

К вопросу о методах оценки размера семей муравьёв на примере рода *Myrmica* Latreille (Hymenoptera: Formicidae)

To the methods of ant colony size estimation using the example of the genus *Myrmica* Latreille (Hymenoptera: Formicidae)

Т.М. Кругова

T.M. Krugova

Государственный природный заповедник «Тигирекский», ул. Никитина 111, Барнаул 656049 Россия. E-mail: tatonato@mail.ru.
Tigirek State Natural Reserve, Nikitina Str. 111, Barnaul 656049 Russia.

Ключевые слова: муравьи, численность семьи, углеводные кормушки, *Myrmica lonae*, *M. rubra*, *M. ruginodis*.

Key words: ants, colony size, sugar baits, *Myrmica lonae*, *M. rubra*, *M. ruginodis*.

Резюме: Работа посвящена оценке численности семей муравьёв рода *Myrmica*, принадлежащих к наиболее массовым на юге Западной Сибири видам. Исследована возможность применения косвенного метода оценки численности семей муравьёв *Myrmica*, основанного на массе потреблённой муравьями углеводной пищи. По данным раскопки гнёзд численность семей исследованных видов составила: *Myrmica rubra* — 868–6045, *M. ruginodis* — 569–1375, *M. lonae* — 419–1866 особей. Результаты прямого подсчёта особей были сопоставлены с количеством потреблённого семьёй сахарного сиропа. Прямая зависимость между этими параметрами получена для *Myrmica lonae* и *M. ruginodis*; потребление сиропа муравьями *M. rubra* не было пропорционально численности их семей. Полученные результаты указывают на ограничения применения метода, связанные с возможностью игнорирования приманки крупными семьями муравьёв. Параметры изученной зависимости оказались сходными для семей разных видов, изученных на Западно-Сибирской равнине в разные годы; для семей, исследованных на Алтае, эти параметры оказались иными.

Abstract: The study evaluates colony size in *Myrmica* ants belonging to the most common in West Siberia species. Potential of a method of indirect evaluation of the *Myrmica* ant colony size is studied. According to the digging of ant nests, colony size of the studied species amounts for *Myrmica rubra* — 868–6045, *M. ruginodis* — 569–1375, *M. lonae* — 419–1866 specimen. The results of digging are confronted with the mass of syrup, absorbed by the colonies. The relation is found for *M. lonae* and *M. ruginodis*; syrup absorption by *M. rubra* ants didn't correlate with the colony size. Received data show the restriction of the method use because of the probable disregard of the baits by large families. Parameters of this relation appeared to be similar for the colonies of different species, studied on the West-Siberian plane in different years; for the colonies, studied in Altai mountains, this parameters appeared to be different.

Введение

Определение численности семей муравьёв — важная задача полевой мирмекологии. В зависимости от размера семьи поведение муравьёв может су-

щественно меняться, что отражается на организации кормового участка, типе гнезда, способах фуражировки, иерархическом статусе в многовидовом сообществе [Reznikova, 1983]. Кроме того, зная среднее число особей в гнёздах разного типа, а также число таких гнёзд на единицу площади, можно с достаточно высокой точностью определять плотность популяции отдельных видов.

Число особей в гнезде можно определить как напрямую — путём раскопки, так и по косвенным признакам. Раскопка гнезда даёт довольно точные данные об изучаемом параметре, однако отличается трудоёмкостью и, кроме того, предполагает разрушение гнезда. Соответственно, этот метод не пригоден для отслеживания динамики численности семьи. В связи с этим, встаёт вопрос о возможности адекватной оценки численности населения гнёзд по косвенным признакам.

Точность косвенных методов заведомо ниже; но при этом они менее трудоёмки, позволяют охватить больше гнёзд, а главное — сохранить эти гнёзда для дальнейших исследований неповреждёнными и при необходимости проводить повторную оценку численности.

Один из таких методов — «глазомерная» оценка — позволяет оценить размерный класс семей [Demchenko, 1996]. Однако он применим, главным образом, для работы в сообществах с большим диапазоном численности семей и доступен только специалистам с большим стажем работы.

В основе метода, предложенного А.А. Захаровым [Zakharov, 1978] для косвенной оценки численности особей в гнёздах рыжих лесных муравьёв, лежит зависимость между интенсивностью движения фуражиров на дороге и численностью колонны. Зная долю фуражиров в общей численности семьи (13 %) и число колонн (соответствует числу дорог), можно определить число особей в гнезде на основе уравнения, полученного эмпирическим путём [Zakharov, 1978]. Однако этот метод подходит только для видов

со вторичным делением территории и развитой системой дорог.

Известен также метод, основанный на мечении части фуражиров и определении их доли при повторном отлове [Chew, 1959; Ayre, 1962; Kruk-De Bruin, Stradling, 1970; Röst, Draisma, 1977; Porter, Jorgensen, 1980; Billick, 1999; Skórka et al., 2006; Chen, Robinson, 2013]. Однако для его применения необходима уверенность в том, что муравьи распределены в гнезде и на территории случайным образом.

Предмет настоящего исследования — оценка численности семьи по количеству потребляемого сахарного сиропа. Метод основан на том, что углеводная пища является главным энергетическим ресурсом для имаго муравьёв, соответственно, с ростом численности семьи потребность в углеводах возрастает. Данный метод был предложен Кондо [Kondoh, 1975] для *Polyrhachis dives* F. Smith, 1857, а впоследствии его эффективность была подтверждена исследованиями С.Н. Пантелеевой и Ж.И. Резниковой на примере *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) [Panteleeva, Reznikova, 1999]. В этой работе авторы тестировали пригодность целого ряда параметров фуражировки для оценки численности семей: потребление сахарного сиропа, максимальное и среднее число особей, посетивших кормушки. В результате обследования 5 гнёзд авторами была выявлена прямая зависимость между численностью семьи и всеми изученными параметрами (коэффициент корреляции составил 0,98, 0,96 и 0,93, соответственно).

Однако до сих пор оставался невыясненным вопрос о том, насколько устойчива эта зависимость, и можно ли использовать полученный авторами коэффициент для оценки численности семей *M. rubra*, обитающих в других регионах, а также других видов *Myrmica*.

Цель данной работы — оценить размер семей массовых на исследованной территории видов *Myrmica* как прямым (раскопка), так и косвенным путём (по массе потребляемого сахарного сиропа); исследовать зависимость между численностью семей этих муравьёв и потреблением сахарного сиропа; с помощью полученных уравнений оценить погрешность данного косвенного метода и эффективность его применения.

