

Географическая и межвидовая изменчивость холодостойкости муравьев рода *Lasius* Fabricius, 1804 (Hymenoptera, Formicidae)

Д. И. БЕРМАН, З. А. ЖИГУЛЬСКАЯ

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000, Магадан, ул. Портовая, 18
E-mail: aborigen@ibpn.ru

Статья поступила 24.08.2020

После доработки 19.09.2020

Принята к печати 13.10.2020

АННОТАЦИЯ

Для изучения географической изменчивости холодостойкости насекомых в качестве модели использованы муравьи *Lasius flavus* из популяций в удаленных регионах (Южная Финляндия, Подмосковье, Амурская область) с контрастными климатами – от вариантов морского до различающихся степенью континентальности. Измерены температуры максимального переохлаждения (T_n), пороги переносимых отрицательных температур (LT_{50} %), оценены условия зимовки. Проведено сравнение с аналогичными результатами по *L. niger* и измерениями в единичных гнездах *L. alienus*, *L. psammophilus* и *L. fuliginosus*, опубликованными ранее. Рабочие *L. flavus* и *L. niger* обладают близкой холодостойкостью (LT_{50} % от -15 до -13 °C, минимальные средние T_n от -25 до -24 °C) несмотря на обитание в контрастных климатах и расположение зимовочных камер на разной глубине. Показано, что устойчивости к длительному действию отрицательных температур с избытком достаточно для зимовки даже в самой холодной из изученных местностей (пос. Архара в Амурской области); здесь средний из абсолютных минимумов температуры за январь в грунте на глубине расположения зимовочных камер (50 см) не падает ниже $-5,9$ °C. Более высокие значения параметров отношения к холоду у остальных из названных видов связаны с ранним сбором насекомых, еще недостаточно подготовленных к зимовке. Однако узкий диапазон T_n (-29 и -27 °C) самых холодостойких особей всех исследованных таксонов позволяет уверенно предполагать равенство с *L. flavus* и *L. niger* средних T_n и порогов LT_{50} %. Близкая (возможно, одинаковая) холодостойкость изученных насекомых позволяет рассматривать ее в качестве родового признака, аналогично описанному для муравьев рода *Myrmica* и в противовес роду *Formica*, виды которого имеют индивидуальные характеристики. Избыточная для зимовки муравьев рода *Lasius* в теплых климатах Прибалтики холодостойкость не имеет адаптивного значения. Ее можно рассматривать как побочное следствие диапаузы и преадаптацию к низким температурам. Но именно она сделала возможной колонизацию обсуждаемыми видами огромной территории юга Сибири и Дальнего Востока с холодной зимой.

Ключевые слова: муравьи *Lasius flavus*, *L. niger*, *L. alienus*, *L. fuliginosus*, *L. psammophilus*, температурные условия зимовки, холодостойкость, Финляндия, Подмосковье, Амурская область, Хабаровский край.

Огромное число видов беспозвоночных животных зимует при отрицательных температурах. Познание их отношения к холоду настоятельно требует разработки подходов,

исключающих исследование каждого вида, т. е. тотальный перебор [Берман, Лейрих, 2019]. Остаются неизвестными закономерности географической изменчивости холодостой-

кости даже широко распространенных видов; их изучение представляет собой очевидный путь продвижения в поисках дальнейших целесообразных стратегий исследования. Главный вопрос: меняется или остается неизменной холодостойкость одних и тех же таксонов в разных климатических условиях. Она может быть компенсирована, например, поведенческими механизмами, подобно выявленным у муравьев рода *Formica* [Берман и др., 2012]: насекомые “выбирают” подходящие им по температурным условиям биотопы в их тонком территориальном кружеве.

Географической изменчивости холодостойкости посвящены, к сожалению, немногие публикации [Пантюхов, 1956; Шельдешова, 1972; Turnock, Fields, 2005; Berman et al., 2010; и др.], и их явно недостаточно для вынесения каких-либо даже предварительных общих суждений.

Удобной моделью для разработки проблемы могут служить муравьи рода *Lasius* – одни из самых массовых на юге лесной зоны и в лесостепях. Род включает несколько десятков видов весьма разнообразной экологической специализации. Очевидный интерес представляют пять из них, глубины “вторжения” которых из Европы в Сибирь уменьшаются с запада на восток (рис. 1): *Lasius flavus* (Fabricius, 1782), *L. niger* (Linnaeus, 1758), *L. alienus* (Foerster, 1850), *L. fuliginosus* (Latreille, 1798), *L. psammophilus* Seifert, 1992.

Почти геометрически четкая “вложенность” ареалов (от наименьшего у *L. psammophilus* до самого обширного у желтого земляного муравья *L. flavus*) может быть следствием уменьшения холодостойкости названных видов на фоне увеличения континентальности и ужесточения зимних температурных условий в том же направлении.

Ранее мы исследовали холодостойкость четырех из названных пяти видов: *L. niger* [Жигульская, Мещерякова, 2017], *L. alienus*, *L. psammophilus* [Жигульская и др., 2018] и *L. fuliginosus* [Zhigulskaya, Chesnokova, 2020]; в настоящем сообщении приведены характеристики пятого вида – *L. flavus*.

Сравнение западных и восточных популяций *L. flavus* позволяет рассмотреть зависимость изменчивости отношения к отрицательным температурам от климатических условий. Вид в массе населяет, нередко вместе с *L. niger*, луговые биотопы. Многочисленные земляные гнезда двух видов, представляющие собой плотные земляные кочки, портят сенокосы, парки и т. д., быстро покрывают залежи и территории после пожаров [Кудрин, 1954]. Оба вида голаркты, их ареалы в Европе, Западной и Средней Сибири в значительной мере совпадают (см. рис. 1). *L. niger* по современным представлениям едва ли проникает на восток далее Забайкалья и Монголии, тогда как *L. flavus* доходит до Тихого океана, занимая также Японию, Сахалин

