

**Применение инфракрасной тепловой съемки
для изучения теплового баланса в гнездах муравьев
Formica aquilonia Yarrow, 1955 (Hymenoptera: Formicidae)**

**An infrared thermal survey application
on a thermal budget investigation of nests
of *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 (Hymenoptera: Formicidae)**

**В.И. Горный¹, В.Е. Кипятков², Д.А. Дубовиков²,
С.Г. Крицук¹, С.Д. Петров¹, А.А. Тронин¹**

**V.I. Gorny¹, V.E. Kipyatkov², D.A. Dubovikoff²,
S.G. Kritsuk¹, S.D. Petrov¹, A.A. Tronin¹**

¹Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН, ул. Корпусная, 18, Санкт-Петербург 197110 Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, кафедра прикладной экологии, 16-я линия Васильевского острова, 29, Санкт-Петербург 199178 Россия. E-mail: dubovikoff@gmail.com

¹Scientific Research Centre for Ecological Safety RAS, Korpusnaya str., 18, St. Petersburg 197110 Russia

²Saint Petersburg State University, Faculty of Biology, Department of Applied Ecology, 16th line of Vasilievsky Island, 29, St. Petersburg 199178 Russia

Ключевые слова: Hymenoptera, Formicidae, *Formica aquilonia*, инфракрасная тепловая съемка, изучение теплового баланса.

Key words: Hymenoptera, Formicidae, *Formica aquilonia*, infrared thermal survey, thermal budget investigation.

Резюме. В Курортном районе Санкт-Петербурга в течение всего периода выведения муравьями потомства измерялась температура внутренней и приповерхностной частей гнезд *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 и воздуха. В различное время суток выполнена съемка гнезд тепловизором, сопровождавшаяся непрерывными измерениями характеристик приземного слоя воздуха. После этого верхняя часть гнезда была удалена и проведены цифровая фотосъемка и тепловая съемка его внутренней части. Выполнено математическое моделирование ожидаемых тепловых эффектов. По результатам наблюдений и последующих расчетов теряемое поверхностью муравейника количество тепла составило 9.2 ± 1 Вт. Математическое моделирование показало, что для обеспечения наблюдаемого темпа весеннего разогрева гнезд необходим внутренний источник тепла мощностью ~ 20 Вт, для чего рабочим муравьям достаточно израсходовать 0.5–1% их общей массы в форме запасенных сахаров. Корреляционный анализ плотности скопления особей во внутренней части гнезда и его температуры показал, что метаболическое тепло является основным источником энергии, поддерживающим повышенную температуру гнезда.

Abstract. The mechanism of the heat generation into nests of red wood ants attracts attention of researchers for a long time. The emergence of new technical means of measurement allows to study this problem more detailed. In

Kurortny District of St. Petersburg (Russia), air temperature and temperature on surface and inside of the nest *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 were measured during the period of ants offspring breeding. At various times of the day we made registrations of nests temperature by infrared imager, accompanied by continuous measurement of characteristics of the surface layer of air. Then, the upper part of nests has been removed and we held digital photo and thermal recording of its interior part. Mathematical modeling of the expected thermal effects was done. According to the results of observations and subsequent calculations, heat losses via mounds surface of nest were 9.2 ± 1 W. Mathematical modeling has shown that for ensuring of observed rate of warming of nests in spring an internal heat source with a power ~ 20 W is required. For this, worker ants have to spend 0.5–1% of their total weight in the form of stored sugars. Correlation analysis of individuals' density inside of nest and its temperature showed that the metabolic heat is the main source of energy for maintenance of high temperatures of nest.

Введение

Хорошо известно, что муравьи являются теплолюбивыми насекомыми. Тем не менее многие их виды успешно заселили бореальную зону, причем некоторые даже достигли границы тундры и лесотундры. Обитание большинства муравьев на Севере становится возможным исключительно

благодаря выбору наиболее прогреваемых элементов микрорельефа и специальной конструкции гнезда, способствующей максимальному улавливанию солнечной радиации [Brian, 1983]. Некоторые виды муравьев, в первую очередь многочисленные в таежной зоне рыжие лесные муравьи (виды подрода *Formica* s. str.), используют иную стратегию адаптации – активную терморегуляцию. Способность к терморегуляции, несомненно, связана с очень сложным строением гнезд рыжих лесных муравьев [Otto, 1962; Длусский, 1967]. В центре гнезда имеется глубокая почвенная воронка. В ней помещается так называемый внутренний конус, состоящий в основном из крупных (длиной до 10 см и толщиной 3–5 мм) веточек. Во внутреннем конусе, как правило, происходит развитие молоди муравьев. Сверху и с боков внутренний конус покрыт толстым слоем мелких веточек, игл, черешков листьев, стеблей трав и тому подобными материалами. Это так называемый наружный купол. В нем при разрезе можно заметить некоторую слоистость: камеры расположены в несколько ярусов. В куполе имеются отверстия, ведущие в камеры и далее во внутренний конус. Они служат входами в гнездо и используются для его вентиляции. Гнездо окружено валом из земли, выброшенной при строительстве воронки, а также ходов и камер подземной части гнезда, которая может уходить на метр и глубже от поверхности почвы.

Известно, что температура в сердцевине гнездового купола рыжих лесных муравьев заметно выше, чем температура окружающей гнездо воздушной среды, что особенно заметно в холодную погоду [Forel, 1874; Wheeler, 1910; Steiner, 1924, 1925, 1929; Wellenstein, 1928; Katô, 1939; Гринфельд, 1939; Raignier, 1947, 1948; Heimann, 1963; Kneitz, 1964, 1969, 1970]. Разница температур воздуха и внутренней части гнезда может быть более 20 °С [Гринфельд, 1939]. Характерной особенностью этих гнезд является относительное постоянство температуры в течение всего периода выращивания молоди. Например, в гнездах *Formica polyctena* Foerster, 1850 температура все лето поддерживается между 23 и 30 °С (максимальные отклонения 18–33 °С), причем наименее изменчива температура на глубине около 30 см, т.е. в той зоне, где происходит развитие расплода [Raignier, 1947, 1948].

Изучению теплового баланса и механизмов терморегуляции в гнездах рыжих лесных муравьев посвящено много исследований. Вначале авторы считали, что гнездо нагревается благодаря выделению тепла при разложении аэробными микроорганизмами растительных остатков, из которых состоит купол [Forel, 1874; Wheeler, 1910]. В дальнейшем это мнение было отвергнуто, поскольку оказалось, что при отсутствии в гнезде муравьев его тепловой режим резко изменяется, приближаясь к режиму обычных земляных холмиков: температура в брошенных муравейниках значительно ниже, чем в жилых [Гринфельд, 1939; Raignier, 1947; Steiner, 1947]. Гринфельд [1939], выбрав два одинаковых гнезда *F. rufa* Linnaeus, 1761, посыпал одно из них нафталином, и муравьи его покинули. Через несколько дней оказалось, что температура покинутого гнезда на глубинах 20–30 см составляла 18–19 °С, а населенного

муравьями гнезда – 27–28 °С. Однако в более поздних работах отмечалось (на уровне предположения), что выделение тепла микроорганизмами, разрушающими гнездовой материал, все-таки играет заметную роль в тепловом балансе, хотя и не является единственным источником тепловой энергии [Coenen-Stass et al., 1980; Бахем, Лампрехт, 1983; Coenen-Stass, 1987, 1988].

Многие авторы придавали решающее значение нагреванию гнездового холмика солнцем и последующему сохранению этого тепла благодаря хорошим теплоизоляционным свойствам наружного купола [Scherba, 1958, 1962; Lange, 1959; Chauvin, 1960; Длусский, 1967; Seeley, Heinrich, 1981]. Действительно, многие факты указывают на то, что муравьи предпочитают для строительства гнезда освещаемые солнцем участки леса [Otto, 1962; Длусский, 1967; Brian, 1983], что высота, форма и наклон купола гнезда сильно зависят от условий его освещения солнцем [Scherba, 1958, 1962; Длусский, 1967], что муравьи адаптируются к изменениям инсоляции, перестраивая гнездовой холмик [Lange, 1959; Chauvin, 1960], а также открывают и закрывают вентиляционные отверстия в куполе в зависимости от погоды, температуры внутри и снаружи гнезда [Длусский, 1967; Coenen-Stass et al., 1980; Мартин, 1980а, б; Horstmann, 1983, 1990; Бахем, Лампрехт, 1983; Horstmann, Schmid, 1986; Coenen-Stass, 1987, 1988]. Исследования Ренье [Raignier, 1947] показали, что в жаркие дни с поверхности гнезда происходит усиленное испарение, которому способствует открывание муравьями дополнительных вентиляционных отверстий. В результате этого температура в гнезде понижается. После захода солнца, когда вентиляционные отверстия большей частью закрыты, приповерхностная область муравейника, обладающая низкой тепловой инерцией, быстро остывает, что может приводить к конденсации влаги и к выделению дополнительного тепла.

Другие авторы отмечали, что гнезда муравьев нередко располагаются под деревьями в полном затенении, но в них все равно происходит весенний разогрев, и в дальнейшем они осуществляют нормальную терморегуляцию (выделение тепла во внутренней части гнезда). В результате внутренняя температура гнезд значительно превышает температуру окружающей среды [Длусский, 1975, 1980; Rosengren et al., 1987]. Таким образом, в силу суточной ритмики инсоляции не может приводить к нагреву внутренней части гнезд большему, чем нагрев почвы на соответствующей глубине.