Материал и методы

Район работы. Исследования проведены в 2009 и 2014 гг. в Алтайском крае, соответственно, в окрестностях г. Барнаул (полигон №1: гарь соснового леса, лесостепная зона, юг Западно-Сибирской равнины) и в Тигирекском заповеднике (полигон №2: черневая низкогорная тайга, Северо-Запад Алтайской горной страны) (табл. 1).

Исследованные виды. В качестве объекта исследования выбраны наиболее массовые виды *Myrmica*: на гарь соснового леса — *M. lonae* Finci, 1926, в черневой тайге — *M. ruginodis* Nylander, 1846 и *M. rubra* (Linnaeus, 1758).

Все эти муравьи живут в секционных гнёздах без охраняемых гнездовых территорий. Помимо постоянных гнёзд (многолетние, постоянно функционирующие, с самками, рабочими и расплодом), *Myrmica* сооружают летние гнёзда двух типов: расплодные и кормовые. При фуражировке *Myrmica* используют массовую мобилизацию. В многовидовых ассоциациях обычно занимают позицию инфлюентов, однако наиболее многочисленные семьи, в частности, *M. rubra*, могут выступать в качестве субдоминантов [Reznikova, 1983].

Myrmica lonae распространён в Центральной и Северной Европе, на Балканах, в Восточной Европе, в Малой Азии, на Кавказе, в Западной Сибири, Северном Казахстане, в горах Алтая [Radchenko, Elmes, 2010]; отмечен в Республике Бурятия [Antonov, 2017]. Это сравнительно теплолюбивый вид, чувствительный, однако, к недостатку влаги, поэтому обычно он населяет влажные, затенённые местообитания. Численность семей *M. lonae* варьирует от 19 рабочих и 1 самки до 1600 рабочих и 2 самок [Radchenko, Elmes, 2010].

Myrmica ruginodis — транспалеарктический вид, адаптирован к жизни при низких температурах и распространён в широком спектре соответствующих местообитаний: лесах всех типов, кустарниках, альпийских лугах, вырубках, болотах; избегает чрезмерно влажных и слишком сухих биотопов [Radchenko, Elmes, 2010]. Численность семей *M. ruginodis* в Британии составляет порядка 400 особей в северных районах, и 700–1200 — в южных [Radchenko, Elmes, 2010]. В Приморье семьи *M. ruginodis* насчитывают $622,5 \pm 182$ рабочих особи [Dlussky, Kupyanskaya, 1972], в лиственных насаждениях Яснополянской усадьбы — до 2500 особей [Demchenko, 1996].

Myrmica rubra — один из самых массовых видов муравьёв в лесной и лесостепной зоне Европы и Сибири (на восток до Забайкалья); на север распространён до зоны лесотундры, на юг проникает и в степные районы. Населяет влажные местообитания — как открытые, так и облесённые, и нередко преобладает по численности среди других видов муравьёв [Radchenko, Elmes, 2010]. Численность семей *M. rubra* составляет, по литературным данным, от немногих десятков до восьми тысяч особей, в среднем около 1000 [Radchenko, Elmes, 2010]. А.В. Демченко приводит для этого вида до 11000 особей [Demchenko, 1988]. А.А. Захаров и Е.Б. Федосеева [Zakharov, Fedoseeva, 2005] сообщают, что в постоянных гнёздах этого вида они обнаружили 2000–4500 рабочих особей и 40–120 самок, в летних жилых — 800–1700 рабочих и 15–45 самок, в расплодных гнёздах — 100–300 рабочих, самки могут вовсе отсутствовать.

В черневой тайге Алтая и Салаира *M. ruginodis* и *M. rubra* — наиболее обычные виды [North-East Altai..., 2009; Blinova, 2012].

На обследованных полигонах гнёзда *M. lonae* располагались в куртинах осоки (*Carex supina*, *C. ericetorum*, диаметр куртины — порядка 10–20 см,

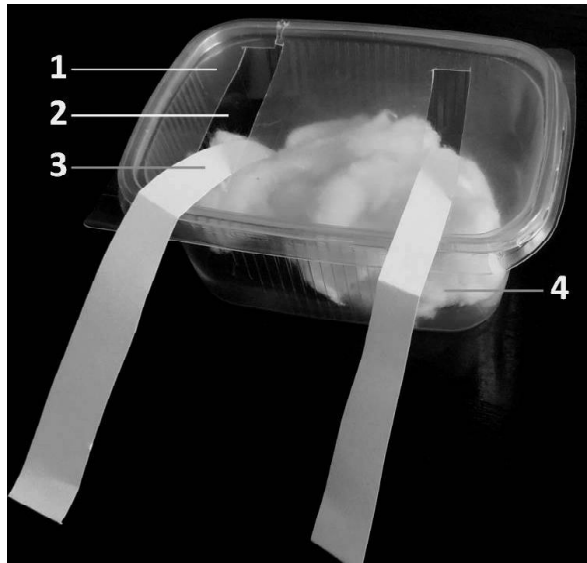


Рис. 1. Фото кормушки с сахарным сиропом: 1 — крышка контейнера, 2 — прорезь в крышке, 3 — мостик из бумаги, 4 — вата, пропитанная сахарным сиропом.

Fig. 1. The sugar bait scheme: 1 — cover of the container, 2 — split at the cover, 3 — bridge, made from paper, 4 — cotton-wool with the syrup.

высота — порядка 5–10 см). Гнёзда *M. ruginodis* и *M. rubra* были, как правило, приурочены к древесным остаткам — пням, брёвнам, обломкам ветвей; самые малочисленные семьи населяли основания папоротников.

Оценка численности семей. При поиске гнёзд на полигонах в 2009 г. использовались углеводные кормушки (гнездо находили по потоку фуражиров), в 2014 г. — обследовались все подходящие для устройства гнёзд места: брёвна, пни, палки, куртины травы. На полигонах выбрано по 7–10 гнёзд исследуемых видов (табл. 1). Расстояние между гнёздами на полигоне №1 составляло несколько десятков метров; на полигоне №2 гнёзда были разбросаны на участке протяжённостью 0,5 км, где массив черневой тайги был разорван зарослями кустарников.

Для всех найденных гнёзд оценивалось потребление сахарного сиропа, затем проводилась раскопка (табл. 1).

Концентрация сахарного сиропа (3 %) была выбрана исходя из предыдущего опыта: аналогичный

сироп неоднократно оказывался весьма привлекательным для муравьёв на исследуемых полигонах.