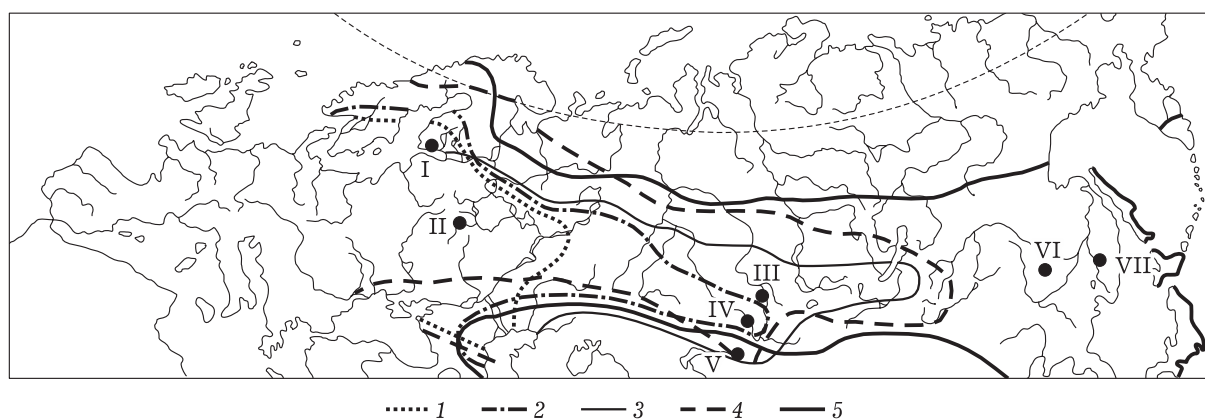


Рис. 1. Генерализованная схема ареалов пяти видов рода *Lasius* (по: [Радченко, 2016]). Западные границы и распространение в Северной Африке, на островах Средиземного моря, в горах Южной Европы, Малой и Средней Азии, на Кавказе и в Закавказье не показаны. 1 – *L. psammophilus*; 2 – *L. fuliginosus*; 3 – *L. alienus*; 4 – *L. niger*; 5 – *L. flavus*. Залитые кружки – пункты сбора муравьев: I – Тварминне (Южная Финляндия); II – Подмосковье; III – Новосибирск; IV – Барнаул; V – Тигирекский заповедник (Горный Алтай); VI – Архара (Амурская область); VII – Лесопильное (Хабаровский край)

и южную часть Камчатки [Seifert, 1991; Радченко, 2016].

Связано ли распространение *L. flavus* далеко на восток с большей холодостойкостью, утверждать без проведения специальных исследований невозможно, хотя мы уже знаем характеристики *L. niger* [Жигульская, Мещерякова, 2017]. Ранее показано, что виды одного рода, занимая соседние биотопы одного ландшафта, могут иметь очень близкую холодостойкость, как, например, виды рода *Myrmica*. Однако у видов рода *Formica* она существенно различна [Берман и др., 2012]. В случае же с прогнозом холодостойкости *L. flavus* помимо видовых отличий отношения к низким температурам надо предугадать также и влияние контрастности климатов, что делает задачу еще более сложной.

В связи с изложенными обстоятельствами настоящая работа имеет две сопряженных цели: 1) выявить и сравнить влияние контрастных климатов на холодостойкость муравьев *L. flavus* из географически удаленных популяций; 2) провести сравнительный анализ холодостойкости пяти изученных нами видов для выяснения ее изменчивости как возможного и важнейшего элемента адаптивной стратегии рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для достижения цели исследовали рабочих муравьев *L. flavus*, которых собрали в двух гнездах из популяций Южной Финляндии (Тварминне (Tvärminne), близ г. Ханко, 59°50' с. ш., 22°57' в. д.), в трех – из окрестностей Москвы (район ж/д станции Переделкино, 55°39' с. ш., 37°19' в. д.), в четырех – в Приамурье (окрестности пос. Архара, 49°25' с. ш., 130°05' в. д.) и в одном – на юге Хабаровского края (пос. Лесопильное, в 10 км южнее г. Бикин, 46°49' с. ш., 134°15' в. д.).

Крайние пункты сбора удалены друг от друга более чем на 6 тыс. километров (по прямой), имеют, разумеется, значительно отличающиеся климаты.

Собранных осенью насекомых доставили в ИБПС ДВО РАН (Магадан). Здесь муравьев акклиматизировали в испытательных холодильных камерах (WT-64/75 фирмы Weiss), последовательно выдерживая по месяцу в температуре 5 и –5 °C. Эту процедуру проводили

для того, чтобы стандартизовать температурные условия подготовки к зимовке насекомых из климатически разных регионов и тем самым “вынудить” их реагировать на одну и ту же величину провоцирующего холодостойкость фактора. Необходимость столь значительной продолжительности акклимации, в том числе при небольших отрицательных температурах, была ранее показана на близком виде – *L. niger* [Жигульская, Мещерякова, 2017]. Личинок муравьев не тестировали, так как они плохо переносят транспортировку, и получаемые результаты могли оказаться артефактами.

Кроме того, полученные результаты сравнили с ранее исследованной холодостойкостью *L. niger* из Амурской области и Южной Финляндии [Жигульская, Мещерякова, 2017], *L. alienus* и *L. psammophilus* из Горного Алтая и окрестностей Барнаула [Жигульская и др., 2018], а также *L. fuliginosus*, собранного в окрестностях Новосибирска [Zhigulskaia, Chesnokova, 2020].

Холодостойкость муравьев оценивали по двум показателям. Первый – средняя для выборки температура максимального переохлаждения (T_n) – характеризует предел резистентности насекомых к охлаждению ниже нуля без замерзания жидкостей тела. Выше такого предела животные находятся в течение всей зимовки. Наряду со средними T_n использовали самые низкие для выборки значения; они, находясь на краю распределения, свидетельствуют о максимальных физиологических возможностях тестируемых муравьев.

Второй показатель – величина смертности после экспонирования при разных температурах, позволяет оценить устойчивость состояния переохлаждения при длительном воздействии холода [Salt, 1966]. Для его определения серии муравьев по 25–50 особей после акклимации выдерживали в течение суток при температурах –5, –10, –15, –20, –25 °C и затем подсчитывали долю погибших. Использовали индекс $LT_{50} \%$ – температура, при которой погибает 50 % выборки [Ring, 1982]. В таблицах и тексте значения $LT_{50} \%$, не кратные 5 °C, связаны с дрейфом температур в термостатах, выявленных в конце эксперимента с помощью предварительно калиброванных температурных логгеров (DS1922L iButton Temperature Loggers), отражающих истин-

ные значения. Измерение $T_{\text{п}}$ и LT_{50} % проводили подробно описанными ранее методами [Berman et al., 2010].

В общей сложности на холодостойкость протестировано несколько тысяч особей из 10 гнезд *L. flavus*.

При сравнении полученных данных использовали непараметрический критерий Манна – Уитни.

Климатические данные взяты из справочников [Справочник..., 1964–1968, Научно-прикладной справочник..., 1990, Climatological..., 1979; Results..., 1979] и с сайтов aisor-m.meteo.ru/waisori, <https://rp5.ru/>, <https://meteo.ru>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Холодостойкость *Lasius flavus*

Температуры максимального переохлаждения. Средняя для гнезд $T_{\text{п}}$ рабочих *L. flavus* из Тварминне (Финляндия) была высока даже в феврале ($-15,5$ °C), а $T_{\text{п}}$ самых устойчивых к холоду особей в этих же гнездах не намного ниже: $-19,5$ °C (табл. 1; рис. 2).

