка. Средняя температура февраля здесь всего –6.0 °С, однако средний многолетний минимум воздуха достаточно низок: –21.3 °С (Пантюхов, 1964). Почвенные температуры в Тварминне не измерялись, ближайшая точка многолетних наблюдений — метеостанция Йокиойнен — находится восточнее Тварминне и, главное, в 60 км от моря, что выражается и

в более низких средних температурах воздуха, и в большей мощности снежного покрова (48 см против 18 см в Тварминне, где значительная часть его быстро тает). Но и в Йокийоинен температуры почвы высоки, наименьшая из среднемесячных составляет даже на поверхности  $-1.0^{\circ}\text{C}$ , а абсолютный минимум равен  $-7.2^{\circ}\text{C}$  (на глубине 5 см  $-6.6^{\circ}\text{C}$ , а на 20 см  $-0.8^{\circ}\text{C}$ ). Однако в Тварминне, в отличие от Йокийоинен, снежный покров формируется и разрушается несколько раз за зиму. За период 1963–1974 гг. в 40% случаев мощность снежного покрова на последний день зимних месяцев (октябрь–март) не превышала 5 см, а в 25% случаев снега не было вовсе (Climatological..., 1979); при этом температуры воздуха могут опускаться до  $-22^{\circ}\text{C}$  даже в начале марта. Приведенные температуры почвы, как видно, заведомо выше температурных характеристик холодоустойчивости муравьев Тварминне (табл. 17–19). Однако мартовские похолодания обычно случаются на фоне дней с положительными температурами и уже лишенной снега и оттаявшей почвой. Муравьи, обитающие в гнездах с поверхностным расположением камер, оказываются «в весенней обстановке», их холодоустойчивость падает, и при резких глубоких похолоданиях пробудившиеся особи могут вымерзнуть. Таким образом, мягкость зимнего климата Тварминне по отношению к зимующим на поверхности почвы (без снега) насекомым весьма относительна. Резкие перепады температуры, особенно краткосрочные, не менее опасны, чем стабильно низкие, и именно они требуют, видимо, холодоустойчивости «впрок».

В окрестностях Кево — типичном районе Северной Финляндии — муравьи зимуют в принципиально иных условиях. Средняя температура воздуха февраля (самого холодного месяца года)  $-14.1^{\circ}\text{C}$ , среднееголетний минимум  $-33^{\circ}\text{C}$ . Однако при средней мощности снежного покрова (на период максимального снегозапаса) в 67 см температура не опускается на поверхности почвы ниже  $-7.0^{\circ}\text{C}$  (абсолютный многолетний минимум), составляя в среднем  $-4.0^{\circ}\text{C}$  (Results..., 1979). Несколько южнее Кево и, следовательно, континентальнее, на метеорологической станции Соданкюля зарегистрированы абсолютные минимумы почвенных температур для Финляндии (за период 1963–1970 гг.), которые, однако, не были ниже  $-11^{\circ}\text{C}$  в слое почвы 1 см. Приведенные материалы свидетельствуют о весьма благоприятных условиях зимовки в Северной Финляндии для *L. acervorum* и тем более — для видов рода *Formica*, имеющих глубоко расположенные гнезда. Подчеркнем два главных обстоятельства: с одной стороны, умеренные (относительно холодоустойчивости муравьев) минимальные температуры почвы (даже абсолютные минимумы), а с другой — стабильность температуры на протяжении всего холодного времени благодаря ранним и глубоким снегам: уже в декабре средняя мощность снежного покрова здесь составляет 41 см, а в апреле — 75 см (Results..., 1979).

На северо-востоке Азии даже в приморских районах условия зимовки муравьев много суровее. В окрестностях Магадана средняя температура января  $-18.2^{\circ}\text{C}$  (средний многолетний минимум  $-20.6^{\circ}\text{C}$ ). Из-за сильных и частых ветров распределение снега крайне неравномерное. Температуры поверхности

почвы открытых бесснежных участков опускаются до  $-32...-36$  °С, на глубине 20 см до  $-26...-29$  °С (наши неопубликованные данные), а при 60-сантиметровом снежном покрове соответственно до  $-17.0$  и  $-5.3$  °С (Берман и др., 1998).

Принципиально иная ситуация, как мы подробно описали выше, складывается зимой в районе стационара Абориген. Несмотря на небольшое расстояние от Магадана до «Аборигена» (около  $2^\circ$  по широте или примерно 200 км по прямой) климат этих территорий существенно различен. Значительное утепляющее влияние моря зимой проявляется лишь в узкой, собственно береговой полосе, составляющей в зависимости от рельефа сотни метров или немногие километры. Наиболее яркое проявление этого утепления — отсутствие мерзлоты или ее островной характер на побережье; за его пределами мерзлота становится повсеместной, сказываясь на всех компонентах экосистем, в том числе и на муравьях (Жигульская, Берман, 1989). Влияние моря постепенно затухает к верховьям Колымы; в Северо-Восточной Якутии оно ничтожно, и метеостанции Оймякон, Мома, Делянкир и некоторые другие очерчивают область максимальной континентальности и полюса холода Северного полушария.

Напомним, что в верховьях Колымы наиболее низкие температуры на поверхности почвы ( $-25...-43$  °С) и на глубине 20 см ( $-21...-33$  °С) отмечены на малоснежных участках (0–20 см), занимающих в целом небольшие площади. Снежный покров в 20–40 см, свойственный подавляющей части территории, сохраняет температуры в пределах  $-16...-27$  °С на поверхности и  $-12...-22$  °С на глубине 20 см. Еще большая мощность снега не дает опускаться температурам ниже  $-18$  °С на поверхности почвы и  $-15...-16$  °С на глубине 20 см даже при близких к  $-60$  °С температурах воздуха.

### **Холодоустойчивость муравьев из окрестностей Тварминне, Кево и Магадана**

Самый холодоустойчивый вид муравьев из изученных в настоящее время, как мы писали выше, — *L. muscorum* (Берман и др., 1982). В Оймяконе наиболее низкие температуры максимального переохлаждения у этого вида достигали  $-58.1$  °С (личинки), средние же температуры максимального переохлаждения имаго ( $n = 166$ ) из восьми гнезд составили  $-40.0 \pm 0.7$  °С с амплитудой примерно в  $4$  °С, у личинок из двух гнезд ( $n = 52$ )  $-41.5 \pm 1.6$  °С (Берман и др., 1982). В Тварминне температуры максимального переохлаждения муравьев *L. muscorum* в обследованных гнездах значительно выше, чем приведенные для северо-востока Азии (табл. 17). При этом наиболее низкие значения насекомых из Тварминне соответствовали наиболее высоким с Северо-Востока. Разница между наиболее близкими средними для личинок из Тварминне и с Северо-Востока составляла около  $8$  °С ( $-23.9...-31.6$  °С), для имаго — почти  $10$  °С ( $-27.4...-36.7$  °С). Несмотря на различие температур максимального переохлаждения на Северо-Востоке и в Тварминне, глубины переохлаждения невелики и почти равны у имаго ( $4.6$  °С в Якутии и

Таблица 16. Температура воздуха и почвы в обследованных географических пунктах  
Table 16. Air and soil temperature of the studied geographical sites

Пункт (метеостанция)	Средняя мощ- ность снега, см	Средняя темпе- ратура воздуха января, °С	Минимальная температура почвы на глубине, °С			
			0 см	5 см	20 см	50 см
Оймякон (Агаякан)	37.0	-50.0	-25.0	-24.7	-22.8	-21.0
«Абориген» (Детрин)	40.0	-37.8	-18.0...-43.0	-17.0...-40.0	-16.0...-38.0	-10.0...-15.0
Магадан (Нагаева)	60.0	-18.2	-17.0...-30.4	-9.0...-18.5	-5.3...-15.7	-3.5...-6.5
Кево (Итсуоки)	67.0	-14.1	-4.0 (-7.0)	-3.5 (-6.0?)	-3.1 (-5.1)	-1.4 (-3.4)
Йокийнен (одноименная)	48.0	-7.4	-1.0 (-7.2)	-0.7 (-6.6?)	-0.3 (-2.8)	+0.4 (-0.5)
Тварминне (одноименная)	18.0	-6.0	-	-	-	-

Для температур почв приведены наименьшие из среднедекадных на Агаякане (Берман и др., 1982), диапазон температур в биотопах с разной мощностью снега на Аборигене и в окрестностях Магадана (Берман и др., 1984, 1987а, 1998), наименьшая из среднемесячных и абсолютный многолетний минимум (в скобках) для Кево и Йокийнена (Results..., 1979). «?» — данные получены путем интерполяции; «-» — нет данных.

Таблица 17. Холодоустойчивость (°С) *L. muscorum* в обследованных точках ареала  
Table 17. Cold hardiness (°С) of *L. muscorum* from studied points of geographic range

Пункт	Дата измере- ния	Температура переохлаждения			Температура замерзания		Глубина переохлаждения	
		m ± se	min	n	m ± se	n	m ± se	n
Имаго								
Лето								
Оймякон	9.VII.79	-13.1±0.4	-15.4	15	-9.7±0.3	15	3.5±0.2	15
Зима								
Тварминне	8.III.91	-22.9±1.0	-29.0	33	-	-	-	-
	21.II.92	-25.4±0.4	-29.6	44	-21.5±0.7	21	3.9	-
	21.II.92	-27.4±0.5	-31.0	54	-23.9±0.5	43	3.5	-
Оймякон	30.III.80	-36.7±0.0	-43.4	27	-30.6±0.9	27	6.0±0.2	27
	29.III.80	-44.2±0.8	-47.0	12	-39.6±1.0	11	4.6±0.3	11
Личинки								
Лето								
Оймякон	9.VII.79	-9.5±0.4	-14.2	25	-6.6±0.3	25	2.9±0.3	25
Зима								
Тварминне	21.II.92	-23.3±0.5	-28.4	35	-19.1±0.8	12	4.2	-
	21.II.92	-23.9±0.5	-30.1	43	-	-	-	-
Оймякон	30.III.80	-31.6±1.7	-45.3	11	-30.7±1.6	11	1.0±0.2	11
	28.III.80	-44.1±0.9	-58.1	41	-43.0±1.0	41	1.1±0.1	41

Из летних данных по Оймякону выбраны наименьшие из средних значений температуры переохлаждения с соответствующими им температурами замерзания и глубиной переохлаждения; из зимних — наименьшие и наибольшие; m ± se — средняя ± стандартная ошибка; min — минимальное значение в выборке; n — величина выборки. Прочерк — данных нет.

Таблица 18. Холодоустойчивость (°C) *L. acervorum* из обследованных точек ареалаTable 18. Cold hardness (°C) of *L. acervorum* from studied points of geographic range

Пункт	Дата измерения	Температура переохлаждения			Температура заморзания		Глубина переохлаждения	
		m ± se	min	n	m ± se	n	m ± se	n
Имаго								
Лето								
«Абориген»	27.VII.78	-12.4±0.4	-14.9	17	-9.9±0.3	17	2.5±0.3	17
Зима								
Кево	26.II.92	-22.9±0.6	-28.5	44	-15.9±0.8	42	7.0	
	27.II.92	-27.1±0.3	-31.5	46	-21.8±0.7	53	5.3	
Тварминне	7.III.91	-22.3±1.0	-29.1	33	–		–	
	19.II.92	-25.6±0.6	-30.9	42	–		–	
	5.III.91	-26.7±0.45	-29.5	31	–		–	
Магадан	13.IV.92	-22.8±0.6	-31.8	49	-15.5±0.6	49	7.3	
	6.IV.92	-25.6±1.0	-32.4	27	-19.1±1.0	27	6.5	
«Абориген»	27.II.81	-36.3±0.8	-43.1	30	-26.4±0.8	30	9.8±0.3	30
	18.II.92	-42.7±0.3	-47.6	33	-35.4±0.4	33	7.1±0.2	33
Личинки								
Лето								
«Абориген»	25.VII.78	-11.1±0.2	-13.2	29	-6.1±0.3	29	5.0±0.2	29
	8.VII.79	-9.6±0.3	-12.8	25	-6.6±0.4	25	3.0±0.2	25
	13.VII.78	-11.6±0.3	-13.2	18	-6.8±0.4	18	4.8±0.4	18
Зима								
Кево	27.II.92	-18.3±0.5	-27.0	49	-13.3±0.6	46	5.0	46
	27.II.92	-25.4±0.8	-37.3	47	-22.1±0.9	28	3.3	
	29.II.92	-23.4±0.6	-32.1	42	-21.5±0.7	33	1.9	
Тварминне	5.III.91	-22.4±0.4	-26.9	54	–		–	
	20.II.92	-27.0±0.8	-35.0	49	–		–	
Магадан	13.IV.92	-24.6±0.6	-34.0	52	-21.8±0.6	52	2.	52
	10.IV.92	-25.7±1.4	-34.0	26	-23.6±1.5	26	2.1±0.2	26
«Абориген»	28.II.81	-35.4±0.5	-39.9	37	-33.3±0.5	37	2.1±0.1	37
	25.X.78	-48.2±2.3	-56.1	11	–		–	

3.9 °C в Тварминне) и различаются на 3 °C у личинок (соответственно 1.1 и 4.2 °C).

У *L. acervorum* на «Аборигене» средние температуры максимального переохлаждения имаго из разных гнезд зимой (табл. 18) варьируют в пределах -36 ... -43 °C, личинок -35...-48 °C. Население гнезд этого вида из окрестностей Магадана, Кево и Тварминне показывают существенно более высокие средние значения температуры максимального переохлаждения у имаго: -22...-27 °C; наиболее низкие температуры максимального переохлаждения особей этих же гнезд также близки между собой. Для личинок картина средних температур аналогична, но минимальные значения много ниже (-27...-37 °C), т.е. часть из них находится уже в области средних температур переохлаждения личинок из гнезд с «Аборигена».

У полярного муравья в окрестностях «Аборигена» температуры максимального переохлаждения из разных гнезд равны  $-27.5 \dots -30.3$  °C при средней для 11 обследованных зимой гнезд в  $-28.6 \pm 0.2$  °C ( $n = 467$ ). Под Магаданом и в Кево средние температуры максимального переохлаждения для населения гнезд были около  $-20$  °C. На «Аборигене» минимальные значения для отдельных особей опускались до  $-35.3$  °C (Берман и др., 1987а), под Магаданом и в Кево — до  $-26$  °C, и везде они были всего лишь на  $5-6$  °C ниже средних для гнезда в целом значений. Все обсуждаемые зимние показатели для Магадана, Кево и летние для «Аборигена», как видно из табл. 19, образуют ряд, в котором соседние в таблице значения температуры максимального переохлаждения статистически неразличимы (например, гнезда с «Аборигена» за 6.06.83 г. и из Кево за 28.02.92 г.; из Кево за 28.02.92 г. и Магадана за 16.04.92 г.), и только зимние данные с «Аборигена» отделены ступенью в  $6$  °C. Почти аналогичная картина с темпера-

Таблица 19. Холодоустойчивость (°C) рабочих особей в гнездах *F. exsecta*, *F. gagatooides*, *F. lemani* из обследованных точек ареала

Table 19. Cold hardiness (°C) of the workers in the nests of *F. exsecta*, *F. gagatooides*, *F. lemani* from studied points of geographic range

Пункт	Дата измерения	Температура переохлаждения		Температура заморозания	Глубина переохлаждения	
		$m \pm SE$	min	$m \pm SE$	$m \pm SE$	$n$
<i>F. gagatooides</i>						
Лето						
«Абориген»	6.VI.83	$-18.9 \pm 1.3$	$-27.9$	$-5.8 \pm 0.5$	$13.1 \pm 1.0$	27
Зима						
Кево	28.II.92	$-19.4 \pm 0.5$	$-25.5$	$-10.1 \pm 0.6$	$9.3 \pm 0.5$	50
Магадан	16.IV.92	$-21.5 \pm 0.5$	$-26.0$	$-9.5 \pm 0.5$	$12.0 \pm 0.5$	46
«Абориген»	25.II.81	$-27.5 \pm 0.5$	$-33.1$	$-13.0 \pm 0.4$	$14.6 \pm 0.4$	40
	25.IV.79	$-30.3 \pm 0.5$	$-32.5$	$-13.1 \pm 0.4$	$17.2 \pm 0.5$	20
<i>F. lemani</i>						
Лето						
«Абориген»	6.VI.83	$-15.1 \pm 0.8$	$-23.9$	$-5.2 \pm 0.4$	$10.3 \pm 0.7$	29
Зима						
Кево	1.III.92	$-16.2 \pm 0.5$	$-22.8$	$-9.2 \pm 0.5$	$7.0 \pm 0.5$	42
Магадан	7.I.94	$-14.7 \pm 0.6$	$-22.1$	$-6.6 \pm 0.3$	$8.0 \pm 0.5$	45
«Абориген»	7.IV.83	$-20.7 \pm 0.5$	$-28.2$	$-9.4 \pm 0.2$	$12.3 \pm 0.4$	66
	31.III.83	$-26.7 \pm 0.6$	$-32.4$	$-13.9 \pm 0.4$	$12.6 \pm 0.4$	39
<i>F. exsecta</i>						
Лето						
«Абориген»	6.VI.83	$-14.9 \pm 0.7$	$-21.6$	$-5.2 \pm 0.5$	$9.7 \pm 0.5$	32
Зима						
Тварминне	8.III.91	$-10.7 \pm 0.7$	$-18.8$	$-5.4 \pm 0.2$	$5.7 \pm 0.3$	41
Кево	28.II.92	$-15.9 \pm 0.3$	$-20.4$	$-8.8 \pm 0.5$	$7.2 \pm 0.5$	46
Магадан	8.I.94	$-15.4 \pm 0.4$	$-20.1$	$-7.2 \pm 0.2$	$8.2 \pm 0.3$	52
«Абориген»	2.III.92	$-18.6 \pm 0.9$	$-26.8$	$-6.9 \pm 0.4$	$11.7 \pm 0.7$	33
	25.II.92	$-22.5 \pm 0.3$	$-24.5$	$-8.7 \pm 3.3$	$13.7 \pm 0.5$	28

турами замерзания, но ступенька между зимними данными с «Аборигена» и остальными составляет меньше 3 °С; по глубине переохлаждения же летние и зимние насекомые с «Аборигена» различаются только на 1.5–4.1 °С, а из Кево и Магадана — на 2.7 °С.

Муравьи *F. lemami* в соответствии с большей защищенностью зимовочных камер от низких температур имели на «Аборигене» температуры максимального переохлаждения в среднем на 4–7 °С (см. табл. 19) выше и варьирующие в более широких пределах, чем у предыдущего вида. Средние температуры замерзания и глубина переохлаждения у этих видов оказались близки. Летом на «Аборигене» рабочие особи *F. lemami* в разных гнездах имели средние температуры максимального переохлаждения от –13.5 до –19.1 °С при температурах замерзания около –6 °С. В Кево зимой значения холодоустойчивости в этого вида близки к летним для муравьев с «Аборигена», кроме температуры замерзания, оказавшейся в диапазоне зимних значений для муравьев с «Аборигена».

Среди широко распространенных в континентальных районах Северо-Востока Азии видов рода *Formica F. exsecta* наименее устойчива к холоду. Средняя температура максимального переохлаждения муравьев зимой в гнездах с «Аборигена» равна  $-20.2 \pm 0.2$  °С ( $n = 750$ ); глубина переохлаждения насекомых из обследованных гнезд стабильна и составляла 12–14 °С ( $n=162$ ), но у отдельных особей достигала 17 °С (Берман и др., 1982), как и у *F. gagatoides*. В Кево средняя температура максимального переохлаждения 46 особей была около –16 °С, а в Тварминне только –10.7 °С (см. табл. 19). Однако экстремальные значения этого показателя в Кево и Тварминне достигали средних значений для гнезд с «Аборигена». Температуры замерзания насекомых из Кево оказалась тождественны таковым насекомых с «Аборигена». Глубина же переохлаждения у зимних насекомых на «Аборигене» заметно больше, чем в других обследованных популяциях. В целом, как и в случае с *F. gagatoides* и *F. lemami*, значения температуры максимального переохлаждения у *F. exsecta* образуют плавный ряд со ступенью от Кево к «Аборигену».

\*\*\*

Приведенные выше материалы по холодоустойчивости муравьев из удаленных географических популяций при совокупном рассмотрении дают весьма четкую картину. Несмотря на значительное различие осенних и зимних термических режимов во всех обследованных географических пунктах, кроме верховий Колымы и Индигирки, полученные на разных исследованных видах результаты имеют одну и ту же тенденцию. Наиболее полно она проявляется на холодоустойчивости *L. acervorum*, измеренной во всех пунктах работы (см. табл. 18; рис. 58). В Тварминне, Кево и Магадане зимняя холодоустойчивость каждого вида практически тождественна, если не по средней для суммарной выборки из разных гнезд, то по интервалам между парами (минимальная — максимальная) средних значений для гнезд из данного пункта (см. рис. 59). Насекомые же с «Аборигена» имеют значительно более низкие значения.



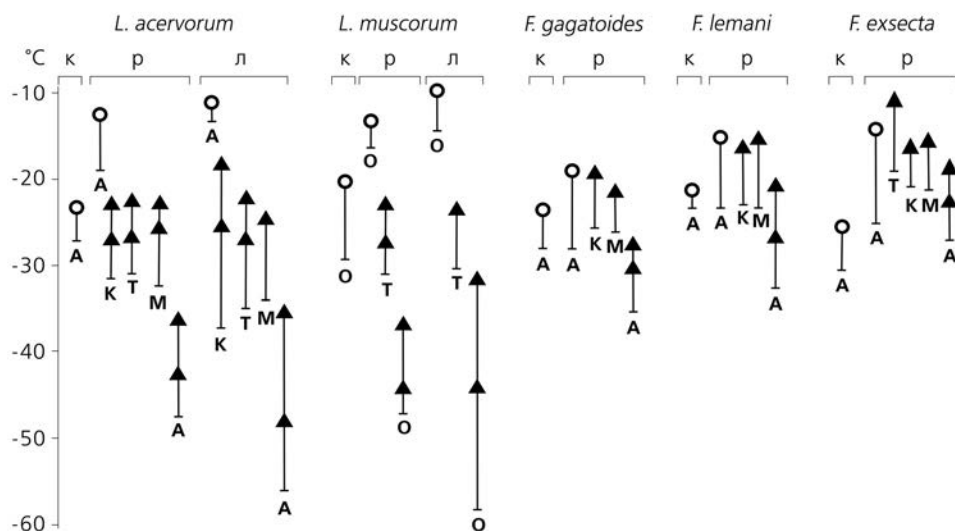


Рис. 59. Температуры максимального переохлаждения (Тп) в разных частях ареала некоторых видов муравьев. А — Абориген, К — Кево, М — Магадан, О — Оймякон, Т — Тварминне. Кружок — средние значения Тп для муравьев из отдельных гнезд летом, треугольник — зимой, к — куколки; р — рабочие особи; л — личинки; линии с поперечным штрихом — минимальные значения Тп в выборке.

Fig. 59. Supercooling points (SCP) in different parts of geographic range of some ants species. А — Aborigen, К — Kevo, М — Magadan, О — Oimyakon, Т — Tvarminne. Circle — mean SCP for sampling of ants from certain nests in summer, triangle — in winter, к — pupae, р — workers, л — larvae; line with crossing bar — minimal SCP value in sampling.

Муравьи рода *Formica*, будучи представителями другого подсемейства (Formicidae), нежели *Leptothorax* (Myrmicinae), обладают в среднем много меньшей холодоустойчивостью, однако тенденции ее распределения по исследованным популяциям разных видов *Formica* (см. табл. 19 и рис. 59) близки к описанным для *L. acervorum*. Данные рис. 59 позволяет предполагать, что результаты по *L. muscorum*, холодоустойчивость которого измерена только в Тварминне и Оймяконе, представляет собой фрагмент картины, аналогичной таковой по *L. acervorum*.

### Холодоустойчивость и климатические условия

Различия климата в районах, где находятся обследованные популяции, близки к максимально возможным зимой в Евразии на широтах 60–70°. В пределах ареалов названных видов теплее наиболее теплой из обследованных точек — Тварминне — могут быть территории, лежащие на юго-западе Скандинавского

полуострова. Весь представленный выше материал позволяет полагать, что зимняя холодоустойчивость обсуждаемых видов муравьев будет здесь не хуже таковой муравьев Тварминне. Напротив, насекомые из Северо-Восточной Якутии (*L. muscorum*) и с «Аборигена» (остальные виды), видимо, отражают максимально реализуемую ими ныне холодоустойчивость. Как было отмечено в предыдущем разделе, муравьи на «Аборигене» уже к середине октября достигают уровня холодоустойчивости, отмеченного нами в феврале в Тварминне, Кево и Магадане. В конце октября холодоустойчивость, например, личинок *L. acervorum* на «Аборигене» может достигать рекордных для вида значений: средняя для гнезда  $-48.2 \pm 2.3$  °С. Начиная с этого времени и вплоть до конца апреля, муравьи всех изученных на «Аборигене» видов находятся при отрицательных температурах и, судя по результатам пробуждения насекомых из раскопанных зимой гнезд и значениям  $LT_{50\%}$ , весьма успешно их переносят.

И из рис. 59, и из сравнения табл. 17, 18 и 19 следует, что во всех пунктах работы, кроме «Аборигена», мы, вероятно, имеем дело с насекомыми, лишь в незначительной мере использующими свои физиологические возможности сверх летней неспецифической холодоустойчивости. Этого им оказывается достаточно для успешной зимовки в регионах с относительно мягкими подснежными температурами. Мягкими — за счет либо достаточно высоких температур воздуха, либо мощного снежного покрова. Во второй половине зимы и весной муравьи, как и некоторые другие насекомые (Ушатинская, 1987), очевидно, находятся в состоянии холодового оцепенения: после прогревания (даже быстрого) насекомые начинают бегать, создавая немалые трудности экспериментатору. Подчеркнем, что в данном случае холодоустойчивость насекомых — побочный «продукт» состояния диапаузы, а не специальная адаптация. В этой связи естественно предположить, что благодаря подобной преадаптированности к зимним холодам значительная часть Северной Евразии с устойчивым снежным покровом, за исключением ультраконтинентальных районов, могла быть колонизована муравьями.