Штайнер [Steiner, 1929, 1947] полагал, что определенную, хотя и незначительную, роль играет тепло, выделяемое рабочими муравьями. В начале ночи температура в гнезде повышается примерно на 3 °С. Этот факт он объяснял тем, что муравьи, собираясь вечером в гнезде, больше нагревают его. Хотя, скорее всего, этот эффект объясняется обычным запаздыванием температурной волны с глубиной. Гринфельд [1939] был убежден в том, что именно муравьи сами нагревают гнездо. Результаты работ ряда авторов и собственные подробные исследования позволили Кнайтцу [Kneitz, 1964] выдвинуть гипотезу

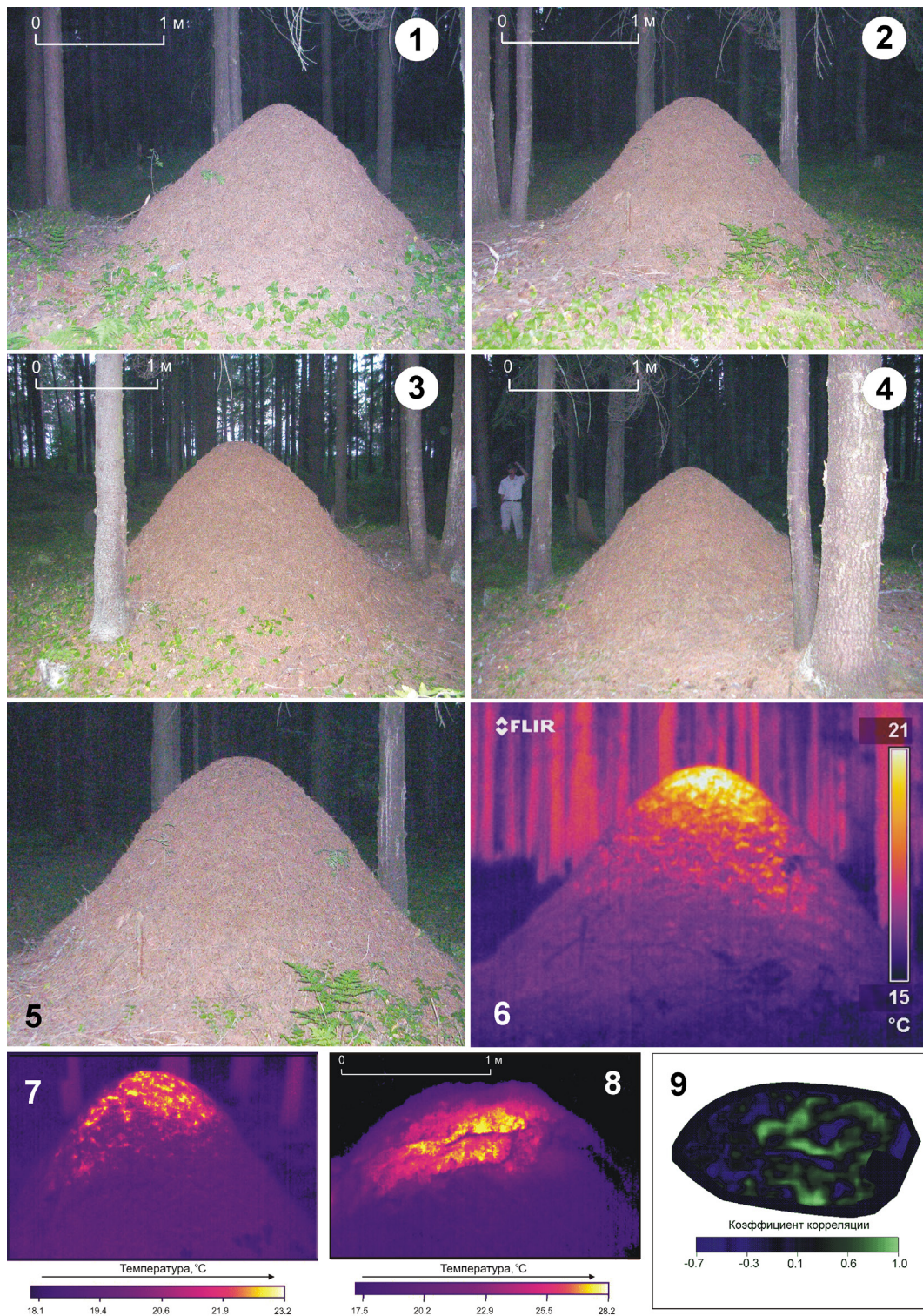


Рис. 1–9. Муравейники *Formica aquilonia*, на которых проводились тепловизионные съемки.

1–4 – общий вид; 5–6 – цифровые изображения муравейника, полученные 9.08.2006 в 23:00; 5 – общий вид; 6 – тепловое изображение; 7–9 – результаты тепловой съемки муравейника: 7 – тепловое изображение исходного муравейника; 8 – тепловое изображение вскрытого муравейника (вид сбоку); 9 – пространственное распределение коэффициента корреляции между температурой и нормированной плотностью скопления муравьев на поверхности среза муравейника (вид сверху).

Figs 1–9. Anthills of *Formica aquilonia* which were observed by infrared imager.

1–4 – general view; 5–6 – digital pictures of anthill obtained in 9.08.2006, 23:00; 5 – general view; 6 – infrared picture; 7–9 – results of the thermal recording of anthill: 7 – thermal image of the intact anthill; 8 – thermal image of the exposed ant (side view); 9 – spatial distribution of the correlation coefficient between temperature and density of the normalized number of individuals ants on an anthill cut surface (top view).

о том, что основным источником тепловой энергии в гнезде является метаболическое тепло, выделяемое муравьями при их жизнедеятельности. Эту гипотезу подтверждает целый ряд фактов, приведенных ниже, но она также не является общепринятой.

В 80-е годы XX столетия специалистами из Свободного университета Западного Берлина был проведен цикл исследований теплового баланса муравейника *F. polyctena* [Coenen-Stass et al., 1980; Coenen-Stass, 1987, 1988; Бахем, Лампрехт, 1983]. В лабораторных условиях была измерена метаболическая продукция тепла рабочих муравьев и куколок, а также теплопродукция аэробных микроорганизмов при разложении ими гнездового материала в наружных и внутренних участках купола. На основе полученных данных с учетом объема купола гнезда и количества муравьев в разных его участках была рассчитана общая теплопродукция. Оказалось, что в холодную погоду (3 °С) в гнезде с объемом купола около 1000 л, имеющем население порядка 2×10^5 рабочих муравьев, выделялось суммарно 26 Вт тепла и 86 Вт – в жаркую погоду (30 °С), а рабочие муравьи и куколки продуцировали только 4 и 6 Вт соответственно [Coenen-Stass, 1988]. Этот результат нам представляется странным. Ведь для муравьев является необходимым поддержание постоянной температуры внутри гнезда. Для этого в жаркую погоду требуется значительно меньшая по сравнению с холодной погодой мощность внутреннего источника тепла. Но при жаркой погоде интенсивность «микробиологического реактора» должна возрастать. Это может привести к перегреву гнезда, т.к. возможность его охлаждения за счет вентиляции не беспредельна.

Таким образом, по результатам этого исследования, значительная часть тепла является результатом деятельности микроорганизмов и пренебрежимо малая выделяется благодаря метаболизму самих муравьев. Наибольшую роль в терморегуляции эти авторы отводят строительной деятельности муравьев, которая поддерживает хорошую вентиляцию гнезда, необходимую для бесперебойного обеспечения микроорганизмов кислородом, а также регулирует процессы теплообмена внутри гнезда. Тем не менее результаты других исследований позволяют утверждать, что описанная картина теплового состояния гнезда имеет место далеко не всегда. Особенно интересны в этой связи данные о весеннем разогреве гнезд муравьев.

Ранней весной, как только стает снег, на поверхности гнезд рыжих лесных муравьев появляется большое количество рабочих. Они толстым слоем покрывают освещенные склоны холмиков. После прогревания на солнце муравьи уходят вглубь гнезда, а на их место снизу поднимаются другие особи. Немецким исследователем Цаном [Zahn, 1958] была выдвинута гипотеза о том, что опускающиеся в гнездо муравьи являются «теплоносцами», т.е. переносят вглубь гнезда тепло, полученное ими при нагревании на солнце. Разность в температурах тела рабочих, поднимающихся на поверхность и опускающихся в гнездо, составляет, по оценкам М. Цана, 10–14 °С.

Он полагал, что именно в результате деятельности «теплоносцев» уже ранней весной под поверхностью купола образуется так называемое теплое ядро, т.е. округлая зона с температурой 26–28 °С, в которой муравьи начинают выращивать свой расплод. По данным Цана [Zahn, 1958] и Хеймана [Heimann, 1963], массовое прогревание муравьев на поверхности гнезд происходит, в зависимости от количества солнечного излучения и плотности населения в гнезде, от нескольких дней до месяца.

Однако многие исследователи высказывали обоснованные сомнения в том, что муравьи способны таким образом перенести достаточное количество тепла для прогревания очень холодного гнездового материала, и выдвигали веские аргументы против этой гипотезы [Длусский, 1975, 1980; Мартин, 1980б; Rosengren et al., 1987]. Если повышение температуры связано с деятельностью «теплоносцев», то не должен был наблюдаться весенний разогрев муравейников в полностью затененных местах.