В окрестностях Москвы, несмотря на значительный временной интервал, в течение которого раскапывались гнезда (29 октября, 25 ноября, 10 декабря 2016 г.), показатели холодостойкости были близки. Наибольшие различия между средними $T_{\text{п}}$ из трех гнезд

не превышают $1,3$ °C, у самых холодостойких особей – лишь 1 °C. Еще больше выровнены значения температур замерзания, разница между которыми не больше $0,7$ °C.

В Архаре, напротив, выборки из четырех гнезд, взятые почти в одно время (с 24 по 29.09.2015), по величине $T_{\text{п}}$ значительно (почти на 7 °C) отличаются между собой, как и температуры замерзания, лежащие в диапазоне 5 °C. Соответственно, и распределения $T_{\text{п}}$ муравьев, находившихся в трех из четырех обследованных гнезд в камерах вблизи поверхности почвы, растянуты (рис. 2, е, ж, з). Только в выборке из четвертого гнезда, в котором камеры были расположены на глубине 80 – 100 см, распределения компактны (подобно таковым из окрестностей Москвы). Здесь ниже и средние $T_{\text{п}}$, чем у муравьев из камер вблизи поверхности. Таким образом, вариации средних для гнезд значений $T_{\text{п}}$ и $T_{\text{з}}$ даже в небольшие промежутки времени могут быть весьма велики. Они, по-видимому, отражают неодинаковую степень подготовки семей муравьев к зимовке.

У пос. Лесопильное раскопано одно зрелое большое гнездо *L. flavus*, расположенное в лесу на затененном деревьями и невыгодно экспонированном склоне ложбины. Муравьи имели здесь рекордную для вида холодостойкость по средним значениям для гнезд и по $T_{\text{п}}$, и по $T_{\text{з}}$.

Т а б л и ц а 1

Глубина расположения зимовочных камер и характеристики холодостойкости муравьев *Lasius flavus* из окрестностей исследованных населенных пунктов

Гнезда	Дата раскопки	Глубина камер*, см	$T_{\text{п}}^{**}$, °C M ± SE	$T_{\text{п}}$, °C, min особи	$T_{\text{з}}^{***}$, °C M ± SE	n
Тварминне						
а	18.02.1992	5–10	$-11,9 \pm 0,7$	$-18,8$	$-6,1 \pm 0,4$	43
б	09.03.1991	15–20	$-15,5 \pm 0,6$	$-19,5$	$-12,1 \pm 0,5$	41
Переделкино						
в	29.10.2016	30–50	$-21,1 \pm 1,4$	$-27,6$	$-17,4 \pm 0,8$	41
г	25.11.2016	30–50	$-22,6 \pm 0,4$	$-27,7$	$-18,7 \pm 0,5$	46
д	10.12.2016	30–50	$-22,7 \pm 0,6$	$-28,6$	$-18,1 \pm 0,6$	61
Архара						
е	24.09.2015	20–30	$-15,4 \pm 0,6$	$-26,8$	$-12,7 \pm 0,6$	61
ж	24.09.2015	20–30	$-18,3 \pm 0,8$	$-28,4$	$-14,9 \pm 0,7$	46
з	24.09.2015	20–30	$-20,7 \pm 1,0$	$-29,3$	$-14,3 \pm 0,8$	44
и	29.09.2016	80–100	$-22,3 \pm 0,9$	$-28,9$	$-17,7 \pm 0,9$	40
Лесопильное						
к	18.10.2019	80–100	$-24,9 \pm 0,5$	$-28,7$	$-19,7 \pm 0,6$	47

П р и м е ч а н и е. M ± SE – средние значения со стандартной ошибкой; min – минимальные значения; n – величина выборки; а – к – гнезда, см. рис. 2.

* Глубина расположения камер, из которых собирали муравьев; ** $T_{\text{п}}$ – температура максимального переохлаждения; *** $T_{\text{з}}$ – температура замерзания.