Феномен высокой холодоустойчивости муравьев в холодных континентальных районах верховьев Колымы и Индигирки, несомненно, связан с особенностями здешнего климата. Наиболее важен для становления зимней холодоустойчивости, вероятно, осенний температурный режим. К сожалению, мы не можем с определенностью указать конкретный фактор, способствующий экстремальной холодоустойчивости: то ли колоссальная суточная амплитуда температур воздуха ( $-15 \dots +15$  °С) в конце сентября, то ли резкое понижение температур в почве при бесснежье или малом снеге в октябре-ноябре, то ли более плавное, но продолжительное падение температур в первой половине зимы. Осень в остальных изученных регионах много мягче либо за счет раннего и обильного выпадения снега, либо благодаря более высоким температурам воздуха.

Для выяснения процесса, ответственного за холодоустойчивость муравьев с «Аборигена», нужны тщательные специальные исследования; этот процесс может оказаться комбинацией диапаузы и акклиматизации. Акклиматизация, в силу

отмеченных выше больших суточных колебаний температуры воздуха в конце сентября, может включать в себя реакции типа быстрого закаливания («rapid cold hardening») и даже холодового шока. Напомним, что под акклимацией понимается воздействие (и результат воздействия) постепенно снижающихся температур в лабораторном эксперименте, как правило в течение дней и недель; акклиматизаций — тот же процесс и результат, но при постепенно снижающихся сезонных температурах в природе (Block, 1995); холодовым шоком — резкое снижение температуры до околонулевых значений на минуты или часы (Sinclair, Roberts, 2005). Эти понятия и соответствующие им процессы в настоящее время пересматриваются и интенсивно изучаются (Bale, 2002; Sinclair, Roberts, 2005), в основном на хорошо известных модельных объектах, таких, как дрозофилы.

Только в наиболее холодных регионах, в верховьях Колымы и Индигирки (вероятно, также в верховьях Яны, в Центральной Якутии и других регионах с очень холодной зимой), под прямым влиянием отрицательных температур происходит накопление значительных количеств криопротекторов разной природы для *Formica* и *Leptothorax* (Лейрих, 1989).

Известно, что синтез глицерина идет при температурах ниже 5 °C и продолжается по меньшей мере до -17 °C (Ring, Tesar, 1980). В последние годы активность ответственных за синтез полиолов энзимов в зависимости от физиологического состояния изучалась у ряда видов насекомых. Выяснилось, что синтез начинается под воздействием температур ниже 5 °C, но только у предварительно ушедших в диапаузу насекомых, и эффективен в начале диапаузы, но не в конце (Kostal et al., 2004a,b). Вероятно, физиологическое состояние муравьев в условиях холодного континентального климата к моменту осеннего снижения температур в почве максимально благоприятно для накопления криопротекторов. Как видно из рис. 46 и 47, в ходе сезонной акклиматизации у муравьев *L. acervorum* и *C. herculeanus* на «Аборигене» синтез полиолов начинается в сентябре, но к концу октября образуется еще только 50% от максимального количества, отмеченного в январе-феврале. По-видимому, соотношение характеристик, определяемых диапаузой и акклиматизацией, может давать весьма разный интегральный эффект, что подтверждается и нашими результатами изучения муравьев разных родов и примерами из литературы. Так, холодоустойчивость насекомых, находящихся в диапаузе, может быть весьма значительной и при достаточно высоких положительных температурах среды. По Меривэ (1971б), температура максимального переохлаждения у ряда видов после впадения в диапаузу достигала предельных значений у насекомых, содержащихся в лаборатории при 20 °C, значительно быстрее контрольных в природных условиях; способность к переохлаждению имела при 20 °C у всех видов почти максимальную величину, характерную для этих видов зимой в период самой высокой холодоустойчивости.

В свою очередь, ход акклиматизации, как и всех других процессов, связанных с холодоустойчивостью, у представителей разных групп насекомых, а нередко — и в пределах одного рода, может быть различен. У одних скорость акклимации

находится в прямой зависимости от температуры и влажности (Шельдешова, 1972), у других даже в оптимальных условиях занимает 1.5 мес, причем температура среды  $-13^{\circ}\text{C}$  оказывает на них относительно незначительное влияние по сравнению с  $-6^{\circ}\text{C}$  (Меривээ, 1971а). Поскольку у обсуждаемых видов муравьев акклиматизация и диапауза специально не изучались, так же, как и зимнее содержание холодозащитных веществ у всех популяций, кроме как с «Аборигена», остается неясным, способны ли муравьи, обитающие на территории с относительно мягкой зимой, к значительному увеличению холодоустойчивости при оптимальном режиме акклиматизации, подобно популяциям из ультраконтинентальных районов. Судя по минимальным значениям холодоустойчивости отдельных особей муравьев из Тварминне, Кево и Магадана, этот процесс принципиально возможен.

Как было показано в разделе настоящей главы о зависимости холодоустойчивости от микроклимата, различие участков по минимальным температурам  $-12\dots-14^{\circ}\text{C}$  и  $-20\dots-25^{\circ}\text{C}$ , на которых расположены гнезда *L. acervorum*, дает приращение холодоустойчивости всего лишь в  $2^{\circ}\text{C}$ . Таким образом, акклиматизация завершается либо при более высоких температурах (чем  $-12^{\circ}\text{C}$ ), либо за нее ответственны другие климатические параметры, например — длительность пребывания осенью при каких-то пороговых температурах, их суточный ход и т.д. Наиболее же вероятно, что удачное сочетание диапаузы и воздействия отрицательных температур предопределяет использование резервных веществ для синтеза криопротекторов, а не на поддержание жизнедеятельности завершивших диапаузу муравьев при малых положительных температурах, как это может происходить в условиях мягкой осени и не холодной зимы.

Наконец, мы хотели бы обратить внимание на выявленный нами, но не исследованный факт, который дает некоторую надежду на возможность прогнозирования величин холодоустойчивости без проведения чрезвычайно трудоемких зимних исследований в природе. Основания для такого прогноза наглядно представлены на рисунке 59, на который нанесены данные о летней (июль-август) холодоустойчивости куколок исследуемых насекомых. Куколки видов рода *Formica*, как и другие ювенильные стадии развития насекомых этого рода, никогда не зимуют, и их холодоустойчивость не имеет какого-либо адаптивного смысла. Однако холодоустойчивость куколок *F. exsecta* превосходит таковую зимующих имаго во всех пунктах работы и, что особенно важно, даже на «Аборигене». Куколки *F. gagatoides* и *F. lemani* менее холодоустойчивы, чем куколки *F. exsecta*, из чего следует, что это не родовой признак. Более сложна ситуация с куколками видов рода *Leptothorax*, поскольку летом в гнездах обоих видов могут присутствовать куколки разных стадий развития. Крайние варианты легко отличаются друг от друга и внешне (по цвету), и по холодоустойчивости (табл. 20). Начинающие развитие светлые куколки обладают максимальной холодоустойчивостью; темные куколки завершают развитие, и их холодоустойчивость близка к таковой только что вылупившихся муравьев.

Таблица 20. Холодоустойчивость (°C) куколок муравьев рода *Leptothorax*Table 20. Cold hardiness (°C) of the ants' pupae of the *Leptothorax* genus

Вид	Температура переохлаждения			Окраска куколок
	m ± SE	min	n	
<i>L. acervorum</i> (Абориген, 26.VII.1978)	-23.3 ± 0.4	-27.0	28	Светлая
	-16.0 ± 0.9	-26.2	19	Темная
	-20.3 ± 3.3	-27.9	15	Светлая
<i>L. muscorum</i> (Оймякон, 9.VII.1979)	-13.0 ± 2.2	-27.3	15	Темная
	-19.2 ± 3.0	-27.6	16	Светлая
	-15.2 ± 2.5	-25.6	16	Темная

В скобках — пункт и дата измерения.

### Некоторые итоги

Подводя итог всем изложенным в главе материалам, отметим некоторые общие моменты. В целом изученные в одной географической точке 9 видов муравьев по значениям холодоустойчивости образуют практически непрерывный ряд по средним температурам максимального переохлаждения: от -19 до -40 °C, по ЛТ<sub>50%</sub> — от -12 до -35 °C. Наиболее быстрые изменения температуры максимального переохлаждения у всех видов отмечаются осенью (сентябрь-октябрь), однако и далее, в течение всего периода отрицательных температур почвы происходит увеличение холодоустойчивости, более значительное в ноябре-декабре и, вероятно, медленно нарастающее вплоть до таяния снега. Иными словами, близкие к минимальным значения температуры переохлаждения сохраняются на протяжении 5 мес (с декабря по конец апреля).

Увеличение холодоустойчивости сопровождается синтезом низкомолекулярных антифризов, представленных сахарами и многоатомными спиртами. Низкие средние температуры максимального переохлаждения обеспечиваются накоплением весьма значительных количеств полиолов (до 16% у рабочих и 24% у личинок *L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*), близких к рекордным для зимующих насекомых (Хансен, 1980а, б; Ring, Tesar, 1981).

Как и у ряда обследованных ранее видов насекомых, процент смертности муравьев при низких отрицательных температурах линейно зависит от логарифма времени экспозиции. Поэтому процент гибели при постоянных температурах и экспозиции в 1 сут достаточно полно отражает реакцию муравьев на возможные природные ситуации. В качестве критерия устойчивости к длительному воздействию низких температур избрана температура, ведущая к гибели половины особей за 1 сут (ЛТ<sub>50%</sub>). Эта характеристика аналогична критерию для устойчивых к замерзанию видов беспозвоночных.

Поскольку мы использовали в работе очень большие выборки, чрезвычайно информативным показателем оказалась разница между средней температурой максимального переохлаждения и порогом переносимых температур.

Эта характеристика не только позволяет сравнивать виды между собой, но и рельефно отображает сезонные изменения. Зимой порог лежит в области, превышающей средние температуры максимального переохлаждения на 1.5–3.5 °C у *F. gagatoides*, 2.5–4.5 °C у *M. kamtschatica* и *M. bicolor*, 5 °C у *L. acervorum* и *F. sanguinea*, 6–7 °C у *F. lemani* и *F. exsecta*; наиболее глубокое переохлаждение при этом способны длительно переносить *F. gagatoides* и *F. lemani* (до 13 °C), все остальные — не более 4–5 °C. Летом у представителей рода *Formica* разница между температурами максимального переохлаждения и порогами длительно переносимых температур в среднем несколько больше и составляет 7–9 °C, что позволяет им выживать в эксперименте при температурах до –8 °C. Подобную значительную летнюю резистентность к низким отрицательным температурам следует, очевидно, рассматривать как неспецифическую. Она в целом не характерна для насекомых средних широт (Lee, Denlinger, 1991), хотя, с нашей точки зрения, подобное суждение не имеет достаточных оснований в силу слабостью изученности феномена.

Поскольку в летнее время  $LT_{50\%}$  равна температурам замерзания или выше их (зимой она всегда ниже), основным показателем сезонного увеличения холодоустойчивости этой группы видов, наряду с понижением температур максимального переохлаждения, служит стабилизация состояния переохлаждения. Летом снижение температуры муравья ниже температуры замерзания жидкостей тела (что очевидно сопровождается стохастическим процессом образования и разрушения центров кристаллизации) весьма быстро завершается замерзанием; зимой же рост возникающих центров кристаллизации подавляется не установленными нами агентами, возможно антифризными полипептидами, и состояние переохлаждения сохраняется в течение месяцев. Для наименее устойчивых к холоду зимой видов (*F. exsecta*, *F. sanguinea*, *F. lemani*) порог длительно переносимых температур меняется от лета к зиме лишь на 3–6 °C.

## Глава 5

# О СВЯЗИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ, ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ ЗИМОВКИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МУРАВЬЕВ

Представленный в предыдущих главах материал по биотопическому распределению муравьев, особенностям экологии зимовки и резистентности к холоду позволяет выяснить, ограничено ли пространственное распределение этих насекомых температурными условиями зимовки.

По резистентности к холоду всех исследованных нами муравьев можно разделить на три группы. Наиболее холодоустойчивы *L. acervorum*, *L. muscorum* и *C. herculeanus*: их средние температуры максимального переохлаждения лежат в области  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Значительно уступают им *F. gagatoides* и оба вида *Myrmica*, температуры максимального переохлаждения которых составляют  $-27\text{...}-31\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Остальные представители рода *Formica* имеют невысокую холодоустойчивость — температуры максимального переохлаждения лежат в диапазоне  $-18\text{...}-25\text{ }^{\circ}\text{C}$  (табл. 21).

### Группа I (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*)

Среди всех муравьев Северо-Востока *L. acervorum* занимает наиболее широкий спектр местообитаний и имеет здесь наивысшую из приводимой в литературе и по нашим данным численность. Благополучие этого вида в значительной мере определяется его очень высокой холодоустойчивостью. Температуры максимального переохлаждения зимующих имаго и личинок в среднем составляют  $-40\pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Исходя из температур максимального переохлаждения и экспериментов по выживаемости *L. acervorum* при низких отрицательных температурах, мы можем с уверенностью говорить, что 50%-ная смертность при длительных экспозициях у рабочих этого вида наблюдается при температурах ниже  $-32\text{ }^{\circ}\text{C}$ , но и при  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  некоторая часть муравьев выживает. Распределение температур максимального переохлаждения рабочих в каждом гнезде отличается значительной компактностью — коэффициент вариации, как правило, невелик — 8–15%. Наиболее высокие температуры максимального переохлаждения имаго не превосходят  $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ , минимальные же составляют  $-44\text{...}-45\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Достаточно редки гнезда с отклонениями от указанных средних более чем на  $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ : из 22 обследованных в зимнее время гнезд лишь в трех средние температуры максимального переохлаждения рабочих лежали около  $-37\text{...}-38\text{ }^{\circ}\text{C}$  (от  $-30$  до  $-41\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), а в одном достигали  $-42.2\text{ }^{\circ}\text{C}$  (от  $-38$  до  $-46\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Количество недостаточно подготовленных к зимовке рабочих особей в гнездах очень незначительно — на гнездо в 50–60 особей лишь по 1–2 шт. имеют аномально

Таблица 21. Условия зимовки и холодоустойчивость массовых видов муравьев на Верхней Колыме  
 Table 21. Wintering conditions and cold hardness of the dominant ant species in the Upper Kolyma area

Вид	Биогеографическое распределение	Глубина размещения зимовочных камер, см	Условия зимовки, °С		Холодоустойчивость, °С			Резерв
			Средние мин. t на подавляющей части территории Колымы на глубине зимовки	Обычные сезонные минимумы в гнездах	Минимальные из зарегистрированных t в зимовочных камерах	Температура переохлаждения	Температура 50%-ной смертности	
<i>L. aservogit</i>	Почти повсеместно в поясе редколесий	2-7	-24...-27	-24...-27	-30	-38...-43	-32...-35	10
<i>L. muscorum</i>	Очень локально	7-10	-24...-27	Нет данных	-25	-37...-44	Нет данных	?10
<i>C. heerculeatus</i>	Почти повсеместно в поясе редколесий	0-10	-24...-27	-14...-25	-30	-37...-40	-28...-34	10
<i>F. gagatoides</i>	То же	10-25	-16...-24	-16...-22	-25	-27...-30	-24...-28	4-6
<i>M. kamtschatica</i>	Локально	10-25	-16...-24	-16...-18	-28	-27...-31	-23...-28	5-7
<i>M. bicolor</i>	То же	30-40	-18...-22	Нет данных	-20	-27...-31	-23...-26	4-6
<i>F. candida</i>	- " -	25-50	-15...-22	Нет данных	-20	-24...-25	-18...-19	0-2
<i>F. exsecta</i>	Пятнисто	10-130	-6...-24	-10...-13	-13	-19...-22	-12...-15	2-3
<i>F. sanguinea</i>	Локально	20-40	-18...-24	-10...-13	-13	-17...-18	-12...-14	2-3
<i>F. lemni</i>	То же	60-140	-6...-12	-10...-15	-12	-20...-24	-15...-17	2-5



высокие температуры максимального переохлаждения (около  $-20...-25$  °C). Об успешности подготовки к зимовке свидетельствует также высокий процент пробуждающихся зимой в лабораторных условиях рабочих муравьев (95–100%). Температурные характеристики зимующих личинок распределены в более широком интервале — при тех же объемах выборки, что и у рабочих, коэффициент вариации более чем вдвое выше — 33–37%. Однако и среди личинок велика доля особей с очень низкими (ниже  $-45$  °C) температурами максимального переохлаждения.

Такая резистентность к низким температурам позволяет *L. acervorum* зимовать на глубине всего лишь 5–7 см практически на всей территории Верхней Колымы, за исключением бесснежных участков на платообразных поверхностях и в верхних частях склонов (см. табл. 9, № 1, 2). Устойчивость к холоду играет важную роль в обеспечении процветания этого вида, позволяя использовать преимущества обитания вблизи поверхности почвы. Неглубокое расположение зимовочных камер способствует ранневесеннему пробуждению насекомых, а тем самым — удлинению периода с положительными температурами на 1–2 нед по сравнению с гнездами *M. kamtschatica* и *F. gagatoides* и до 1 мес относительно *F. exsecta*.

Некоторые ограничения микростационального распределения, по-видимому, могут быть из-за пятнистости залегания снега и связанной с ним неоднородности температурного поля. Отмеченные нами температуры на некоторых участках горных тундр и пояса редколесий близки к предельно переносимым этим видом: на полигонах вымораживания и малоснежных участках кустарничково-лишайниковых тундр (см. табл. 9, № 3, 7, 8), на бесснежном степном склоне (№ 4), а также на шлейфах склонов, но только у вершинок моховых кочек (№ 22, 23). Однако отсутствие *L. acervorum* на северных, западных и восточных склонах в горной тундре, так же, как и на степных участках, и малая его численность на сухих южных склонах ни в коей мере не связаны с лимитирующим действием низких зимних температур.

У близкого вида — *L. muscorum* — средние температуры максимального переохлаждения в точности равны таковым у *L. acervorum*. Количество погибающих особей зимой также невелико — 5%. Учитывая одинаковый механизм обеспечения холодоустойчивости, можно предположить, что 50%-ная смертность при длительных экспозициях, так же, как и у *L. acervorum*, будет наблюдаться при температурах на  $4-5$  °C выше средних температур максимального переохлаждения, т.е. при  $-32...-39$  °C.

Единственное местообитание *L. muscorum* на северо-востоке Азии — степные склоновые участки — оказывается одним из наиболее холодных местообитаний зимой из-за сухости субстрата, глубокого залегания зеркала мерзлоты и незначительной мощности снега. Тем не менее разница между температурами максимального переохлаждения и минимальными температурами в гнездах достигает  $16-18$  °C, что позволяет насекомым переносить и более суровые условия, которые могут сложиться в почве за счет как понижения температур

воздуха, так и уменьшения высоты снежного покрова в результате сдувания. Самая низкая из полученных температур максимального переохлаждения для личинок ( $-58.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) сопоставима с зарегистрированным нами минимумом воздуха ( $-59.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). И при более низких температурах воздуха — до  $-69\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Справочник..., 1966) — почва в горизонте 5–15 см под снежным покровом мощностью 20–30 см может охладиться до  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Павлов, 1979). Самая низкая температура максимального переохлаждения имаго близка к  $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а доля муравьев с температурой максимального переохлаждения ниже  $-45\text{ }^{\circ}\text{C}$  составляет около 11% всех обследованных особей из 10 гнезд. Кроме того, мы не исключаем возможности существования и более низких температур максимального переохлаждения у *L. muscorum*, выявление которых сопряжено с анализом большего числа гнезд и больших выборок муравьев. Очевидно, даже в самых неблагоприятных температурных условиях зимовки часть муравьев выживает. Таким образом, высокая холодоустойчивость позволяет *L. muscorum* удерживаться на этих наиболее холодных участках. Из сказанного однозначно следует, что распространение этого вида на Северо-востоке ни в малой степени не ограничено условиями зимовки и определяется летними условиями.

Так же, как *L. acervorum*, *L. muscorum* обладает рядом описанных выше преимуществ, связанных с поверхностным расположением гнезда. Но в отличие от *L. acervorum*, *L. muscorum* способен существовать при крайне низкой влажности почвы; такая почва мало испаряет и поэтому чрезвычайно сильно нагревается. Ни один из других видов муравьев нашей фауны не способен уstraивать гнезда в таких условиях.

Склоновые ксерофитные участки верховий Колымы и Индигирки близки по длительности теплого периода и максимальным температурам в почве. Основное их различие, могущее служить причиной ограничения распространения *L. muscorum*, связано со степенью континентальности климата. Циклоны с Охотского побережья приносят пасмурную погоду с ветрами и дождями в верховья Колымы чаще, чем на Индигирку, поэтому поверхность почвы увлажняется и охлаждается до температуры воздуха несколько чаще. Однако нет оснований считать, что *L. muscorum* не может «растягивать» онтогенез на 2–3 года в случае недостатка тепла так, как это происходит у *L. acervorum*. Поэтому наиболее реальными причинами отсутствия *L. muscorum* в бассейне Колымы могут быть исторические. В верховьях Колымы по сравнению с верховьями Индигирки степные реликтовые участки занимают небольшие площади. Уже в силу этого возможность длительной сохранности реликтовых видов в долине Колымы много меньшая, чем на Индигирке: популяция, однажды из-за любых причин вымерев на изолированном участке, восстановится с вероятностью, обратно пропорциональной удаленности от ближайшего участка с сохранившейся популяцией того же вида.

*C. herculeanus* — третий вид, входящий в группу наиболее холодоустойчивых. Средние температуры максимального переохлаждения зимующих имаго и личинок *C. herculeanus* на 2–3  $^{\circ}\text{C}$  выше, чем у двух предыдущих видов (см. табл. 21).

Кроме того, в гнездах *C. herculeanus* обычно больше погибших (до 20% в отдельных камерах) и недостаточно подготовленных к зимовке особей, замерзание тканей которых происходит одновременно с замерзанием содержимого зоба при  $-12...-26$  °С (максимально до 30% в отдельных камерах). Доля пробуждающихся зимой в лабораторных условиях особей варьирует от камеры к камере также значительно (60–90%). Однако в целом (для всех проанализированных гнезд) почти половина особей переохлаждается до температур ниже  $-40$  °С и около 11% — ниже  $-45$  °С, что свидетельствует о резистентности к низким температурам зимовки не меньшей, чем у предыдущих видов.

Мы полагаем, что наличие разнородных по характеристикам холодоустойчивости групп в гнездах *C. herculeanus* говорит не о том, что условия для существования этого вида на Северо-востоке неблагоприятны. Вероятно, оно связано со значительной сложностью его социальной организации в сравнении с двумя предыдущими видами и, соответственно, с некоторыми различиями в физиологии и биохимии отдельных групп. Возможно также, что недостаточно подготовленные к зимовке особи представляют собой естественно отмирающую часть населения гнезда. Окончательное суждение будет вынесено лишь после сравнения данных по зимней смертности в гнездах этого вида из других частей ареала с более мягкими зимами.

Оценка выживаемости этого вида при длительных низких температурах не проводилась. Однако, учитывая сходство механизмов обеспечения холодоустойчивости *C. herculeanus* и *L. acervorum*, можно предположить, что 50%-ная смертность этих муравьев будет наблюдаться при температурах, которые также на 5 °С выше средних температур максимального переохлаждения, т.е. при  $-31...-35$  °С. Если же мы примем во внимание крайне неоднородный состав в различных гнездах и большее в среднем количество плохо подготовленных к зимовке особей, и при еще более высоких температурах. Видимо, лимитирующей распределение этого вида температурой следует считать  $-30$  °С.

Таким образом, и для *C. herculeanus* не пригодными по температурным условиям холодного времени оказываются те же немногочисленные бесснежные щебнистые участки. В силу много больших, чем у *L. acervorum*, размеров особи и гнезда биотопическое распределение *C. herculeanus* определяется иными, чем минимальные температуры, факторами. Главное из них — наличие подходящих мест для устройства гнезд. *C. herculeanus* размещает гнезда в пнях и валежинах с плотной влажной древесиной, в деструкции которой играет важнейшую роль. Теплообеспеченность биотопов имеет, по-видимому, подчиненное значение, ибо в силу мозаичности условий рядом с гнездом всегда находится место для прогрева расплода, будь то под куском коры либо плоским камнем.

Как видно, рассмотренная группа видов может существовать везде, кроме немногих бесснежных биотопов. Однако в действительности повсеместно распространены лишь *L. acervorum* и *C. herculeanus*. Жесткая привязанность *L. muscorum* в долине Индигирки к степным участкам, видимо, связана с летней

обстановкой; проще всего было бы предположить — с многократно большей теплообеспеченностью степей по сравнению с окружающими местообитаниями. Однако присутствие этого вида под Охотском (см. главу 2) в сосняках указывает на иные причины, возможно, связанные с биотическими отношениями. Отсутствие же *L. muscorum* в бассейне Колымы обусловлено, как мы отмечаем, вероятнее всего, историей региона.

## Группа II (*F. gagatoides*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*)

Виды этой группы значительно менее холодоустойчивы, их средние температуры максимального переохлаждения зимой лежат в пределах  $-27...-31$  °C (см. табл. 21). Всем трем видам свойственна однородность характеристик холодоустойчивости насекомых в каждом гнезде: наиболее высокие значения температуры максимального переохлаждения не превосходят  $-24...-25$  °C, минимальные опускаются до  $-34...-35$  °C, а коэффициент вариации составляет от 6 до 14%. Количество погибших за зиму особей, как правило, только 4–6%. Пороги длительно переносимых температур лежат в пределах  $-23...-26$  °C для мирмик и  $-24...-28$  °C для *F. gagatoides*.

Характерная для данной группы видов большая, чем у первой группы, стабильность состояния переохлаждения играет уже решающую роль, так как температуры замерзания довольно высоки: только  $-16...-20$  °C у рабочих *M. kamtschatica* и  $-12...-13$  °C у *F. gagatoides*; измеренные же нами температуры в их гнездах достигали  $-16...-18$  °C, в отдельные годы и  $-25$  °C. Иными словами, *M. kamtschatica* находились в состоянии переохлаждения несколько дней в периоды минимумов температур, а полярный муравей — даже до полутора месяцев.

Лимитирующими распределение этой группы муравьев температурами следует считать  $-23...-27$  °C. Такие значения сезонных минимумов на глубине 15–20 см отмечены на щебнистых бесснежных участках в поясе редколесий и большинстве обследованных участков в горной тундре (кроме подветренных многоснежных южных склонов). Таким образом, по температурным условиям зимовки не пригодными для заселения *F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *M. bicolor* оказываются не намного больше выделов, чем для предыдущей группы видов. Это обстоятельство заставляет искать другие, нежели минимальные температуры почвы, факторы, лимитирующие распределение.