Проведенные позже исследования Длусского [1975] показали, что разогревание муравейников *F. rufa* происходит даже при полном отсутствии солнца, т.е. в облачную погоду или в ночное время. При этом средняя температура в центре купола в течение приблизительно 12 часов возрастает от 7–10 до 20–25 °С, а максимальная – от 10–12 до 27–29 °С. После этого муравьи поддерживают температурный режим гнезда в продолжение всего активного сезона. Таким образом был сделан вывод о том, что весенний разогрев гнезд рыжих лесных муравьев происходит целиком за счет выделения тепла внутри муравейника. В дальнейшем выводы Г.М. Длусского были подтверждены результатами финских исследователей [Rosengren et al., 1987]. По мнению Г.М. Длусского и Р. Розенгрена с соавторами, основным источником тепловой энергии при разогревании муравейника является метаболическое тепло, выделяемое муравьями за счет окисления углеводов и жиров, накопленных осенью в их теле в виде резервных запасных веществ.

Таким образом, работами многих исследователей установлено, что повышение температуры гнездового холмика рыжих лесных муравьев основано на поступлении тепловой энергии из нескольких источников: 1) нагревание поверхности гнездового купола за счет инсоляции в дневное время (солнечное тепло аккумулируется благодаря специальному устройству гнезд и управлению конвекцией, осуществляемому муравьями); 2) выделение метаболического тепла в аэробных процессах окисления биомассы гнездового материала, осуществляемых микроорганизмами; 3) выделение метаболического тепла взрослыми муравьями и их расплодом при жизнедеятельности.

Тем не менее вопрос о количестве и соотношении метаболического тепла, выделяемого муравьями, и тепла, выделяемого за счет аэробных процессов, происходящих в материале гнездовых построек, как и вопрос о механизме выделения метаболического тепла, нельзя считать окончательно решенным. Это требует дальнейшего изучения, прежде всего с применением

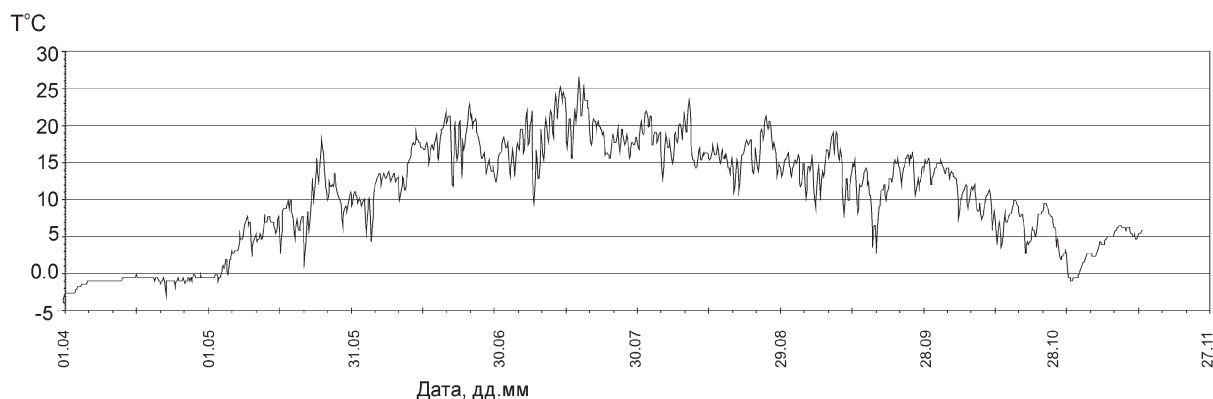


Рис. 10. Среднесуточная температура муравейника в период выведения потомства, внутренняя область, 2005 год.
Fig. 10. The average daily temperature of anthill during the breeding season, inside nest, 2005.

новых технических средств, таких как портативные переносные тепловизоры, цифровые метеостанции и регистраторы температуры, позволяющие более достоверно исследовать тепловой режим гнездовых построек.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования на территории комплексного памятника природы Комаровский берег (Курортный район Санкт-Петербурга) на слабоволнистой равнине, развитой на безвалунных морских песках нижней литоральной террасы, в елово-сосновом чернично-зеленомошном лесу на границе с чернично-сфагновым ельником [Баранова и др., 2002] были выбраны 4 приблизительно одинаковых по размерам муравейника муравьев *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 (Color plate 12: 1–4).

В 2005 году, начиная с 1 апреля, каждые 1.5 часа выполнены режимные измерения температуры внутренней части муравейника (рис. 10). Для этого использовались микропроцессорные датчики температуры Tinytalk II (Gemini Data Loggers Ltd, UK, измеряемый диапазон температур от -40 до $+85$ °С, температурная чувствительность 0.05 °С). При этом наиболее нагретая область предварительно выявлена не была. Поэтому в 2005 году цифровым малогабаритным термометром ТЦМ 9210М1 (длина щупа 0.5 м, температурная чувствительность 0.1 °С) выявлено местоположение наиболее нагретой области внутри муравейника. В 2006 году режимные измерения температуры внутри были повторены (рис. 11). При этом в 2006 году температура измерялась как в наиболее нагретой внутренней области муравейника (обычно центральная часть купола), так и на глубине 5 см от поверхности его вершины.

Для получения детального распределения как температуры поверхности построек, так и внутренней части гнезда использовался тепловизор ThermoCAM P60 (размер изображения 640×480 пикселей, спектральный интервал $7.5\text{--}13$ мкм, диапазон измеряемых температур от -40 до $+120$ °С, температурная чувствительность 0.06 °С при 30 °С).

9 августа 2006 года были выполнены утренняя

(8:30), дневная (17:30) и ночная (23:00) тепловые съемки муравейников (Color plate 12: 5, 6). Одновременно с помощью карманной метеостанции Kestrel 4000 Pocket Weather "Tracer" (США) контролировались температура, влажность воздуха и скорость ветра на высоте 2 м над поверхностью гнезда.

Тепловая съемка муравейника выполнялась с четырех сторон (по сторонам света) и сверху (рис. 12, 13). Причем при съемке сверху в кадр попала почти вся «аномальная область», а при съемке сбоку только ее часть. Поэтому для получения общей оценки мощности внутреннего источника тепла использовались либо значение, полученное для вида сверху, либо значения, полученные для всех видов сбоку.

Для расчета мощности внутреннего источника тепла в гнездах использованы результаты тепловой съемки, представленные в виде калиброванных по температуре изображений поверхности (Color plate 12: 6). Расчет выполнен с применением относительного дистанционного метода Секиоки и Юхары [Sekioka, Yuhara, 1974]. Метод основан на предположении о том, что все свойства поверхности, за исключением теплового потока, одинаковы на всей исследуемой области. Тогда, исходя из уравнения теплового баланса, контраст плотности теплового потока q между поверхностью, где имеется внутренний источник тепла, и фоновой поверхностью (в нашем случае основание муравейника) можно представить в виде:

$$q = (q_{ev}^n - q_{ev}^b) + (q_t^n - q_t^b) + (q_{lw}^n - q_{lw}^b) \quad (1),$$

где q_{ev} – плотность теплового потока, затрачиваемая поверхностью на испарение, Вт/м²; q_t – плотность теплового потока, затрачиваемая поверхностью на теплообмен с атмосферой, Вт/м²; q_{lw} – баланс потоков длинноволновой радиации, Вт/м²; индекс n относится к прогретой области гнезда, а индекс b к окружающей фоновой поверхности гнезда рыжих лесных муравьев.

Исходя из предположения о равенстве физических свойств (влажности поверхности) в пределах всей поверхности муравейника, можно считать, что $q_{ev}^n - q_{ev}^b = 0$. Кроме того, во время наблюдений был зарегистрирован полный штиль. Поэтому можно пренебречь потерями тепла поверхностью гнезда за счет турбулентного теплообмена с атмосферой.

Оценки же затрат тепла на конвективный теплообмен поверхности гнезда с атмосферой, выполненные по методике Уонга [1979: 58] для горизонтальной нагретой пластины, показали, что в условиях проведенных измерений они не превышали 1 Вт. Тогда в уравнении (1) значимыми являются только члены, характеризующие радиационный баланс поверхности гнезда, что позволяет рассчитать q в каждой ее точке, если по данным инфракрасной тепловой съемки известна температура поверхности. Поэтому q_{lw} на поверхности определялось по формуле Стефана – Больцмана:

$$q_{lw} = (q_{lw}^n - q_{lw}^b) = 5.67 \times 10^{-8}(T_n^4 - T_b^4) \quad (2),$$

где T_n и T_b – соответственно абсолютные температуры нагретой части гнезда и фоновой части гнезда, К.

Для упрощения расчетов выражение (2) было линеаризовано для диапазона температур, при которых выполнялись измерения (14.5–18.5 °C):

$$\Delta q_{lw} = 5.54 \times t_n - 5.46 \times t_b - 1.33 \quad (3),$$

где t_n и t_b – соответственно термодинамические температуры нагретой части гнезда и его фоновой части, °C.

Отсюда дополнительное (по отношению к фоновой поверхности гнезда) количество тепла, теряемое нагретой поверхностью в единицу времени, может быть представлено как:

$$\Delta P = \sum_{i=1}^N \Delta q_i \times s \quad (4),$$

где s – площадь поверхности муравейника, соответствующая одному пикселю (элементу) теплового изображения, м²; Δq_i – контраст плотности

потока тепла (по отношению к фоновой (не нагретой) части поверхности), соответствующий i -му пикселю теплового изображения; N – количество пикселей на тепловом изображении муравейника.

Проведенные измерения выполнены с погрешностями. В связи с этим проведен классический анализ ошибок [Кондрашов, Шестопалов, 1977]. Из выражений (3–4) абсолютная погрешность определения приращения потока тепла от нагретой части гнезда по отношению к его фоновой части $\delta(\Delta P) = \pm 1.7$ Вт, при соответственно площади и абсолютной погрешности измерения площади нагретой части поверхности $S = 0.64$ м² и $\delta S = 0.02$ м²; среднем контрасте плотности теплового потока $\Delta \bar{q} = 3$ Вт/м² и погрешности измерения контраста плотности теплового потока $\delta(\Delta \bar{q}) = 1.6$ Вт/м².