Сироп предлагался муравьям на ватном тампоне в пластиковых контейнерах объёмом 200 мл, для снижения испарения закрытых крышками с двумя отверстиями. Для того чтобы муравьям было удобно проникать в контейнеры, в качестве мостиков использовались полоски плотной бумаги (рис. 1). Для взвешивания кормушек в 2009 г. использовались лабораторные весы с гирьками, в 2014 г. — электронные мобильные весы M-ETS. Подготовленные кормушки с сахарным сиропом взвешивались и выставлялись около заранее найденных гнёзд муравьёв вечером (по 1 кормушке около гнезда); на следующее утро проводили повторное взвешивание (табл. 1). Потребление сиропа оценивалось как разность между массой кормушек до и после экспонирования (время экспонирования составляло от 11 до 17,5 часов, как правило — 12–14 часов).

Для расчёта поправки на испарение при экспонировании сахарного сиропа в 2009 г. использовались контрольные кормушки. В 2014 г. данные об испарении по техническим причинам не были получены. В этой связи поправка для учёта испарения рассчитывалась, исходя из наименьшей зарегистрированной в этом исследовании потери массы кормушки (0,6 г) и наименьшей величины потребления сахарного сиропа семьёй муравьёв по данным предыдущих исследований (0,13 г. для *M. lonae*). С учётом этих сведений была принята поправка на испарение в 0,5 г.

Раскопка гнёзд проводилась в течение 3 дней после экспонирования кормушек. Материал гнезда вместе с муравьями помещался в таз; выемка гнездового материала продолжалась до прекращения появления новых муравьёв. Затем муравьи пересчитывались вручную и возвращались на место расположения гнезда.

Статистическая обработка данных. Для оценки связи между количеством потреблённого сахарного сиропа и численностью семей был применен регрессионный анализ. Расчёты проводились с использованием пакета программ Statistica 8.0. Пригодность полученных уравнений для оценки численности семей муравьёв по потреблению ими сахарного сиропа определялась при подставлении в них данных о потреблении сахарного сиропа семья-

Таблица 1. Рабочие полигоны: расположение, объекты исследования и сроки проведения работы

Table 1. Testing ranges: location, subjects of research and time frames

Полигоны (расположение, биотоп)	Обследовано гнёзд	Время установки и снятия кормушек; продолжительность экспонирования
№1: окр. г. Барнаул, гарь соснового леса	<i>M. lonae</i> — 10	с 20.00–21.00 20.VIII.2009 до 9.00–10.00 21.VIII.2009; 12–14 ч
№2: Тигирекский заповедник, Северо-Западный Алтай, черневая тайга	<i>M. ruginodis</i> — 7; <i>M. rubra</i> — 7	<i>M. ruginodis</i> : с 19.00–20.00 24.VIII.2014 до 11.00–12.30 25.VIII.2014; 14.45–17.30 ч; <i>M. rubra</i> : с 20.00–20.40 25.VIII.2014 до 11.15–12.00 26.VIII.2014; 14.30–16.00 ч

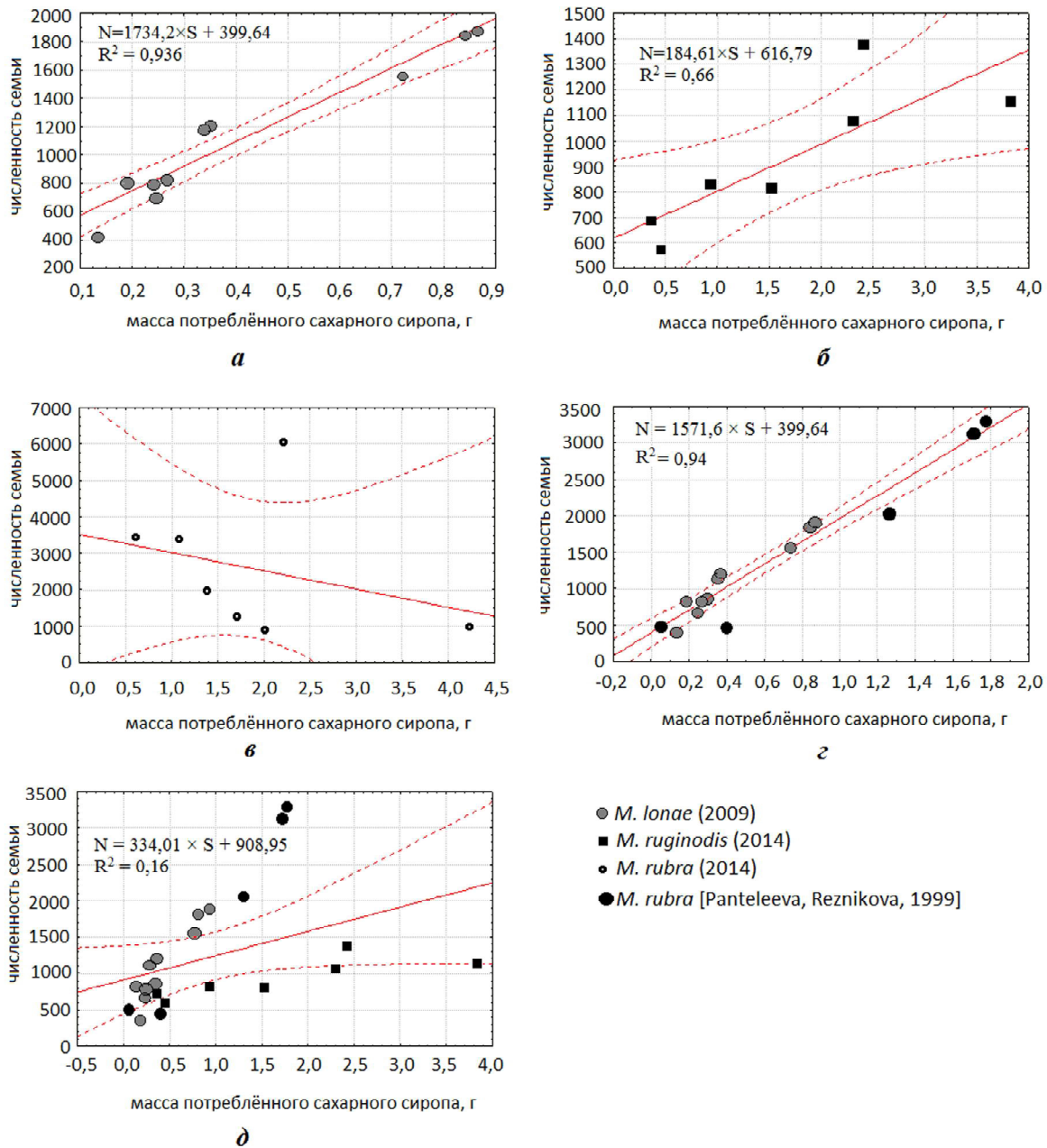


Рис. 2. Зависимость между массой сахарного сиропа, потреблённого муравьями (г), и численностью их семей: а — *M. lonae* (2009 г.); б — *M. ruginodis* (2014 г.); в — *M. rubra* (2014 г.); г — *M. lonae* (2009 г.) и *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999]; д — *M. ruginodis* (2014 г.), *M. lonae* (2009 г.) и *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999].