Важнейший фактор, лимитирующий биотопическое распределение *F. gagatoides*, — высокий уровень грунтовых вод (30–40 см). Малая же численность гнезд этого вида на сухих южных склонах, очевидно, связана с чрезмерной сухостью верхних горизонтов и консерватизмом в устройстве гнезд, в силу которого полярный муравей не проникает далее 30 см в почву даже на глубоко оттаивающих участках.

Сугубо локальное биотопическое распределение *M. kamtschatica* определяется сочетанием тепла и влаги. Сумма температур у поверхности моховой кочки

немногим меньше, чем в поверхностном слое почвы сухих южных склонов (которые выигрывают в основном за счет удлинения теплого периода из-за раннего схода снега). Влажностный же режим их не сравним. Таким образом, *M. kamtschatica* приурочена к наиболее теплым среди сырых микростаций.

Остаются неясными причины привязанности *M. bicolor* к пойменным галечниковым участкам с порослью тополя и чозении. Очевидно, что она также не связана с температурными условиями холодного времени года, ибо температуры  $-15\dots-20$  °C на глубине свыше 20–30 см характерны для большинства участков пояса редколесий.

### Группа III (*F. candida*, *F. exsecta*, *F. sanguinea*, *F. lemani*)

В отличие от предыдущих групп, включающих представителей разных родов с весьма близкими характеристиками холодоустойчивости, данная группа образована четырьмя из пяти обитающих на Верхней Колыме видов муравьев из рода *Formica*. Их резистентность к холоду в разной степени отлична от показателей предыдущей группы, биотопическое распределение пятнисто.

Наиболее чувствительна к холоду *F. exsecta*: средние температуры максимального переохлаждения муравьев в различных гнездах составляют  $-19\dots-22$  °C (см. табл. 21) при коэффициенте вариации 12–22%. Столь же чувствительна к холоду *F. sanguinea*; к сожалению, обследовано лишь одно гнездо, температура максимального переохлаждения муравьев в нем была  $-17.2\pm 0.5$  °C ( $n = 46$ ). Температуры максимального переохлаждения двух остальных видов чуть ниже, чем у *F. exsecta*: полученный для разных гнезд *F. lemani* интервал составил от  $-20.7\pm 0.5$  до  $-23.1\pm 0.6$  °C, для *F. candida* — от  $-24.2$  до  $-25$  °C.

Как и в двух предыдущих группах, 50%-ная смертность при экспозициях 1–3 сут наблюдается при температурах на 5–6 °C выше средних температур максимального переохлаждения у *F. exsecta* и *F. sanguinea* и на 7 °C — у *F. lemani*. Таким образом, лимитируют распределение *F. exsecta* температуры около  $-12\dots-15$  °C, *F. sanguinea*  $-12\dots-14$  °C, *F. lemani*  $-15\dots-17$  °C, *F. candida* — около  $-18\dots-19$  °C.

Остановимся более подробно на особенностях биотопического распределения *F. exsecta* как вида с наибольшей зависимостью именно от зимних условий. Сопоставление этих условий, оказавшихся почти идентичными в гнездах с разных участков, и холодоустойчивости, на первый взгляд, свидетельствует о значительном физиологическом резерве муравьев, а наблюдавшиеся термические режимы в гнездах следует считать весьма далекими от пороговых. Действительно, в большинстве случаев минимальные температуры в гнездах на 8–12 °C выше, чем температуры максимального переохлаждения, и лишь на 1–3 °C ниже температур замерзания. Иными словами, муравьи реализуют не более четверти способности к переохлаждению (от 13 °C).

Между тем картина биотопического распределения не оставляет сомнений в неустойчивости существования *F. exsecta* на всех обследованных участках, кроме котловины оз. Джека Лондона (см. ниже). Неустойчивость проявляется

в редкой встречаемости не только групп, но и одиночных гнезд, небольших размерах самих групп, малых размерах конусов и, главное, в значительном количестве погибших гнезд, многократно превосходящем в некоторых местностях число живых.

Причины такого распределения, скорее всего, многообразны, но наиболее вероятными представляются две взаимодополняющие:

1. Наблюдаемая картина — остаточная — результат неблагоприятной климатической флуктуации в одну из зим в прошлом: сочетания малой мощности снежного покрова и низких минимальных температур воздуха, приведшего к не приемлемому для муравьев падению температуры в почве.

2. *F. exsecta* в обследованных местообитаниях региона, кроме котловины оз. Джека Лондона, постоянно существует на пределе физиологических возможностей. Приближенный подсчет показывает, что при средней продолжительности зимы свыше 7 мес температура ниже  $-5^{\circ}\text{C}$  в зимовочных камерах держится более 4 мес, а в интервале  $-8\dots-10^{\circ}\text{C}$  — почти 2 мес. Таким образом, в состоянии переохлаждения насекомые находятся почти треть времени зимовки. Кроме того, у небольшой части особей даже температуры максимального переохлаждения оказываются выше температур зимовки, что заведомо обрекает их на гибель. Количественно совокупный эффект длительного переохлаждения и недостаточной холодоустойчивости отдельных насекомых выражается в проценте погибших за зиму. Обычно при пробуждении *F. exsecta* в лабораторных условиях погибшие особи составляют от 8 до 30%. Напомним, что у *F. gagatoides*, *L. acervorum*, *M. kamtschatica* в тех же условиях пробуждается 94–96% особей. Окончательное суждение об устойчивости муравьев к разной степени и длительности охлаждения может быть составлено только после специального сравнительного исследования доли погибающих муравьев при разных термических режимах, а также по естественной смертности после зимовки в других частях ареала и на Северо-Востоке.

Косвенным доказательством близости наблюдаемых температур в гнездах к пороговым служит отсутствие *F. exsecta* везде, где минимальные температуры на глубине возможного размещения зимовочных камер опускаются ниже  $-13^{\circ}\text{C}$ . Этот вывод сделан на основании анализа хода температур более чем в 40 точках, охватывающих основные местоположения вертикально-поясного профиля, типичного для бассейна Верхней Колымы по высоте, экспозиции, условиям увлажнения и т.д. Все это наталкивает на мысль о том, что зимовка *F. exsecta* может быть успешной лишь при разнице температур в зимовочных камерах и средних температур максимального переохлаждения не менее  $5-7^{\circ}\text{C}$ ; уменьшение минимальных температур в гнездах лишь на  $1^{\circ}\text{C}$  оказывается для зимующих муравьев летальным.

В котловине оз. Джека Лондона мощный покров рыхлого снега, лежащегося на 2–3 нед раньше, чем в долинах, при незначительно более высоких температурах воздуха зимой за счет большей высоты над уровнем моря (на  $5-7^{\circ}\text{C}$ ), видимо, всегда обеспечивает как более благоприятные температуры вблизи

поверхности почвы, так и большую однородность температурного поля. В котловине температуры в гнездах на уровне поверхности почвы под куполом различаются не более чем на 1.5 °С (расстояние между гнездами свыше 200 м), в то время как в лиственничнике на террасе руч. Олень та же разница достигает 4.5 °С (расстояние между гнездами около 50 м).

Свидетельством благоприятной для *F. exsecta* обстановки в котловине оз. Джека Лондона служит уникальная для региона грибообразная форма встреченных только здесь гнезд. Зимовочные камеры в них расположены на уровне основания кочек, и поэтому термический режим практически полностью определяется (помимо температур воздуха) характеристиками снежного покрова. Грибообразная форма в сочетании с очень высокой для наших мест численностью гнезд служит несомненным свидетельством стабильности благоприятных для *F. exsecta* условий на протяжении длительного времени. Таким образом, складывается впечатление, что в обследованном районе биотопическое размещение в значительной мере контролируется условиями зимовки. Из-за ограниченной холодоустойчивости этот вид способен заселять лишь особые, наиболее теплые зимой в поверхностных горизонтах почвы участки. Летом эти участки должны быть умеренно влажными, что в большинстве случаев сопряжено с неглубоким (50–60 см) протаиванием мерзлоты.

Процветание *F. exsecta* на более высоко расположенных территориях может рассматриваться как вертикально-поясной сдвиг оптимума вслед за подъемом зимней температуры воздуха и мощности снежного покрова, но вопреки ухудшающимся в этом же направлении летним условиям — более короткому бесснежному (на 10–20 дней) и вегетационному (на 10–15 дней) периодам, более низким среднемесячным температурам воздуха (на 1–1.5 °С в июле). Аналогичное смещение *F. exsecta* из долин в верхние части гор на высоты 1600–2200 м н.у.м. описано на Балканах (Атанасов, 1952), что, очевидно, вызвано противоположной причиной — слишком высокими для этого бореального мезофилла летними температурами в долинах.

Выявленные особенности биотопического размещения *F. exsecta* объясняют причины ее отсутствия в Оймяконской котловине, точнее, в пределах обследованного маршрута днища. На Верхней Колыме температурные условия зимовки обуславливают локализацию гнезд лишь в особых местоположениях; в Оймяконской котловине на тех же высотах из-за более низких температур воздуха и меньшей мощности снежного покрова подобные местоположения, вероятно, более редки, и мы их не нашли. Описанное предпочтение *F. exsecta* пояса 600–1000 м н.у.м. позволяет предположить, что и в Северо-Восточной Якутии она может быть найдена в аналогичной обстановке, но, вероятно, несколько выше (800–1200 м).

К летним температурам *F. exsecta* предъявляет, видимо, также достаточно жесткие требования, о чем можно судить по ее отсутствию в биотопах, вполне пригодных для ее существования по зимним условиям. Лимитирование летними условиями распределения *F. exsecta* проявляется в избегании затененных

участков: при достаточной освещенности насыпной конус способствует накоплению значительных сумм положительных температур в той же мере, как на ориентированных к югу сторонах моховых кочек или склонах гор. Нет ее также и на чрезмерно иссушаемых с поверхности и до глубин 20–30 см склонах южных экспозиций, даже в том случае, если на 1–1.5 м условия для зимовки удовлетворительны. Заметим, что *F. exsecta* обладает наибольшей пластичностью в устройстве гнезд, что позволяет ей поселяться даже на кочках осоковых заболоченных участков, куда не заходят другие виды муравьев\*.

Относительно биотопического размещения *F. sanguinea* мы можем сказать немного, так как этот вид повсюду редок на обследованной территории, и мы не располагаем достаточным материалом для анализа. По имеющимся данным можно предположить, что на Северо-Востоке распространение *F. sanguinea* лимитировано зимними температурами в той же мере, что и *F. exsecta*, однако требования к летним условиям у нее, по-видимому, жестче. *F. sanguinea* обнаружена лишь в малой части биотопов, заселенных *F. exsecta*; *F. sanguinea* избегает как переувлажненных участков, так и верхних частей пояса редколесий — возможно, в силу ухудшающихся условий теплообеспеченности. В связи с этим примечательно, что мы не нашли ее в котловине оз. Джека Лондона при обследовании поселений *F. exsecta*.

Еще один вид — *F. lemani* — характеризуется той же резистентностью к холоду, что и *F. exsecta*. Однако принцип выбора мест для гнезд иной: *F. lemani* избегает низких температур, зимует на глубине от 60 до 140 см. Поэтому биотопическое распределение этого вида связано в континентальных районах с глубоко протаивающими (свыше 2 м) сухими южными склонами; из-за чрезвычайной сухости грунтов они по теплообеспеченности близки к степным почвам. Связь *F. lemani* с сухими южными склонами практически отсутствует на побережье Охотского моря, где температуры почвы зимой много выше и *F. lemani* распространена несравненно шире, в том числе и в мезофитном ряду биотопов.

Наиболее холодоустойчива в данной группе видов *F. candida*, она встречается в нескольких типах местообитаний: на пойменных галечниках (массовый вид), на степных участках (известна лишь на одном склоне) и на заболоченном шлейфе (также единственный случай). Крупные поселения этого вида характерны для галечников пойм крупных рек, зимовочные камеры размещены здесь на глубине

---

\* В 2004 г. на ландшафтном профиле стационара «Абориген» были вновь проведены рекогносцировочные учеты численности гнезд *F. exsecta* (Горюнов, 2005; Алфимов, личное сообщение). Выяснилось, что спустя почти 25 лет после окончания регулярных исследований этот вид стал встречаться в горно-лесном поясе намного шире. Таким образом, описанная выше картина, вероятнее всего, результат климатической флуктуации (мало снега при крайне низких температурах воздуха), имевшей место не позже конца 60-х – начала 70-х гг. и приведшей к краху большей части популяции этого вида в изучаемом районе и последующему ее восстановлению в последние десятилетия. Для проверки высказанного предположения предполагается провести анализ многолетнего хода температур воздуха, почвы и мощности снежного покрова по материалам Гидрометеослужбы.



40–60 см. В наиболее холодные зимы при частичном перемерзании русла реки температуры в гнездах могут приближаться к предельно переносимым.

Необходимые зимние температуры на степных участках обеспечиваются размещением гнезд в ложбинах, всегда укрытых снегом; в моховых кочках на шлейфе южного склона этот вид существует, вероятно, на пределе своих физиологических возможностей, повторимся — самых значительных среди третьей группы видов.

Биотопическое распределение *F. candida* на Северо-Востоке свидетельствует, с одной стороны, о том, что этот вид сохраняет верность хотя бы части тех же биотопов, с которыми связан в Южной Сибири (Жигульская, 1968), при условии, что их гидротермический режим позволяет устраивать зимовочные камеры глубже 30 см и избегать температур ниже  $-18...-20$  °С. С другой стороны, только две находки поселений *F. candida* на степных склонах и буквально считаного числа гнезд лишь на одном из многих обследованных заболоченных моховых подгорных шлейфов наводят на мысль о том, что, как и в случае с *F. exsecta*, мы имеем дело с коллапсом популяции вида, связанным с термической катастрофой в недавнем прошлом.

Таким образом, по степени ограничения условиями зимовки пространственного распределения выделяются три группы видов муравьев. Наиболее холодоустойчивые *L. acervorum*, *L. muscorum* и *C. herculeanus* практически не лимитированы в своем биотопическом распределении как в горно-лесном, так и в горно-тундровом высотном поясе. На всей территории (за исключением редких бесснежных участков) разница между минимальными температурами в почве на глубине 5–7 см, где проходит зимовка этих муравьев, и порогами длительно переносимых температур составляет не менее 5 °С, а на отдельных выделах достигает 15–20 °С. Столь значительный резерв холодоустойчивости обеспечивает сохранение гнезд этих видов повсеместно даже в самые суровые зимы при очень низких температурах воздуха и малой мощности снега. Наблюдаемая картина биотопического распределения соответствует представленному соотношению физиологических возможностей и условий обитания: *L. acervorum* и *C. herculeanus* встречаются повсеместно, а *L. muscorum* заселяет наиболее холодные зимою сухие степные участки.

Распределение второй группы видов — *F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *M. bicolor* — уже в большей мере зависит от термических условий холодного времени года. Порог переносимых ими температур составляет около  $-25$  °С, что близко к температурам поверхности почвы большого числа участков. Поэтому зимовочные камеры находятся глубже — на 10–15 см. Такое расположение обеспечивает сохранение резерва холодоустойчивости и позволяет муравьям зимовать практически повсеместно в поясе редколесий. Лишь в наиболее неблагоприятные зимы на отдельных участках редколесий температуры в почвах приближаются к пороговым для муравьев. Все сказанное полностью относится к *F. gagatoides*, крайне широко распространенному в поясе редколесий, однако на большую часть биотопов горной тундры эти муравьи не проникают.

Оба вида *Myrmica* встречаются локально, что связано уже с требованиями к летним условиям.

Биотопическое распределение третьей группы, включающей 4 из 5 видов *Formica*, целиком лимитировано температурными условиями зимовки. Существование этих видов возможно лишь на участках с аномально высокими температурами в верхних горизонтах почвы либо на немногих быстро и глубоко протаивающих и не обводненных осенью участках, где возможно размещение зимовочных камер на значительных глубинах и температуры также относительно высоки. Однако даже на этих наиболее теплых участках разница между минимальными температурами в зимовочных камерах и порогами переносимых температур в среднем составляет лишь 2–3 °С и, по-видимому, нередко отсутствует вовсе.

Следует иметь в виду, что представленные материалы касаются сложившихся («зрелых») гнезд муравьев, в отношении которых и выработано представление о стереотипах строительного поведения, «резерве» холодоустойчивости и т.д. Молодые гнезда находятся принципиально в иной ситуации. К концу лета вылетевших из материнского гнезда расселяющихся самок всех видов можно обнаружить в самых разных биотопах, где они устраивают новые гнезда. К зиме самки успевают углубиться на немногие сантиметры. Поэтому подавляющая их часть (кроме *C. herculeanus* и видов рода *Leptothorax*) вымерзает в первую же зиму, большинство остальных, поселившихся в не свойственных им по температурным условиям биотопах, — в очередную экстремально холодную зиму. Иными словами, условия зимовки сказываются особенно жестко именно на молодых гнездах, и этот механизм формирует наблюдаемое биотопическое распределение муравьев.

В горной тундре зимние температуры не лимитируют распространение лишь *L. acervorum* и *C. herculeanus*. Однако последний связан с древесной растительностью и выше 1000 м проникает лишь по южным склонам вслед за кедровым стлаником. *L. acervorum* единично встречается на восточных и западных склонах до высоты 1200 м, а по южным поднимается до 1400 м н.у.м. Кроме этих двух видов, на южных склонах, всегда имеющих значительной мощности снежный покров, а поэтому и относительно высокие температуры в почве на глубине 20 см (–15...–18 °С), обнаружены *F. exsecta* и *F. gagatoides* до высоты примерно 1200 м н.у.м.

Таким образом, из 10 массовых на Северо-Востоке видов муравьев три практически не лимитированы в своем биотопическом распределении зимними температурами, три лимитированы частично и четыре лимитированы полностью.

### **Ограничено ли географическое распространение муравьев условиями зимовки?**

Приведенные материалы о связи холодоустойчивости и биотопического распределения обсуждаемых видов позволяют выявить некоторые связи между

географическим распространением муравьев и их холодоустойчивостью. Как мы писали, фауна муравьев Оймяконской и Нерской котловин Северо-Восточной Якутии резко обеднена даже относительно бассейна Колымы. Имеет ли отношение зимняя холодовая резистентность муравьев к обедненности фауны Северо-Восточной Якутии, а также и к их отсутствию в зональных тундрах? Для ответа на этот вопрос мы должны рассмотреть общую картину зимних почвенных температур не только для территории Северо-Востока, но и для востока Евразии. К сожалению, данных по температурам почвы в холодный сезон под естественным покровом недостаточно для всех глубин, которые важны для обсуждения успешности зимовки разных видов муравьев. Поэтому опишем распределение средних месячных температур почвы на глубине 40 см для северо-востока Азии, а затем — минимальных температур на глубине 2–3 см на всей территории России.

Верховья Колымы занимают пограничное положение и испытывают влияние как северного отрога Азиатского антициклона (с запада), так и наиболее глубоких циклонов, приходящих с Охотского побережья (с юга и юго-запада). К западу от исследованного района значительно увеличивается континентальность климата, в основном за счет холодного времени года — понижаются среднемесячные температуры воздуха и их абсолютные минимумы. В бассейнах верхнего и среднего течения Индигирки и Яны различные метеостанции в зависимости от зимнего положения центра северного отрога Азиатского антициклона делят между собой название полюса холода Северного полушария (Справочник..., 1966). Например, в Оймяконской котловине (по данным одноименной метеостанции) средняя многолетняя январская температура воздуха составляет  $-49.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (в верховьях Колымы, метеостанция Бохапча,  $-37.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) при среднем многолетнем минимуме  $-64$  и  $-53\text{ }^{\circ}\text{C}$  соответственно.

Напротив, к востоку от верховьев Колымы среднеянварские температуры воздуха постепенно растут. Высота снежного покрова от верховьев Колымы убывает как в направлении побережья Тихого океана, так и на запад, в глубину континента (рис. 60). Высота снега в самые холодные месяцы на Колыме в 1.3–1.5 раза больше, чем на Индигирке (40–50 и 30 см соответственно). Плотность снега мала в континентальной части региона и возрастает до  $0.20\text{--}0.25\text{ г/см}^3$  к побережьям.

Интегральный результат действия описанных тенденций распределения температур воздуха и высоты снежного покрова отражен в почвенно-температурном районировании Северо-Востока (Михайлов, 1982). Из рисунка 61 и таблицы 22 видно, что в самый холодный месяц средние для больших территорий температуры в почве на глубине 40 см наиболее низки в бассейнах Яны и Индигирки ( $-22.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ ); в Восточном континентальном районе они значительно выше ( $-13.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Близкие к этим значениям температуры характерны для Приарктического ( $-14.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и Приберингийского районов ( $-14.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), а в Приохотском составляют  $-9.4\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Михайлов, 1982). Конечно, как мы говорили ранее, температуры почвы, измеренные на метеостанциях, ни в коей мере не

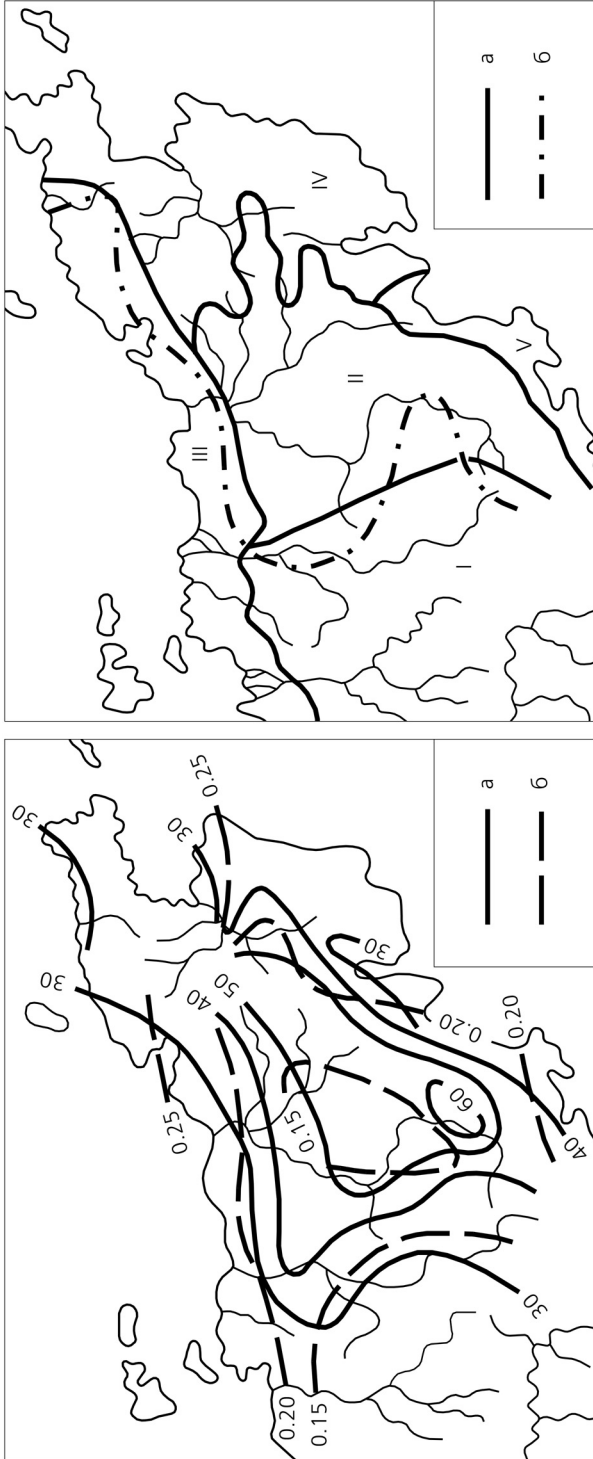


Рис. 60. Изолинии среднемесячных параметров снежного покрова на II декаду января по данным 83 станций (Михайлов, 1982): а — высота, см; б — плотность, г/см<sup>3</sup>.

Fig. 60. Isolines of the mean annual parameters of snow cover in the second ten days of January according to the data of 83 stations (Mikhailov, 1982). Symbols: а — depth, cm.; б — density, g/cm<sup>3</sup>.

Рис. 61. Почвенно-температурное районирование Северо-Востока (Михайлов, 1982). Районы: I — Западный континентальный, II — Восточный континентальный, III — Приарктический, IV — Приберингийский, V — Приохотский; а — границы районов, б — геоизотерма — 7°, по С.В. Томирдиаро (1970). Границы Восточного континентального района с Приарктическим и Приберингийским даны по Н.К. Клокину (1970).

Fig. 61. Soil-temperature geographical demarcation of the North-East of (Mikhailov, 1982). Regions: I — Western continental, II — Eastern continental, III — Prearctic, IV — Preberingial, V — Priokhotsk, а — borders of the regions, б — geoisotherm — 7°, based on S.V. Tomirdiara (1970). Borders of the Eastern continental region together with the Prearctic and Preberingial ones are according to N.K. Klukin (1970).

описывают все многообразие температурных условий в почвах регионов. Однако по ним можно сравнивать регионы между собой.

Обследованные нами территории относятся к Восточному континентальному району, и его отличия от Западного столь велики, что не требуют статистического обоснования. Достаточно сказать, что наиболее высокая из среднемесячных температур почвы в Западном континентальном районе ( $-18.1^{\circ}\text{C}$ ) ниже самой низкой в Восточном ( $-16.6^{\circ}\text{C}$ ). Материалы метеостанций, расположенных в Западном и Восточном континентальных районах, по температурам почвы на глубине 20 см подтверждают картину районирования по температуре на 40 см (табл. 22). Таким образом, условия зимовки в бассейнах верховий Индигирки и Яны можно считать наиболее суровыми в Северном полушарии.

В соответствии с описанной климатической картиной меняется и фауна муравьев. От верховий Колымы к верховьям Индигирки идет постепенное выпадение видов рода *Formica*, кроме *F. gagatoides*, *F. candida* и, возможно, *F. fusca*. Поскольку сравниваемые фауны относятся к регионам, удаленным от океана и лежащим на одной широте, постольку дело не в летнем тепле, а только в зимних условиях — в континентальных районах, как известно, лето много теплее по сравнению с приморскими. На Колыме резерв холодоустойчивости для рода *Formica* (повторяем, кроме полярного муравья и *F. candida*) мал — всего  $2-3^{\circ}\text{C}$ . На Индигирке, где средние температуры почвы в сравнимых местообитаниях ниже на  $5-8^{\circ}\text{C}$ , резерва холодоустойчивости не остается вовсе, поэтому и самих видов нет.