Результаты

Анализ вариаций среднесуточной температуры внутри муравейника в 2005 году (рис. 10) показал, что разогрев начался 3 мая. В результате температура внутренней области за 5 дней повысилась с ~0 °C до +5 °C. К концу июня 2005 года в месте установки датчика температуры среднесуточная температура достигла +15... +20 °C и поддерживалась на этом уровне до конца сентября.

В 2006 году 3–5 мая наблюдалось равенство температур в приповерхностной и внутренней областях муравейника. Это указывает на то, что разогрев внутренней части муравейника в 2006 году также начался только в первой декаде мая (рис. 11),

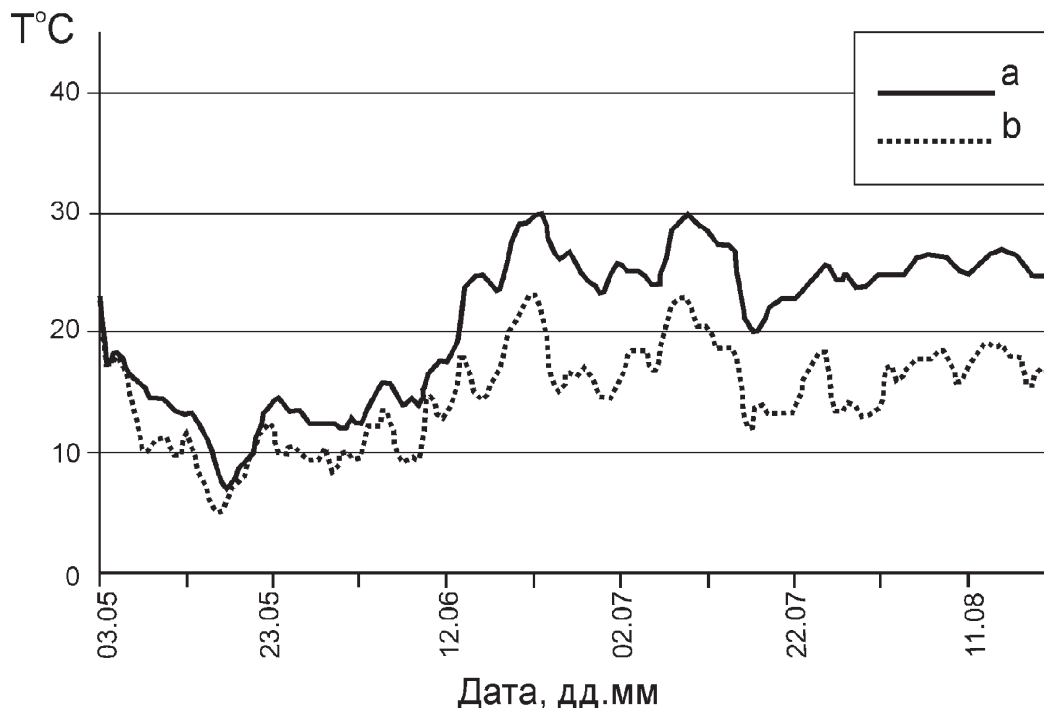


Рис. 11. Среднесуточная температура муравейника в период выведения потомства, 2006 год: а – наиболее нагретая область внутри верхней трети муравейника, б – приповерхностная область (глубина 5 см).

Fig 11. The average daily temperature of anthill during the breeding season, 2006: a – the most heated region in the upper third of the anthill, b – surface region (5 cm depth).

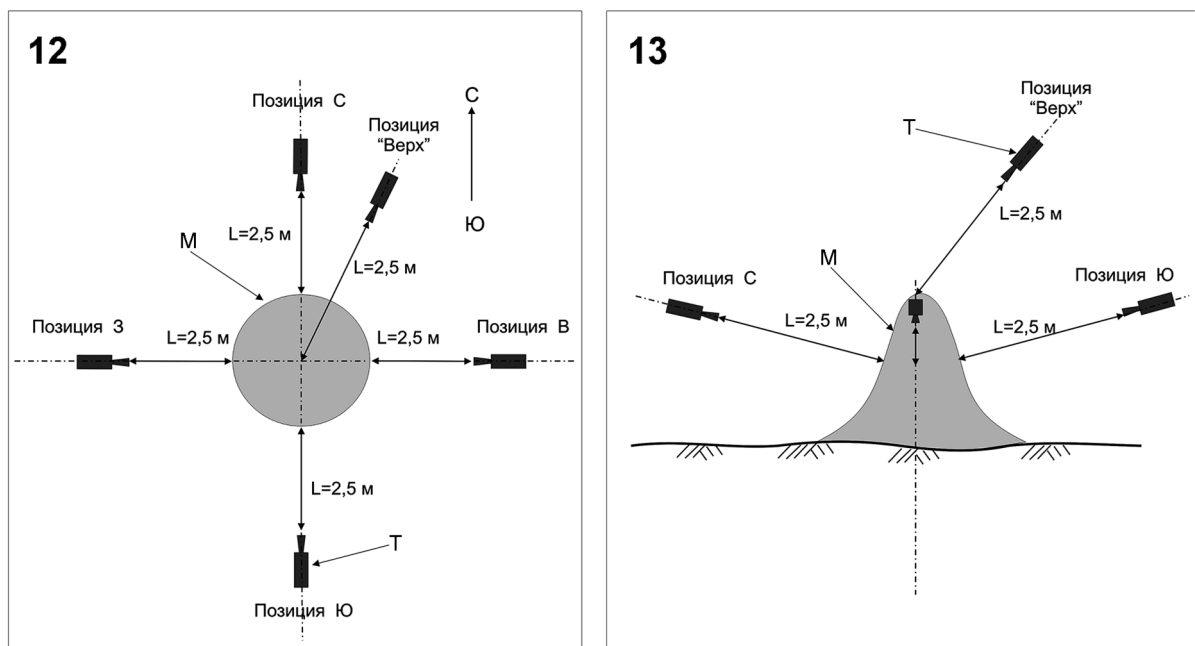


Рис. 12–13. Схема выполнения тепловизионной съемки муравейников.

12 – вид сверху; 13 – вид сбоку с западной стороны. Условные обозначения: М – муравейник, Т – тепловизор.

Figs 12–13. Scheme of performance thermographing of anthills.

12 – view from above; 13 – side view from the west. Legends: M – anthill, T – infrared imager.

когда температура внутри муравейника превысила температуру его приповерхностной области. После чего наблюдался постепенный разогрев внутренней области, температура которой к концу июня 2006 года достигла $+25... +30$ °С, что на $7-8$ °С превышало температуру приповерхностной области муравейника. Это однозначно указывает на наличие внутреннего источника тепла внутри муравейника.

Оценка по формуле (4) среднего из трех измерений дополнительного (по отношению к фоновой поверхности) количества тепла, теряемого гнездом через его поверхность в единицу времени, составила $\Delta P = 9.2 \pm 1$ Вт (табл. 1).

В этой оценке не учтено тепло, расходуемое на разогрев нижнего полупространства (почвы, на которой расположен муравейник). Так что реальная мощность источника тепла должна быть еще несколько

выше. Полученные нами оценки тепла, теряемого нагретой поверхностью муравейника, имеют тот же порядок величины, что и приведенные в литературе, полученные с применением других методик (табл. 2).

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

1. Результаты наших оценок, выполненные на основе материалов инфракрасной и тепловой съемок построек, не противоречат данным, ранее полученным исследователями, использовавшими другие методы определения мощности внутреннего источника тепла в гнездах муравьев.

2. При последующих количественных оценках роли метаболического тепла в разогреве куполов муравейников рыжих лесных муравьев мощность внутреннего источника тепла в них следует считать лежащей в диапазоне первых десятков Ватт.

Выявление механизма разогрева гнезд рыжих лесных муравьев

Роль метаболического тепла. Для выявления значимости метаболического тепла при разогреве и поддержании необходимой температуры гнезд был выбран муравейник со следующими характеристиками: диаметр основания 2.3 м, высота 1.3 м. Цифровым термометром была измерена температура внутренней части гнезда и найдена самая нагретая его область. 9 августа 2006 года в 21:47 верхняя часть этого гнезда до высоты 0.9 м была удалена, что обнажило самую нагретую область, после чего немедленно была выполнена тепловая съемка среза гнезда (Color plate 12: 8). При вскрытии внутри гнезда был обнаружен

Таблица 1. Количество тепла, теряемого через поверхность постройки рыжих лесных муравьев, полученное по результатам тепловой съемки и метеорологических наблюдений.

Table 1. The amount of heat is lost through the surface of the anthill of red wood ants received by results of the thermal recording and meteorological observations.