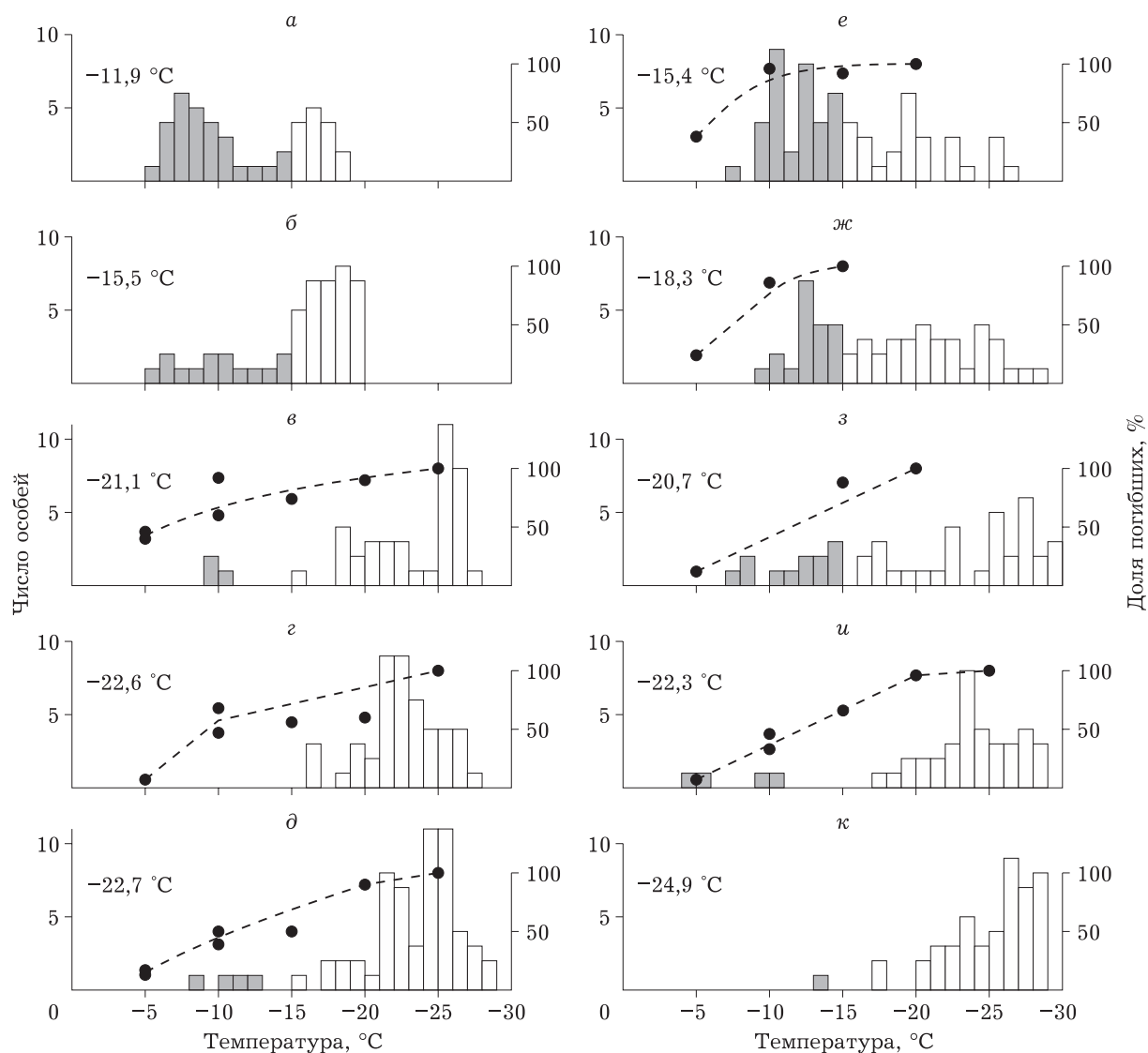


Рис. 2. Распределение температур максимального переохлаждения (T_n) (цифры в поле рисунков) и зависимость доли погибших за сутки от температуры экспозиции муравьев *Lasius flavus* в 10 гнездах из окрестностей поселков Тварминне (а, б), Переделкино (в, г, д), Архара (е, ж, з, и) и Лесопильное (к). T_n особей, замерзших при малом переохлаждении, затупшеваны

Устойчивость к длительному воздействию холода. Вопреки низким значениям температур максимального переохлаждения, устойчивость муравьев *L. flavus* к длительному воздействию холода оказалось относительно невелика.

В эксперименте по определению порога минимальных переносимых температур насекомых из окрестностей пос. Переделкино $ЛТ_{50\%}$ отмечена несколько ниже -15 °C (табл. 2). Близкий результат получен и для популяции из Архары.

Т а б л и ц а 2

Минимальная доля (%) погибших особей в выборках *Lasius flavus* из трех гнезд окрестностей пос. Переделкино и четырех из окрестностей пос. Архара после охлаждения в течение суток в каждой температуре градиента

Пункт	Температуры градиента, °C				
	-5	-10	-15	-20	-25
Переделкино	7	39	46	60	100
Архара	9	33	41	86	100

ОБСУЖДЕНИЕ

Географическая изменчивость холодостойкости *L. flavus*

Температуры максимального переохлаждения и температуры замерзания *L. flavus* по средним для гнезд значениям в приведенных материалах значительно варьируют в некоторых случаях, даже будучи измерены в небольшие промежутки времени. Они могут быть как малы, так и весьма велики, и, по-видимому, отражают неодинаковую степень подготовки семей к зимовке.

Во всех четырех обследованных пунктах, судя по температурам максимального переохлаждения, степень подготовки к зимовке гнезд была различной. В муравейниках из окрестностей пос. Переделкино распределение $T_{\text{п}}$ сдвинуто в область низких температур, что однозначно говорит о том, что насекомые уже находятся в зимовочном состоянии. Выровненность показателей обследованных здесь гнезд определяется поздним осенним временем сбора насекомых. Обратим внимание на то, что во всех гнездах (рис. 2, в, г, д) муравьи собраны на небольшой глубине – 30–50 см.

В окрестностях пос. Архара, напротив, отмечена нестабильность температур максимального переохлаждения от гнезда к гнезду, которая, несомненно, связана с ранним сбором и использованием в эксперименте насекомых, не закончивших подготовку к зимовке. В конце сентября в Архаре нередки высокие дневные температуры, во время которых муравьи из неглубоких (20–30 см) камер продолжают питаться на поверхности, но в расположенных на 80–100 см уже находятся в состоянии зимовки.

В гнезде у пос. Лесопильное муравьи, как мы отмечали, имели рекордную для вида холодостойкость по средним значениям. На поверхности почвы до начала раскопки муравьев не было, что прямо указывает на состояние зимовки.

Таким образом, самые низкие средние температуры максимального переохлаждения муравьев из гнезд окрестностей Москвы и Архары отличаются всего лишь на 0,4 °С, средние $T_{\text{з}}$ – на 0,7 °С, статистически различия сравниваемых показателей недостоверны ($U = 1186$, $p = 0,82$). Для окрестностей Лесопильное этот показатель лишь на 2 °С ниже.

Более того, для трех названных пунктов $T_{\text{п}}$ наиболее холодостойких особей были почти одинаковы, что, вероятно, свидетельствует о достижении близкой к предельной величине этого показателя для вида. Она составляла (перечисляя значения в обследованных пунктах от Москвы на восток) –28,6, –28,9 и –28,7 °С.

Наблюдаемые различия $T_{\text{п}}$ в пределах одного вида, видимо, могут быть связаны либо изначально с разной степенью успешности подготовки к зимовке, либо с понижением резистентности за счет издержек длительной транспортировки и прочих недостатков содержания.

Значительный разброс величин средних $T_{\text{п}}$ для гнезд в одной и разных географических точках позволяет сделать важное методическое заключение. В 10 исследованных гнездах *L. flavus* среднее $T_{\text{п}}$ варьирует от –25 до –12 °С, а минимальное $T_{\text{п}}$ особи из конкретного гнезда – от –29 до –19 °С. Из сказанного и сведений, приведенных в табл. 1, следует, что исследование географической изменчивости холодостойкости целесообразно строить на сравнении характеристик муравьев не из единичных гнезд, а их серии; сбор материала желательно проводить непосредственно перед промерзанием почвы, что не гарантирует, но увеличивает вероятность получения корректных значений.

Устойчивость к длительному воздействию холода, как видно, оказывается много меньшей, чем температуры максимального переохлаждения. Разница между самым низким значением из средних $T_{\text{п}}$ (–22,7 °С) и порогом $LT_{50} \%$ в обследованных популяциях из Подмосковья и Амурской области достигает почти 8 °С, т. е. более трети от $T_{\text{п}}$. Таким образом, при температурах ниже –20 °С муравьи в гнездах полностью погибают.