Таблица 22. Наинизшие среднемесячные температуры ( $^{\circ}\text{C}$ ) почв в самые холодные месяцы (Справочник..., 1966)

Table 22. The lowest average monthly soil temperatures during the coldest months (Справочник..., 1966)

Район	Станция	Глубина 20 см			Глубина 40 см		
		t минимальная	месяц	средняя по району	t минимальная	месяц	средняя по району
Западный континентальный	Делянكير	-20.2	I	-24.8	-18.1	II	-22.2
	Предпорожная	-25.6	II		-24.3	II	
	Сусуман	-26.4	I		-23.1	I	
	Аркагала	-27.1	I		-23.5	I	
	Марково	-9.9	III		-8.6	III	
Восточный континентальный	Каньон	-10.9	I	-15.2	-9.5	I	-13.6
	Колымская стоковая	-11.2	II		-10.9	III	
	Среднеколымск	-14.7	II		-12.6	III	
	Зырянка	-16.5	II		-15.7	II	
	Эльген	-17.7	I		-15.6	I	
	Островное	-17.9	I		-16.6	I	
	Омсуччан	-18.6	II		-16.6	II	
Омолон	-19.3	I	-16	I			

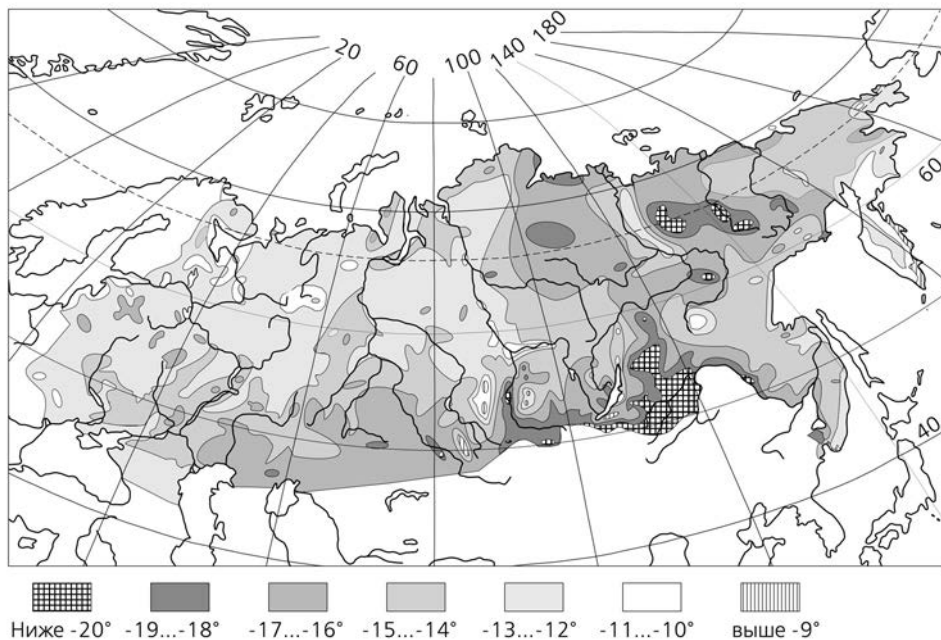


Рис. 62. Распределение средних из абсолютных минимумов температуры почвы на глубине 3 см (по: Алфимов, 2005; Алфимов, Берман, 2006).

Fig. 62. Average and absolute soil temperatures minimums distribution at the depth of 3 cm. (according to: Alfimov, 2005; Alfimov, Berman, 2006).

Для того чтобы оценить роль температур зимы в географическом распределении муравьев за пределами рассмотренной территории Северо-Востока, обратимся к схеме (рис. 62) распределения минимальных температур на глубине 3 см в Северной Евразии (Алфимов, 2005; Алфимов, Берман, 2006). Из нее следует, что минимальные температуры почвы под средним для данной территории снежным покровом на большей части Центральной Якутии не отличаются от таковых на Верхней Колыме. Однако фауна муравьев Центральной Якутии содержит не менее 24 видов (Дмитриенко, Петренко, 1976), т.е. богаче фауны бассейна Колымы на 10 видов, а бассейна Индигирки — на 14. Муравьев рода *Formica* там 14 видов против 9 в Магаданской обл. (см. табл. 2). Причины большего объема фауны в Центральной Якутии многообразны. Они кроются в истории региона, сохранившего контакт с южными формациями, большем ландшафтном разнообразии (тут есть сосновые леса, степи и другие отсутствующие в исследованном регионе растительные сообщества) и, наконец, в более высоких суммах положительных температур воздуха, которые в Якутске на 25–30% выше, чем в бассейне Верхней Колымы. Зимой в Якутске средняя температура воздуха в январе почти на 6 °C выше, чем в Оймяконе; минимумы же в почве на глубине 20–40 см не превосходят –15...–18 °C, что даже выше, чем в верховьях Колымы.

Если резкое обеднение фауны муравьев от верховьев Колымы к верховьям Индигирки и, вероятно, Яны очевидно связано с ужесточением зимних условий, то распространение многих видов на север и Северо-Восток ограничивает уменьшение летней теплообеспеченности. Повторимся — только *L. acervorum* проникает на северную границу кустарниковых тундр. В этой зоне развитые гнезда *L. acervorum* встречаются лишь по сухим и теплым бровкам речных террас и морен в горных тундрах, выдвинутых в тундровую зону, на значительном удалении от границы высокоствольных древесных пород (см. ниже). Завершение этой тенденции проявляется в отсутствии каких бы то ни было муравьев в зональных тундрах Евразии (Чернов, 1978; Длусский, 1967; Берман, 2001). В тундрах Аляски ситуация аналогична (Берман, Жигульская, 2001).

Между тем тундры Чукотки лежат в области январских изотерм от  $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$  (метеостанция Провидения) до  $-31.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (метеостанция Чаун); Чукотка по мощности снежного покрова ненамного уступает верховьям Колымы. Поэтому, как видно из рис. 62, минимальные температуры почв в тундрах мало отличаются от таковых в верховьях Колымы и на  $6\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$  выше, чем в бассейне Индигирки. Поскольку *C. herculeanus*, *L. acervorum* и *F. gagatoides* широко распространены в верховьях Индигирки (повторимся — на территории с самой суровой зимой из возможных в Северном полушарии), постольку можно считать отсутствие этих муравьев в тундровой зоне связанным с летними обстоятельствами.

Точно такую же систему рассуждений можно привести относительно отсутствия муравьев в горных тундрах, где зимой и температуры воздуха, и тем более температуры почвы под снежными надувами много выше, чем в долине Колымы (см. гл. 1).

В какой мере выводы о связи распространения муравьев с распределением температур почв в холодный сезон применимы для других регионов? Как видно из рис. 62, территории с самыми низкими температурами в верхних 3 см почвы находятся на северо-востоке Якутии и в Забайкалье; в Горном Алтае и в Туве они никак не выше, чем в бассейне Верхней Колымы (Алфимов, Берман, 2006). Однако на юге, при отсутствии мерзлоты, появляется возможность для существования видов муравьев, строящих глубокие земляные гнезда, обеспечивающие им комфортную по температурам зимовку практически независимо от температур верхних слоев почвы. Результат этого сказывается в повышении разнообразия и обилия муравьев. Например, в горных степях Курайской котловины (юго-восток Алтая), несмотря на низкие ( $-18\text{...}-19\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) температуры приповерхностных слоев почв, муравьи нескольких родов абсолютно доминируют (120–140 особей на  $1\text{ м}^2$ ), составляя 50–73% населения почвенной и обитающей на поверхности мезофауны — суммарно 164–270 особей на  $1\text{ м}^2$  (Берман, 2001).

\*\*\*

Распространение двух видов муравьев гипоарктического комплекса — *C. herculeanus* и *F. gagatoides*, дальше других (не считая *L. acervorum*) проникающих на север, а также некоторых мирмик, изучено на южной границе лесотундры

недостаточно. Складывается впечатление, что их распространение не зависит от лиственных древесных пород и, вероятно, совпадает с северной границей ареала лиственницы *Larix cajanderi* и предтундровых сообществ кедрового стланика. Для древоточцев важно присутствие хвойных, поскольку, как мы отмечали выше, они никогда не устраивают гнезда в древесине лиственных пород. Для *F. gagatoides* и мирмик совпадение с границей лиственницы, скорее всего, обусловлено климатически. Названные муравьи отсутствуют в северной части бассейна Анадыря, где ольховник (*Alnus hirsuta*), чозения (*Chosenia arbutifolia*), береза (*Betula platyphylla*) распространены много севернее лиственницы (Васьковский, 1958; Юрцев и др., 1985; наши наблюдения). Однако еще севернее (67°5' с.ш., 178°7' з.д.) известно одно замечательное исключение: тополево-чозениевая роща в долине р. Телекай (приток р. Экитики — левый приток р. Амгуэма), в которой Ю.П. Кожевниковым (1974) встречены «черные муравьи» (это могли быть, скорее всего, *F. gagatoides*). По правобережью Колымы северная граница лиственничных редколесий и кедрового стланика, а вместе с ними и муравьев гипоарктического комплекса не доходит до устья всего лишь немногие десятки километров (примерно 69° с.ш.).

Если северная граница представителей рода *Formica*, вероятно, определяется недостатком тепла для обеспечения развития от яйца до яйца за один сезон, то распространение на север муравьев родов *Leptothorax* не лимитируется этим фактором, так как они способны растягивать развитие на несколько лет. Представляется правдоподобным, что для них ограничивающим обстоятельством служит неблагоприятное соотношение продолжительности онтогенеза и существования особи: срок развития рабочей особи может быть больше продолжительности ее жизни. Это предположение может быть проверено путем мечения личинок и взрослых муравьев и последующего наблюдения за ними в течение ряда лет.

### **О возможной роли биотических отношений в обеднении фауны муравьев**

Из предыдущего изложения не должно сложиться впечатления о том, что причина обеднения фауны Северо-Востока кроется только в недостаточной холодоустойчивости муравьев. Не может быть не упомянута и роль биотических отношений, по понятным причинам не входящая в задачи книги. Отметим лишь несколько моментов.

Влияние позвоночных животных на муравьев в нашем регионе явно не велико. Желна немногочисленна, и ее внимание привлекают из числа муравьев, как и везде в ареале, прежде всего древоточцы. Медведи также не наносят видимого вреда муравьям, тем более — не строящим насыпных куполов. Об ущербе со стороны беспозвоночных животных можно сказать немного. Обращают на себя внимание ломехузы, нередко изобильные в муравейниках *F. exsecta*, которые, возможно, влияют на численность муравьев.



Более вероятно, что на муравьях может сказываться снижение общего разнообразия беспозвоночных, проявляющееся в уменьшении пищевых ресурсов, в ослаблении пресса хищников, в снижении конкуренции с другими видами муравьев и т.д.

Уменьшение пищевых ресурсов, возможно, служит причиной отсутствия в континентальных районах Северо-Востока *F. aquilonia* и *F. lugubris*. Между тем они вполне обычны на Охотоморском побережье, где теплообеспеченность почв во многих биотопах ниже, чем в бассейне Верхней Колымы. Как было показано, эти виды обладают вполне сравнимой с *F. exsecta* холодоустойчивостью, достаточной для колонизации континентальных районов (Берман, Жигульская, 1995а, б). Мы полагаем, что здесь нет *F. aquilonia* и *F. lugubris* из-за того, что они не в состоянии обеспечить белком расплод своих громадных семей. Возможно, по этой же причине в бассейнах Яны, Индигирки и Колымы отсутствует *F. uralensis*, обычный вид Центральной Якутии (Дмитриенко, Петренко, 1976).

В пользу вероятного ослабления конкуренции свидетельствует малая видовая насыщенность комплексов муравьев. Число совместно обитающих видов обычно не превосходит четырех; лишь в единственном из многих десятков изученных биотопов к гипоарктической троице присоединяются два вида — *F. exsecta* и *F. sanguinea*; обычно же добавляется только один из аутсайдеров. Возможно, здесь, на краю ареала большинства видов, для некоторых из них складывается «синэкологический, или биотический, оптимум» (Арнольди, 1957), т.е. благоприятные условия по кормности, малому числу врагов и ослабленной конкуренции. Именно с «биотическим оптимумом» можно связать колоссальную численность *L. acervorum* в нашем регионе.

В сокращении видовой насыщенности сообществ муравьев на северо-востоке Азии мы видим также основной фактор, формирующий удивительный ареал полярного муравья, лежащий, как считается (Длусский, 1967), к северу от 60° с.ш. (исключая горные системы, по которым он проникает далеко на юг). Понятно, что южнее 60° с.ш. гидротермические условия для *F. gagatoides* не хуже; однако здесь значительно возрастает разнообразие обширной группы видов рода *Formica* из числа широких палеарктов, что, быть может, и служит причиной отсутствия этого вида в средней и южной тайге.

О невысокой конкурентоспособности полярного муравья, вероятно, свидетельствуют его пространственные взаимоотношения с *F. lemni* в различных частях северо-востока Азии. Повторим, что в континентальных районах экстремальные зимние условия и повсеместное распространение вечной мерзлоты жестко лимитируют биотопическое распределение *F. lemni*, связанного только с редкими в регионе сухими южными склонами. В приморских районах (под Магаданом) за счет локализации мерзлоты в основном по понижениям рельефа *F. lemni* доминирует даже в мезофитных группировках. Полярный муравей в пригодных для его существования местах оказывается подавлен; он сохраняется в основном на заболоченных территориях, куда *F. lemni* не пускает мерзлота.

Складывается впечатление, что биотопическое распределение и географическое распространение полярного муравья (за исключением северной границы) формируются межвидовыми отношениями, тогда как *F. lemani* — условиями зимовки.

Мы можем предположить также антагонизм *F. gagatoides* и *F. candida*. На юге ареала *F. candida* — чрезвычайно экологически валентный вид — занимает огромный спектр биотопов, от болот до сухих степей на песчаных почвах (Жигульская, 1975). Однако по мере продвижения на запад он вытесняется муравьями из группы *F. rufibarbis* на болота, где эти виды практически не встречаются, а *F. candida*, благодаря своей эвритопности и пластичности в гнездостроении, может жить (Длусский, 1967). На Колыме *F. candida* сохраняется главным образом на пойменных территориях, где, кроме него и *M. bicolor*, никто жить не может из-за периодического заливания паводками. Не выдерживая холодового пресса (или будучи подавлен предположенным выше катастрофическим для него, как и для *F. exsecta*, понижением почвенных температур), *F. candida* «освободил» место в зональных сообществах для полярного муравья.

В случае, если высказанное предположение о возможном повышении численности *F. candida* после ее краха в ходе долгопериодных колебаний климата (как у *F. exsecta*) справедливо, можно ожидать параллельного сокращения численности конкурентно более слабого *F. gagatoides*. Уменьшение численности полярного муравья во многих местообитаниях повлечет за собой значительное изменение описанной нами общей картины биотопического распределения. Для выяснения справедливости высказанных предположений необходимо провести тщательные повторные учеты муравьев на базовых трансектах стационара Абориген, охватывающих основное разнообразие биотопов изучаемого района.

Наконец, необходимо упомянуть отсутствие *L. muscorum* на Северо-Востоке, кроме степных участков Восточной Якутии и сосняков района Охотска (см. главу 2). Этот вид, обладающий рекордной холодоустойчивостью, на всем пространстве гигантского ареала — безусловный широкий мезофилл, и, таким образом, его отсутствие в мезофитных группировках Северо-Востока никак не определяется ни недостатком тепла летом, ни слишком низкими температурами зимой, ни биотическими отношениями. Быть может, мы имеем дело с особью, сохранившейся здесь реликтовой ксерофильной формой, морфологически не отличимой от *L. muscorum*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

- Репутацию континентального горно-лесного северо-востока Азии как региона с чрезвычайно жестким климатом подтверждает уменьшение видового разнообразия муравьев с юга на север почти в 4.5 раза. В Приморье и Приамурье насчитывается примерно 80 видов муравьев (Купянская, 1990), на Северо-Востоке, включая бассейн Индигирки, мы выявили всего 18 в основном транспалеарктических видов. Лишь три из них (*L. acervorum*, *C. herculeanus*, *F. gagatoides*) чрезвычайно многочисленны и населяют практически все разнообразие биотопов (в том числе зональных), 10 — обычные, но локализованы в местообитаниях с резко уклоняющимися от фоновых для региона условиями, остальные столь редки, что об их биотопической приуроченности судить сложно.

В характерных для таежного Северо-Востока редкостойных насаждениях состав населения беспозвоночных животных (из числа мезофауны) в целом и доминирующих видов муравьев в частности практически однозначно зависит от рельефа через цепочку: местоположение — дренаж — характер мерзлоты (водоупорная или «сухая») — теплообеспеченность — напочвенный растительный покров — население муравьев. Значительную роль может играть затенение, уменьшающее инсоляцию. Большая часть региона занята холодными и сырыми биотопами на водоупорной мерзлоте с небольшим СТС, поэтому здесь повсеместно доминирует комплекс из многоножек (2–3 вида) и мезофильных муравьев (3–4 вида). Иными словами, в населении мезофауны огромных пространств господствуют облигатные и факультативные хищники, питающиеся крайне многочисленными в рыхлых торфах представителями микрофауны. Таким образом, муравьи в поясе редколесий бассейна верховий Колымы занимают исключительно важное место в населении мезофауны.

- Три названных вида прекрасно адаптированы и к летним, весьма скудным по теплообеспеченности, условиям, и к зимним холодам. Они селятся даже на северных склонах со значительной закрытостью горизонта до высот порядка 1100 м н.у.м., а зимовочные камеры *L. acervorum* и *C. herculeanus* располагаются обычно не глубже 10 см, где минимальные температуры опускаются до –25...–28 °С; при –20 °С и ниже муравьи проводят почти два месяца в году. В соседнем регионе (на северо-востоке Якутии) обитает *L. muscorum* — муравей с феноменальной адаптивностью к описываемым условиям. Зимой он существует при еще более низких температурах воздуха (средние из абсолютных минимумов воздуха –59...–61 °С). Летом его местообитания не только самые теплые (максимальная температура на глубине 10 см порядка 25–28 °С) среди всех обследованных в регионе, но и самые сухие — влажность около 2–5% (т.е. на пределе разрешения весового метода). Таким образом, *L. muscorum* одновременно приспособлен и к зимнему холоду, и к летней жаре, и к сухости субстрата весь год.

*F. gagatoides* и *M. kamtschatica*, в отличие от названных видов, зимуют несколько глубже — в слое 10–15, редко 25 см, где проводят до 1 мес при температурах ниже  $-15^{\circ}\text{C}$ ; минимумы же здесь около  $-18\dots-22^{\circ}\text{C}$ . Зимовочные камеры всех остальных видов находятся либо глубже (вплоть до 1.5 м), либо близко к поверхности, но в особых местообитаниях; в любом случае температуры в гнездах всех этих видов не опускаются ниже  $-10\dots-13^{\circ}\text{C}$ .

- Подавляющее большинство видов строго придерживается свойственного им стереотипа устройства гнезда. Мы никогда не находили гнезд древоточцев или *Leptothorax* spp. с глубокими камерами и гнезд *F. candida* или *F. lemani*, напротив, у поверхности, причем даже там, где температуры зимой достаточны для успешной зимовки. Благодаря способности к движениям при околонулевых температурах формики осенью могут смещаться вниз по гнездовым стволам, поэтому глубина их распределения в гнезде определяется осенними температурами.

У некоторых видов при сохранении гнездового стереотипа отчетливо меняется характер биотопического распределения. *F. candida*, будучи эвритопным видом на юге Сибири, на Колыме заселяет обычно песчано-галечниковые поймы рек, т.е. использует единственный вариант из многих возможных в других частях ареала. Спектр местообитаний *F. exsecta* на Северо-Востоке также сужен, она успешно зимует на особо теплых участках в долинах либо у верхней границы леса. Поскольку подходящих для двух названных видов (как и для *F. lemani*) биотопов немного, постольку общая занятая этими видами площадь невелика.

- Расположению зимовочных камер на глубине, достаточной по температурным условиям для зимовки муравьев, может препятствовать повсеместно (кроме таликовых зон вдоль рек) развитая в регионе вечная мерзлота. На мало протаивающих участках ее влияние сказывается на теплообеспеченности и степени увлажнения даже самых верхних горизонтов почвы. Здесь формируются очень большие температурные градиенты (до  $2.5^{\circ}\text{C}$  на 1 см), что наряду с высоким залеганием зеркала мерзлоты и вызванной этим обводненностью грунта определяет предельные глубины возможного размещения ходов и камер. Такая ситуация с мерзлотой характерна для региона в целом, но наиболее ярко выражена на северных склонах, практически всегда заболоченных шлейфах склонов всех экспозиций, в седловинах, а также на днищах долин.

На глубоко и быстро протаивающих участках мерзлоты не оказывает заметного влияния на гидротермический режим верхних слоев почв и, соответственно, на экологию обитающих здесь видов, особенно тех, которые располагают гнезда вблизи поверхности почвы. Муравьи рода *Formica* (кроме полярного муравья), как наименее холодоустойчивые и устраивающие зимовочные камеры глубоко в почве, обычно не живут в биотопах с водоупорной мерзлотой. Лишь при редких благоприятных сочетаниях других факторов (при обилии снега, расположении в верхней части пояса с относительно высокими температурами воздуха и т.д.) можно все же встретить поселения *F. exsecta*. *F. lemani*,

напротив, в подобных биотопах никогда не поселяется. Для этого муравья водоупорная мерзлота — главный ограничивающий его распространение фактор; на побережье же Охотского моря, где мерзлота прерывиста, *F. lemani* встречается очень широко.

- Все муравьи зимуют не в замершем, а в переохлажденном состоянии. Самая низкая температура максимального переохлаждения зарегистрирована у личинок *L. muscorum* ( $-58.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), и это значение можно рассматривать в качестве рекордного для муравьев вообще. Диапазон температур максимального переохлаждения составляет  $-38\text{...}-43\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *L. acervorum*,  $-37\text{...}-44\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *L. muscorum*,  $-37\text{...}-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *C. herculeanus*;  $-27\text{...}-30\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *F. gagatoides*,  $-27\text{...}-31\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *M. kamtschatica* и *M. bicolor*;  $-24\text{...}-25\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *F. candida*,  $-20\text{...}-24\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *F. lemani*,  $-19\text{...}-22\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *F. exsecta* и  $-17\text{...}-18\text{ }^{\circ}\text{C}$  у *F. sanguinea*. Порог же длительно переносимых температур ( $\text{ЛТ}_{50\%}$ ) у всех видов лежит выше средних температур максимального переохлаждения примерно на  $3\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Приведенные для всех видов значения холодоустойчивости много ниже полученных в других климатически более мягких регионах. В Южной и Северной Финляндии и даже под Магаданом средняя зимняя холодоустойчивость каждого изученного вида формик весьма близка к ее летнему значению на «Аборигене». Но подобные и еще более мягкие условия характерны зимой для большей части России, кроме регионов с континентальным климатом, определяемым Сибирским антициклоном. Предстоит выяснить, в какой мере на названных территориях холодоустойчивость растет от лета к зиме (по сравнению с насекомыми с «Аборигена»).

В отличие от немерзлотных районов, где минимальные температуры в зимовочных камерах, как правило, выше не только температур максимального переохлаждения, но и температур замерзания насекомых, в бассейне Верхней Колымы изученные нами муравьи зимуют в переохлажденном состоянии, т.е. сохраняются «жидкими» при температурах ниже температур замерзания растворов. Все виды рода *Formica* проводят в этом, весьма стабильном, состоянии, по меньшей мере, несколько месяцев; остальные виды (значительно снижающие температуру замерзания) — несколько недель в периоды минимумов в воздухе.

- Присутствие вида на данной территории само по себе означает, что вид адаптирован к местным условиям. Мерилом же степени соответствия приспособленности насекомых к условиям зимовки может быть «резерв холодоустойчивости», определяемый нами как разница между порогами переносимых насекомыми температур и минимальными температурами в гнездах. Чем больше эта разница, тем устойчивее вид к превратностям зимней погоды и тем больший спектр биотопов он может населять. Резерв холодоустойчивости особенно велик у *L. muscorum*, *L. acervorum* и *C. herculeanus*. Он составляет  $10\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$  и гарантирует сохранность популяции этих видов практически повсеместно даже в малоснежные и холодные зимы. У *F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *M. bicolor* резерв этот вдвое меньше:  $5\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$ , но достаточен для крайне

широкого и географического распространения в Гипоарктике, и биотопического распределения полярного муравья в любом, даже самом холодном районе. Однако ареалы *M. kamtschatica* и *M. bicolor* уже ареала *F. gagatoides*, их распространение ограничено факторами, связанными с летними условиями. Четыре вида рода *Formica* (*F. exsecta*, *F. candida*, *F. sanguinea*, *F. lemni*) минимально холодоустойчивы, резерв не превышает 2–3 °С, а в неблагоприятные годы отсутствует вовсе; соответственно, и встречаются они локально.

- Судя по величине резерва холодоустойчивости, *F. gagatoides* максимально (из всех формик) адаптирован к условиям зональных, фоновых, биотопов, холодных круглый год, к тому же сырых (или влажных) летом. Он может «позволить себе» строить примитивные гнезда с неглубоким расположением зимовочных камер. По степени адаптированности к зимнему холоду муравей *F. gagatoides* весьма близок к рекордсменам холодоустойчивости — *C. herculeanus* и двум видам рода *Leptothorax*. В этом отношении (а не только из-за конфигурации ареала) *F. gagatoides* оправдывает свое русское название — «полярный муравей».

Летние адаптивные возможности полярного муравья изначально значительно ограничены по сравнению с двумя другими фоновыми видами, как и с *M. kamtschatica*. При еще более высокой или близкой к полярному муравью холодоустойчивости названные виды способны растягивать развитие на несколько лет. Полярный же муравей — «однолетник»: онтогенез проходит за один год, ибо его располд не способен зимовать. Тем замечательнее, что, вопреки сказанному, полярный муравей входит в группу доминантов населения, и все они — *C. herculeanus*, *F. gagatoides* и *L. acervorum* — из-за удивительной адаптированности крайне широко распространены в Гипоарктике и столь же повсеместно обычны, как ее атрибуты: шикша, багульники, кустарниковые березки и др.