Время Time	Мощность внутреннего источника тепла (Вт) Power of the internal source of heat (W)	Примечания Remarks
21:15	9.21 ± 1.7	По виду сбоку On side view
21:20	9.23 ± 1.7	По виду сбоку On side view
21:47	9.03 ± 1.7	По виду сверху On side view
Среднее Mean	9.2 ± 1	

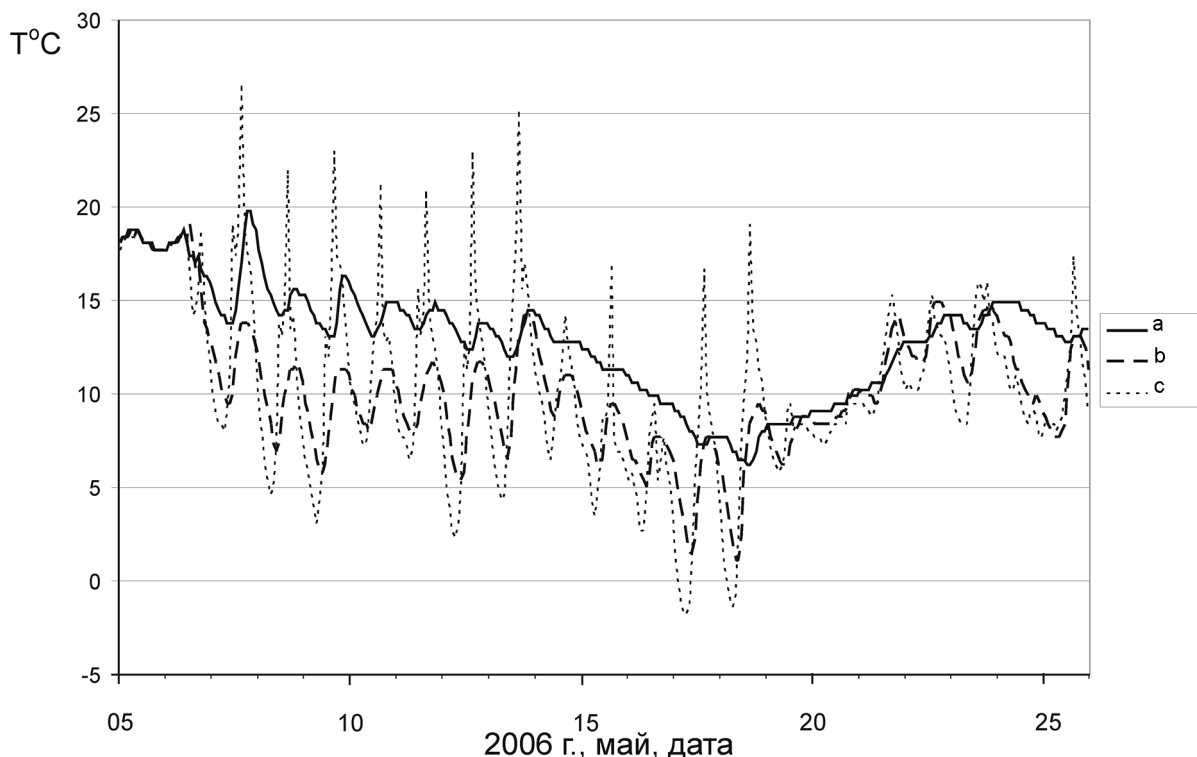


Рис. 14. Суточные вариации температуры в период разогрева: а – наиболее нагретая внутренняя область гнезда, б – материал постройки на глубине 5 см вблизи поверхности, с – воздух на высоте 2 м над земной поверхностью.

Fig. 14. Daily temperature variations in the warm-up period: a – the most heated internal region of the nest, b – temperature at a depth of 5 cm near the surface, c – air temperature at 2 m above the ground.

расплод. Температура самой нагретой внутренней области гнезда в этот момент составляла +26 °С.

Тепловизионная съемка показала, что наиболее нагретая область внутри муравейника имеет не изометрическую форму, а представляет собой две вытянутые локальные и чрезвычайно контрастные области (Color plate 12: 8; рис. 12, 13). Это отличается от результатов термометрических измерений, представленных в форме карт изолиний температуры в гнездах рыжих лесных муравьев [Длусский, 1980; Coenen-Stass, 1988]. Различие, скорее всего, вызвано тем, что тепловизионная съемка имеет значительно более высокое геометрическое разрешение (640 × 480 пикселей в одном тепловом изображении (307200 точек измерений)), чем термометрическая (например 50 точек измерений в работе Кёнен-Штасса [Coenen-Stass, 1988]).

Кроме того, построение изолиний температур, применяемое к результатам термометрической съемки, приносит ошибки интерполяции и экстраполяции, что сглаживает картину и в результате делает ее более изометрической. Одновременно со съемкой осуществлялось визуальное наблюдение на экране тепловизора за температурой муравьев, расплода и окружающего материала гнезда, что позволило оценивать картину в динамике (применявшийся тип тепловизора не позволял выполнять видеотепловизионную регистрацию данных). На фоне неподвижного материала гнезда двигавшиеся муравьи выглядели как нагретые подвижные точки,

т.е. температура муравьев была выше температуры материала гнезда.

Для последующего анализа значимости метаболического тепла для нагрева гнезда выполнено количественное сопоставление пространственного распределения муравьев (на обычных фотографиях среза муравейника скопления муравьев выглядят более темными) с пространственным распределением температуры среза гнезда. Для этого рассчитывался коэффициент корреляции между температурой поверхности среза внутренней части гнезда (по данным тепловизионной съемки) и яркостью цифрового фотоизображения, нормированной на максимум. Максимальные значения коэффициента корреляции между температурой поверхности среза гнезда и плотностью скопления муравьев, достигающие 1, получены для самых нагретых областей среза гнезда. Так как корреляционный анализ показал, что чем выше плотность скопления муравьев, тем выше температура поверхности среза гнезда, можно утверждать, что для поддержания повышенной температуры гнезда необходимо присутствие большого количества муравьев. Кроме того, исходя из результатов визуального наблюдения подвижных муравьев на экране тепловизора и в соответствии со вторым началом термодинамики, следует вывод о том, что муравьи, обладающие более высокой температурой, нагревают материал внутренней части гнезда.

Чрезвычайно высокий коэффициент корреляции между температурой поверхности и плотностью

Таблица 2. Мощность внутреннего источника тепла построек рыжих лесных муравьев по данным различных авторов.
Table 2. Power of the internal heat source of red wood ant anthills according to various authors.

№	Генератор тепла Heat source	Мощность внутреннего источника тепла (Вт) Power of the internal source of heat (W)	Авторы References
1	Вся постройка Whole mound	<20	Horstmann, Schmid, 1986
2	Муравьи / Ants	4.5	Бахем, Лампрехт, 1983
	Центральная часть гнезда Central (inner) part of mound	13	
	Периферия постройки Peripheral part of mound	10	
	Всего / Total:	~28	
3	Вся постройка Whole mound	~19	Coenen-Stass, Schaarschmidt and Lamprecht, 1980

скопления особей на единице площади в самой нагретой области среза гнезда вместе с отмеченной более высокой температурой муравьев позволяют утверждать, что количество тепла, выделяемое муравьями, превышает количество тепла, которое может продуцироваться другими природными механизмами, например при окислении материала гнезда и пр.

В то же время остается не до конца выясненным вопрос о нагреве внутренней части гнезда муравьями-«теплоносцами».

Обогрев гнезд муравьями-«теплоносцами».

На рисунках 14, 15 приведены результаты измерений суточных вариаций температуры различных частей муравейника, выполненных как в весенний период разогрева муравейника (рис. 14), так и в наиболее теплый период года (рис. 15).

Анализ режимных температурных измерений (рис. 14, 15) позволяет отметить, что максимумы температуры в самой нагретой внутренней части гнезда запаздывают на 5.5 часов по отношению к максимумам температуры в приповерхностной части постройки (точки I и II, III и IV на рис. 15) и к температуре воздуха. Кроме того, по сравнению с приповерхностной областью муравейника во внутренней, самой нагретой его части наблюдается уменьшение амплитуды суточных колебаний температуры. Это указывает на то, что в теле муравейника имеет место обычное распространение температурных волн, вызванных периодическим нагревом поверхности. Более того, температура приповерхностной области муравейника не превышала температуры в самой нагретой внутренней области гнезда. Это позволяет сделать вывод о том, что тепло, переносимое муравьями-«теплоносцами», не искажает обычную картину распространения температурных волн как в период весеннего разогрева (рис. 14), так и во время выведения потомства. В противном случае суточные температурные максимумы на поверхности и внутри

муравейника должны были бы совпадать по времени. Отсюда следует вывод о том, что количество тепла, доставляемого в гнездо муравьями-«теплоносцами», пренебрежимо мало по сравнению с метаболическим теплом, выделяемым муравьями при поддержании требуемой для выведения расплода температуры. Этот вывод не противоречит здравому смыслу. Ведь в период похолоданий, характеризующихся из-за наличия облачности минимумами солнечной радиации, эффективность муравьев-«теплоносцев» минимальна. В то же время для поддержания требуемой температуры внутри гнезда в условиях похолодания требуется повышенная мощность внутреннего источника тепла. В связи с этим трудно предположить, что эволюция могла выработать столь неэффективный механизм обогрева.

Проведенный качественный и количественный анализ результатов инфракрасной тепловой и фотосъемки внутренней части гнезда рыжих лесных муравьев позволяет сделать следующие выводы:

1. В период выведения потомства поддержание повышенной температуры внутри гнезд происходит за счет метаболизма рабочих особей муравьев.

2. Метаболическое тепло в нашем случае являлось основным источником нагрева внутренней части гнездовой постройки.

Возможность весеннего разогрева гнезда за счет окисления запасных питательных веществ. Основным для объяснения весеннего разогрева гнезд муравьев за счет метаболизма является вопрос: достаточно ли в организмах муравьев запасенных на зиму веществ для подъема за два-три дня температуры внутри гнезда на $\sim 20^\circ\text{C}$?