Fig. 2. Relation between utilized syrup mass (g) and *Myrmica* ants colony size: а — *M. lonae* (2009); б — *M. ruginodis* (2014); в — *M. rubra* (2014); г — *M. lonae* (2009) and *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999]; д — *M. ruginodis* (2014), *M. lonae* (2009) and *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999].

ми известной численности. Было рассчитано среднее значение (по медиане) отклонения расчётных данных от результатов раскопки.

Результаты

Путём раскопки установлено, что численность семей всех изучавшихся видов заметно варьирует

(табл. 2), достигая 1500 особей у *M. ruginodis*, 2000 — у *M. lonae*, 6000 — у *M. rubra*.

Результаты оценки связи между количеством потреблённого сахарного сиропа и численностью семей муравьёв отражены на рисунках 2 и 3. Прямую линейную зависимость между этими параметрами удалось обнаружить для двух видов — *M. lonae* (10 семей; $R^2 = 0,936$; $p = 0,000005$) и *M. ruginodis* (7 семей;

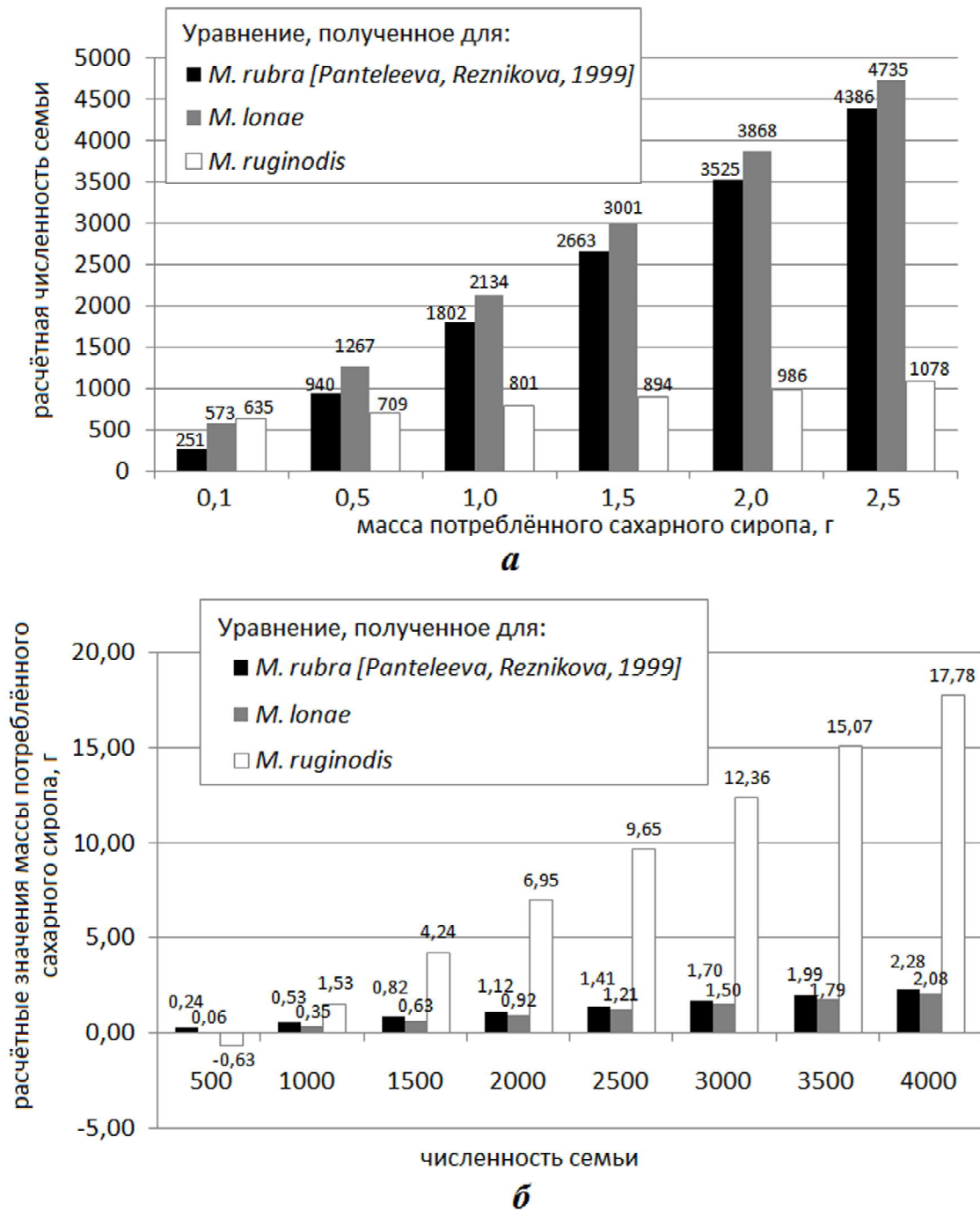


Рис. 3. Зависимости между массой сахарного сиропа, потреблённого муравьями и расчётной численностью их семей (а); между численностью семей и расчётными значениями потреблённого сиропа (б). Для *M. rubra* использовалось уравнение из работы Пантелеевой и Резниковой [Panteleeva, Reznikova, 1999].

Fig. 3. Relation between utilized syrup mass and *Myrmica* ants colony size (a); between *Myrmica* ants colony size and calculated utilized syrup mass (b). For *M. rubra*, the equation from the Panteleeva, Reznikova [1999] was used.

Таблица 2. Потребление сахарного сиропа и численность обследованных семей муравьёв
Table 2. Syrup absorption and nests' population in the studied ant nests

Вид	Масса сахарного сиропа, г (mean ± SD)	Результаты раскопки гнёзд (median [25 %; 75 %])			
		Число рабочих	Число самок	Число самцов	Общее число особей
<i>M. lonaе</i>	0,42±0,28	1009,5 [796,75; 1476,5]	0,5 [0; 16]	10,5 [4,25; 22,25]	1027,5 [803,5; 1503,75]
<i>M. rubra</i>	1,9±1,2	1996 [1097; 3374,6]	7 [3; 9,5]	22 [12,5; 67]	1997 [1121; 3431,5]
<i>M. ruginodis</i>	2,2±1,2	834 [753; 1109]	0 [0; 0,5]	0 [0; 0]	834 [753,5; 1111]

$R^2 = 0,66$; $p = 0,02$) (рис. 2а, б). Для первого вида уравнение имеет вид: $N = 1734,2 \cdot S + 399,64$, для второго — $N = 184,61 \cdot S + 616,79$.