- По биохимическим механизмам обеспечения холодоустойчивости и сезонной изменчивости температурных характеристик исследованные виды подразделяются на две группы. У группы I (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*) температуры переохлаждения от лета к зиме меняются значительно, максимально на 25–30 °С (главным образом за счет снижения температуры замерзания); в основе механизма криопротекции — накопление полиолов (10–20%). Замечательно, что у всех видов группы I зимуют личинки (в отличие от муравьев группы II), обладающие слабохитинизированными, нежнейшими покровами. Несмотря на очень низкие температуры зимовки, ни личинки, ни имаго не высыхают. Очевидно, что характер покровов в данном случае не играет решающей роли в предотвращении обезвоживания муравьев (как и многих других насекомых).

В группе II (род *Formica*) изменение холодоустойчивости от лета к зиме составляет только 6–12 °С, температура замерзания падает лишь на 1–6 °С; полиолов немного (0.4–2%), но растет концентрация сахаров (3–6%). Таким образом, биохимические основы холодозащиты задаются родовым и надродовым уровнями. Однако принадлежность к роду и даже подроду у исследованной

группы насекомых определяет адаптивную стратегию холодозащиты конкретного вида далеко не полностью. *F. lemani*, *F. candida* и *F. gagatoides*, относящиеся к одному подроду (*Serviformica*) и обитающие в бассейне Верхней Колымы в не характерных в целом для рода условиях (Чернов, 1988), имеют, между тем, крайне различную холодоустойчивость. У *F. lemani* и *F. candida* она весьма «средняя» (по отношению ко всему диапазону холодоустойчивости изученных видов). Устойчивость же *F. gagatoides* к холоду столь значительна, что оказывается близкой к таковой у представителей рода *Myrmica*, обладающих иной биохимической обусловленностью. Нетрудно заметить, что близкая холодоустойчивость достигается разными биохимическими путями.

- Адаптивная стратегия исследуемых видов определяется не только физиолого-биохимическими возможностями, но и различными сочетаниями физиолого-биохимических и поведенческих механизмов. Весьма условно можно выделить три группы, использующие разные адаптивные пути к низким температурам зимовки; эти же группы отражают разную степень лимитированности биотопического распределения. Муравьи группы I (*C. herculeanus*, *L. acervorum* и *L. muscorum*) благодаря очень высокой резистентности к холоду могут зимовать непосредственно у поверхности почвы в подавляющем большинстве биотопов. В основе адаптивного пути группы II (*F. gagatoides*, *M. kamtschatica* и *M. bicolor*) — компенсация недостаточности физиолого-биохимических возможностей поведенческими адаптациями, а именно выбором территорий, на которых они могут строить зимовочные камеры на свойственной для этих видов глубине. Группа III, включающая наиболее чувствительные к холоду виды, существует лишь в особых, благоприятных для них условиях, складывающихся в небольшом наборе местообитаний; физиолого-биохимические возможности группы скромны.

Смешанный состав группы II (в нее входят, как видно, представители двух родов) и различная холодоустойчивость внутри группы аутсайдеров свидетельствуют о том, что адаптивная стратегия видов может быть индивидуальна и не зависеть от родовой принадлежности (в этой связи, по-видимому, правильнее говорить об индивидуальной «тактике»). Интегральный же адаптивный эффект реализации разных тактик муравьями различных видов, который можно оценить, например, по численности гнезд и широте спектра населяемых биотопов, в ряде случаев оказывается практически одинаковым. Ярчайший пример тому — ключевой для понимания адаптаций к холоду вид — полярный муравей, который столь же вездесущ в исследуемом районе, как и два других гипоаркта — *L. acervorum* и *C. herculeanus*.

Показанная выше индивидуальность адаптивных тактик изученных видов оставляет мало надежд на выявление общей стратегии холодового адаптогенеза (включая физиолого-биохимические и поведенческие аспекты), по крайней мере у муравьев.

- В какой мере реализован потенциал холодоустойчивости у муравьев бассейна верховьев Колымы? Полученные характеристики холодоустойчивости для

большинства видов, по-видимому, близки к предельно возможным для муравьев. Косвенно об этом свидетельствует их географическое распространение: в районе полюса холода фауна муравьев значительно обеднена относительно бассейна Колымы и тем более — Центральной Якутии. Ужесточение зимних условий на северо-востоке Якутии по сравнению с названными регионами оказывается непреодолимым для многих видов рода *Formica*, а возможно, и *Myrmica*.

Крайне низкие температуры поверхностных горизонтов почвы — достояние не только северных регионов. На юге Средней и Восточной Сибири существует второй полюс почвенного холода; первый — совпадает с полюсом холода температуры воздуха, расположенным на северо-востоке Якутии. В Туве, Забайкалье и в долине верховьев Амура поверхностные горизонты почвы выхолаживаются почти так же, как в Оймяконе, но не за счет крайне низких температур воздуха — здесь они выше, а благодаря почти полному отсутствию снега — мало выпадает, а то, что выпадает, — сдувается (Алфимов, Берман, 2006).

Однако термическая ситуация в более глубоких горизонтах почв и грунтов на северном и южном полюсах почвенного холода отличается радикально. На северном — повсеместна (кроме таликов) вечная мерзлота; на южном — почвы и грунты, хотя и промерзают более чем на метр, далее сохраняют положительные температуры круглый год. Для муравьев, строящих гнезда с глубоким расположением камер, это обстоятельство принципиально меняет условия существования. На северном полюсе почвенного холода все представители рода *Formica* (кроме полярного муравья) ютятся в занимающих малую часть территории разного рода значительно протаивающих биотопах, в которых можно в буквальном смысле поглубже закопаться и таким путем избежать низких зимних температур. В районе южного полюса холода муравьи повсеместно строят земляные гнезда ниже промерзающей части грунтов и комфортные по температурам зимовки, и их численность весьма велика. В реликтовых же горных степях Северо-Восточной Якутии при близких минимальных температурах поверхностных горизонтов муравьи, устраивающие глубокие гнезда, вообще отсутствуют из-за низких зимних температур и крайне малой влажности летом по всему профилю почв. Таким образом, северный и южный «полюса почвенного холода» не равноценны по экологическим условиям. Образно говоря, обеднение фауны муравьев рода *Formica* в бассейне верховий Колымы не прямо связано с низкими температурами воздуха и недостаточной холодоустойчивостью самих муравьев. В большинстве случаев оно опосредовано действием льдистой (водоупорной) мерзлоты, препятствующей строительству гнезд.

• Значительное сходство зимних температурных (а также и мерзлотных) условий Центральной Якутии и бассейна Верхней Колымы и существенное различие их фаун свидетельствуют о том, что лимитирующий фактор кроется прежде всего в дефиците летней теплообеспеченности. Не исключена и роль исторических причин: возможность восстановления вида, вымершего вследствие, например, аномально холодной зимы при бесснежье на гигантской территории



Северо-Восточной Азии мала, ибо, в отличие от Центральной Якутии, нет близкого источника вторичной инвазии.

- Выяснение полноты реализации потенциала холодоустойчивости муравьев на северо-востоке Азии имеет и научно-прикладное значение. Остатки хитина *C. herculeanus*, *L. acervorum* и двух видов рода *Formica* найдены в отложениях холодных периодов позднего плейстоцена ряда разрезов северо-востока Азии (Киселев, 1981). Одна из формик, несомненно, *F. gagatoides*, вторая, вероятнее всего, *F. candida*. В этих фактах содержится указание на возможность еще более высокой холодоустойчивости муравьев, нежели выявлена нами. Если же в результате эксперимента выяснится, что значения холодоустойчивости названных видов муравьев в Оймяконской котловине все-таки предельно возможны, то их ископаемые останки можно будет использовать в качестве надежных индикаторов зимних температур в плейстоценовых ландшафтах.

- Все вышеизложенное дает возможность констатировать, что холодоустойчивость муравьев — мощный фауногенетический фактор наряду, во-первых, с недостатком летнего тепла для прохождения онтогенеза (пример — отсутствие муравьев в зональных и горных тундрах из-за низких летних температур), во-вторых, с историческими факторами (пример — *L. muscorum*, отсутствующий в бассейне Колымы, безусловно, не по термическим причинам). Высокая холодоустойчивость муравьев гипоарктического комплекса позволяет им переживать суровейшие зимы во всей Северной Евразии, в том числе и в экстраконтинентальных ее частях, и доходить в своем распространении до северного предела летней климатической теплообеспеченности, требуемой для полного онтогенетического цикла. Ограниченная же холодоустойчивость муравьев рода *Formica* сказывается в обеднении фауны регионов, расположенных много южнее границы тундр, например, в верховьях Яны и Индигирки с их крайне низкими зимними температурами.

- Такова роль холодоустойчивости в фауногенезе при стабильном состоянии климата (по крайней мере, на коротком отрезке времени наблюдения). Есть основания полагать, что нынешнее состояние популяции *F. exsecta* — остаточное: катастрофическое влияние климатической флуктуации (мало снега при крайне низких температурах воздуха) привело к краху большей части популяции в изучаемом районе и ее восстановлению в последнее десятилетие. Не исключено также, что катастрофу претерпела и популяция *F. candida* на внепойменных территориях; возможно, именно поэтому за все время работ мы нашли лишь единичные гнезда этого вида в зональных ландшафтах. Причина может лежать не в колебаниях климата с периодом в несколько десятилетий, а в более долгопериодных изменениях, современная фаза которых обычно называется «глобальным потеплением». По какой бы причине ни произошло потепление, восстановление популяции *F. exsecta* — состоявшийся факт, очевидный в силу заметности насыпных конусов и без подсчета гнезд. Следуя изложенной логике, мы вправе ожидать аналогичного подъема численности и других видов этого рода, поскольку все они, кроме полярного муравья, менее холодоустойчивы, чем *F. exsecta*.

• Как стало понятно в результате проведенной работы, лишь считаное число видов муравьев индифферентно к главенствующему в большинстве случаев фактору Севера — прессу дефицита летнего климатического тепла и крайне низких температур зимовки. Однако несомненно, что и выходящие за рамки темы книги биотические взаимоотношения вносят свою лепту в формирование видового состава, пространственное размещение и обилие муравьев. Предположения о сокращении насыщенности сообществ беспозвоночных животных, сказывающемся в недостатке белкового корма для видов с крупными семьями, и о возможной роли конкурентных взаимоотношений нуждаются в проверке путем постановки детальных специальных исследований. Мы лишь подчеркнули, что и в Субарктике Северо-Востока биотические отношения сохраняют свою роль как фактор фауногенеза.

## CONCLUSION

- The ants from the continental mountain-forest of northeastern Asia confirm the reputation of this region as a territory of extremely hard climate: the ant species diversity within the East of Asia decreases at least 4.5 times from the South to the North. There are about 80 species of ants in Primorye and Priamurye (Kupyanskaya, 1990), but in the North-East, including the Indigirka basin, we discovered just 18 species. The majority of them are transpalearctic species. Only 3 species (*L. acervorum*, *C. herculeanus*, *F. gagatoides*) are extremely numerous, inhabiting practically the whole diversity of biotopes, including zonal ones. Ten species are common according numbers, but are located in small habitats, whose conditions sharply deviate from the background of the region as a whole. The remaining species are so rare, that their biotopic distribution is not obvious.

In open thin forest stands, typical of the taiga zone of the North-East, the structure of the invertebrate animal population (from mesofauna) as a whole and predominant ant species in particular is almost uniquely dependent on a relief through a chain: location – drainage – type of permafrost (waterproof or «dry») – heat supply – soil vegetation cover – ant population. An important role can be played the reduction of insolation by the cover of the forest canopy. The main part of the territory is covered by cold and wet biotopes with a waterproof permafrost with a shallow seasonal thawing layer, therefore a community of centipedes (2 or 3 species) and mesophyllic ants (3 or 4 species) dominates almost everywhere. In other words, in the population of mesofauna which occupy the huge spaces, the obligatory and optional predators fed by microfauna representatives are extremely numerous in friable peats. Thus, ants take an extremely important place in the mesofauna population in a belt of open thin light forests in the Upper Kolyma basin.

- The three above-mentioned species are perfectly adapted both to the summer, rather heat-poor conditions, and to the winter cold. The existence of the noted species, even on north-facing slopes with rather closed horizons below 1100 m. u.s.l., is evidence of their accommodation to summer conditions. The locations of wintering chambers of *L. acervorum* and *C. herculeanus* as a rule are not deeper than 10 cm., where the minimum temperatures fall to  $-25^{\circ}\text{C}$  to  $-28^{\circ}\text{C}$ , testifying to their independence of winter conditions; moreover, the ants endure temperatures lower than  $-20^{\circ}\text{C}$  for almost two months a year. However, not these three species, but *L. muscorum*, serves as an example of phenomenal adaptation to the described conditions. *L. muscorum*, found in adjacent areas of northeastern Yakutia, lives in winter under even lower air temperatures: averages of the absolute temperature minima are  $-59$  to  $-61^{\circ}\text{C}$ . In summer, sites inhabited by *L. muscorum* are not only the warmest (maximum temperatures at the depth of 10 cm. are about  $25$ – $28^{\circ}\text{C}$ ) among all biotopes studied in the region, they are also the driest (water content is about 2–5%, i.e. at the breaking point of accuracy of the gravimetric method). Thus *L. muscorum* is adapted both to the winter cold and to the summer heat, and to the dryness of the substrate.

*F. gagatoides*, together with *M. kamtschatica*, unlike the mentioned species, wintering rather deeper, in the layer of 10–15 cm., seldom to 25 cm., where they spend up to

1 month under temperatures lower than  $-15^{\circ}\text{C}$ , with minima of about  $-18$  to  $-22^{\circ}\text{C}$ . The wintering chambers of the other species are located either deeper (up to 1.5 m), or close to the surface, but in particular habitats; anyway, the temperatures in the nests of all of these species do not fall below  $-10$  to  $-13^{\circ}\text{C}$ .

- The overwhelming majority of the species keep strictly to the stereotype of the nest organization peculiar to them. We never found the nests of *C. herculeanus* or *Leptothorax* spp. with deep location of chambers nor, conversely, the nests of *F. exsecta*, *F. candida*, *F. lemami* with surface locations even in the places with temperatures sufficient for successful wintering. Due to their ability for active movements under the negative temperatures close to zero, *Formica* spp. can shift downwards along the nests' channels, and so their vertical distribution in the nest controlled by autumn temperatures.

However, preserving their nest stereotypes, some species on the North-East distinctly change the character of their biotope distributions. *F. candida*, a eurytopic species in southern Siberia, inhabits, as we have noted, practically only the sandy-pebbly parts of rivers' flood-plains in the Kolyma area, i.e. it uses a single variant of the many possible ones seen in other areas. The ecotope spectrum of *F. exsecta* in the North-East is narrowed: it successfully hibernates at particularly warm sites in the valleys, or at the upper boundary of the forest. Since there are not many biotopes peculiar to the mentioned two species (and *F. lemami* too), the total territory occupied by these species is not great.

- Permafrost, developed practically everywhere in the region, can prevent the distribution of wintering chambers at depths suitable in temperature conditions for the ants' wintering. (except talik zone along rivers). The influence of permafrost at sites with thin thawing layer directly affect the temperature and the water content even of the uppermost soil horizons. Here very large temperature gradients are formed (up to  $2.5^{\circ}\text{C}$  per cm.) that, together with the high location of the permafrost table, and as a result high water content, determines the maximum depth of the possible distribution of the burrows and chambers. Such a situation with permafrost is characteristic of the region as a whole, but it is most vividly expressed on the north-facing slopes, and also practically always on the lower, waterlogged part of all slopes, in the cols, and also at the bottoms of the valleys.

Permafrost does not visibly influence the hydrothermal regime of the upper soil layers in deeply- and fast-thawing sites, and, consequently, does not affect the ecology of the inhabiting species, especially those arranging their nests close to the surface. None of the species of *Formica*, except for the polar ant, usually inhabit biotopes with a thin thawing layer because they have low cold resistance and locate their wintering chambers far from the surface. Colonies of *F. exsecta* nevertheless can occur, but only in unusually favorable combinations of the main factors (snow abundance, location in the upper part of the zone with relatively high air temperatures and so on). *F. lemami* was never found in the areas with permafrost of high ice content, that serves as a restricting factor for its distribution; but at the coast of the Sea of Okhotsk, with discontinuous permafrost, this species prevails.

- All the ants winter not in the frozen, but in the supercooled state. The lowest supercooling point is recorded for *L. muscorum* larvae ( $-58.1^{\circ}\text{C}$ ), and this value can be considered as a record for the ants as a whole. The temperature range of supercooling points is  $-38\dots-43^{\circ}\text{C}$  in *L. acervorum*,  $-37\dots-44^{\circ}\text{C}$  in *L. muscorum*,  $-37\dots-40^{\circ}\text{C}$  in

*C. herculeanus*,  $-27...-30$  °C in *F. gagatoides*,  $-27...-31$  °C in *M. kamtschatica* and *M. bicolor*;  $-24...-25$  °C in *F. candida*,  $-20...-24$  °C in *F. lemani*,  $-19...-22$  °C in *F. exsecta*, and  $-17...-18$  °C in *F. sanguinea*. Lower lethal temperature (LT50%) of all the species lies about 3–7 °C higher than the average values of supercooling.

Quoted above cold hardiness of ant species are noticeably greater, than those found in other regions with milder climate. For instance, in southern and northern Finland, and even nearby Magadan, average winter cold-resistance of each studied species of *Formica* rather precisely coincides with its summer value for ants from «Aborigen». But similar winter temperature conditions and even milder ones are peculiar for most of Russia, except for regions with continental climate, determined by the Siberian High. It has to be elucidated how much the ants cold hardiness increases from summer to winter on the above mentioned territories in comparison with «Aborigen».

The main difference between the wintering state of the ants we have studied in the Upper Kolyma basin and those wintering in non-permafrost regions is that the ants are supercooled physically in the North-East, i.e. they are remain «liquid» under temperatures which are lower than freezing points. This state is rather stable, and all species of *Formica* remain supercooled at least for some months; while the other species (which significantly decrease freezing point) stay in it for some weeks during the periods of minimum air temperatures. As a rule, in regions with seasonally frozen ground, temperatures in wintering chambers are higher not only than those of supercooling, but of the insects' freezing points too.

- The occurrence of a species in a given territory suggests that the species is adapted to local conditions. «Reserve of cold-resistance», which we define as the difference between the lower lethal temperature and minimal temperatures in the nests can serve as the criterion for the degree of correspondence. The greater the difference, the greater the resistance of this species to vicissitudes of the winter weather, and the greater the range of biotopes it can inhabit. The reserve of cold-resistance is particularly great in *L. muscorum*, *L. acervorum* and *C. herculeanus*. It amounts to 10–15°C and guarantees the safety of the populations of these species almost everywhere, even during cold winters and winters with poor snow cover. *F. gagatoides*, *M. kamtschatica* and *M. bicolor* have half of this reserve: 5–7°C, nevertheless it is enough for a very broad geographical expansion to Hypoarctic belt and for the broad biotopical distribution of the polar ant even within the coldest regions. Two other mentioned species have narrower distributions, under the control of summer conditions. Four species of the *Formica* genus (*F. exsecta*, *F. candida*, *F. sanguinea* and *F. lemani*) have minimal cold resistance, their reserve doesn't exceed 2–3°C, and it absent during unfavorable years; accordingly all of them occur locally.

- *F. gagatoides* appears to be the maximally adapted of the *Formica* species (judging from the value of its cold-resistance reserve) to the conditions of the general zonal biotopes, which are cold all year round, and besides are damp (moist) in summer. It is able to use primitive nests with a shallow arrangement of the wintering chambers. In its degree of adaptation to the winter cold the *F. gagatoides* is close to the champions of cold-resistance — *C. herculeanus* and two species of the *Leptothorax* genus. In this connection (and not just because of its geographic range configuration) *F. gagatoides* justifies its Russian name «the polar ant».

The summer adaptive abilities of the polar ant are significantly restricted compared to the two other background species as well as to *M. kamtschatica*. The mentioned species not only have cold-resistance higher than or close to that of the polar ant; they are also able to prolong their development for several years. As for the polar ant, it is an «annual» insect: its ontogenesis lasts for one year, since its brood is not able to survive the winter. Even more amazing, contrary to the foresaid facts, the polar ant is part of the group of species whose populations are dominant, and all of them — *C. herculeanus*, *F. gagatoides* and *L. acervorum* — due to their wonderful adaptability — are very broadly distributed in the Hypoarctic, and can be considered as much attributes of the Hypoarctic as crowberry, ledum, dwarf birch and so on.

- The studied species are subdivided into two groups according to their biochemical mechanisms of cold resistance and the seasonal changeability of temperature characteristics. The first group (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*) has supercooling points, which change greatly from summer to winter, with maxima of 25–30°C (mostly because of the decrease of the freezing point); at the heart of the cryoprotection mechanism is the accumulation of polyols (10–20%). It is remarkably that larvae of all species of group I are wintering (in contrast to ants only in group II), having a very soft chitin covering. In spite of the very low temperature of a wintering, no larvae neither imago, do not dry out. Apparently, the nature of the covering in this case does not play a main role in the avoidance of the ants' dehydration (as well as of many other insects).

In the second group (*Formica* genus), cold resistance variation from summer to winter amounts to just 6–12°C; freezing point falls to just 1–6°C; there are not many polyols (0.4–2%), but the concentration of sugar increases (3–6%). Thus, the biochemical basis for cold hardness is set mainly at the genus and super-genus levels. However, generic or even subgeneric characteristics of the studied insect groups define the adaptive strategy of cold resistance of the particular species far from completely. *F. lemani*, *F. candida* and *F. gagatoides*, within the same subgenus (*Serviformica*), in Upper Kolyma basin inhabit biotopes untypical for the genus (Chernov, 1988). But these species, have, nevertheless, extremely different cold resistances. It is rather «average» in *F. lemani* and *F. candida* (compared to the entire cold resistance range of the studied species), but the resistance of *F. gagatoides* to cold is so high, that it proves to be close to that of the genus *Myrmica*, which have other biochemical pathways. Thus, similar cold resistance is achieved by different biochemical methods.

- The adaptive strategies of the studied species are determined not only by physiological and biochemical abilities, but are realized through different combinations of physiological, biochemical, and behavioral mechanisms. Very broadly one can distinguish three groups which use different adaptive solutions to low wintering temperatures; these very groups embody different limits of biotopical distribution. Ants of group I (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*) uses at the most physiological/biochemical resources — extremely high resistance to cold lets them hibernate right at the soil surface in overwhelming majority of biotopes. The basis of adaptation in group II (*F. gagatoides*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*) lies in compensation for the lack of physiological/biochemical resources by behavioral adaptations, i.e. by territory selection, where the wintering chambers can be arranged on the soil depth, more appropriate for this species. Group III,

which includes the species most sensitive to cold, exists just in conditions peculiarly favorable to it, arising in a small group of habitats; the physiological/biochemical abilities of the group are limited.

The mixed character of Group II (it includes, as seen, two genus representatives) and different cold resistance inside the outsiders' group, show that the adaptive strategy of species can be individual and not depend on their genus (in this connection it seems correct to consider individual «tactics»). But the integrated adaptive effect of different tactics by different species, that can be assessed, for example, according to the number of nests and range of inhabited biotopes, in a number of cases appears to give practically the same result. The most vivid examples of it — the key species for understanding the adaptive strategy — is the polar ant, which appears to spread all over the studied region, as well as two other hypoarctics — *L. acervorum* and *C. herculeanus*.

The demonstrated individuality of the studied species' adaptive tactics negates any hope of discovering a common strategy for the cold adaptation (including physiological and biochemical, and behavioral aspects), at least for the ants.

- To what degree is potential of cold resistance of the Upper Kolyma ants realized? The observed characteristics of cold resistance for most of the species seem to be close to the extreme possible for the ants. Their geographical distribution testifies to this indirectly: in «the Pole of Cold» region the ant fauna is noticeably impoverished compared to the Upper Kolyma and, even more so, to Central Yakutia. Hardening of the winter conditions in northeastern Yakutia compared to the mentioned regions proves to be intolerable for many species of the *Formica* genus and, possibly, of the *Myrmica* genus.

The extreme low temperatures of the surface soil horizons is a property not only of the northern regions. There is the second «Pole of soil Cold» in the South of Central and Eastern Siberia; the first one coincides with the pole of the cold of air temperature, located in north-eastern Yakutia. In Tuva, Transbaikalia and in the Upper Amur valley the surface soil horizons are cooled almost the same as in Oimyakon, but not due to the extreme low temperatures of the air; those are higher here, but snow cover is completely absent — there are poor snowfalls, and snow cover is blown out (Alfimov, Berman, 2006).

However, the thermal situation in the deeper soil and ground horizons in the northern and southern «Poles of soil Cold» are radically different. In the northern — permafrost occurs everywhere (except for the taliks); in the southern — soils and grounds retain positive temperatures deeper all through the year, though they freeze to over 1 meter. This fact changes living conditions fundamentally for ants which build their nests with deep chamber distribution. In the northern all representatives of the *Formica* genus (except for the polar ant) inhabit all kinds of biotopes, with the deeply thawed layer (this biotopes occupy a minor area), where they can *sensu stricto* bury themselves deep and thus escape the low winter temperatures. In the southern «Pole of soil Cold» the ants everywhere build earth nests below the seasonally frozen layer, so enough for comfortable (in temperature) wintering, and they are rather abundant. As for the relict mountain steppes of North-Eastern Yakutia, ants producing deep nests are absent under the close-to-minimal temperatures of the surface horizons; this happens because of both low winter temperatures on the level of their winter chambers and extreme low moisture in summer over the whole soil profile. Consequently, the northern and the southern «Poles

of soil Cold» are not equal in ecological conditions. The rarity of the *Formica* genus in the ant fauna of the Upper Kolyma area is not directly connected to the low air temperatures and insufficient cold resistance of the ants themselves. In most cases it is caused by the influence of permafrost with high ice content preventing nest building

- The substantial similarity of the winter temperature (and permafrost) conditions of Central Yakutia and the Upper Kolyma basin, and considerable difference of their faunas, evidence a limiting factor, lying first of all in the lack of the summer heat supply. The role of historical factors is not excluded: in the vast territory of northeastern Asia the possibility of species recruitment, deleted for instance due to anomalous cold winters under snowless conditions, is low, since, in spite of Central Yakutia, there is no near source of secondary invasion.