Для ответа на этот вопрос было выполнено математическое моделирование температуры центра гнезда в период весеннего разогрева. Гнездо аппроксимировалось шаром радиусом R_0 , помещенным в атмосферу с температурой T_0 . Начальная температура гнезда считалась равной T_0 . Предполагалось, что на

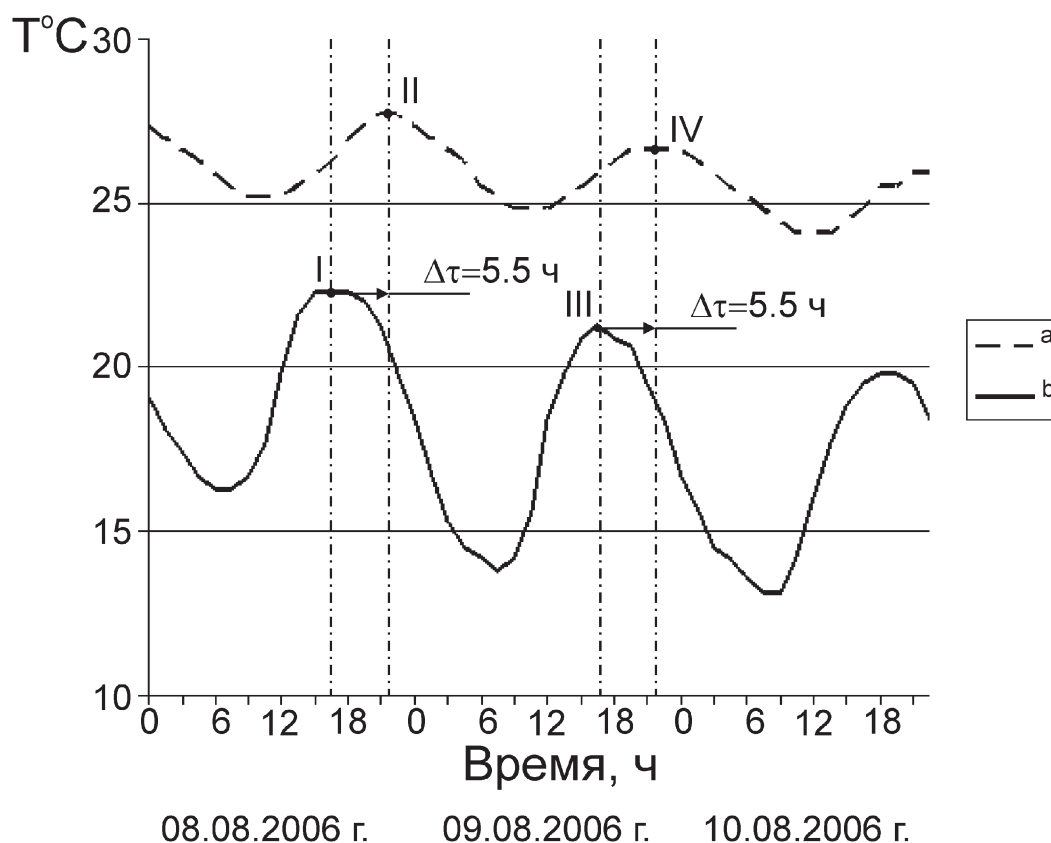


Рис. 15. Суточные вариации температуры в наиболее теплый период года: а – наиболее нагретая область гнезда, б – материал постройки на глубине 5 см вблизи поверхности.

Fig. 15. Daily temperature variations in the warmest period of the year: a – the most heated area of the nest, b – temperature at a depth of 5 cm near the surface.

поверхности гнезда происходит теплообмен с воздухом по закону Ньютона с коэффициентом теплообмена α . Коэффициент теплопроводности гнезда принимался равным $\lambda = 0.42$ Вт/мК [Coenen-Stass et al., 1980], температуропроводность $a = 7.6 \times 10^{-7}$ м²/с [Brandt, 1980]. Плотность материала $\rho = 200$ кг/м³ [Бахем, Лампрехт, 1983]. Считалось также, что в гнезде в начальный момент времени начинает работать равномерно распределенный источник тепла мощностью P . Расчеты выполнены с использованием решения краевой задачи теплопроводности, приведенного в работе Беяева и Рядно [1982]. Результаты моделирования приведены на рисунке 16.

По данным моделирования, следует ожидать, что через 2–3 суток после начала разогрева температура внутри гнезда должна выходить на насыщение, т.е. должен устанавливаться стационарный режим (рис. 16). Кроме того, зафиксированное нами повышение температуры в центре гнезда на 8 °С (Color plate 12: 1–4) может создаваться источником тепла мощностью ~20 Вт.

Полученные на основании математического моделирования оценки мощности источников тепла в гнезде в период весеннего разогрева по порядку величины соответствуют результатам наших оценок по данным тепловой съемки (табл. 1) и литературным данным (табл. 2). В то же время в литературе имеются

сведения [Мартин, 1980а, б] о быстром разогреве внутренней части гнезд, когда за 15 часов температура в центре гнезда поднималась с +17.5 до +28.7 °С, т.е. более чем на 11 °С. Такое же явление описано Длусским [1975], когда за 13 часов температура в центре гнезда поднималась с +6 до +28 °С, т.е. на 22 °С! Как следует из результатов математического моделирования, подобная скорость разогрева требуют высокой мощности внутреннего источника тепла, превышающей 100 Вт (см. линию с на рис. 16).

Таким образом, математическое моделирование показало, что для создания зафиксированного нами повышения температуры в центре гнезда рыжих лесных муравьев мощность внутреннего источника тепла должна быть порядка 20 Вт. Тем не менее можно предположить, что муравьи могут в определенных пределах регулировать темп продуцирования метаболического тепла. Во время выполнения наших измерений во второй половине лета среднесуточная температура воздуха была достаточно высока (около +18 °С), что на 8 °С выше температуры в период весеннего разогрева (около +10 °С в конце мая – начале июня). Очевидно, что летом для поддержания той же самой температуры внутренней части гнезда (около +25 °С) муравьям целесообразно снизить темп выработки метаболического тепла, а не вырабатывать его на том же весеннем уровне и тратить дополнительные усилия на

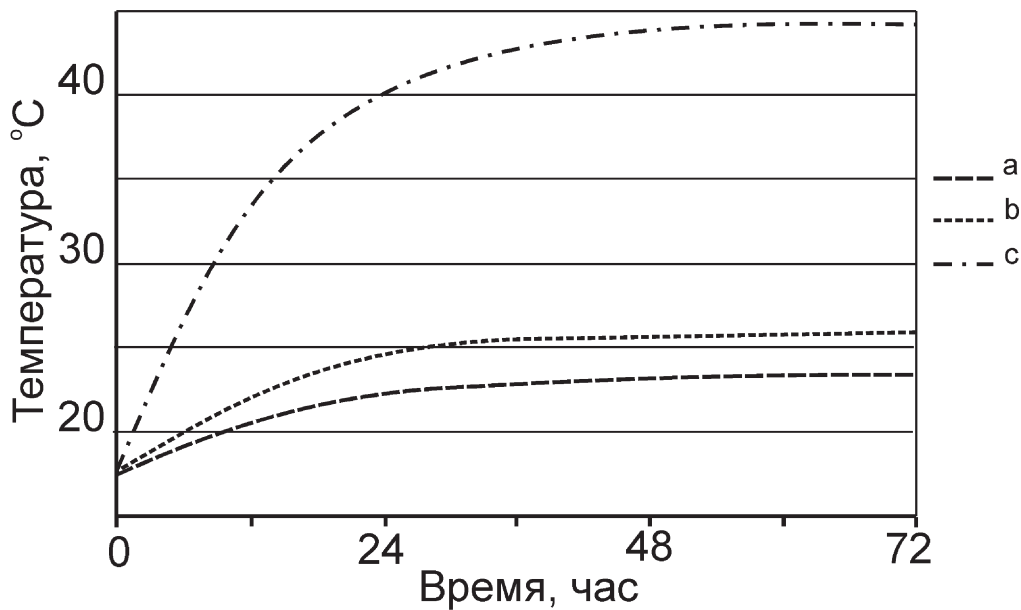


Рис. 16. Весенний разогрев муравейника рыжих лесных муравьев по результатам математического моделирования температуры в центре гнезда. Условия расчета: $R_0 = 0.5$ м; $T_b = +18$ °C; $T_0 = +17$ °C; $\alpha = 5$ Вт/м²К. Мощность внутреннего источника тепла: 1. 10 Вт; 2. 20 Вт; 3. 30 Вт; 4. 100 Вт.

Fig. 16. Spring warm-up of anthill of red wood ants on the results of mathematical modeling of the temperature in the center of the nest.

вентиляцию гнезда. Поэтому полученная на основании математического моделирования оценка мощности внутреннего источника тепла гнездовой постройки не противоречит результатам, полученным на основании тепловизионных измерений температуры поверхности гнездовой постройки.

Как следует из литературы [Длусский, 1975: 1], «... весенний разогрев... происходит... за счет тепла, выделяемого самими муравьями. ...Источником тепловой энергии служат, по-видимому, запасы сахара, накопленные с осени в зобиках рабочих муравьев». Теплотворная способность сахаров составляет 16.8 МДж/кг. Для продуцирования 20 Вт тепла в течение двух дней (зарегистрированное нами время разогрева гнезда) муравьям необходимо произвести ~3.5 МДж тепловой энергии. Для этого при коэффициенте полезного действия в 100% им необходимо израсходовать около 0.2 кг запасенных сахаров. Количество рабочих особей в гнездах рыжих лесных муравьев аналогичного исследованным нами размера может достигать 0.5–1 млн [Horstmann, Schmid, 1986]. Масса одной рабочей особи составляет около 13 мг. Тогда общая масса муравьев в гнезде может достигать ~13 кг. Поэтому вполне допустимо, что на разогрев гнезда в течение 2–3 дней муравьи расходуют запасы сахаров массой 0.2 кг, что составляет ~1.5% общей массы муравьев. Очевидно, что подобный незначительный процент потери массы особей не должен влиять на их жизнедеятельность, что является вполне допустимым с точки зрения адаптации этого исходно теплолюбивого вида к климатическим условиям бореальной зоны.