Для *M. rubra* ожидаемую связь выявить не удалось (7 семей; $R^2 = 0,0975$; $p = 0,495$) (рис. 2в). Наибольшее количество сахарного сиропа (4,2 г) потребила одна из самых небольших семей (981 особь), наименьшее (0,6 и 1,1 г) — семьи численностью 3419 и 3444 особи, соответственно, в то время как для самой крупной по размеру семьи (6045 особей) было отмечено потребление всего 2,2 г сахара.

В ходе исследований С.Н. Пантелеевой и Ж.И. Резниковой [Panteleeva, Reznikova, 1999] для *M. rubra* было получено следующее уравнение: $N = 1723 \cdot S + 78,81$.

Для определения погрешностей оценки численности семей с помощью приведённых уравнений, в эти уравнения подставлены полученные в экспериментах значения потребления сахарного сиропа. Рассчитаны соответствующие значения численности семей, определено отклонение этих расчётных значений от результатов раскопки (табл. 3). Использованы как результаты настоящего исследования (за исключением семей *M. rubra*, для которых зависимость выявить не удалось), так и литературные данные для *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999].

Во-первых, данные о потреблении сиропа каждым из видов подставлены в уравнение, полученное

для этого же вида. Полученные расчётные значения численности семей, как правило, сходны с результатами раскопки — среднее значение отклонения (по медиане) составляет для разных видов 7–12 %, или 52–242 особи. Сильнее всего расчётные значения отклоняются от результатов раскопки для двух малочисленных семей *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999], обитатели которых при сходной численности (по результатам раскопки) потребовали заметно разное количество сиропа. В результате для одной семьи расчётная численность населения оказалась завышена, а для другой — занижена (в обоих случаях — на 320 особей, что составило, соответственно, 71 и 66 % их численности, определённой в ходе раскопки). Для трёх других, более многочисленных семей этого вида, погрешность расчётной оценки не превысила 12 % их численности. Для *M. lonaе* и *M. ruginodis* наибольшие отклонения составляют, соответственно, до 253 и до 311 особей, до 35 и до 24 % численности семей. Наибольший процент погрешности зарегистрирован для малочисленных семей, наибольшая абсолютная величина погрешности — для семей со средней и высокой численностью.

Во-вторых, расчёт численности семей проведён с помощью уравнений, полученных для других видов. Погрешность оценки численности семей *M. lonaе* с помощью уравнения, полученного для *M. rubra*, на-

Таблица 3. Отклонения расчётных значений численности семей от результатов раскопки (median [25%; 75%]: над чертой — % от численности по данным раскопки; под чертой — модуль абсолютного значения отклонения)

Table 3. Deviation of computed values of colony size from the excavation results (Median [25%; 75%]: above the line — % from the colony size, received from excavation; under line — absolute values of the deviation)

Уравнение, в которые подставлены данные о потреблении сахарного сиропа муравьями	<i>M. rubra</i> [Panteleeva, Reznikova, 1999]	<i>M. lonaе</i> (2009)	<i>M. ruginodis</i> (2014)
Уравнение, полученное для <i>M. rubra</i> [Panteleeva, Reznikova, 1999]	12 [5; 66] 242 [151; 320]	33 [20; 42] 307 [262; 389]	209 [81; 251] 1865 [601; 2917]
Уравнение, полученное для <i>M. lonaе</i> (2009)	12 [6; 26] 191 [130; 517]	7 [3; 20] 52 [38; 147]	230 [121; 281] 2142 [869; 3204]
Уравнение, полученное для <i>M. ruginodis</i> (2014)	58 [54; 70] 1174 [243; 2182]	43 [20; 53] 362 [167; 744]	10 [4; 19] 80 [42; 160]
Уравнение, полученное по объединённым данным для <i>M. lonaе</i> (2009) и <i>M. rubra</i> [Panteleeva, Reznikova, 1999]	3 [2; 18] 98 [27; 371]	9 [4; 19] 117 [48; 171]	206 [114; 255] 1957 [814; 2880]
Уравнение, полученное по объединённым данным для <i>M. lonaе</i> (2009), <i>M. rubra</i> [Panteleeva, Reznikova, 1999] и <i>M. ruginodis</i> (2014)	54 [52; 90] 692 [595; 1634]	26 [19; 36] 243 [162; 505]	55 [48; 81] 500 [367; 596]

ходится в пределах 520 особей и в пределах 50 %. Для большинства семей *M. rubra* погрешность оценки численности с помощью уравнения, полученного для *M. lonae*, составляет не более 25 % и не более 575 особей. Лишь для самой малочисленной семьи расчётное значение оказалось больше результата раскопки в 2,3 раза (эта малочисленная семья потребила сравнительно много сиропа, поэтому её расчётная численность оказывается завышенной при использовании любых уравнений).

Для *M. ruginodis* расчётные значения, полученные с помощью обоих уравнений, оказываются завышенными, особенно для наиболее многочисленных семей (до 6 раз, до 5841 особи).

Численность семей *M. lonae* и *M. rubra*, рассчитанная с помощью уравнения, полученного для *M. ruginodis*, оказывается заниженной, особенно для наиболее многочисленных семей (до 60 % и до 1100 особей для первого вида, до 70 % и 2335 особей — для второго).

Таким образом, оценка численности семей с помощью уравнения, полученного в той же популяции того же вида, даёт в большинстве случаев относительно небольшие погрешности (до 35 % численности). Исключение составляют малочисленные семьи, для которых погрешность оценки может составлять порядка 70 % их численности. Применение уравнений, полученных для других видов, оказалось сравнительно приемлемым в случае муравьёв, исследованных в сходных природных условиях (интразональные сосняки в лесостепи на юге Западной Сибири): для большинства семей расчётные значения численности отличаются от результатов раскопки не более чем на 50 %, не более чем на 520 особей. Для муравьёв, исследованных в разных природных условиях, уравнения дают значительную систематическую погрешность.

Для получения единого уравнения, описывающего зависимость между потреблением сахарного сиропа и численностью семей муравьёв, проведено объединение данных, полученных для разных видов.