- The question of the degree of realization of the ants' cold resistance potential in northeastern Asia also has an applied significance. Chitin remains of *C. herculeanus*, *L. acervorum* and two species of the *Formica* genus have been found in deposit of cold periods of the Late Pleistocene of several sections of northeastern Asia (Kiselev, 1981). One of the *Formica* is undoubtedly *F. gagatoides*, the other most probably *F. candida*. These facts give information about the possibility of even higher cold hardiness of the ants, than those we have discovered. But if cold resistance of these species in the Oimyakon depression prove to be possible minima, then fossil ants' remains can be used as reliable indicators of winter temperatures in Pleistocene landscapes.

- Summarizing, we can establish that the ants' cold resistance serves as one of the most powerful factor, defining community generating processes together with: first, the lack of summer warmth for ontogenesis (e.g. the absence of the ants in zonal and mountain tundra's owing to low summer temperatures); second, the historical reasons (as a vivid example, *L. muscorum* is absent in the Kolyma basin but certainly not for the thermal reasons). High cold resistance helps the Hypoarctic complex of ants to survive the most severe winters in almost the whole of northern Eurasia, including its extracontinental parts, and to achieve in their expansion the northern threshold of summer conditions necessary for the realization of the ontogenetic cycle. In such regions as the upper reaches of Yana and Indigirka, with their extremely low winter temperatures, the restricted cold hardiness of the ants of the *Formica* genus manifests itself in impoverishment of their fauna even on territories far southward of the tundra boundary.

- Such is the role of the cold resistance in faunal genesis under a stable state of climate, i.e. during a short period of time. Depicting the biotopic spread of *F. exsecta* (Chapter 5), we supposed that the present state of the population is residual, i.e. it is the result of the disastrous influence of climatic fluctuation (poor snow under extremely low air temperatures), which has led to degradation of most of the population of this species in the studied region and to its recruitment during recent decades. Quite probably, the *F. candida* population also underwent a catastrophe outside flood-plain territories; we managed to discover just isolated nests of this species in zonal landscapes. It is very likely that the reason lies not in the climatic fluctuations with a period of several decades, but in longer-period changes, usually called «Global Changes». Whatever the reason for the warming, the recruitment of the *F. exsecta* population is a completed fact, which is obvious due to the evidence of their cone nests even without calculating the number of nests. If we follow the above logic, we have the right to expect similar population growth of other species of this genus, since all of them, except for the polar ant, are less cold stable than *F. exsecta*.

- It clearly follows from the content of this book, that few ant species are indifferent





## ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б.П. 1956. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ. 129 с.
- Алисов Б.П., Полтараус Б.А. 1962. Климатология. М.: Изд-во МГУ. 228 с.
- Алфимов А.В. 1984. Термический режим горных тундр // Почвенный ярус экосистем горных тундр хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 6–40.
- Алфимов А.В. 1985. Термический режим верхних слоев почвы в основных экосистемах пояса редколесий бассейна Верхней Колымы // Пояс редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 9–29.
- Алфимов А.В. 1986. Стационар «Абориген» // Биологические стационары Советского Севера. Магадан. С. 53–57.
- Алфимов А.В. 1989. Режим увлажнения болотных почв северных склонов в бассейне Верхней Колымы // Почвоведение. № 1. С. 55–61.
- Алфимов А.В. 1989. Термическая дифференциация геосистем верховий Колымы. Автореф. дисс. ... канд. географ. наук. Иркутск. 18 с.
- Алфимов А.В. 2005. Распределение минимальных температур в поверхностном слое почвы под снежным покровом в Евразии // Почвоведение. № 4. С. 438–445.
- Алфимов А.В., Берман Д.И. 2006. Два полюса холода под снежным покровом Евразии // Природа. № 6. С. 27–32.
- Алфимов А.В., Булгаков А.Б. 1980. Основные особенности климата горных тундр верховий Колымы и Индигирки // Горные тундры хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 7–31.
- Ануфриев Г.А., Емельянов А.Ф. 1988. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyneta) — Цикадовые // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Ленинград: Наука. Т. 2. С. 12–41.
- Арнольди К.В. 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. журн. Т. 36. № 11. С. 1609–1629.
- Арнольди К.В. 1968. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины // Зоол. журн. Т. 47. № 8. С. 1155–1178.
- Астафьев В.М. 1971. Фауна и экология муравьев Среднего Поволжья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Куйбышев. 21 с.
- Атанасов Н. 1952. Закономерности и распространение и биологические наблюдения върху мравките на Витоша. София. 185 с.
- Бахем И., Лампрехт Н. 1983. Гнезда лесных муравьев *Formica polyctena* как модель экологической системы // Журн. общей биол. Т. 44. № 1. С. 114–123.
- Бей-Биенко Г.Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. общей биол. Т. 37. Вып. 1. С. 5–21.
- Берман Д.И. 1974. О зоологическом статусе приполярных степей Якутии // Биол. пробл. Севера. Тез. докл. VI симпоз. Якутск. С. 163–165.
- Берман Д.И. 1990. Современные местообитания жука-пилюльщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Curculionidae) и реконструкция природной среды плейстоцена на Северо-Востоке СССР // Докл. АН СССР. Т. 310. № 4. С. 1021–1023.

- Берман Д.И. 2001. Беспозвоночные животные // Холодные степи северо-восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 96–161.
- Берман Д.И., Алфимов А.В. 1992. Контрастные экосистемы в континентальных районах Северо-Востока Азии // Доклады АН СССР. Т. 322. № 4. С. 196–199.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. 1990. Условия зимовки и холодоустойчивость амфиподы *Traskorchestia ditmari* на побережье Охотского моря // Биология моря. № 5. С. 31–36.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Мажитова Г.Г. 1990. Гидротермические условия существования основных компонентов экосистем Северо-Востока СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6. С. 15–28.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Мажитова Г.Г., Прокопец М.Е. 1998. Роль ветра в дивергенции экосистем с мерзлотными и сезонномерзлыми почвами в северном Охотоморье // Почвоведение. № 5. С. 593–599.
- Берман Д.И., Бударин А.М., Бухкало С.П. 1984. Фауна и население беспозвоночных животных горных тундр хребта Большой Анначаг. // Почвенный ярус горных тундр хребта Большой Анначаг. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 98–133.
- Берман Д.И., Бухкало С.П. 1985. Население почвообитающих беспозвоночных животных пояса редколесий бассейна Верхней Колымы // Пояс редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС) / Д.И. Берман (ред.). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 64–90.
- Берман Д.И., Дорогой И.В. 1993. Распространение короткоклювого зуйка (*Charadrius mongolus* Pall) на Северо-Востоке Азии // Русский орнитол. журн. Т. 2. № 1. С. 55–59.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1987. Пространственное распределение муравьев на вечной мерзлоте // Муравьи и защита леса. Тез. докл. 8 Всесоюз. мирмекол. симп. Новосибирск. С. 74–78.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1991. Муравьи в формациях кедрового стланика // Проблемы почв. зоологии. Материалы докл. X Всесоюз. совещ. Новосибирск. С. 39.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1995а. Холодостойкость и условия зимовки северных популяций муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи совр. биол. Т. 115. № 6. С. 677–691.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1995б. Холодостойкость северных популяций муравьев // Докл. АН СССР. Т. 345. № 2. С. 272–275.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1996а. Муравьи в сообществах кедрового стланика на северо-востоке России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 21–32.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 1996б. Об экологической обусловленности границ распространения *Formica aquilonia* и *F. lugubris* на Северо-Востоке Азии // Проблемы почв. зоологии. Материалы докл. I Всерос. совещ. Ростов-на-Дону. С. 14–16.
- Берман Д.И., Жигульская З.А. 2001. Биоразнообразие муравьев северо-востока Азии и северо-запада Америки в связи с историей плейстоценовой Берингии // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всерос. мирмекол. симп. Пермь. С. 127–130.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1980. Особенности биологии и экологии муравьев у верхнего предела их распространения на хребте Большой Анначаг //

- Горные тундры хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 110–127.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1981. Распространение, особенности экологии и зимовки *Formica picea* Nyl. и *Myrmica* sp. 2 (Formicidae) на Северо-Востоке СССР // Проблемы почв. зоологии. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Киев. С. 27–28.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1982. Экология *Leptothorax muscorum* (Hymenoptera, Formicidae) в бассейне Верхней Индигирки // Зоол. журн. Т. 61. № 10. С. 1509–1517.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1984. Биотопическое распределение и холодоустойчивость *Formica execta* Nyl. (Formicidae) на северо-восточной границе ареала (верховья Колымы) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. № 3. С. 47–63.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1987а. Зимняя экология полярного муравья (*Formica gagatoides*) в верховьях Колымы // Зоол. журн. Т. 66. № 3. С. 373–384.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1987б. Об адаптациях *Leptothorax acervorum* Fab. (Formicidae) к экстремальным горным условиям Субарктики Северо-Востока СССР // Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука. С. 24–25.
- Берман Д.И., Игнатенко И.В., Пугачев А.А. 1979. О торфонакоплении в интенсивно дренированных почвах Крайнего Северо-Востока СССР // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток. С. 134–145.
- Берман Д.И., Мордкович В.Г. 1979. Энтомологические особенности приполярных степей Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 1. С. 39–45.
- Биологическая станция «Абориген». Список публикаций (1979–1993 гг.). 1993. / Сост. Д.И. Берман, И.Б. Гришкан: Препринт. Владивосток: Дальнаука. 79 с.
- Будыко М.И. 1971. Климат и жизнь. Л.: Гидрометеиздат. 472 с.
- Букс И.И. 1977. Методика составления и краткий анализ корреляционной эколого-фитоценотической карты Азиатской России // Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России. Иркутск. С. 15–54.
- Вальтер Г. 1975. Растительность земного шара. М.: Прогресс. Т. 3. 426 с.
- Васьковский А.П. 1958. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников ценообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым СССР. Магадан: Кн. изд-во. Вып. 13. С. 187–204.
- Винокуров Н.Н. 1979. Насекомые полужесткокрылые (Heteroptera) Якутии. Л.: Наука. 232 с.
- Гедеонов А.Д. 1967. Ареалы больших отклонений среднемесячной температуры воздуха от многолетней средней в Северном полушарии. Л.: Гидрометеиздат. С. 68–74. (Тр. ГГО; Вып. 211).
- Германов В.П., Климовский И.В. 1976. Температурный режим горных пород в каньоне верховий р. Колымы: горы Больших Порогов // Вопросы геокриологии в трудах молодых ученых и специалистов. Якутск: ИМ СО АН СССР. С. 30–43.
- Гиляров М.С. 1964. Основные направления приспособлений насекомых к жизни в пустыне // Зоол. журн. Т. 43. № 3. С. 443–454.
- Горбунов А.П. 1970. Мерзлотные явления Тянь-Шаня // Тр. Каз. НИГМИ. Вып. 39. 264 с.

- Горбунов А.П. 1976. Основные проблемы криогенных явлений высоких гор // Высокогорная геоэкология. Докл. к полемому совещ. по высокогорной геоэкологии. М. С. 8–10.
- Горышин Н.И. 1966. Техническое оснащение экологических исследований в энтомологии. Л.: Изд-во ЛГУ. 236 с.
- Горюнов Д.Н. 2005. Характеристика поселений муравьев *Formica exsecta* в верховьях р. Колымы // Муравьи и защита леса. Материалы XII Всерос. мирмекол. симп. Новосибирск. С. 27–30.
- Гридина Т.И. 1987. Эколого-фаунистический обзор муравьев заповедника «Басеги» // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск. С. 73–79.
- Гридина Т.И. 1998. Краткие заметки о разнообразии муравьев Урала // Муравьи и защита леса. Материалы X Всерос. мирмекол. симп. М. С. 131–133.
- Гридина Т.И. 2001. Анализ лесостепного и степного фаунистических комплексов Урала и прилежащих к нему территорий // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всерос. мирмекол. симп. Пермь. С. 137–140.
- Гридина Т.И. 2003. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи совр. биол. Т. 123. № 3. С. 289–298.
- Демьянов В.А. 1980. Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр) // Ботан. журн. № 7. С. 926–936.
- Длусский Г.М. 1965. Методы количественного учета почвообитающих муравьев // Зоол. журн. Т. 44. № 5. С. 716–727.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода Формика (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*). М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г.М. 1974. Строение гнезд у пустынных муравьев // Зоол. журн. Т. 53. № 2. С. 224–236.
- Длусский Г.М. 1975. Весенний разогрев гнезд у рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* L., Hymenoptera, Formicidae) // Науч. докл. высшей школы, биол. науки. № 12. С. 23–28.
- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 231 с.
- Длусский Г.М., Ивлев Л.А., Кашеев М.А. 1971. Роль северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yarr.) в приморских очагах размножения пихтовой листовертки-толстушки (*Choristoneura murinana* Hb.) // Проблемы защиты таежных лесов. Материалы совещ. Красноярск. С. 43–45.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1965. Распространение муравьев в лесах Якутии и задачи их охраны // Природа Якутии и ее охрана. Якутск. С. 95–98.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, СО. 220 с.
- Докучаева В.Б. 1980. Горнотундровая растительность хребта Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 93–110.
- Докучаева В.Б. 1985. Растительность юго-восточных отрогов хребта Большой Анначаг // Пояс редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 44–63.

- Егорова Г.Н. 1980. Ландшафтная структура бассейна р. Сибит-Тыэллах // Горные тундры хребта Большой Анначак (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 32–53.
- Егорова Г.Н. 1984. Морфолитосистемы и ландшафтная структура (на примере бассейна р. Омолон). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 164 с.
- Егорова Г.Н. 1986. Динамические тенденции надпойменно-террасовых ландшафтов долины верхней Колымы // Изв. Всес. Геогр. Общ. Т. 118. Вып. 1. С. 44–49.
- Жигульская З.А. 1966. Муравьи *Formica picea* как фактор почвообразования в каштановых и солонцово-солончаковых почвах юго-восточного Забайкалья // Проблемы почв. зоологии. Материалы Второго Всесоюз. совещ. М.: Наука. С. 54–55.
- Жигульская З.А. 1968. Население муравьев (Formicidae) степных ландшафтов Тувы // Животное население почв в беслесных биогеоценозах Алтая-Саянской горной системы. Новосибирск. С. 115–139.
- Жигульская З.А. 1969. Муравьи горно-степных ландшафтов Тувы и Южной Хакасии (экология, население и почвообразовательная деятельность). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск: НГУ и БИН СО АН СССР. 29 с.
- Жигульская З.А. 1975. Особенности гнездостроения *Formica picea* Nyl. в вертикально-поясных ландшафтах аридных котловин Тувы // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. С. 82–84.
- Жигульская З.А. 1976. Муравьи Оймяконской котловины // Зоология беспозвоночных, паразитология, физиология и биохимия животных. Тез. докл. Петрозаводск. С. 26–29. (Биол. проблемы Севера: VII симп.).
- Жигульская З.А. 1979. Об устройстве гнезд и зимовке доминантных видов муравьев на Охотско-Колымском нагорье // Муравьи и защита леса. Материалы VI Всесоюз. мирмекол. симп. Тарту. С. 95–98.
- Жигульская З.А. 1986. Экология *Formica lemani* (Hymenoptera, Formicidae) на Верхней Колыме // Биол. проблемы Севера. Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Якутск. Вып. 4. С. 134–135.
- Жигульская З.А. 1987. Зависимость от температуры длительности развития муравья-древоточца // Муравьи и защита леса. Тез. докл. 8 Всесоюз. мирмекол. симп. Новосибирск. С. 139–142.
- Жигульская З.А. 1988. Муравьи верховых болот южной тайги Приобья // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск. С. 29–34.
- Жигульская З.А. 1991. Новый вид муравья рода *Mutrmica* (Hymenoptera, Formicidae) с Верхней Колымы // Зоол. журн. Т. 70. № 5. С. 58–62.
- Жигульская З.А., Берман Д.И. 1975. О зоогеографическом положении Колымского нагорья по мирмекологическим материалам // Актуальные вопросы зоогеографии. VI Всесоюз. зоогеогр. конф. Кишинев: Штиинца. С. 82–83.
- Жигульская З.А., Берман Д.И. 1989. Мерзлотные условия и пространственные взаимоотношения двух доминантных видов муравьев (*Formica lemani*, *F. gagaoides*) на Северо-Востоке СССР // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Сыктывкар. С. 131–133.
- Жигульская З.А., Кипятков В.Е., Кипяткова Т.А. 1983. Экспериментальное исследование сезонных циклов развития двух видов муравьев в горной Субарктике // Биол. проблемы Севера. Тез. X Всесоюз. симп. Магадан. С. 354–355.

- Жигульская З.А., Кипятков В.Е., Кипяткова Т.А. 1992. Сезонный цикл развития муравья *Myrmica aboriginica* в верховьях Колымы // Зоол. журн. Т. 71. № 5. С. 72–82.
- Жигульская З.А., Кипяткова Т.А. 1990. Адаптивные особенности жизненного цикла полярного муравья в горной Субарктике СВ СССР // Успехи энтомологии в СССР. Перепончатокрылые и чешуекрылые. Тез. докл. X Всесоюз. съезда ВЭО. Л. С. 47–49.
- Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1983. Адаптивные черты процветающего на Северо-Востоке СССР муравья *Leptothorax acervorum* // Биол. проблемы Севера. Тез. X Всесоюз. симп. Магадан. Ч. 2. С. 355–356.
- Жигульская З.А., Омельченко Л.В. 1977. Ландшафтное распределение муравьев южной тайги нижнего Приангарья // Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск: НГУ. С. 72–76.
- Жигульская З.А., Цейтва В.В. 1991. Зависимость от температуры длительности развития расплода муравьев *Myrmica* с Северо-Востока СССР // Муравьи и защита леса. Тез. докл. IX Всесоюз. мирмекол. симп. М. С. 86–89.
- Калабин А.И. 1960. Вечная мерзлота и гидрогеология Северо-Востока СССР // Тр. ВНИИ-1. Т. 28. 469 с.
- Кейтс М. 1975. Техника липидологии. М.: Мир. 324 с.
- Кипятков В.Е. 1971. Фотопериодическая реакция и холодоустойчивость муравья *Myrmica rubra* L. // Холодостойкость насекомых и клещей. Материалы симп. 19–21 апр. 1971 г. Тарту. С. 68–71.
- Кипятков В.Е. 1981. Механизмы регуляции процессов развития у муравьев // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, ЛО. С. 59–91.
- Кипятков В.Е., Кипяткова Т.А., Жигульская З.А. 1984. Основные особенности сезонных циклов развития муравьев в условиях Крайнего Севера. Тез. докл. IX съезда ВЭО. Киев. Ч. 1. С. 219.
- Кипяткова Т.А. 1987. Экспериментальное изучение сезонных циклов развития муравьев в условиях Крайнего Севера // Муравьи и защита леса. Тез. докл. 8 Всесоюз. мирмекол. симп. Новосибирск. С. 149–152.
- Киселев С.В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 116 с.
- Клюкин Н.К. 1960. Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. Магадан. 430 с.
- Клюкин Н.К. 1970. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука. С. 101–132.
- Кожевников Ю.П. 1974. Лес в тундре Чукотки // Природа. № 7. С. 96–102.
- Кузнецов-Угамский Н.Н. 1928. Муравьи Южно-Уссурийского края // Записки Владивост. отд. гос. Рус. геогр. о-ва. Владивосток. Т. 1 (17). С. 1–41.
- Купянская А.Н. 1975а. Фауна, численность и биомасса муравьев (Hymenoptera, Formicidae) в пихтово-еловых лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 27. С. 133–142.
- Купянская А.Н. 1975б. Численность и биомасса муравьев в пихтово-еловых лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Муравьи и защита леса. Материалы V Всесоюз. мирмекол. симп. М. С. 91–97.
- Купянская А.Н. 1986а. Муравьи (Hymenoptera Formicidae) группы *Myrmica lobicornis* на Дальнем Востоке // Систематика и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 83–90.

- Купянская А.Н. 1986б. Муравьи северной части Дальнего Востока // Систематика и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 91–102.
- Купянская А.Н. 1990. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 258 с.
- Куузик А.Е. 1970. Изучение зависимости скорости замерзания от степени переохлаждения у гусениц побеговьюнка-смолевщика *Petrova resinella* при помощи аспирационного криостата // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 19. № 3. С. 219–223.
- Куузик А.Е. 1971. К методике определения холодоустойчивости насекомых // Холодостойкость насекомых и клещей. Материалы симп. 19–21 апр. 1971 г. Тарту. С. 43–47.
- Лейрих А.Н. 1985. Холодоустойчивость, температурные условия зимовки и пространственное распределение муравьев на Верхней Колыме. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л. 17 с.
- Лейрих А.Н. 1989. Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев на верхней Колыме // Известия АН СССР. Сер. биол. № 5. С. 752–760.
- Лейрих А.Н., Жигульская З.А. 1999. Устойчивость муравьев субарктики к длительному воздействию низких температур // Проблемы почв. зоологии. Материалы II (XII) Всерос. совещ. М. С. 155–156.
- Ли Н.Г., Захариассен К.Э. 2006. Водный баланс и стратегия адаптации насекомых центральной Якутии к экстремальным климатическим условиям // Известия РАН. Сер. биол. № 5. С. 1–6.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1972. Очерки по криобиологии. Л.: Наука, ЛО. 288 с.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1973. Анабиоз и устойчивость живых систем // Журн. общей биол. Т. 34. № 2. С. 253–263.
- Луйк А.К. 1975. Эко-физиологическая характеристика неглубокого зимнего покоя у некоторых видов насекомых. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тарту. 21с.
- Маавара В.Ю. 1971. О холодоустойчивости некоторых видов муравьев // Холодостойкость насекомых и клещей. Материалы симп. 19–21 апр. 1971 г. Тарту. С. 68–71.
- Маавара В.Ю. 1983. Холодоустойчивость рыжих лесных муравьев // Биол. проблемы Севера. Тез. X Всесоюз. симп. Магадан. Ч. 2. С. 361–362.
- Мажитова Г.Г., Москалюк Т.А. 1996. Реакция криогенных почв на пожары в связи с экспозицией склонов (Колымское нагорье) // Междунар. конф. Фундаментальные исследования криосферы Земли в Арктике и Субарктике. Пуццино. С. 177–178.
- Малоземова Л.А. 1981. К фауне и стациальному распределению муравьев Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. Вып. 9. С. 63–72.
- Малоземова Л.А. 1987. О строении и структуре поселений муравья-древоточца *Camponotus saxatilis* Ruzs (Hymenoptera, Formicidae) // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: ИЭРИЖ УРО АН СССР. С. 30–32.
- Малоземова Л.А., Швецова Т.Л. 1979. Фауна и стациальное распределение муравьев Висимского заповедника // Популяционные и биогеоценотические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск. С. 166–179.
- Мариковский П.И. 1965. О зимовках рыжего лесного муравья в Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 44. № 8. С. 1197–1201.



- Меривээ Э. 1970. О расхождениях в точке переохлаждения при различной скорости охлаждения // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 19. С. 224–230.
- Меривээ Э.Э. 1971а. Температурные реакции в холодоустойкости насекомых // Холодоустойкость насекомых и клещей. Материалы симп. 19–24 апр. 1971 г. Тарту. С. 84–89.
- Меривээ Э.Э. 1971б. Холодоустойкость насекомых как результат взаимодействия эндогенных и экзогенных факторов // Холодоустойкость насекомых и клещей. Материалы симп. 19–24 апр. 1971 г. Тарту. С. 72–79.
- Меривээ Э.Э. 1972. Эко-физиологическая характеристика холодоустойчивости насекомых. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Тарту. 40 с.
- Меривээ Э.Э. 1978. Холодоустойчивость насекомых. Таллин: Валгус. 188 с.
- Михайлов В.М. 1982. Об условиях формирования зимнего температурного режима почв на Северо-Востоке СССР // География и природ. ресурсы. № 3. С. 75–81.
- Мосин А.Ф., Петрова К.М. 1980. Некоторые биохимические и гематологические показатели у полевок и леммингов в норме и при голодании // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука. С. 90–97.
- Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. 1969. Л.: Гидрометеоздат. Вып. 3. Ч. 1. 307 с.
- Некрасов И.А. 1967. Талики речных долин и закономерности их распространения на примере бассейна р. Анадырь. М.: Наука. 138 с.
- Некрасов И.А., Микова А.И. 1975. Морфология и температурный режим криолитозоны бассейна верховьев р. Колымы и побережья Охотского моря // Региональные и тематические геофизиологические исследования. Новосибирск: Наука. С. 3–21.
- Огуреева Г.Н. 1998. Структура высотной поясности растительности гор Северо-востока Сибири // География и природные ресурсы. № 2. С. 5–11.
- Огуреева Г.Н. 2000. Ботанико-географический анализ и картографирование растительности гор. Автореф. дисс. ... докт. географ. наук. М.: МГУ. 69 с.
- Озернюк Н.Д. 2000. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ. 205 с.
- Омельченко Л.В. 1996. Особенности распределения муравьев лесной зоны Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. № 3–4. С. 227–237.
- Омельченко Л.В. 2004. Муравьи бассейна реки Эдиган (Центральный Алтай) // Сибирский экол. журн. № 4. С. 493–500.
- Омельченко Л.В., Жигульская З.А. 1981. Муравьи северной тайги Приобья // Проблемы почв. зоологии. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Киев. С. 155–156.
- Омельченко Л.В., Жигульская З.А. 1997. Провинциальные отличия и пространственно-типологическая организация населения муравьев южной тайги Западной и Средней Сибири. Материалы Междунар. коллоквиумов по общественным насекомым. СПб. Т. 3–4. С. 139–146.
- Омельченко Л.В., Жигульская З.А. 1998. Эколого-фаунистический анализ населения муравьев южной тайги Западной и Средней Сибири // Успехи совр. биол. Т. 118. № 3. С. 299–305.
- Павлов А.В. 1979. Теплофизика ландшафтов. Новосибирск: Наука, СО. 286 с.
- Пантюхов Г.А. 1956. Географическая изменчивость холодоустойчивости у некоторых насекомых // Зоол. журн. Т. 35. № 9. С. 1312–1323.