При описанной в литературе чрезвычайно высокой скорости разогрева (в течение 13 часов на 22 °C), как показывают результаты математического моделирования, мощность внутреннего источника тепла должна составлять порядка 100 Вт. В этом

случае муравьям потребуется израсходовать в течение 13 часов ~0.3 кг сахаров, что также составляет незначительную долю (~2.5%) общей массы муравьев в крупном гнезде и может быть реализовано в природе.

Таким образом, математическое моделирование весеннего разогрева гнездовых построек рыжих лесных муравьев в сопоставлении с результатами наших измерений мощности внутреннего источника тепла показало, что:

1. Наблюдаемые скорости нагрева внутренней части гнезд могут быть реализованы путем генерации муравьями метаболического тепла за счет расходования запасенных с осени сахаров.

2. Для реализации наблюдаемого режима весеннего разогрева гнездовых построек муравьям достаточно израсходовать не более 2.5% их общей массы в форме запасенных сахаров, что вполне допустимо с позиций сохранения жизнедеятельности особей.

3. Есть основания предполагать возможность регулирования муравьями темпа продуцирования метаболического тепла для поддержания необходимой для вывода потомства постоянной температуры гнезда.

Выводы

В результате проведенных исследований показано, что:

1. Метаболическое тепло, выделяемое рыжими лесными муравьями за счет расходования запасенных сахаров, обеспечивает наблюдаемый темп весеннего разогрева гнезд без вреда для жизнедеятельности особей.

2. Метаболическое тепло является основным и при последующем поддержании в гнездах рыжих лесных муравьев температуры, необходимой для выведения потомства.

Получение доказательств ведущей роли метаболического тепла при разогреве гнезд рыжими лесными муравьями открывает возможность для дальнейшего изучения этого интересного явления. Так, например, как отмечено выше, перед разогревом гнезда муравьи в течение нескольких часов покрывают толстым слоем свободные от снега освещенные склоны построек, после чего они перемещаются внутрь гнезда, и только тогда начинается разогрев. Возможно, что в данном случае имеет место перенос какого-то количества тепла внутрь гнезда, но, как было отмечено выше, это тепло, скорее всего, не является основным. Можно предположить, что существует некая минимальная пороговая температура, необходимая для запуска механизма выделения муравьями метаболического тепла. Возможно также, что муравьи на поверхности запасают кислород, необходимый для быстрого окисления запасенных сахаров уже внутри гнездовых построек при их весеннем разогреве. Остается неясным, каким образом это происходит. Используются ли при этом перекись водорода, продуцируемая специальными железами, как это имеет место у жука-бомбардира [Aneshansley, Eisner, 1969; Aneshansley et al., 1983], или перекиси получают в результате фотохимических реакций во время длительного нахождения рабочих на освещенных склонах перед разогревом, или кислород запасается другим путем?

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность Санкт-Петербургскому научному центру РАН за постоянную поддержку наших исследований. Необходимо отметить бескорыстную помощь ЗАО «ТТМ» (выполнение тепловой съемки гнездовых построек), обеспечившую современный приборный уровень настоящего исследования. Авторы благодарят анонимных рецензентов за конструктивную критику.

Завершение работы выполнено при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 15-29-02466 офи м «Ревизия таксономической и генетической структуры биоразнообразия перепончатокрылых насекомых России в целях рационального использования их природного потенциала» (для Д.А. Дубовикова).

Литература

- Бахем И., Лампрехт И. 1983. Гнездо лесных муравьев *Formica polyctena* как модель биологической системы. *Журнал общей биологии*. 44(1): 114–123.
- Беляев Н.М., Рядно А.А. 1982. Методы теории теплопроводности. Ч. 1. М.: Высшая школа. 326 с.
- Гринфельд Э.К. 1939. Экология муравьев заповедника «Лес на Ворскле» и его окрестностей. *Ученые записки Ленинградского государственного университета. Серия биологических наук*. 28(7): 207–257.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г.М. 1975. Весенний разогрев гнезд у рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* L., Hymenoptera, Formicidae). *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 12: 23–28.
- Длусский Г.М. 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica*.

- В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратовского университета: 13–36.
- Баранова Е.В., Баранов М.П., Бибикина Т.В., Бубличенко А.Г., Бубличенко Ю.Н., Волкова Е.А., Исаченко Г.А., Катаева О.А., Курбатова А.Е., Потапов Р.А., Храмцов В.Н. 2002. Комаровский берег – комплексный памятник природы. СПб. 92 с. + 11 вкл.
- Кондрашов А.П., Шестопалов Е.В. 1977. Основы физического эксперимента и математическая обработка результатов измерений. М.: Атомиздат. 200 с.
- Мартин А.-Й. 1980а. Весенняя терморегуляция в гнездах северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yarrow). 1. Пассивное прогревание гнезда. *Известия АН Эстонской ССР*. 29(2): 103–108.
- Мартин А.-Й. 1980б. Весенняя терморегуляция в гнездах северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yarrow). 2. Активное разогревание гнезда. *Известия АН Эстонской ССР*. 29(3): 188–197.
- Уонг Х. 1979. Основные формулы и данные по теплообмену для инженеров. Справочник. М.: Атомиздат. 216 с.
- Aneshansley D.J., Eisner T. 1969. Biochemistry at 100°C: explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*). *Science*. 165: 61–63.
- Aneshansley D.J., Jones T.H., Alsop D., Meinwald J., Eisner T. 1983. Thermal concomitants and biochemistry of the explosive discharge mechanism of some little known bombardier beetles. *Experientia*. 39: 366–368.
- Brandt D.Ch. 1980. The thermal diffusivity of the organic material of a mound of *Formica polyctena* forest in relation to the thermoregulation of the brood (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*. 30(2): 326–344.
- Brian M.V. 1983. Social Insects. Ecology and Behavioural Biology. London – New York: Chapman and Hall. 377 p.
- Chauvin R. 1960. Facteurs d'asymétrie et facteurs de régulation dans la construction du dôme chez *Formica rufa* (IV). *Insectes Sociaux*. 7: 201–205.
- Coenen-Stass D., Schaarschmidt B., Lamprecht I.F. 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology*. 61: 238–244.
- Coenen-Stass D. 1987. Untersuchungen über die Jahreszeitliche Klimapräferenz der roten Waldameise *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. 5: 44–48.
- Coenen-Stass D. 1988. Zum wärmehaushalt im Nest der roten Waldameise, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. 6: 140–145.
- Forel A. 1874. Les fourmis de la Suisse. Systématique, notices anatomiques et physiologiques, architecture, distribution géographique, nouvelles expériences et observations de mœurs. *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften*. 26: 1–452.
- Heimann M. 1963. Zum Wärmehaushalt der kleinen roten Waldameise (*Formica polyctena* Foerst.). *Waldhygiene*. 5: 1–21.
- Horstmann K. 1983. Regulation der Temperatur in Waldameisen-Nestern (*Formica polyctena* Förster). *Zeitschrift für Naturforschung – Section C: Biosciences*. 38: 508–510.
- Horstmann K. 1990. Zur Entstehung des Wärmezentrums in Waldameisennestern (*Formica polyctena* Förster; Hymenoptera, Formicidae). *Zoologische Beiträge*. 33: 105–124.
- Horstmann K., Schmid H. 1986. Temperature regulation in nests of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*. 11: 229–236.
- Katô M. 1939. The diurnal rhythm of temperature in the mound of an ant, *Formica truncorum truncorum* var. *yesseni* Forel, widely distributed at Mt. Hakkôda. *Scientific Reports of Tôhoku Imperial University. Seria 4 (biology)*. 14: 53–64.
- Kneitz, G. 1964. Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst. (Formicidae, Gen. *Formica*). *Insectes Sociaux*. 11: 105–129.
- Kneitz G. 1969. Temperaturprofile in Waldameisennestern. *Proceedings of the International Union for the Study of Social Insects*. 6: 95–100.
- Kneitz G. 1970. Saisonale Veränderungen des Nestwärmehaushaltes bei Waldameisen in Abhängigkeit von der Konstitution und dem Verhalten der Arbeiterinnen als Beispiel vorteilhafter Anpassung eines Insektenstaates an das Jahreszeitenklima. *Verhandlungen Deutschen Zoologische Gesellschaft*. 64: 318–322.
- Lange R. 1959. Experimentelle Untersuchungen über den Nestbau der Waldameisen. Nesthügel und Volkstärke. *Entomophaga*. 4: 47–55.
- Otto D. 1962. Die Roten Waldameisen. Lutherstadt Wittenberg: A. Ziemsen Verlag. 151 p.