Объединение данных о потреблении сахарного сиропа семьями *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999] и *M. lonae* позволило получить сильную, статистически значимую зависимость между обсуждаемыми показателями ($R^2 = 0,94$, $p < 0,0000$: рис. 2 г). Уравнение имеет вид: $N = 1571,6 \cdot S + 399,64$. Погрешность оценки численности семей этих двух видов с помощью данного уравнения даёт в большинстве случаев погрешность в пределах 20 % и 250 особей (табл. 3). Исключение составляют лишь самые малочисленные семьи (погрешность в 130 %, 580 особей для *M. rubra*, 44 %, 185 особей — *M. lonae*). Таким образом, погрешность оценки, проведённой с помощью этого уравнения, оказывается даже меньше, чем погрешность оценки с помощью уравнения, полученного в той же популяции, что и оцениваемые семьи.

Объединение данных, полученных для всех трёх видов, позволяет получить лишь весьма слабую, хотя

и близкую к статистически значимой зависимость ($R^2 = 0,16$; $p = 0,06$: рис. 2 д). На графике видно, что угол наклона линии регрессии к оси абсцисс для *M. ruginodis* меньше, чем для двух других видов. Уравнение имеет вид: $N = 334,01 \cdot S + 908,95$. Если с помощью этого уравнения оценить численность исследованных семей, то погрешность составит для разных семей в среднем 26 % (*M. lonae*) — 55 % (два других вида) (табл. 3). Наибольшая погрешность для *M. lonae* лежит в пределах 500–700 особей и лишь для самой малочисленной семьи превышает 100 %. Для *M. rubra* погрешность превышает 100 % также лишь для самой малочисленной семьи, составляя при этом 594 особи; для многочисленных семей величина погрешности лежит в пределах 1600–1800 особей, что составляет 50–55 % их численности. Для *M. ruginodis* наибольшие погрешности получены для двух семей — самой малочисленной (88 %, 500 особей) и самой многочисленной (92 %, 1048 особей). Стоит отметить, что погрешности, получаемые с помощью этого уравнения, хотя и велики, но всё же меньше, чем при оценке численности семей *M. ruginodis* с помощью уравнений, полученных для двух других видов, а также оценки численности семей *M. lonae* и *M. rubra* с помощью уравнения, полученного для *M. ruginodis*.

Обсуждение

Данные о численности семей трёх исследованных видов *Myrmica*, полученные путём раскопки и прямого подсчёта, в целом укладываются в пределы, указанные в литературе. Численность семей *M. lonae* колеблется от 221 до 1902 особей (по литературным данным — 19–1600 [Radchenko, Elmes, 2010]). Для *M. ruginodis* отмечены значения 569–1375 особей (по литературным данным — 400–2500 [Dlussky, Kuryanskaya, 1972; Demchenko, 1996; Radchenko, Elmes, 2010]). Для *M. rubra* зарегистрировано 868–6045 особей в гнезде (по литературным данным — от нескольких десятков до 11000 особей [Antsiferov, 1975; Demchenko, 1988; Zakharov, Fedoseeva, 2005; Radchenko, Elmes, 2010]). Для первого вида в настоящей работе отмечено несколько большее, чем в литературе, число рабочих особей (до 1848 и до 1600, соответственно), а также заметно большее число самок (до 18–30, в литературе — до 2).

Судя по данным, которые приводят А.Г. Радченко и Г.В. Элмс [Radchenko, Elmes, 2010], численность семей *Myrmica* чаще всего не превышает 1000–1500 особей. Для некоторых видов известны значения численности семей вообще находятся в пределах нескольких сотен особей (*M. hellenica*, *M. kamtschatica*, *M. kozakorum*, *M. scabrinodis*, *M. schencki*, *M. serica*, *M. specioides*, *M. stangeana*). Для видов с более многочисленными семьями, как правило, приводят значения до 1000–2000 особей (*M. constricta*, *M. displicentia*, *M. rugulosa*, *M. spinosior*). В этом ряду заметно выделяется

M. rubra, чьи семьи обычно насчитывают больше 1000 особей; известны семьи с численностью 11000 особей [Radchenko, Elmes, 2010]. Для ряда видов показано, что численность семей составляет несколько сотен особей в большинстве изученных местообитаний, однако в наиболее благоприятных биотопах имеют место более высокие значения (*M. lobicornis*, *M. sabuleti*) [Radchenko, Elmes, 2010].

Значимая прямая зависимость между численностью семей и интенсивностью потребления углеводной пищи обнаружена в настоящем исследовании для двух видов. Для семей *M. rubra*, исследованных в черневой тайге, искомая зависимость найдена не была (в отличие от данных С.Н. Пантелеевой и Ж.И. Резниковой [Panteleeva, Reznikova, 1999] из сосняка на Западно-Сибирской равнине). Наиболее вероятная причина игнорирования сиропа этими муравьями — его низкая концентрация (3 %; в экспериментах С.Н. Пантелеевой и Ж.И. Резниковой использовался 50 % раствор). Это существенно снизило привлекательность нового ресурса: видимо, сильные, многочисленные семьи *M. rubra* располагали другими, более привлекательными по составу источниками углеводной пищи (так, возможно, они контролировали большинство колоний тлей). Для сравнительно малочисленных семей *M. ruginodis* и *M. lonae* представляла интерес любая приманка, даже с низкой концентрацией сахара. Однако следует отметить, что высокая концентрация сиропа не всегда обеспечивает посещение кормушек муравьями. Так, при проведении аналогичного эксперимента в июле 2017 года мы столкнулись с тем, что муравьи *M. ruginodis* и *M. rubra* вовсе проигнорировали 56 % раствор. Подобные же наблюдения за муравьями 11 видов, которые активно фуражировали на участке, однако игнорировали углеводные кормушки, сделаны А.В. Гилёвым и О.Б. Гилёвой [Gilyov, Gilyova, 2017]. Возможная причина возникновения такой ситуации — проведение работы в период, когда муравьи исследуемой популяции нуждаются в белковом, а не углеводном корме, т.е. сезонный аспект работы. Однако, по наблюдениям авторов названной статьи, эта ситуация проявилась очень локально — на расстоянии 3–4 км в те же даты муравьи фуражировали на кормушках в обычном режиме. Таким образом, привлекательность углеводных кормушек для муравьёв определяется разнообразными, не известными до конца факторами.