Приведенные данные позволяют принять для *L. flavus* в качестве зимней нормы холодостойкости средние для населения гнезд $T_{\text{п}}$ в –23...–22 °С (в предельных случаях до –25 °С) при средних $T_{\text{з}}$ в –19...–18 °С (предельно –20 °С) и $LT_{50} \%$ несколько ниже –15 °С.

Присутствие в выборках рабочих особей с $T_{\text{п}}$, близкими к –29 °С, свидетельствует о существовании у вида некоторых резервных возможностей, реализуемых, по-видимо-

му, в случае ужесточения температурных условий зимовки и обеспечивающих выживание хотя бы части населения гнезд (в конечном итоге – популяции). Этот процесс недостаточно изучен, он описан нами ранее на примере *Leptothorax acervorum* (Fabricius, 1793) [Berman et al., 2010].

Важнейший показатель благополучия зимующих в данных условиях животных – резерв холодостойкости, т. е. разница между длительно ($LT_{50} \%$) и кратко переносимыми минимальными температурами зимовки. У исследованного вида он максимально составляет 8–10 °С, что немало, и свидетельствует о повсеместно благополучной зимовке на грунтах, пригодных для постройки зимовочных камер при условии успешной предзимней подготовки.

Холодостойкость пяти видов рода *Lasius*

Температуры максимального переохлаждения и длительно переносимые температуры. Публикуемые материалы по *L. flavus* и ранее вышедшие статьи позволяют сравнить холодостойкость муравьев пяти видов рода *Lasius*. Данные по ним не равноценны по объему – проанализированы от одного до 10 гнезд в разных географических пунктах, однако предварительные оценки могут быть выполнены.

Подчеркнем, что, во-первых, все пункты сбора насекомых существенно отличаются по зимнему климату; во-вторых, все рассматриваемые виды различаются по основным экологическим чертам, хотя некоторые из рассмотренных таксонов могут встречаться совместно. *L. flavus* – мезогигрофильный облигатный геобионт; *L. fuliginosus* – мезофил, устраивающий “картонные” гнезда в выгрызенных полостях в древесине или в дуплах деревьев, как и остальные ниже перечисленные виды, контролирует пространство от корней до крон деревьев, а также травянистую растительность; *L. niger* – мезофил, строящий земляные гнезда; *L. psammophilus* и *L. alienus* – мезоксерофилы, первый связан с незатененными песчаными грунтами, второй – выходит в степи [Радченко, 2016].

Таким образом, названные виды образуют весьма представительный по экологическому разнообразию спектр.

Как мы писали выше, минимальные значения средних T_n муравьев *L. flavus* из гнезд окрестностей Москвы и Архары разнятся лишь на 0,4 °С; этот показатель для наиболее холодостойких особей почти одинаков (табл. 1 и 3). Средние T_n для *L. flavus* из окрестностей пос. Лесопильное неотличимы от таковых *L. niger* из окрестностей пос. Архара [Жигульская, Мещерякова, 2017], которые, в свою

Т а б л и ц а 3

Межвидовая и географическая изменчивость холодостойкости пяти видов муравьев рода *Lasius*

Вид	Пункт, источник	Дата сбора	Диапазон T_n , °С		n гнезд (тестированных особей)	$LT_{50} \%$, °С
			Средние в гнездах	Min особей		
<i>L. flavus</i>	Тварминне ¹	18.02; 9.03	–15,5; –11,9	–19,5; –18,8	2 (43; 48)	–
	Москва ²	29.10.–10.12	–22,7 ... –21,4	–28,6 ... –27,6	3 (41...61)	–15
	Архара ¹	24–29.09	–22,3 ... –15,4	–29,3 ... –26,8	4 (40...61)	–14
	Лесопильное ²	18.10.2019	–24,9	–28,7	1 (47)	–
<i>L. niger</i>	Тварминне ³	11.03.1991	–18,6	–24,9	1 (39)	–
	Тарту ⁴	15.12.1972	–20,6	–	–	–
	Архара ³	27.11.2015	–23,7	–28,7	1 (49)	–13
<i>L. alienus</i>	Тигирек ⁵	24.08 ... 8.11	–20,6; –19,7	–27,8; –27,2	2 (46; 61)	–15
<i>L. psammophilus</i>	Барнаул ⁵	16–26.08	–19,8 ... –14,6	–26,6 ... –22,5	3 (53...60)	–
<i>L. fuliginosus</i>	Новосибирск ⁶	31.08.– 2.09	–18,1 ... –14,6	–23,9 ... –20,1	3 (55...52)	–

¹ [Жигульская, 2018].

² Настоящая публикация.

³ [Жигульская, Мещерякова, 2017].

⁴ [Маавара, 1971].

⁵ [Жигульская и др., 2018].

⁶ [Zhigulskaya, Chesnokova, 2020].

очередь, лишь на 3 °С ниже таковых из Эстонии [Маавара, 1971], где зимние температуры воздуха несравненно мягче, чем даже в Подмосковье, и не сопоставимы с таковыми в Архаре. *L. alienus* и *L. psammophilus* по наиболее низким T_{Π} особей весьма близки к вышеназванным двум видам.

Пороги длительно переносимых температур ($LT_{50\%}$), определенные у трех тестируемых видов, оказались также почти одинаковы. Для двух из трех видов это означает равенство возможностей выдерживать непродолжительные понижения температуры ниже порога $LT_{50\%}$ на 10–11 °С. Вдвое меньше этот показатель для третьего вида – *L. alienus* (5,7 °С), определяемый явно заниженным значением T_{Π} (–20,6 °С) при $LT_{50\%}$, равном –15 °С, что, по-видимому, следует рассматривать как артефакт.

Выявленные различия могут быть связаны с очевидной недостаточностью числа обследованных гнезд. Как показано выше, для *L. flavus* и *L. niger* уровень подготовки к зимовке в разных гнездах, обследованных даже поздней осенью, может значительно различаться. Однако в случае с *L. alienus* доказательством тождественности резистентности к холоду этого вида служит близость его $LT_{50\%}$ с аналогичным показателем *L. flavus* и *L. niger*.

Холодостойкость *L. psammophilus* и *L. fuliginosus* достигает, вероятно, тех же величин, что и у упомянутых видов. В пользу этого свидетельствует обнаружение в конце августа особей *L. psammophilus* и *L. fuliginosus* с T_{Π} , равными –27...–24 °С. Подобные значения T_{Π} дают надежду на успешное завершение

подготовки муравьев к зимовке за оставшееся до замерзания почвы время и достижение уровня –29...–28 °С, свойственных наиболее благополучным насекомым в гнездах *L. niger* и *L. flavus*.