- Пантюхов Г.А. 1964. Влияние отрицательных температур на различные популяции златогюзки *Euproctis chrysorrhoea* L. и непарного шелкопряда *Lymantia dispar* (Lepidoptera, Orgyidae) // Энтомол. обозр. Т. 43. № 1. С. 94–111.
- Пармузин Ю.П. 1973. Тундролесья СССР. М.: Мысль. 296 с.
- Пивник С.А. 1958. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 3. С. 128–163.
- Плешанов А.С. 1966. Семейство Formicidae муравьи // Вредители лиственницы сибирской. М. С. 194–302.
- Поздняков Л.В. 1983. Лес на вечной мерзлоте. Новосибирск: Наука. 97 с.
- Радченко А.Г. 1994а. Обзор видов группы *Lobicornis* рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики // Зоол. журн. Т. 73. № 11. С. 81–91.
- Радченко А.Г. 1994б. Таксономическая структура рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) Евразии. Сообщение 1 // Зоол. журн. Т. 73. № 6. С. 39–51.
- Расницын А.П. 1963. Наблюдения над замораживанием насекомых // Зоол. журн. Т. 42. № 7. С. 1104–1105.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука, СО. 207 с.
- Роде А.А. 1955. Водные свойства почв и грунтов. М.: Изд-во АН СССР. 131 с.
- Романовский Н.Н., Лисицына О.М. 1984. Особенности сезонного промерзания и протаивания пород горных районов // 27-й Международный. геол. конгресс. Тез. докл. секц. 17–22. М. Т. 8. С. 138–140.
- Рубинштейн В.З. 1971. К фауне и экологии муравьев севера Пермской области // Биогеография и краеведение. Пермь. Вып. 1. С. 96–104.
- Русский М.Д. 1905. Муравьи России. Казань: Типолитография Императорского Университета. Ч. 1. 800 с.
- Сейма Ф.А. 1969. Муравьи центральной и южной части Пермской области // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь. С. 117–132.
- Сейма Ф.А. 1971. Фауна, население и экология муравьев Пермской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь. 18 с.
- Сейма Ф.А. 1998. Внутригнездовые перемещения рабочих *Formica polyctena* в зимний период // Муравьи и защита леса. Материалы Всерос. мирмекол. симп. М. С. 117.
- Скотт Р.Б. 1954. Эталонирование термопар при низких температурах // Методы измерения температуры. М.: ИИЛ. Ч. 2. С. 269–279.
- Солнцев Н.А. 1973. О биотических и геоматических факторах формирования природной среды // Вестник Моск. Ун-та. География. № 1. С. 41–53.
- Солнцев Н.А. 1977. Природная география, ландшафтоведение и естествознание // Вестник Моск. Ун-та. География. № 1. С. 10–15.
- Справочник по климату СССР. 1966. Л.: Гидрометеоздат. Вып. 10. Ч. 1. 110 с. 1968. Вып. 24. Ч. 2. 398 с. Ч. 4. 352 с. Вып. 33. Ч. 1. 115 с. Ч. 2, 288 с. Ч. 4. 258 с.
- Стариков Г.Ф. 1958. Леса Магаданской области. Магадан: Магадан. кн. изд. 224 с.
- Тимофеев Д.А., Втюрина Е.А. 1978. Терминология перигляциальной геоморфологии. М.: Недра. 145 с.

- Томирдиаро С.В. 1970. Многолетняя мерзлота // Север Дальнего Востока. М.: Наука. С. 133–149.
- Ушатинская Р.С. 1957. Основы холодостойкости насекомых. М.: Изд-во АН СССР. 314 с.
- Ушатинская Р.С. 1973. Диапауза насекомых и ее модификации // Журн. общей биол. Т. 34. № 2. С. 194–215.
- Ушатинская Р.С. 1980. Эколого-физиологическая приспособленность насекомых к холодному сезону года // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука. С. 117–125.
- Ушатинская Р.С. 1987. Летний покой (эстивация) у насекомых. // Вопросы экологической физиологии насекомых. М.: Наука. С. 140–173.
- Ушатинская Р.С. 1990. Скрытая жизнь и анабиоз. М.: Наука. 182 с.
- Ушатинская Р.С., Иванчик Е.П. 1974. Переохлаждение и замерзание на разных этапах индивидуального развития американской белой бабочки (*Hyphantria cuneo Drury*) // Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука. С. 144–155.
- Ушатинская Р.С., Ёйрковский Г.Г. 1976. Экология и физиология колорадского жука. М.: Наука. 131 с.
- Ушатинская Р.С., Чеснек С.И. 1974. Переохлаждение и замерзание в онтогенезе колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Вопросы экологической физиологии насекомых. М.: Наука. С. 129–143.
- Хансен Т. 1975. Об устойчивости куколок горчаковой совки (*Mamestra persicariae* L.) к продолжительности холода // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 24. № 4. С. 289–294.
- Хансен Т. 1978. О сезонных изменениях в содержании глицерина у куколок *Apatele psi* L. двух разных популяций // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 28. № 4. С. 301–305.
- Хансен Т. 1980а. Содержание глицерина и холодоустойчивость у холодостойких насекомых // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 29. № 1. С. 26–31.
- Хансен Т. 1980б. Содержание глицерина и холодоустойчивость у морозостойких насекомых // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 29. № 2. С. 113–118.
- Хансен Т., Вийк М. 1981а. Биохимические изменения у северного муравья во время зимовки // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 30. № 2. С. 100–104.
- Хансен Т.Э., Вийк М.О. 1981б. Сезонные изменения содержания резервных и холодозащитных веществ у *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. Т. 60. № 3. С. 380–387.
- Холодные степи северо-восточной Азии. 2001. / Д.И Берман, А.В. Алфимов, Г.Г. Мажитова, И.Б. Гришкан, Б.А. Юрцев. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 183 с.
- Хроматография в тонких слоях. 1965. М.: Мир. 508 с.
- Челпанова О.М. 1963. О приведении ультракоротких рядов метеорологических наблюдений близлежащих станций к многолетнему периоду // Тр. Гл. геофиз. обсерватории. Вып. 148. С. 90–98.
- Чернов Ю.И. 1966. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 52–91.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.

- Чернов Ю.И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.
- Чернов Ю.И. 1985. Среда и сообщества тундровой зоны. // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука. С. 8–22.
- Чернов Ю.И. 1988. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 10. С. 1445–1457.
- Чеснокова С.В. 2006. Пространственно-типологическая организация населения муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Северо-Восточного Алтая. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. 2004. Пространственно-типологическая организация населения муравьев Северо-Восточного Алтая // Сиб. экол. журн. № 4. С. 481–492.
- Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. 2005. Распределение муравьев подсемейства Murgicinae (Hymenoptera, Formicidae), Северо-Восточного Алтая // Муравьи и защита леса. Материалы VII Всерос. мирмекол. симп. Новосибирск. С. 60–64.
- Шельдешова Г.Г. 1972. Значение морозостойкости в распространении кокцид (Hymenoptera, Coccoidea) // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых / Ред. Горышин Н.И. Л. С. 51–74.
- Шило Н.А. 1970. Рельеф и геологическое строение // Север Дальнего Востока. М.: Наука. С. 21–83.
- Юрцев Б.А. 1964. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. Ботан. ин-та. Вып. 16. Геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 235 с.
- Юрцев Ю.А. 1981. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: СО АН СССР. 167 с.
- Юрцев Б.А., Катенин А.Е., Коробков А.А. 1985. Проблемы охраны ботанических объектов в Чукотской тундре // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука. С. 245–271.
- Alfimov A.V., Mazhitova G.G., Berman D.I. 1994. Thermic control on soil formation in Northeastern Asia and probable effects of Global Change // Proceedings of the meeting on the classification, correlation, and management of permafrost affected soils. July, 1994. USDA, Soil Conservation Service, National Soil Survey Center, Lincoln, NE. P. 16–24.
- Asahina E. 1966. Freezing and frost resistance in insects // Cryobiology / L. Meryman. (ed.). N.Y. P. 451–485.
- Asahina E. 1969. Frost resistance in insects // Adv. Insect. Physiol. Vol. 6. P. 6–49.
- Bale J.S. 2002. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. – Biological Sciences. Vol. 357. No. 1423. P. 849–861.
- Baust J.G., Lee R.E. 1981. Environmental «homeothermy» in Antarctic insects // Ant-arct. J. U.S. Vol. 15. No. 5. P. 170–172.
- Baust J.G., Lee R.E., Ring R.A. 1982. The physiology and biochemistry of low-temperature tolerance in insects and other terrestrial arthropods – a bibliography // Cryo-Letters. Vol. 3. No. 4. P. 191–212.
- Baust J.G., Morrissey R.E. 1975. Supercooling phenomenon and water content independence in the overwintering beetle *Coleomegilla maculata* // J. Insect Physiol. Vol. 21. P. 1751–1754.

- Bennett V.A., Kukul O., Lee R.E. 1999. Metabolic opportunists: feeding and temperature influence the rate and pattern of respiration in the high arctic woollybear caterpillar *Gynaephora groenlandica* (Lymantriidae) // Journal of Experimental Biology. Vol. 202. No. 1. P. 47–53.
- Bennett V.A., Lee R.E., Nauman J.S., Kukul O. 2003. Selection of overwintering microhabitats used by the Arctic woollybear caterpillar, *Gynaephora groenlandica* // Cryo-Letters. Vol. 24. No. 3. P. 191–200.
- Bennett V.A., Sformo T., Walters K. et al. 2005. Comparative overwintering physiology of Alaska and Indiana populations of the beetle *Cucujus clavipes* (Fabricius): roles of antifreeze proteins, polyols, dehydration and diapause // Journal of Experimental Biology. Vol. 208. No. 23. P. 4467–4477.
- Berman D.I., Zhigulskaja Z.A. 1995. Cold-resistance of the ants of the North-east and the North-west of the Palearctic Region // Acta Zoologica Fennica. Vol. 199. P. 73–80.
- Berthiaume R., Hebert C., Bauce E. 2003. Impact of temperature and duration of cold exposure on adult survival of the Asian ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Pallas) // Phytoprotection. Vol. 84. No. 2. P. 85–91.
- Block W. 1981. Low temperature effects on micro-arthropods // J. Therm. Biol. Vol. 6. No. 4. P. 215–218.
- Block W. 1995. Insects and freezing // Science Progress. Vol. 78. No 4. P. 349–372.
- Block W. 2002. Interactions of water, ice nucleators and desiccation in invertebrate cold survival // European Journal of Entomology. Vol. 99. No. 2. P. 259–266.
- Block W., Convey P. 1995. The biology, life-cycle and ecophysiology of the Antarctic mite *Alaskozetes antarcticus* // Journal of Zoology. Vol. 236. P. 431–449.
- Block W., Convey P. 2001. Seasonal and long-term variation in body-water content of an Antarctic springtail a response to climate change? // Polar Biology. Vol. 24. No. 10. P. 764–770.
- Block W., Zettel J. 2003. Activity and dormancy in relation to body water and cold tolerance in a winter-active springtail (Collembola) // European Journal of Entomology. Vol. 100. No. 3. P. 305–312.
- Bloker H.D., Johnson J.W. 1987. Subgenera of the genus *Athysanella* Baker (Homoptera, Cicadellidae, Deltocrophalinae) and a proposed phylogeny // Auchenorrhyncha Macting 6-th, Turin, Italy, September 7–11, 1987. Abstracts. Turin. P. 17.
- Brian M.V. 1955. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation // Insectes Soc. Vol. 2. No. 2. P. 85–114.
- Canal J., Delatre J., Girard M.L. 1972. Acquistisus nouvelles dans le dosage des lipides totaux de serum: description d'une methode nephelometruqui // Ann. Biol. Clin. Vol. 30. No. 4. P. 325–332.
- Chen B., Kang L. 2005. Insect population differentiation in response to environmental thermal stress // Progress in Natural Science. Vol. 15. No. 4. P. 289–296.
- Chino H. 1958. Carbohydrate metabolism in the diapause egg of the silk-worm *Bombux mori* — II. Conversion of glycogen into sorbitol and glycerol during diapause // J. Insect. Physiol. Vol. 2. P. 1–12.
- Climatological data 1963–1974. 1979 // Meteorological yearbook of Finland. Helsinki: Finnish meteorol. inst. 125 p.

- Danks H.V. 1978. Modes of seasonal adaptation in the insects // *Can. Ent.* Vol. 10. P. 1167–1205.
- Danks H.V. 2000. Dehydration in dormant insects // *J. Insect Physiol.* Vol. 46. No. 6. P. 837–852.
- Danks H.V. 2004. Seasonal adaptations in arctic insects // *Integrative and Comparative Biology.* Vol. 44. No 2. P. 85–94.
- Danks H.V. 2005. Key themes in the study of seasonal adaptations in insects. I. Patterns of cold hardiness // *Applied Entomology and Zoology.* Vol. 40. No. 2. P. 199–211.
- Davies P.L., Baardsnes J., Kuiper M.J., Walker V.K. 2002. Structure and function of antifreeze proteins // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B — Biological Sciences.* Vol. 357. No. 1423. P. 927–933.
- Denlinger D.L. 1991. Relationship between cold hardiness and diapause // *Insects at low temperature.* N. Y.: Chapman and Hall. P. 174–198.
- Denlinger D.L., Lee R.E. 1998. Physiology of cold sensitivity // *Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management* / G.J. Hallman, D.L. Denlinger (eds.). Boulder: Westview Press. P. 55–95.
- Dubach P., Smith F., Pratt D., Stewart C.M. 1959. Possible role of glycerol in the winter-hardiness of insects // *Nature.* Vol. 184. P. 288–289.
- Duman J.G., Bennett V., Sformo T. et al. 2004. Antifreeze proteins in Alaskan insects and spiders // *Journal of Insect Physiology.* Vol. 50. No. 4. P. 259–266.
- Duman J.G., Xu L., Neven L. G. et al. 1991. Hemolymph protein involved in insect subzero-temperature tolerance: ice nucleators and antifreeze proteins // *Insects at low temperature.* N.-Y.: Chapman and Hall. P. 94–130.
- Erpenbeck A., Kirchner W. 1983. Aspects of cold resistance of the red wood ant *Formica polyctena* Foerst (Hymenoptera, Formicidae) // *Zeitschrift fur angewandte entomologie* // *Journal of applied entomology.* Vol. 96. No. 3. P. 271–281.
- Fell R.D. 1992. Cold hardiness of the overwintering black carpenter ant // *Physiol. Entomol.* Vol. 17. No. 2. P. 121–126.
- Fuller B.J. 2004. Cryoprotectants: The essential antifreezes to protect life in the frozen state // *CryoLetters.* Vol. 25. No 6. P. 375–388.
- Hansen T., Merivee E. 1971. Cold-hardiness of the cabbage butterflies *Pieris brassicae* L. and *Pieris rapae* L. // *Изв. АН Эст. ССР. Биология.* Vol. 20. No. 4. P. 298–303.
- Hara A., Radin N.S. 1978. Lipid extraction of tissues with a low toxicity solvent // *Anal. Biochem.* Vol. 90. P. 420–426.
- Heinze J., Foitzik S., Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 1998. Latitudinal variation in cold hardiness and body size in the boreal ant species *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera: Formicidae) // *Entomol. Gen.* Vol. 22. No. 3-4. P. 305–312.
- Heinze J., Stahl M., Holldobler B. 1996. Ecophysiology of hibernation in boreal *Leptothorax* ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Ecoscience.* Vol. 3. No. 4. P. 429–435.
- Irwin J.T., Lee R.E. 2002. Energy and water conservation in frozen vs. supercooled larvae of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis* (Fitch) (Diptera: Tephritidae) // *J. Exp. Zool.* Vol. 292. No. 4. P. 345–350.
- James S.S., Pereira R.M., Vail K.M., Ownley B.H. 2002. Survival of imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) species subjected to freezing and near-freezing temperatures // *Environ. Entomol.* Vol. 31. No. 1. P. 127–133.

- Joanisse D.R., Storey K.B. 1998. Oxidative stress and antioxidants in stress and recovery of cold-hardy insects // *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. Vol. 28. No. 1. P. 23–30.
- Kirchner W. 1973. Ecological aspects of cold resistance in spider (a comparative study) // *Effects of temperature on ectothermic organism* / W. Wieser (ed.). Berlin: Springer-verlag. P. 271–279.
- Kostal V., Slachta M., Simek P. 2001. Cryoprotective role of polyols independent of the increase in supercooling capacity in diapausing adults of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Insecta) // *Comp. Biochem. Physiol. B – Biochem. Mol. Biol.* Vol. 130. No. 3. P. 365–374.
- Kostal V., Tamura M., Tollarova M., Zahradnickova H. 2004a. Enzymatic capacity for accumulation of polyol cryoprotectants changes during diapause development in the adult red firebug, *Pyrrhocoris apterus* // *Physiol. Entomol.* Vol. 29. No. 4. P. 344–355.
- Kostal V., Tollarova M., Sula J. 2004b. Adjustments of the enzymatic complement for polyol biosynthesis and accumulation in diapausing cold-acclimated adults of *Pyrrhocoris apterus* // *Journal of Insect Physiology*. Vol. 50. No 4. P 303–313.
- Kostal V., Vambera J., Bastl J. 2004. On the nature of pre-freeze mortality in insects: water balance, ion homeostasis and energy charge in the adults of *Pyrrhocoris apterus* // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 207. No. 9. P. 1509–1521.
- Lato M., Brunelli B., Cinffini G. 1969. Thin-layer chromatography of carbohydrates on silicagel impregnated with sodium acetate, monosodium phosphate and disodium phosphate // *J. Chromatogr.* Vol. 39. P. 407–417.
- Lee R.E. 1989. Insect cold-hardiness: to freeze or not to freeze? // *BioScience*. Vol. 39. P. 308–313.
- Lee R.E., Jr. 1991. Principles of insect low temperature tolerance // *Insects at low temperature*. N. Y.: Chapman and Hall. P. 17–46.
- Lee R.E., Costanzo J.P. 1998. Biological ice nucleation and ice distribution in cold-hardy ectothermic animals // *Ann. Rev. Physiol.* Vol. 60. P. 55–72.
- Lee R.E., Denlinger D.L. (eds.) 1991. *Insects at low temperature*. N. Y.: Chapman and Hall. 513 p.
- Lee R.E., Ring R.A., Baust J.G. 1986. Low-temperature tolerance in insects and other terrestrial arthropods — bibliography II // *Cryo-Letters*. Vol. 7. No. 2. P. 113–126.
- Lundheim R. 2002. Physiological and ecological significance of biological ice nucleators // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B – Biol. Sci.* Vol. 357. No. 1423. P. 937–943.
- Madrid F.J., Stewart R.K. 1981. Ecological significance of coldhardiness and winter mortality of eggs of the gypsy moth *Lymantria dispar* L. in Quebec // *Environ. Entomol.* Vol. 10. No. 5. P. 586–589.
- Miller L.K. 1978. Freezing tolerance in relation to cooling rate in an adult insect // *Cryobiology*. Vol. 15. P. 345–349.
- Miller L.K., Werner R. 1987. Extreme supercooling as an overwintering strategy in three species of willow gall insects from interior Alaska // *Oikos*. Vol. 49. No. 3. P. 253–260.
- Muise A.M., Storey K.B. 1999. Regulation of glycogen synthetase in a freeze-avoiding insect: Role in cryoprotectant glycerol metabolism // *Cryo-Letters*. Vol. 20. No. 4. P. 223–228.

- Muise A.M., Storey K.B. 2001. Regulation of hexokinase in a freeze avoiding insect: Role in the winter production of glycerol // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. Vol. 47. No. 1. P. 29–34.
- Ohyama Y., Asahina E. 1972. Frost resistance in adult insects // J. Insect Physiol. Vol. 18. P. 267–282.
- Pisarski B. 1969. Fourmis (*Hymenoptera, Formicidae*) de la Mongolia // Fragm. faunist. T. 15. No. 13. P. 221–236.
- Poinsot-Balaguer N., Barra J.A. 1983. Experimental and ultrastructural data on freezing resistance of *Folsomides angularis* (Insecta, Collembola) // Pedobiologia. Vol. 25. No. 5. P. 357–363.
- Proceedings of the Second European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. 1996. // European Journal of Entomology. Vol. 93. No. 3. P. 281–583.
- Proceedings of the Third European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. 1999. // European Journal of Entomology. Vol. 96. No. 2. P. 83–211.
- Proceedings of the Fourth European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. 2002. // European Journal of Entomology. Vol. 99. No. 2. P. 561–576.
- Pryce Y.D. 1967. A simple, rapid method for determining glucose in blood of plasma // The Analyst. Vol. 92. No. 1092. P. 198.
- Quarles A., Kostecke R.M., Phillips S.A. 2005. Supercooling of the red imported fire ant (*Hymenoptera: Formicidae*) on a latitudinal temperature gradient in Texas // South-western Naturalist. Vol. 50. No. 3. P. 302–306.
- Radchenko A.G. 1994. New Palaearctic species of the genus *Myrmica* Latr. (*Hymenoptera, Formicidae*) // Memorabilia Zool. Vol. 48. P. 207–217.
- Results of soil temperature measurements in Finland 1961–1970. 1979. Vol. 3. Helsinki. 59 p.
- Ring R.A. 1982. Freezing-tolerant insects with low supercooling points // Comp. Biochem. and Physiol. Vol. A73. No. 4. P. 605–612.
- Ring R.A., Tesar D. 1980. Cold-hardiness of arctic beetle, *Pytho americanus* Kirby (*Co-leoptera, Pythidae, Salpingidae*) // J. Insect Physiol. Vol. 26. No. 11. P. 763–774.
- Ring R.A., Tesar D. 1981. Adaptations to cold in Canadian arctic insects // Cryobiology. Vol. 18. No. 2. P. 199–211.
- Salt R.W. 1957. Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing // Canad. Entomologist. Vol. 89. No. 11. P. 491–494.
- Salt R.W. 1958. Application of nucleation theory to the freezing of supercooled insects // J. Insect Physiol. Vol. 2. No. 3. P. 178–188.
- Salt R.W. 1959. Survival of frozen fat body cells in an insect // Nature. Vol. 184. P. 1426.
- Salt R.W. 1962. Intracellular freezing in insects // Nature Lond. Vol. 193. P. 1207–1208.
- Salt R.W. 1966a. Factors influencing nucleation in supercooled insects // Canad. J. Zool. Vol. 44. No. 1. P. 117–133.
- Salt R.W. 1966б. Effect of cooling rate on the freezing temperature of supercooled insects // Canad. J. Zool. Vol. 44. P. 655–659.
- Salt R.W. 1966в. Relation between time of freezing and temperature in supercooled larvae of *Cephus cinctus* // Canad. J. Zool. Vol. 44. P. 947–952.
- Sinclair B.J. 1999. Insect cold tolerance: How many kinds of frozen? // Eur. J. Entomol. Vol. 96. No. 2. P. 157–164.



- Sinclair B.J., Roberts SP. 2005. Acclimation, shock and hardening in the cold // Journal of Thermal Biology. Vol. 30. No. 8. P. 557–562.
- Somme L. 1964. Effect of glycerol on cold-hardiness in insects // Canad. J. Zool. Vol. 42. P. 87–101.
- Somme L. 1967. The effect of temperature and anoxia on hemolymph composition and supercooling in three overwintering insects // J. Insect Physiol. Vol. 13. P. 805–814.
- Somme L. 1976. Cold hardiness of winter-active Collembola // Norw. J. Ent. Vol. 23. P. 149–153.
- Somme L. 1978. Cold hardiness of *Cryptopygus antarcticus* (Collembola) from Bouvetya // Oikos. Vol. 31. No. 1. P. 94–97.
- Somme L. 1981. Cold tolerance of alpine, arctic and Antarctic Collembola and mites // Cryobiology. Vol. 18. P. 212–220.
- Somme L. 1982. Supercooling and winter survival in terrestrial arthropoda // Comp. Biochem. and Physiol. Vol. A73. No. 4. P. 519–543.
- Somme L. 1995. Invertebrates in hot and cold arid environments. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 275 p.
- Somme L. 1996. The effect of prolonged exposures at low temperatures in insects // Cryo-Letters. Vol. 17. No. 6. P. 341–346.
- Somme L. 1999. The physiology of cold hardiness in terrestrial arthropods // European Journal of Entomology. Vol. 96. No. 1. P. 1–10.
- Somme L., Block W. 1982. Cold hardiness of Collembola at Signy Island, maritime Antarctic // Oikos. Vol. 38. No. 2. P. 168–176.
- Sonobe R. 1977. Ant fauna of Miyagi Prefecture Japan // Jap. J. Ecol. Vol. 27. No. 2. P. 111–116.
- Sonobe R., Dlussky G. 1977. On two ant species of genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) from Japan // Kontyu. Tokio. Vol. 45. No. 1. P. 23–25.
- Storey K.B., Storey J.M. 1991. Biochemistry of cryoprotectants // Insects at low temperature. N. Y.: Chapman and Hall. P. 64–93.
- Storey K.B., Storey J.M. 2004. Metabolic rate depression in animals: transcriptional and translational controls // Biological Reviews. Vol. 79. No. 1. P. 207–233.
- Taber S.W. 2000. Fire ants. Texas a&m university press. 308 p.
- Takehara L., Asahina E. 1960. Frost resistance and glycerol content in overwintering insects // Low Temp. Sci. Ser. B. Vol. 18. P. 57–65.
- Tanno K. 1962. Frost-resistance in carpenter ant *Camponotus obscuripes obscuripes*. I. The relation of glycerol to frost resistance // Low Temp. Sci. Ser. B. Vol. 20. P. 25–34.
- Turnock W.J., Fields P.G. 2005. Winter climates and coldhardiness in terrestrial insects // European Journal of Entomology. Vol. 102. No. 4. P. 561–576.
- Vaskovsky V.E., Isay S.V. 1969. Quantitative determination of formaldehyde liberated with periodate oxidation // Anal. Biochem. Vol. 30. P. 25–31.
- Wharton D.A. 2003. The environmental physiology of Antarctic terrestrial nematodes: a review // Comp. Physiol. B – Biochem. Syst. Environ. Physiol. Vol. 173. No. 8. P. 621–628.
- Williams J.B., Lee R.E. 2005. Plant senescence cues entry into diapause in the gall fly *Eurosta solidaginis*: resulting metabolic depression is critical for water conservation // Journal of Experimental Biology. Vol. 208. No. 23. P. 4437–4444.