Параметры зависимости между потреблением сахарного сиропа и численностью семьи, выявленные в настоящем исследовании для *M. lonae* и ранее — для *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999], весьма сходны. Напротив, для *M. ruginodis* эти параметры сильно отличаются: угол наклона линии тренда к оси абсцисс для этого вида меньше, чем для первых двух. Эксперимент с семьями *M. ruginodis* проведён в иных природных условиях (низкогорная черневая тайга Северо-Западного Алтая), чем эксперименты с первыми двумя видами (интразональные сосняки

в лесостепи на юге Западно-Сибирской равнины). По сравнению с Западно-Сибирской равниной, климат северо-запада Алтайской горной страны характеризуется большим количеством осадков, большим снегозапасом, меньшей амплитудой сезонных изменений температуры и большей амплитудой её суточных колебаний [Altai region..., 1978]. Характер живого напочвенного покрова в парковом сосновом и высокоотравном пихтово-осиновом лесу также сильно различается. Перечисленные особенности условий обитания (а также другие особенности среды) могут быть причиной выявленного различия параметров обсуждаемой зависимости.

Вместе с тем, хотя эксперименты с *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999] и *M. lonae* проходили на территориях, сходных по природным условиям, однако всё же участки были разделены расстоянием порядка 300 км, а исследования — отрезком времени в 10 лет. Если сходство параметров обсуждаемой зависимости в этих экспериментах не случайно, то полученный результат указывает на возможность выявления единой зависимости, проявляющейся для разных видов *Myrmica* в течение длительного времени на обширной территории, сходной по рельефу, климату, растительности и другим значимым для муравьёв условиям среды. На разных по природным условиям территориях параметры этой зависимости следует, видимо, выяснять отдельно.

Отклонения расчётных значений численности семей от результатов раскопки в большинстве случаев не превышают 35 % (при использовании уравнения, полученного для этого же вида, в этом же эксперименте). Исключения составляют наиболее малочисленные семьи: для них отклонение может достигать 70 % численности. Тем не менее, даже в этом случае различия не превысили 320 особей.

Если использовать уравнение, полученное для *M. rubra*, для оценки численности семей *M. lonae* (и наоборот), то проявляется систематическая погрешность, связанная с различием свободного члена уравнения. Отклонения в этом случае оказываются несколько больше (до 50 % и до 520 особей; в малочисленных семьях *M. rubra* — до 131 % и до 585 особей). Что касается *M. ruginodis*, то для оценки его численности не подходят уравнения, полученные для названных выше видов (и наоборот): имеет место сильная систематическая погрешность, для самых многочисленных семей достигающая нескольких тысяч особей. Наименьшие отклонения получены при использовании для оценки численности семей *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999] и *M. lonae* уравнения, рассчитанного на основе объединённых данных для обоих видов (в большинстве случаев не больше 20 %, для самых малочисленных семей — до 130 %, в среднем по медиане — 3 и 9 % для названных видов, соответственно; до 580 особей, в среднем — 97 и 117 особей, соответственно). Объединение данных по всем трём видам позволяет делать оценки, отличающиеся от результатов раскопки на 13–132 %.

Таким образом, с помощью полученных уравнений на исследованной территории можно определить порядок численности семей муравьёв *Myrmica* по данным о потреблении ими сахарного сиропа; наиболее точные оценки удалось получить при объединении данных для видов, исследованных в сходных природных условиях.

Вместе с тем, обращают на себя внимание погрешности, проявляющиеся при работе с малочисленными семьями. Для многих видов *Myrmica* численность в пределах одной — двух тысяч особей наиболее обычна, поэтому в случае, если погрешность метода именно для таких семей окажется действительно существенной, то это может послужить заметным ограничением для его применения. Однако на данный момент самые большие погрешности для малочисленных семей выявлены в популяции *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999], характеризующейся самым большим среди обсуждаемых видов диапазоном численности семей. Для видов с небольшим диапазоном численности семей отклонения меньше.

При организации экспериментов по оценке потребления углеводной пищи муравьями ключевое значение имеет выбор сезона и времени суток. Углеводы — источник энергии для рабочих особей *Myrmica*, а для образования яиц и выкармливания личинок необходимы белки [Vgian, 1986]. В соответствии с сезонным циклом развития семьи, потребность в белках и углеводах меняется; в периоды интенсивного выкармливания расплода привлекательность углеводных кормушек для муравьёв снижается — в это время они более охотно посещают белковые кормушки. Пик численности личинок в гнёздах *Myrmica* приходится на первую половину лета, когда из яиц выходят личинки “быстрого” расплода (которым предстоит превратиться в имаго в этом же году). Кроме того, весной и в начале лета в гнёздах находятся перезимовавшие личинки третьего возраста, а в конце лета — личинки ранних возрастов, которым предстоит диапауза. Конкретное время появления каждой категории личинок зависит от климата местности [Kipyatkov, Lopatina, 2007]. В целом, к концу лета, когда муравьи *Myrmica* заканчивают выкармливание основной части расплода, привлекательность углеводной пищи для них увеличивается. В другие сезоны потребность муравьёв в углеводах неоднократно меняется, сроки наступления этих изменений различны в разных регионах, и прогнозирование благоприятного периода для использования обсуждаемого метода невозможно без изучения ритма развития семей исследуемых видов.

Необходимо также выбрать промежуток времени в течение суток, когда муравьи наиболее активно фуражируют; если работа проводится в ассоциации с облигатным доминантом — необходимо также, чтобы это время приходилось на спад его активности (чтобы фуражиры доминирующего вида не про-

гнали *Myrmica* с кормушек). Активность фуражировки *Myrmica* регулируется температурой окружающей среды и, опять же, влиянием видов-доминантов [Reznikova, 1983; Seima, 2008]. В отсутствие доминанта у этих муравьёв бывает два пика активности — утренний и вечерний, первый более выражен. В ассоциации с доминантом *Formica* утренний пик оказывается выраженным слабее. В жарком климате дневная активность *Myrmica* оказывается ещё более кратковременной, в середине дня эти муравьи вообще не фуражируют [Reznikova, 1983]. В ночные часы *Myrmica* фуражируют в любом случае: Ф.А. Сейма [Seima, 2008] определяет ночь как «час мирмик». Однако в холодные вечера эти муравьи всё же посещают кормушки неохотно (личные наблюдения автора в низкогорьях Северо-Западного Алтая в начале июня). Таким образом, необходимо выбрать время, когда муравьи будут активно посещать кормушки и в то же время эти кормушки не будут атакованы муравьями *Formica*. В настоящей работе ночь была выбрана для проведения эксперимента как время, в течение которого фуражировка *Myrmica* в любом случае произойдёт — вечером, ночью или после рассвета, — а *Formica* не будут посещать кормушки. В работе С.Н. Пантелеевой и Ж.И. Резниковой [Panteleeva, Reznikova, 1999] для эксперимента выбрано время с 14 до 17 и с 20 до 22 часов, и первый промежуток времени дал наилучшие результаты, что обусловлено, вероятно, расположением исследовательского полигона под пологом леса (в открытой местности, в жарком климате *Myrmica* не посещают кормушки в такое время).