- Raignier A. 1947. Warme en Warnterogelin in der Nestern van de roode de Baschmier (*Formica rufa polyclena* Forster). *Mededelingen Van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Bruxelles*. 9(2): 1–41.
- Raignier A. 1948. L'économie thermique d'une colonie polyclique de la fourmi des bois *Formica rufa polyclena* Foerst. (Hyménoptères, Formicidae). *La Cellule (Recueil de cytologie et d'histologie)*. 51: 279–368.
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K., Luther A. 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 24: 147–155.
- Seeley T., Heinrich B. 1981. Regulation of temperature in the nests of social insects. In: *Insect Thermoregulation*. New York: John Wiley & Sons: 159–234.
- Sekioka M., Yuhara K. 1974. Heat Flux Estimation in Geothermal Areas Based on the Heat Balance of Ground Surface. *Journal of Geophysical Research*. 79(14): 2053–2058.
- Scherba G. 1958. Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nests of *Formica ulkei* Emery (Formicidae). *Insectes Sociaux*. 5: 201–213.
- Scherba G. 1962. Mound temperatures of the ant *Formica ulkei* Emery. *American Midland Naturalist*. 67: 373–385.
- Steiner A. 1924. Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameisen (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 2: 23–56.
- Steiner A. 1925. Temperaturmessung in den Nestern der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.) und der Wegameise (*Lasius niger* L.) während des Winters. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern*. 7: 1–12.
- Steiner A. 1929. Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, im Nest von *Formica exsecta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 9: 1–66.
- Steiner A. 1947. Der Wärmehaushalt der einheimischen sozialen Hautflüger (Wespen, Hummeln, Bienen und Ameisen). *Beilage zum Jahresbericht über das städtische Gymnasium in Bern*. 2: 139–256.
- Wellenstein G. 1928. Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 14: 1–68.
- Wheeler W.M. 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. New York: Columbia University Press. 663 p.
- Zahn M. 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der Roten Waldameisen (*Formica rufa* L.). *Zoologische Beiträge*. 3: 127–194.

References

- Aneshansley D.J., Eisner T. 1969. Biochemistry at 100C: explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*). *Science*. 165: 61–63.
- Aneshansley D.J., Jones T.H., Alsop D., Meinwald J., Eisner T. 1983. Thermal concomitants and biochemistry of the explosive discharge mechanism of some little known bombardier beetles. *Experientia*. 39: 366–368.
- Bachem I., Lamprecht I. 1983. Nest of forest ants *Formica polyctena* as a model of biological system. *Zhurnal obshchey biologii*. 44(1): 114–123 (in Russian).
- Baranova E.V., Baranov M.P., Bibikova T.V., Bublichenko A.G., Bublichenko Yu.N., Volkova E.A., Isachenko G.A., Kataeva O.A., Kurbatova L.E., Potapov R.L., Khrantsov V.N. 2002. Komarovskiy bereg – kompleksnyy pamyatnik prirody [Komarovskiy Coast – a complex natural monument]. St. Petersburg: 92 p. + 11 pl. (in Russian).
- Belyaev N.M., Ryadno A.A. 1982. Metody teorii teploprovodnosti. Ch. 1 [Methods of the theory of heat conduction. Part 1]. Moscow: Vysshaya shkola. 326 p. (in Russian).
- Brandt D. Ch. 1980. The thermal diffusivity of the organic material of a mound of *Formica polyctena* forest in relation to the thermoregulation of the brood (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*. 30(2): 326–344.
- Brian M.V. 1983. Social Insects. Ecology and Behavioural Biology. London – New York: Chapman and Hall. 377 p.
- Chauvin R. 1960. Facteurs d'assymétrie et facteurs de régulation dans la construction du dôme chez *Formica rufa* (IV). *Insectes Sociaux*. 7: 201–205.
- Coenen-Stass D. 1987. Untersuchungen über die Jahreszeitliche Klimapräferenz der roten Waldameise *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. 5: 44–48.
- Coenen-Stass D. 1988. Zum wärmehaushalt im Nest der roten Waldameise, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. 6: 140–145.
- Coenen-Stass D., Schaarschmidt B., Lamprecht I.F. 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology*. 61: 238–244.
- Dlussky G.M. 1967. Murav'i roda *Formica* [Ants of the genus *Formica*]. Moscow: Nauka. 236 p. (in Russian).
- Dlussky G.M. 1975. Spring warm-up of nests of red wood ants (*Formica rufa* L., Hymenoptera, Formicidae). *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskije nauki*. 12: 23–28 (in Russian).
- Dlussky G.M. 1980. Temperature conditions in the nests of some species and evolution of thermoregulation of ants of the genus *Formica*. In: Fiziologicheskaya i populyatsionnaya ekologiya zhiivotnykh [Physiological and population ecology of animals]. Saratov: Saratov State University: 13–36 (in Russian).
- Forel A. 1874. Les fourmis de la Suisse. Systématique, notices anatomiques et physiologiques, architecture, distribution géographique, nouvelles expériences et observations de moeurs. *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften*. 26: 1–452.
- Grinfeld E.K. 1939. Ecology of ants in the reserve "Forest on the Vorskla" and its surroundings. *Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biologicheskikh nauk*. 28(7): 207–257 (in Russian).
- Heimann M. 1963. Zum Wärmehaushalt der kleinen roten Waldameise (*Formica polyctena* Foerst.). *Waldhygiene*. 5: 1–21.
- Horstmann K. 1983. Regulation der Temperatur in Waldameisen-Nestern (*Formica polyctena* Förster). *Zeitschrift für Naturforschung – Section C: Biosciences*. 38: 508–510.
- Horstmann K. 1990. Zur Entstehung des Wärmezentrums in Waldameisennestern (*Formica polyctena* Förster; Hymenoptera, Formicidae). *Zoologische Beiträge*. 33: 105–124.
- Horstmann K., Schmid H. 1986. Temperature regulation in nests of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*. 11: 229–236.
- Katô M. 1939. The diurnal rhythm of temperature in the mound of an ant, *Formica truncorum truncorum* var. *yessenni* Forel, widely distributed at Mt. Hakkôda. *Scientific Reports of Tôhoku Imperial University. Seria 4 (biology)*. 14: 53–64.
- Kneitz G. 1969. Temperaturprofile in Waldameisennestern. *Proceedings of the International Union for the Study of Social Insects*. 6: 95–100.
- Kneitz G. 1970. Saisonale Veränderungen des Nestwärmehaushaltes bei Waldameisen in Abhängigkeit von der Konstitution und dem Verhalten der Arbeiterinnen als Beispiel vorteilhaft Anpassung eines Insektenstaates an das Jahreszeitenklima. *Verhandlungen Deutschen Zoologische Gesellschaft*. 64: 318–322.
- Kneitz, G. 1964. Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst. (Formicidae, Gen. *Formica*). *Insectes Sociaux*. 11: 105–129.
- Kondrashov A.P., Shestopalov E.V. 1977. Osnovy fizicheskogo eksperimenta i matematicheskaya obrabotka rezul'tatov izmereniy [Fundamentals of physical experiment and mathematical treatment of measurement results]. Moscow: Atomizdat. 200 p. (in Russian).
- Lange R. 1959. Experimentelle Untersuchungen über den Nestbau der Waldameisen. Nesthügel und Volkstärke. *Entomophaga*. 4: 47–55.
- Martin A.-Y. 1980a. Spring thermoregulation in the nests of northern wood ant (*Formica aquilonia* Yarrow). 1. Passive heating of the nest. *Izvestiya AN Estonskoy SSR*. 29(2): 103–108 (in Russian).
- Martin A.-Y. 1980b. Spring thermoregulation in the nests of northern wood ant (*Formica aquilonia* Yarrow). 2. Active heating of the nest. *Izvestiya AN Estonskoy SSR*. 29(3): 188–197 (in Russian).
- Otto D. 1962. Die Roten Waldameisen. Lutherstadt Wittenberg: A. Ziemsen Verlag. 151 p.
- Raignier A. 1947. Warme en Warnterogelin in der Nestern van de roode de Baschmier (*Formica rufa polyctena* Forster). *Mededelingen Van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Bruxelles*. 9(2): 1–41.
- Raignier A. 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la fourmi des bois *Formica rufa polyctena* Foerst. (Hyménoptères, Formicidae). *La Cellule (Recueil de cytologie et d'histologie)*. 51: 279–368.
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K., Luther A. 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 24: 147–155.
- Scherba G. 1958. Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nests of *Formica ulkei* Emery (Formicidae). *Insectes Sociaux*. 5: 201–213.
- Scherba G. 1962. Mound temperatures of the ant *Formica ulkei* Emery. *American Midland Naturalist*. 67: 373–385.
- Seeley T., Heinrich B. 1981. Regulation of temperature in the nests of social insects. In: *Insect Thermoregulation*. New York: John Wiley & Sons: 159–234.
- Sekioka M., Yuhara K. 1974. Heat Flux Estimation in Geothermal Areas Based on the Heat Balance of Ground Surface. *Journal of Geophysical Research*. 79(14): 2053–2058.
- Steiner A. 1924. Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameisen (*Formica rufa* var. *rufa-pratensis* For.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 2: 23–56.
- Steiner A. 1925. Temperaturmessung in den Nestern der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufa-pratensis* For.) und der Wegameise (*Lasius niger* L.) während des Winters. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern*. 7: 1–12.
- Steiner A. 1929. Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, im Nest von *Formica exsecta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 9: 1–66.
- Steiner A. 1947. Der Wärmehaushalt der einheimischen sozialen Hautflüger (Wespen, Hummeln, Bienen und Ameisen). *Beilage zum Jahresbericht über das städtische Gymnasium in Bern*. 2: 139–256.
- Wang H. 1979. Osnovnye formuly i dannye po teploobmenu dlya inzhenerov. Spravochnik [The basic formulas and data on heat transfer for engineers. Handbook]. Moscow: Atomizdat. 216 p. (in Russian).
- Wellenstein G. 1928. Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 14: 1–68.
- Wheeler W.M. 1910. Ants: their structure, development and behavior. New York: Columbia University Press. 663 p.
- Zahn M. 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der Roten Waldameisen (*Formica rufa* L.). *Zoologische Beiträge*. 3: 127–194.