- Williams J.B., Ruehl N.C., Lee R.E. 2004. Partial link between the seasonal acquisition of cold-tolerance and desiccation resistance in the goldenrod gall fly *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae) // Journal of Experimental Biology. Vol. 207. No. 25. P. 4407–4414.
- Worland M.R. 2005. Factors that influence freezing in the sub-Antarctic springtail *Tullbergia antarctica* // J. Insect Physiol. Vol. 51. No. 8. P. 881–894.
- Worland M.R., Block W. 2003. Desiccation stress at sub-zero temperatures in polar terrestrial arthropods // J. Insect Physiol. Vol. 49. No. 3. P. 193–203.
- Worland M.R., Wharton D.A., Byars S.G. 2004. Intracellular freezing and survival in the freeze tolerant alpine cockroach *Celatoblatta quinquemaculata* // J. Insect Physiol. Vol. 50. No. 2-3. P. 225–232.
- Wyatt G.R. 1967. The biochemistry of sugar and polysaccharides in insects // Adv. Insect. Physiol. Vol. 4. P. 287–347.
- Wyatt G.R., Meyer W.L. 1959. The chemistry of insect haemolymph. III. Glycerol // J. Gen. Physiol. Vol. 42. No. 5. P. 1005–1010.
- Yi S.X., Lee R.E. 2003. Detecting freeze injury and seasonal cold-hardening of cells and tissues in the gall fly larvae, *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae) using fluorescent vital dyes // J. Insect Physiol. Vol. 49. No. 11. P. 999–1004.
- Zachariassen K.E., Kristiansen E. 2000. Ice nucleation and antinucleation in nature // Cryobiology. Vol. 41. No. 4. P. 257–279.
- Zachariassen K.E., Kristiansen E., Pedersen S.A. 2004. Inorganic ions in cold-hardiness // Cryobiology. Vol. 48. No. 2. P. 126–133.

# СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА .....	5
ВВЕДЕНИЕ .....	9
Глава 1. КЛИМАТ И ЛАНДШАФТЫ ВЕРХОВИЙ КОЛЫМЫ .....	20
Ландшафтообразующие факторы .....	22
Рельеф и высотные пояса .....	22
Мерзлотные условия .....	23
Климат .....	25
Факторы формирования микроклиматов .....	27
Экосистемы региона .....	28
Экосистемы пояса лиственных редколесий .....	28
Экосистемы склонов .....	30
Экосистемы водоразделов .....	33
Послепожарные экосистемы .....	35
Экосистемы речных долин .....	36
Экосистемы горных тундр .....	40
Глава 2. Очерки биотопического распределения, численности и особенностей устройства гнезд муравьев .....	43
<i>Myrmica kamtschatica</i> Kupianskaya, 1986 .....	44
<i>Myrmica bicolor</i> Kupianskaya, 1986 .....	47
<i>Myrmica sulcinodis</i> Nylander, 1846 .....	49
<i>Myrmica angulinodis</i> Ruzsky, 1905 .....	49
<i>Myrmica transsibirica</i> Radtschenko, 1993 .....	50
<i>Leptothorax acervorum</i> Fabricius, 1793 .....	51
<i>Leptothorax muscorum</i> Nylander, 1846 .....	61
<i>Camponotus herculeanus</i> Linnaeus, 1758 .....	64
<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzsky, 1885 .....	66
<i>Formica fusca</i> Linnaeus, 1758 .....	66
<i>Formica lemani</i> Bondroit, 1917 .....	67
<i>Formica truncorum</i> Fabricius, 1804 .....	76
<i>Formica candida</i> F. Smith, 1878 .....	76
<i>Formica gagatoides</i> Ruzsky, 1904 .....	80
<i>Formica sanguinea</i> Latreille, 1798 .....	85
<i>Formica exsecta</i> Nylander, 1846 .....	86
<i>Formica aquilonia</i> Yarrow, 1955 .....	91
<i>Formica lugubris</i> Zetterstedt, 1840 .....	92
Население муравьев .....	92
Место муравьев в населении мезофауны .....	99
Глава 3. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ ЗИМОВКИ МУРАВЬБЕВ НА ВЕРХНЕЙ КОЛЫМЕ .....	103
Методические подходы .....	103
Температура воздуха .....	105
Снежный покров .....	106
Минимальные температуры почвы .....	108

Сезонная динамика и экстремумы температуры в гнездах муравьев .....	117
Поле минимальных температур в почвах и в гнездах муравьев .....	141
<b>Глава 4. ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ МУРАВЬЕВ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ</b>	
<b>ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ .....</b>	<b>145</b>
Основные представления о холодоустойчивости насекомых .....	145
Аппаратура и методы исследования .....	150
Измерение температур максимального переохлаждения .....	150
Определение смертности муравьев при низких отрицательных температурах .....	155
Методы анализа химического состава муравьев .....	157
Зависимость температурных параметров холодоустойчивости муравьев от характера анализируемой выборки .....	157
Влияние наполненности зоба на холодоустойчивость муравьев летом .....	158
Различия холодоустойчивости муравьев из разных частей гнезда .....	162
Различия холодоустойчивости муравьев из разных гнезд в пределах одного участка .....	164
Зависимость холодоустойчивости зимующих муравьев от микроклиматических условий зимовки .....	165
Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев на Верхней Колыме и определяющие ее физиолого-биохимические факторы .....	166
Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев из родов <i>Myrmica</i> , <i>Camponotus</i> , <i>Leptothorax</i> .....	167
Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев рода <i>Formica</i> .....	175
Особенности выхода из зимовки разных видов .....	180
Устойчивость муравьев к длительному воздействию отрицательных температур ...	183
Зависимость смертности муравьев от длительности экспозиции .....	183
Зависимость смертности муравьев от температуры при длительных экспозициях .....	185
Холодоустойчивость муравьев различных географических популяций .....	192
Условия зимовки муравьев в окрестностях Тварминне, Кево, Магадана .....	193
Холодоустойчивость муравьев из окрестностей Тварминне, Кево и Магадана ...	195
Холодоустойчивость и климатические условия .....	200
Некоторые итоги .....	204
<b>Глава 5. О СВЯЗИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ, ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ</b>	
<b>ЗИМОВКИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МУРАВЬЕВ .....</b>	<b>206</b>
Группа I ( <i>L. acervorum</i> , <i>L. muscorum</i> , <i>C. herculeanus</i> ) .....	206
Группа II ( <i>F. gagatoides</i> , <i>M. kamtschatica</i> , <i>M. bicolor</i> ) .....	211
Группа III ( <i>F. candida</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F. lemni</i> ) .....	212
Ограничено ли географическое распространение муравьев условиями зимовки? ...	217
О возможной роли биотических отношений в обеднении фауны муравьев .....	223
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>226</b>
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>234</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА .....</b>	<b>241</b>

# TABLE OF CONTENTS

PREFACE OF EDITOR-IN-CHIEF .....	5
INTRODUCTION .....	9
Chapter 1. CLIMATE AND LANDSCAPES OF THE UPPER KOLYMAAREA .....	20
Landscape forming factors .....	22
Topography and altitudinal belts .....	22
Permafrost conditions .....	23
Climate .....	25
Forming factors of microclimates .....	27
Regional ecosystems .....	28
Ecosystems of the sparse larch forest zone .....	28
Ecosystems of slopes .....	30
Ecosystems of watersheds .....	33
Postfire ecosystems .....	35
Ecosystems of river valleys .....	36
Ecosystems of mountain tundras .....	40
Chapter 2. ESSAYS OF BIOTOPIC DISTRIBUTION, ABUNDANCE AND PECULIARITIES OF THE NEST ORGANIZATION OF THE ANTS .....	43
<i>Myrmica kamtschatica</i> Kupianskaya, 1986 .....	44
<i>Myrmica bicolor</i> Kupianskaya, 1986 .....	47
<i>Myrmica sulcinodis</i> Nylander, 1846 .....	49
<i>Myrmica angulinodis</i> Ruzsky, 1905 .....	50
<i>Myrmica transsibirica</i> Radschenko, 1993 .....	51
<i>Leptothorax acervorum</i> Fabricius, 1793 .....	51
<i>Leptothorax muscorum</i> Nylander, 1846 .....	62
<i>Camponotus herculeanus</i> Linnaeus, 1758 .....	65
<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzsky, 1885 .....	67
<i>Formica fusca</i> Linnaeus, 1758 .....	67
<i>Formica lemani</i> Bondroit, 1917 .....	67
<i>Formica truncorum</i> Fabricius, 1804 .....	76
<i>Formica candida</i> F. Smith, 1878 .....	77
<i>Formica gagatoides</i> Ruzsky, 1904 .....	80
<i>Formica sanguinea</i> Latreille, 1798 .....	85
<i>Formica exsecta</i> Nylander, 1846 .....	87
<i>Formica aquilonia</i> Yarrow, 1955 .....	92
<i>Formica lugubris</i> Zetterstedt, 1840 .....	92
Ant population .....	93
Position of ants in mesofauna population .....	99
Chapter 3. HIBERNATION TEMPERATURE CONDITIONS OF THE ANTS IN THE UPPER KOLYMAAREA .....	103
Technical approaches .....	103
Air temperature .....	105
Snow cover .....	106
Minimal soil temperatures .....	108

Seasonal dynamics and temperature extremes in the ants' nests .....	117
Range of minimal temperatures in soils and in the ants' nests .....	141
Chapter 4. COLD HARDINESS OF THE ANTS AND PHYSIOLOGICAL-BIOCHEMICAL FAC-	
TORS, WHICH DETERMINE IT .....	145
Basic concepts of cold hardiness of the insects .....	145
Equipment and methods of investigations .....	150
Measurements of supercooling points .....	150
Determination of the ants' mortality under low negative temperatures .....	157
Methods of analysis of the ants' chemical composition .....	155
Dependence of temperature characteristics of ants' cold hardiness on the composition of	
the analyzed sample .....	157
Crop fullness influence upon the ants' cold hardiness in summer .....	157
Differences of cold hardiness of the ants from different parts of the nest .....	158
Differences of cold hardiness of the ants from different nests within the limits	
of one area .....	162
Dependence of cold hardiness of wintering ants on microclimatic conditions	
of wintering .....	165
Seasonal changes of ants' cold hardiness in the Upper Kolyma area and physiological-	
biochemical factors determining it .....	166
Seasonal changes of cold hardiness of the ants of <i>Myrmica</i> , <i>Camponotus</i> ,	
<i>Leptothorax</i> genera .....	167
Seasonal changes of <i>Formica</i> ants cold hardiness .....	175
Awakening peculiarities of different species after wintering .....	180
Resistance of the ants to long-term exposure of negative temperatures .....	183
Ants' mortality dependence on time of exposure .....	183
Ants' mortality dependence on the temperature under long-term exposure .....	185
Cold hardiness in the different geographical populations of ants .....	192
Ants' wintering conditions nearby Tvarminne, Kevo, Magadan .....	193
Ants' cold hardiness nearby Tvarminne, Kevo, Magadan .....	195
Cold hardiness and climatic conditions .....	200
Some results .....	204
Chapter 5. ON CONNECTION OF COLD HARDINESS, WINTERING TEMPERATURE CON-	
DITIONS AND SPATIAL DISTRIBUTION OF THE ANTS .....	206
Group I ( <i>L. acervorum</i> , <i>L. muscorum</i> , <i>C. herculeanus</i> ) .....	206
Group II ( <i>F. gagatoides</i> , <i>M. kamtschatica</i> , <i>M. bicolor</i> ) .....	211
Group III ( <i>F. candida</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F. lemani</i> ) .....	212
Whether geographical distribution of the ants is limited by to wintering	
conditions? .....	217
On possible role of ants' biotic relationships in depletion of the ants' fauna .....	223
CONCLUSION .....	234
LITERATURE SITED .....	241



Φοτο 1.



Φοτο 2.



Φοτο 3.



Φοτο 4.





Φοτο 5.



Φοτο 6.



Φοτο 7.



Φοτο 8.



Фото 9.



Фото 10.



Φοτο 11.



Φοτο 12.



Фото 13.



Фото 14.



Φοτο 15.



Φοτο16.



Фото 17.



Фото 18.



Фото 19.



Фото20.





Φοτο 21.



Φοτο 22.



Φοτο 23.



Φοτο 24.



Φοτο 25.



Φοτο 26.



Φοτο 27.



Φοτο 28.



Фото 29.



Фото 30.



Φοτο 31.



Φοτο 32.



Φοτο 33.



Φοτο 34.



Φοτο 35.



Φοτο 36.





Φοτο 37.



Φοτο 38.



Φοτο 39.



Φοτο 40.



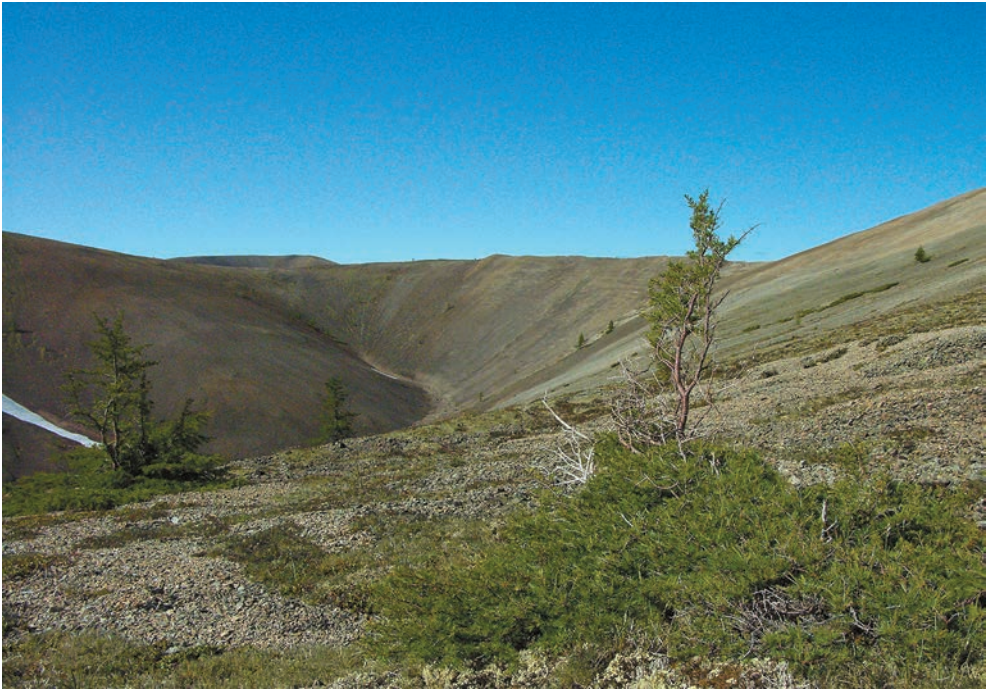
Фото 41.



Фото 42.



Φοτο 43.



Φοτο 44.



Φοτο 45.



Φοτο 46.



Φoto 47.



Φoto 48.

## Подписи к фотографиям

- Фото 1, 2. Типичные гнезда *F. exsecta* (диаметр основания 35–40 см) в верховьях Колымы.
- Фото 3, 4. Варианты характерных зимовочных камер *C. herculeanus* в корнях лиственничного пня. Древооточцы никогда не зимуют всей семьей в одной камере, и это не зависит от размеров гнезда или корней. Диаметр карандаша, положенного для масштаба, — 7 мм; диаметр корня на фото — 4–10 см.
- Фото 5. Характерный пейзаж бассейна верховий Колымы, 500–850 м н.у.м. На всем видимом пространстве обитают муравьи гипоарктического комплекса (*C. herculeanus*, *F. gagatoides*, *L. acervorum*). Справа — на полянах среди лиственничников южного склона поселяются *F. lemni* и, как и везде, названные выше три вида. На днище долины без таликовой зоны обычны *F. exsecta*, иногда — *F. sanguinea*. Слева — на шлейфе северного склона в мшаниках можно найти *M. kamtschatica*.
- Фото 6. Долина ориентирована строго с востока на запад, высота около 1000 м, поэтому контраст северных и южных склонов выражен очень четко: южные склоны заняты сплошными чистыми зарослями кедрового стланика; северные — по выпуклым частям склонов — лишайниковыми группировками с редкостойной тощей лиственницей, по врезам ложбин — моховыми группировками с лиственницей и ольховником. Однако и на северных, и на южных склонах в пределах названных высот можно найти гипоарктов, к которым на южных склонах иногда присоединяется *F. exsecta*.
- Фото 7. Господство лиственницы в горно-лесном поясе, кроме верхней его части, ощущается особенно четко осенью, когда ландшафт приобретает желто-бурый цвет. Кедровый стланик, между тем, есть почти везде в подлеске, но в это время года он виден плохо.
- Фото 8. В верхней же части пояса кедровый стланик явно доминирует, поскольку, в отличие от лиственницы, способен полегать при низких температурах и, будучи прикрыт снегом, не страдает при сильных ветрах от снежной корразии и обморожения.
- Фото 9. Плоские и слабоогнутые участки северных склонов всегда представляют собой «висячие» болота. Из-за недостатка поступающего тепла грунты оттаивают мало (30–60 см), сочится вода, поселяются мхи, еще в большей мере препятствующие оттаиванию. На более крутых участках грунт по зеркалу мерзлоты сползает крупными блоками (солифлюкция), формируя «пьяный лес». Здесь, как и на участках с доминированием лишайников (фото 10), обычны муравьи-гипоаркты, но и они редки.
- Фото 10. Менее крутой участок того же склона. Солифлюкция почти не выражена, доминируют лишайники.
- Фото 11. Тальвеги глубоких ложбин на склонах любой экспозиции нередко заняты ольховниками (*Alnus fruticosa*), сомкнутые кроны которых создают очень плотную тень. В таких условиях формируется чаще всего либо сфагновый, либо багульниковый покров; вполне обычны и мертвопокровные группировки. Это самые холодные местообитания, и муравьев здесь никогда нет.
- Фото 12. «Пьяный лес» зимой.
- Фото 13. Мохово-лишайниковое лиственничное редколесье с водоупорной мерзлотой на пологом шлейфе склона — типичный элемент Колымского ландшафта. Здесь царство гипоарктического комплекса муравьев (*C. herculeanus*, *F. gagatoides*, *L. acervorum*), вместе с которыми поселяется и *M. kamtschatica*.
- Фото 14. Участок подобного шлейфа со старым редколесьем. Густой напочвенный покров препятствует поселению муравьев, гнезда всех видов немногочисленны.

- Фото 15. Горелый участок того же шлейфа примерно 15-тилетнего возраста — идеальное место для гипоарктов. Представление о численности муравьев создают вешки с красными верхушками, которыми помечены гнезда только *L. acervorum*.
- Фото 16. Тот же участок летом. Вдали на крутом склоне южной экспозиции, в левой его части, светлые куртины — молодые осинники, в правой — молодой лиственнично-березовый лес; все пространство без леса занято поселениями *F. lemani*. В верхней и левой частях склона — группировки кедрового стланика.
- Фото 17. На пологом шлейфе с разреженным лиственничником под мохово-кустарничковым покровом мерзлота в конце июня оттаяла меньше, чем на 30 см. Однако она не мешает поселиться здесь муравьям-гипоарктам, а по более сухим и приподнятым местам — и *F. exsecta*.
- Фото 18. Тот же участок шлейфа, но в западине со сплошным сфагновым покровом. Отчетливо видна граница между «очесом» мхов и уже сформировавшимся торфом.
- Фото 19. На южных склонах лиственничники резко отличаются от таковых на северных и на шлейфах. За счет лучшего прогрева сезонно-талый слой даже на склонах с делювиальным чехлом достигает на разных участках от 1.5 до 2.5–3 м, и мерзлота не ощущается в корнеобитаемых горизонтах. Прямые участки склонов и отрицательные формы рельефа заняты настоящими лесами, а не редколесьями. Вместе с гипоарктами здесь регулярно встречаются, но только по полянам, мезоксерофильные виды — *F. lemani* и *M. angulinodis*.
- Фото 20. На выпуклых южных склонах нередко парковые кустарничково-разнотравные лиственничники с кедровым стлаником разной степени сомкнутости. Доминирует *F. lemani*, тогда как гипоаркты оттеснены под лиственницу и кедровый стланик.
- Фото 21. Лиственница в парковом лесу. В тени ее кроны живет *F. gagatoides*, на полянке за деревом — *F. lemani*.
- Фото 22. Чем больше выпуклость участка южной экспозиции, тем лучше дренаж, тем он суше — тем медленнее восстанавливается лиственница после пожаров, тем большего размера пространства между деревьями, занятые, как правило, ксерофитного облика брусничниками с пятнами куртин шиповника и можжевельника. В подобных группировках также доминирует *F. lemani*, многочисленны гнезда древоточцев, а полярный муравей и *L. acervorum* устраивают гнезда в ложбинах.
- Фото 23. По разрежениям, особенно близ выходов различных сланцев, формируются участки ксерофитных группировок, в которых безраздельно господствует *F. lemani*.
- Фото 24. Гарь по лиственнице на крутом и очень сухом склоне. Отдельные кусты кедрового стланика с характерным ксероморфным разреженным покровом из брусники, камнеломки (*Saxifraga oppositifolia*), отдельных куртинок осоки (*Carex pediformes*). Здесь также доминирует *F. lemani*.
- Фото 25. На высоких горных террасах (800–1000 м н.у.м.) не часто встречаются весьма своеобразные группировки с доминированием пепельниковых лишайников. Чаще всего это пепельниковые лиственничники. Пепельники бедны беспозвоночными животными из-за крайне малого участия в покрове трав, служащих кормовыми растениями. Муравьи здесь крайне редки.
- Фото 26. На больших высотах лиственница выпадает, кедровый стланик формирует почти чистые заросли.
- Фото 27. Во время пожаров в лиственничниках с кедровым стлаником сохраняются в небольшом числе практически все существовавшие до пожара виды муравьев, кроме *F. exsecta*, конусы которой, конечно, выгорают.



- Фото 28. Молодой ольховник с березой и ивами на терраске ручья. Густая тень и муравьи — несовместимы.
- Фото 29. Только в континентальной части региона на склонах южной или нейтральных экспозиций встречаются небольшие участки низкорослых угнетенных осинников (*Populus tremula*), резко выделяющиеся по цвету на фоне кедровников и лиственничников, летом — своеобразным оттенком зеленого, осенью — пестроцветностью с преобладанием сначала желтых, затем красных тонов.
- Фото 30. В осинниках наземный покров всегда имеет ксероморфный облик. Как и в парковых лиственничниках южных склонов, помимо гипоарктов, здесь обычны *F. lemani* и *M. angulinodis*.
- Фото 31. Самый крупный в Магаданской области остепненный склон южной экспозиции близ г. Сусуман (верховье Колымы), подрезанный автострадой Магадан – Усть-Нера. Это излюбленное местообитание *F. lemani*. По краям ложбин в массе селится *L. acervorum*, из леса заползают *C. herculeanus*. В ложбинах изобилует полярный муравей и вышеназванные гипоаркты. В северо-восточной Якутии на основной части такого склона обитал бы *L. muscorum*, по периферии — *L. acervorum*.
- Фото 32. Участок реликтовой термофитной степи по правобережью р. Коркодон (правый приток Колымы) в нескольких километрах ниже устья р. Булун. Отчетливо видны коробочки льна (*Linum perenne*) — одного из редких доминантов степных группировок. На этом участке нет *F. lemani*, он заселен *F. candida*.
- Фото 33. На разного рода дренируемых участках, непременно подверженных действию шквальных зимних ветров (бровки террас и уступов, осевые части хребтов, плоские вершины и т.д.), располагаются сообщества холодных степей с доминированием осочки (*Carex argunensis*). Здесь нет гнезд муравьев, но всегда немало заползающих из соседних лесных группировок древооточев.
- Фото 34. Таликовые зоны долин крупных рек — поймы с круглогодичным подрусловым стоком — настоящие оазисы среди унылых редкостойных мерзлотных лиственничников и однообразных, бедных и непролазных зарослей кедрового стланика. Их характерный элемент — чозениевые и тополево-чозениевые уремы.
- Фото 35. Уремы резко контрастируют с окружающими ландшафтами своеобразием флоры и фауны беспозвоночных животных. На фото — тополево-чозениевый с лиственницей шиповниковый лес на старой пойме. Из-за значительного затенения здесь встречаются только муравьи гипоарктического комплекса, но и то лишь по опушкам и на крупных полянах.
- Фото 36. Зрелая лиственнично-чозениевая роща на старой пойме. Ситуация с муравьями такая же, как на предыдущем участке.
- Фото 37. На низких поймах крупных рек, регулярно и надолго заливаемых паводками, в том числе и на островах, обитает специфический комплекс муравьев из двух видов: *M. bicolor* и *F. candida*. Никакие другие виды существовать здесь не могут.
- Фото 38. В таком сыпучем песчано-галечниковом субстрате *F. candida* и *M. bicolor* роют свои гнезда. На переднем плане — многочисленные входы в гнездо *F. candida*, обновленные после паводка.
- Фото 39. Это же гнездо крупным планом (для масштаба положена зажигалка).
- Фото 40. В некоторые годы гнезда *F. candida* и *M. bicolor* без ущерба остаются под ледяной водой более месяца. На фото — весеннее половодье на р. Армань.
- Фото 41, 42. Остатки наледей в верховьях рек Анмангында (вверху) и Дандычан в июле 2006 г. Весной такие ледовые поля, образующиеся за счет перемерзания русла и

выхода воды на поверхность, порой занимают всю ширину долины рек и ручьев. Они весьма обычны на Северо-Востоке. Наледи служат гигантскими ловушками летающих насекомых, присаживающихся на лед. Во время лёта крылатых муравьев наледи бывают усеяны ими.

Фото 43. На высотах 900–1100 м н.у.м. горно-лесной пояс постепенно переходит в горно-тундровый. По укрытым от ветра ложбинам лиственницы поднимаются на 100–200 м выше.

Фото 44. Еще выше карабкаются лиственницы, под действием зимних ветров приобретшие стелющуюся форму.

Фото 45. Кочкарное осоково-пушицевое болото, пора плодоношения. В подобных биотопах муравьи обычно не живут. Но по краям, ближе к лесу можно встретить конусы *F. exsecta*, построенные на кочке, как на фундаменте.

Фото 46. Лесотундра на побережье Охотского моря. На тундровых участках муравьев нет, зато в каждой куртине леса многочисленны гипоаркты и *F. exsecta*.

Фото 47. Июньский снег на Колымском нагорье. Спустя несколько дней все лиственничники приобрели осеннюю буро-коричневую окраску.

Фото 48. Поздняя весна 2003 г. Обильный снег, выпавший 22 мая, притормозил ход всех фенологических процессов.