Таким образом, параметры зависимости между массой потреблённого сахарного сиропа и численностью семей, обнаруженной в настоящем исследовании для муравьёв *M. lonae*, оказались сходными с таковыми, обнаруженными для *M. rubra* [Panteleeva, Reznikova, 1999] в сходных природных условиях (сосновые леса Западно-Сибирской равнины) десятилетиями ранее. Наименьшую погрешность оценки численности семей обеспечило уравнение, полученное по объединённым данным для обоих видов. В черневой тайге Северо-Западного Алтая параметры зависимости между потреблением сахарного сиропа муравьями *M. ruginodis* и численностью их семей оказались иными. Применение обсуждаемого метода затрудняется вероятностью игнорирования кормушек муравьями: для муравьёв *M. rubra*, изученных в черневой тайге в рамках настоящего исследования, зависимости выявлено не было.

Благодарности

Автор выражает признательность выпускнице биологического факультета Алтайского государственного университета А.Н. Трениной, участвовавшей в изучении популяций *Myrmica lonae* в 2009 г., волонтеру Тигирекского заповедника О.П. Антоновой, помогавшей изучать популяции *Myrmica* в 2014 г.

Литература

- Altai region. Atlas. 1978. Vol.1. M.–Barnaul. 222 p. [In Russian].
- Antonov I.A. 2017. [Landscape distribution of *Myrmica ants* (Hymenoptera, Formicidae) in Baikal region] // *Prioritetnije nauchnije napravlenija: ot teorii k praktike. Sbornik materialov XXXVII Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferencii*. P.17–21. [In Russian].
- Antsiferov V.M. 1975. [Population number and biomass of specimens in the nests of some ant species] // «Muravji I Zashita Lesa». Materiali V Vserossiiskogo mirmekologicheskogo simposiuma. M. P.58–62. [In Russian].
- Ayre G. 1962. Problems in using the Lincoln Index for estimating the size of ant colonies (Hymenoptera: Formicidae) // *Journal of the New York Entomological Society*. Vol.70. P.159–166.
- Billick I. 1999. The use of mark-recapture to measure worker number in the rock nesting ant species, *Formica neorufibarbis* Emery // *Insectes Sociaux*. Vol.46. P.256–260.
- Blinova S.V. 2012. [The Fauna and Ecology Structure of the Ant Complex in the Salairskiy Kryazh] // *Vestnik Kemerovskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. Vol.1 No.49. P.7–11. [In Russian].
- Brian M.V. 1986. [Social Insects. Ecology and Behavioral Biology]. M. 400 p. [In Russian].
- Chew R.M. 1959. Estimation of ant colony size by the Lincoln index method // *Journal of the New York Entomological Society*. Vol.67. P.157–161.
- Chen Y.H., Robinson E.J.H. 2013. A comparison of mark-release-recapture methods for estimating colony size in the wood ant *Formica lugubris* // *Insectes Sociaux*. Vol.60. P.351.
- Demchenko A.V. 1996. [Forest status and level of *Myrmica* ants population in the spruce forest] // *Uspehi Sovremennoi Biologii*. Vol.116. No.6. P.749–757. [In Russian].
- Dlussky G.M., Kupyanskaya A.N. 1972. [Population number and biomass of ants as an indicator of its significance in forest ecosystems of Southern Primorye] // *Rol nasekomih v lesnih biogeocenozah Primor'ja*. Vladivostok. P.16–33. [In Russian].
- Gilyov A.V., Gilyova O.B. 2017. Unusual Behavior of Ants to Sugar Baits in Summer 2015 // [Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologija i prirodopolzovanie]. Vol.3. No.1. P.77–84. [In Russian].
- Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 2007. [Seasonal cycles and strategies in ants: structure, diversity and adaptive peculiarities] // Stekolnikov A.A. (Ed.): *The Strategies of Adaptation to Edverse Environmental Conditions by Terrestrial Arthropods*. Transactions of Biological Research Institute, St. Petersburg University. Vol.53. St. Petersburg University Press. P.107–192. [In Russian].
- Kondoh M. 1975. An observation about syrup absorption by *Polyrhachis divers* F. Smith for the estimation of colony size // *MeM. Shiraume Gakuen Coll*. No.11. P.17–25.
- Kruk-De Bruin M., Röst L.C.M., Draisma F.G.A.M. 1977. Estimates of number of foraging ants with Lincoln-index method in relation to colony size of *Formica polyctena* // *Journal of Animal Ecology*. Vol.46. P.457–470.
- North-East Altai: Wildlife and the Environment (annotated atlas). 2009. L.G. Vartapetov (Ed.). Novosibirsk. 154 p. [In Russian].
- Panteleeva S.N., Reznikova Zh.I. 1999. The estimation of colony size in *Myrmica rubra* L. using a method of syrup absorption // *Abstracts 5th International colloquium on Social Insects*. M. P.50.
- Porter S.D., Jorgensen C.D. 1980. Recapture studies of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei* Cole, using a fluorescent marking technique // *Ecological Entomology*. No.5. P.263–269.
- Radchenko A.G., Elmes G.W. 2010. *Myrmica* ants (Hymenoptera, Formicidae) of the Old World. Warszawa: Fauna Mundi. 789 p.
- Reznikova Z.I. 1983. [Interspecific communication between ants]. Novosibirsk. 206 p. [In Russian].
- Seima F.A. 2008. [Ant population structure in taiga]. 166 p. [In Russian].
- Skórka P., Witek M., Woyciechowski M. 2006. A simple and nondestructive method for estimation of worker population size in *Myrmica* ant nests // *Insectes Sociaux*. Vol.53. P. 97–100.
- Stradling D.J. 1970. Estimation of worker ant populations by mark-release-recapture method — an Improved marking technique // *Journal of Animal Ecology*. Vol.39. P.575–591.
- Zakharov A.A. 1978. [Evaluation of ant complex population number] // *Zoologicheskij zhurnal*. Vol.57. No.11. P. 1656–1662. [In Russian].
- Zakharov A.A., Fedoseeva E.B. 2005. [Nest coalitions and their status in *Myrmica rubra* ants (Hymenoptera, Formicidae)] // *Zoologicheskij zhurnal*. Vol.84. No.6. P.651–665. [In Russian].

Поступила в редакцию 30.11.2017