Очевидное исключение из сказанного выше – незначительная холодостойкость *L. flavus* в Прибалтике, что, вне сомнения, связано с теплым морским климатом (см. ниже раздел “Холодостойкость и климатические условия”).

Устойчивость состояния переохлаждения. Предсказать подобную близость характеристик резистентности к холоду видов муравьев одного рода, основываясь исключительно на родстве, невозможно. Ранее показано, что холодостойкость не зависит ни от таксономического положения вида, ни от онтогенетической стадии [Berman et al., 2010].

Именно на муравьях описано и значительное разнообразие T_{Π} в пределах рода. В частности, холодостойкость видов рода *Myrmica*, приведенных в табл. 4, одинакова и велика, что позволяет всем им устраивать зимовочные камеры неглубоко от поверхности почвы; требования их к летним экологическим условиям совершенно различны. Напротив, пять видов рода *Formica* по T_{Π} образуют плавный континуум с возрастанием показателя почти в два раза (от –30,4 до –17,2 °С), что ярко сказывается на их экологической специфике. Полярный муравей *Formica gagatoides* Ruzsky, 1905 в лесном поясе – эврибионт, тогда как *F. exsecta* Nylander, 1846 и *F. sanguinea* Latreille, 1798 связаны исключительно с особыми теплыми биотопами (“таликовыми” зона-

Т а б л и ц а 4

Холодостойкость муравьев родов *Myrmica* и *Formica* (по: [Berman et al., 2010] с доп.)

Вид	Min из средних T_{Π}	Min из $LT_{50\%}$	Разность
<i>Myrmica kamtschatica</i>	–31,7 ± 0,2	–28	3,7
<i>M. angulinodis</i>	–30,9 ± 0,2	–28	2,9
<i>M. bicolor</i>	–30,9 ± 0,2	–26	4,9
<i>Formica gagatoides</i>	–30,3 ± 0,5	–28	2,3
<i>F. candida</i>	–25,2 ± 0,5*	–19	6,2
<i>F. lemani</i>	–26,7 ± 0,6	–17	9,7
<i>F. exsecta</i>	–22,5 ± 0,3	–15	7,5
<i>F. sanguinea</i>	–17,2 ± 0,5	–14	3,2
<i>Lasius flavus</i>	–24,9 ± 0,5	–15	9,9
<i>L. niger</i>	–23,7 ± 0,9	–13	10,7
<i>L. alienus</i>	–20,6 ± 0,6	–15	5,6

* Ошибка оценена по рис. 48 в указанном источнике.

ми), а *F. lemani* Bondroit, 1917 и *F. candida* F. Smith, 1878 – со склонами южных экспозиций с глубоко (более 1 м) протаивающей “сухой” мерзлотой и потому встречаются относительно редко [Berman et al., 2010].

Таким образом, протестированные виды рода *Lasius* по единообразию характеристик холодостойкости аналогичны муравьям рода *Myrmica*. Летние экологические требования *L. flavus* и *L. niger*, судя по биотопическому распределению, частично перекрываются, а зимние, исходя из характеристик холодостойкости, оказываются чуть ли не одинаковыми. Однако по разностям между минимальными значениями средних T_p и $ЛТ_{50\%}$ муравьи рода *Lasius* ближе к роду *Formica* (исключая полярного муравья). Эта разность характеризует степень устойчивости к состоянию переохлаждения и, вероятно, может считаться ее количественной мерой: чем меньше разность, тем более устойчив вид.

Холодостойкость и климатические условия. Тождественность показателей холодостойкости (по T_p , T_z и $ЛТ_{50\%}$) желтого лязиуса *L. flavus* для ряда обследованных пунктов проявляется вопреки разительной климатической разнице регионов (табл. 5), отстоящих друг от друга на громадные расстояния. Напомним, что климат Тварминне морской, Подмосковья – умеренно континентальный; Среднее Приамурье по климатическому районированию относится к континентальному варианту умеренного муссонного, а Лесопильное – к умеренному муссонному климату [Григорьев, Будыко, 1959].

В Тварминне условия зимовки *L. flavus* мягкие. Средняя температура воздуха в ян-

варе всего лишь $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Results..., 1979]. Снежный покров формируется и разрушается несколько раз за зиму, и в случае совпадения низких температур и отсутствия снега почва может кратковременно и неглубоко промерзнуть. По данным станции Йокионен, расположенной в 60 км от Тварминне, абсолютные многолетние минимумы температуры почвы не опускались ниже $-2,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ на глубине 20 см [Climatological..., 1979]. В двух распечатанных гнездах основная часть муравьев зимовала в слое от 10 до 15 см в талом грунте, горизонты почвы до глубины 7–10 см были мерзлыми. В итоге, муравьи в верхних камерах зимовали при малых отрицательных температурах, несколько ниже – при малых положительных.

В Подмосковье в январе средняя температура воздуха в 3 раза, а средние из абсолютных минимумов – на треть выше, чем в Архаре, при близкой высоте снежного покрова. Температуры же в почве в одних и тех же горизонтах различаются не более чем на $6\text{ }^{\circ}\text{C}$, будучи не ниже $-5,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ на глубине всего лишь 40 см. Сказанное соответствует широко известному представлению о значительно более высоких и много более стабильных температурах почв (и грунтов) относительно воздуха. Они выравнены на больших пространствах за счет невысокой теплопроводности грунтов, усиленной теплоизолирующим действием снега.

И под Москвой, и в окрестностях Архара в горизонтах с зимовочными камерами отмечены температуры на $9\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$ выше порога переносимых лязиусами температур, и, следовательно, они безопасны для них даже в чрезвычайно холодные сезоны. Более

Т а б л и ц а 5

**Температуры воздуха, почвы и высота снежного покрова в январе (средние за 2006–2011 гг.)
в пунктах изучения муравьев**

Показатель	Тварминне* (Йокионен)	Тарту (Вильянди)	Переделкино (Коломна)	Архара	Лесопильное (Бикин)
Средняя T воздуха, $^{\circ}\text{C}$	$-5,5$	$-4,9$	$-8,8$	$-24,9$	$-19,8$
Средний из абсолютных минимумов T воздуха, $^{\circ}\text{C}$	$-21,7$	$-22,3$	$-25,6$	$-40,4$	$-35,1$
Средняя высота снега, см	15	20	19	25	25
Средний абсолютный минимум, $^{\circ}\text{C}$, в почве	$-2,8$	$-0,4$	$-3,4$	$-8,3$	$-3,4$
на глубине, см	0,5	0,6	$-1,7$	$-5,9$	$-1,9$
	80	1,8	0,8	$-2,7$	0,4

* Приведены данные метеостанций Йокионен, Вильянди и Коломна – ближайших к названным пунктам. Температура почвы на Йокионен по [Climatological..., 1979], на Вильянди – средняя температура воздуха по [Справочник..., 1964–1968]. Остальные данные с сайтов <https://rp5.ru/>, <http://meteo.ru>.

того, муравьи зимуют в камерах на глубине 40–50 см, тогда как ходы проникают свыше 150 см. Из сказанного нетрудно заключить, что температура воздуха, вероятно, не скажется на благополучии зимующих муравьев.

Холодостойкость и распространение. Выявленная нами криорезистентность муравьев рассмотренных видов рода *Lasius* невелика и, казалось бы, может ограничивать их распространение на север. Однако в Архаре, как и в Приамурье в целом, зимы весьма суровы; здесь средняя температура воздуха в январе –24,9 °С. Для сравнения: в верховьях Колымы (метеостанция Усть-Омчук, находящаяся почти на 12° широты севернее) всего лишь на градус холоднее [Научно-прикладной справочник..., 1990]. Между тем в долине Амура вечной мерзлоты нет, тогда как в бассейнах Колымы и Индигирки она почти повсеместна. Оба бассейна широко колонизовали муравьи с порогами переносимых температур в основном в диапазоне –35...–25 °С. Но даже здесь встречаются четыре вида муравьев рода *Formica* с устойчивостью, близкой к таковой лязиусов, правда – жестко связанных с особыми биотопами. Это упомянутые выше *F. exsecta*, *F. sanguinea*, *F. lemani* и *F. candida*. Первые два вида поселяются в местах, аномально теплых зимой (благодаря незамерзающим грунтовым водам). Третий вид связан со склонами южных или близких к ним экспозиций на щебнистых отложениях, где преобладает “сухая”, не водоупорная мерзлота (без заполнения пустот льдом). По многочисленным полостям между щебнем и крупными пластинками сланцев муравьи уходят на зимовку в глубокие – более 1 м – слои грунта, где температуры всю зиму не опускаются ниже –12...–10 °С [Berman et al., 2010]. Для крупных гнезд видов рода *Lasius* тоже описаны глубокие ходы – до 2 м [Кудрин, 1954; Захаров, 2015]. Заметим, что в отличие от континентальных в прибрежных – Охотоморских – районах мерзлота островная, связанная в основном с болотами и заболоченными шлейфами склонов, тогда как значительная часть территории свободна от нее. Но и тут лязиусов нет.

Из сказанного нетрудно заключить, что они отсутствуют на северо-востоке не из-за недостаточной холодостойкости и повсеместно распространенной мерзлоты, а, вероятно,

из-за более жестких или иных требований, чем у названных видов рода *Formica*, к летним условиям.

Близость полученных значений холодостойкости (и вероятное их равенство) пяти исследованных видов рода *Lasius* исключает влияние зимних температур на различие их распространения. И в данном случае приходится предполагать, что ограничением служит летняя обстановка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как и все муравьи, лязиусы зимуют в состоянии переохлаждения (т. е. не замерзают). Относительно полно исследованные виды из пяти (*L. flavus*, *L. niger* и *L. alienus*) малочувствительны к низким температурам: 50 % выборок каждого из них длительно переносят немногим ниже –15 °С, но кратковременно выдерживают охлаждение почти до –30 °С.

Рабочие муравьи первых двух видов из популяций, удаленных друг от друга на тысячи километров, обладают близкой величиной зимней холодостойкости. Различия средних (для гнезда) величин T_n *L. flavus* в обследованных регионах, вероятно, определяются разной степенью подготовки к зимовке, поэтому желательно собирать насекомых для экспериментов как можно ближе к времени промерзания почвы. При этом следует иметь в виду, что поздняя дата раскопки гнезд не гарантирует максимально возможной резистентности к холоду в случае, если резервные вещества не накоплены в достаточном количестве.

L. psammophilus и *L. fuliginosus* исследованы неполно, однако есть основания предполагать, что при большем числе гнезд, обследованных поздней осенью, была бы выявлена холодостойкость, близкая к таковой *L. flavus* и *L. niger*.

В целом, широко распространенные и в разной степени изученные нами виды рода *Lasius* обладают близкой, не исключено, что и одинаковой, холодостойкостью несмотря на различие ареалов, разные экологические особенности и обитание популяций в контрастных климатах. В свою очередь, температурные условия в почвах и грунтах даже по краям рассмотренных ареалов оказываются несоразмерно более выровненными, чем в воздухе, благодаря и небольшой теплопроводности самих почв

и грунтов, и изолирующему действию снежного покрова. Уменьшение протяженности ареала с запада на восток (от самой большой у *L. flavus* до наименьшей у *L. psammophilus*) при близкой холодостойкости, вероятно, свидетельствует о независимости их распространения от температурных условий зимовки.

Холодостойкость оказывается родовым признаком изученных муравьев (подобно таковому у муравьев рода *Myrmica*), проявляющимся начиная с умеренно континентальных условий Подмоскovie и сохраняющимся в Сибири, Приамурье и в предгорьях Сихотэ-Алиня. Однако по величине разностей между LT_{50} % и минимальными значениями средних T_n лязисы ближе к формикам. Эта разность может служить количественной мерой (коэффициентом) степени устойчивости состояния переохлаждения при анализе резистентности к холоду любых групп организмов, зимующих в переохлажденном состоянии.

Холодостойкость муравьев рода *Lasius*, избыточная относительно условий зимовки в грунтах на территориях с мягким климатом, например Прибалтики, вероятно, выработалась не как адаптация, а проявилась как побочное следствие диапаузы, т. е. как преадаптация [Берман и др., 2012]. Она же оказалась “пропуском” для распространения обсуждаемых видов в суровом зимнем климате Южной Сибири. Северная же граница ареала рода, даже в европейской части России, имеющей по сравнению с Южной Сибирью более высокие температуры грунтов [Шкадова, 1979], определяется, очевидно, не прессом низких температур зимы. В качестве лимитирующего фактора может выступать любое следствие недостатка летнего тепла, например, для успешного прохождения онтогенеза самих муравьев [Кипятков, Лопатина, 2007], развития каких-либо массовых беспозвоночных, служащих кормом, или обеспечивающих им на основе комменсализма и т. д.

Выражаем признательность сотрудникам лаборатории Н. А. Булаховой и Е. Н. Мещеряковой за помощь в раскопке гнезд и доставку муравьев в лабораторию. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ (№ 16-04-00082-а).

ЛИТЕРАТУРА

Берман Д. И., Лейрих А. Н. Зимовка и холодостойкость беспозвоночных на северо-востоке Азии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2019. 314 с.

- Берман Д. И., Лейрих А. Н., Жигульская З. А. Единая стратегия холодоустойчивости муравьев рода *Myrmica* (Formicidae, Hymenoptera) на северо-востоке Азии // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 2. С. 175–189. [Berman D. I., Leirikh A. N., Zhigul'skaya Z. A. A common strategy of cold hardiness in ants of the genus *Myrmica* (Formicidae, Hymenoptera) in northeast Asia // Entomol. Rev. 2012. Vol. 92, N 3. P. 247–261. Pleiades Publishing, Inc.].
- Григорьев А. А., Будыко М. И. Классификация климатов СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1959. Вып. 3. С. 13–19.
- Жигульская З. А. О связи холодоустойчивости и условий зимовки муравьев *Lasius flavus* (Hymenoptera, Formicidae) // Муравьи и защита леса: материалы XV Всерос. мирмекологического симп. Екатеринбург, 20–24 августа 2018 г.). Екатеринбург: УГЛТУ, 2018. С. 45–49.
- Жигульская З. А., Мещерякова Е. Н. Холодоустойчивость муравья *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2017. № 1. С. 61–66.
- Жигульская З. А., Кругова Т. М., Булахова Н. А. Условия зимовки и холодостойкость муравьев *Lasius alienus* и *L. psammophilus* (Hymenoptera, Formicidae) // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 2. С. 16–24.
- Захаров А. А. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 404 с.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности // Тр. биол. науч.-исслед. ин-та. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2007. С. 107–192.
- Кудрин К. А. Земляные кочки лугов Барабы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, № 4. С. 33–40.
- Маавара В. Ю. О холодоустойчивости некоторых видов муравьев // Холодостойкость насекомых и клещей: материалы симп. 19–21 апр. 1971 г. Тарту, 1971. С. 68–71.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1990. Сер. 3, вып. 33, ч. 1–6. 580 с.
- Пантюхов Г. А. Географическая изменчивость холодостойкости у некоторых насекомых // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 9. С. 1312–1324.
- Радченко А. Г. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев, 2016. 480 с.
- Сайты: aisor-m.meteo.ru/waisori, <https://rp5.ru/>, <http://meteo.ru>.
- Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1964–1968. Вып. 29, ч. II, IV. 282 с.
- Шельдешова Г. Г. Значение морозостойкости в распространении кокцид (Homoptera, Coccoidea) // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1972. С. 51–74.
- Шкадова А. К. Температурный режим почв на территории СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 240 с.
- Berman D. I., Alfimov A. V., Zhigul'skaya Z. A., Leirikh A. N. Overwintering and cold-hardiness of ants in the Northeast of Asia. Sofia – Moscow: Pensoft, 2010. 294 p.
- Climatological data 1963–1974 // Meteorological yearbook of Finland. Helsinki: Finnish meteorol. inst., 1979. 125 p.
- Results of soil temperature measurements in Finland 1961–1970. Helsinki, 1979. Vol. 3. 59 p.
- Ring R. A. Freezing-tolerant insects with low supercooling points // Comp. Biochem. Physiol. 1982. Vol. A73, N 4. P. 605–612.
- Salt R. W. Factors influencing nucleation in supercooled insects // Can. J. Zool. 1966. Vol. 44, N 1. P. 117–133.

- Seifert B. *Lasius platythorax* n. sp., widespread sibling species of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) // Entomol. Gen. 1991. Vol. 16. P. 69–51.
- Turnock W. J., Fields P. G. Winter climates and coldhardiness in terrestrial insects // Eur. J. Entomol. 2005. Vol. 102, N 4. P. 561–576.
- Zhigul'skaya Z. A., Chesnokova S. V. Insufficient cold resistance and the eastern boundary of the distribution range of the ant *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera, Formicidae) // Far Eastern Entomol. 2020. N 406. P. 14–20. [Жигульская З. А., Чеснокова С. В. Недостаточная холодостойкость и восточная граница ареала муравьев *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera, Formicidae) // Дальневосточный энтомолог. 2020. № 406. С. 14–20].

The geographic and intraspecific variation of cold hardiness in the ants of the genus *Lasius* Fabricius, 1804 (Hymenoptera, Formicidae)

D. I. BERMAN, Z. A. ZHIGULSKAYA

Institute of Biological Problems of the North of FEB RAS
685000, Magadan, Portovaya str., 18
E-mail: aborigen@ibpn.ru

As a model species to study the geographic variation of cold hardiness in insects, we used ants *Lasius flavus* from the populations in the regions separated by thousands of kilometers (southern Finland, Moscow Region, Amur Province) with contrasting climates – from maritime variants to those, differing in the degree of continentality. We measured the temperatures of maximal supercooling (SCP) as well as the limits of tolerated negative temperatures ($LT_{50\%}$), and evaluated the overwintering conditions. The data on *L. flavus* were compared to similar data obtained on *L. niger*, as well as to similar measurements in separate nests of *L. alienus*, *L. psammophilus* and *L. fuliginosus*, which were published earlier. The workers of *L. flavus* and *L. niger* have close values of cold hardiness ($LT_{50\%}$ –13 to –15 °C, minimal average SCP –24 to –25 °C), although these species inhabit different climatic zones and place their overwintering chambers at a different depth. Such resistance to long-term exposure to negative temperatures is more than sufficient even for overwintering in the coldest of the studied areas (Arkhar village, Amur Province), where the average minimal temperature in January in the ant overwintering chambers at 50 cm of depth does not fall below –6 °C. The variation of cold hardiness and higher values of its parameters, in other studied ant species is due to their insufficient preparation for overwintering. However, the narrow range of SCP (–27 to –29 °C) in the most cold resistant individuals of all studied species allows to confidently assume that their average T_p and threshold $LT_{50\%}$ correspond to those of *L. flavus* and *L. niger*. Similar (or maybe identical) cold hardiness of the studied ant species appears to be a stable trait of the genus *Lasius*, as was demonstrated for another ant genus, *Myrmica*, and as opposed to the genus *Formica*, where different species have individual characteristics of cold resistance. Such cold hardiness that is excessive for overwintering in warmer climate (southern Finland, Estonia) appears to have no adaptive value. It can be considered as a byproduct of the diapause, which is manifested in preadaptation to withstand negative temperature. However, it was this cold hardiness that made possible the colonization of the giant territory of the southern Siberia and Far East by the discussed ant species.

Key words: ants *Lasius flavus*, *L. niger*, *L. alienus*, *L. fuliginosus*, *L. psammophilus*, temperature conditions of overwintering, cold hardiness, Finland, Moscow Region, Amur Province, Khabarovsk Province.