

УДК 595.796 : 591.543 : 577.49

© В. Е. Кипятков и Е. Б. Лопатина

**СОЦИАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ НАСТУПЛЕНИЯ
И ПРЕКРАЩЕНИЯ ДИАПАУЗЫ ЛИЧИНОК РАБОЧИМИ
МУРАВЬЯМИ ТРЕХ ВИДОВ РОДА MYRMICA LATREILLE
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

[V. YE. KIPYATKOV A. YE. B. LOPATINA. SOCIAL REGULATION
OF THE LARVAL DIAPAUSE BY WORKERS OF THREE SPECIES
OF THE ANT GENUS MYRMICA LATREILLE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)]

Колония муравьев — это социально организованная группа особей, способных существенным образом воздействовать на поведение, развитие и физиологическое состояние всех ее членов. Подобная *социальная регуляция*, или иначе — *социальный контроль*, затрагивает практически все аспекты жизнедеятельности насекомых и играет центральную роль в организации колонии (Wilson, 1971; Brian, 1983; Passera, 1984; Hölldobler, Wilson, 1990). Чрезвычайно велика роль социальных факторов и в регуляции процессов размножения и развития в колонии муравьев.

До последнего времени исследования социальной регуляции размножения и развития муравьев проводились в основном по двум направлениям: 1) изучение влияния рабочих и царицы на процессы развития и дифференциации особей разных каст и соотношение полов репродуктивного потомства (Wilson, 1971; Brian, 1983), 2) изучение регуляции яйцекладки и продуктивности царицы со стороны рабочих личинок (Brian, 1983; Tschinkel, 1988). В то же время социальный контроль наступления и прекращения диапаузы в связи с регуляцией сезонного развития муравьев почти не привлекал внимания энтомологов (Brian, 1977, 1983), и до начала наших работ исследований в данной области было известно совсем немного (Кипятков, 1981).

Первые исследования в этой области провел Брайен (Brian, 1995) на *Myrmica rubra*. Он использовал в экспериментах диапаузирующих осенних личинок третьего возраста различных размеров, за которыми ухаживали рабочие, находившиеся в одном из двух физиологических состояний; либо весенние муравьи, только что возобновившие активность после продолжительной зимовки в холодильнике, либо осенние особи уже прошедшие после зимовки полный цикл выращивания расплода при оптимальных температурах в течение трех или более месяцев. Оказалось, что весенние рабочие в этих условиях стимулировали быстрый рост и вызывали окукливание многих осенних личинок. Мелкие личинки при 25° очень быстро росли и все окуклились в течение четырех недель; при 20° окуклилось большинство мелких личинок, и лишь немногие из них выросли, но остались в состоянии диапаузы. Среди личинок среднего и крупного размера при 25° окуклилось не более половины, а при 20° — лишь

немногие особи. Таким образом, диапауза крупных личинок значительно глубже и устойчивей, чем у мелких, что будет специально обсуждено далее.

В то же самое время диапаузирующие личинки при 20° только росли и практически не окукливались, когда их кормили рабочие в осеннем физиологическом состоянии. Лишь при температуре 25°, которая, как показал Брайен, существенно выше оптимума для развития, составляющего 21—22°, и поэтому провоцирует возобновление развития, окукливались некоторые крупные и средние и почти все мелкие личинки, диапауза которых не так глубока.

Таким образом, рабочие в весеннем физиологическом состоянии оказались способными прерывать диапаузу примерно у половины крупных и практически у всех мелких осенних личинок. Интересно, однако, что при этом всегда появлялись куколки рабочих и никогда стимулируемые весенними муравьями осенние личинки не развивались в крылатых самок. Для приобретения личинками такой способности им необходима зимовка. Протекающий при этом физиологический процесс Брайен назвал *вернализацией* (Brian, 1955).

Подобное явление наблюдали и на других видах муравьев. Так, еще эксперименты Вессона (Wesson, 1940) впервые продемонстрировали, что крылатые самки *Leptothorax longispinosus* и *L. curvispinosus* могут развиваться только из перезимовавших личинок. То же впоследствии было показано на *L. nylanderi* (Chauvin, 1947; Plateaux, 1971) и *L. acervorum* (Buschinger, 1973). Необходимость зимовки колонии муравьев для того, чтобы личинки могли развиваться в крылатых самок, установлена также для *Tetramorium caespitum* (Poldi, 1961, 1963) и *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1969).

В экспериментах с отдельным охлаждением личинок и рабочих *M. rubra* М. В. Брайен обнаружил, что вернализация происходит именно у личинок, поскольку незимовавшие особи никогда не развиваются в крылатых самок, даже если их выкармливают весенние рабочие. Результаты М. В. Брайена были подтверждены на том же виде экспериментами Уэйра (Weir, 1959), который, кроме того, установил, что молодые рабочие, недавно вышедшие из куколок, по своему физиологическому состоянию эквивалентны осенним, поскольку не могут стимулировать окукливание диапаузирующих личинок.

Л. Плато проделал сходные эксперименты на *L. nylanderi* и выяснил, что весенние рабочие данного вида способны стимулировать развитие и окукливание осенних личинок, но при этом всегда появляются только куколки рабочих, но никогда крылатых самок. При спонтанном возобновлении окукливания в колониях этих муравьев личинки также всегда развивались только в рабочих, но когда в такую колонию добавляли весенних личинок, то они становились крылатыми самками (Plateaux, 1971). Следовательно, у *L. nylanderi* процесс вернализации также происходит у личинок.

Таким образом, социальные механизмы (в данном случае физиологическое состояние рабочих) контролируют у муравьев не только наступление и прекращение диапаузы, но и процессы выращивания крылатых. То же самое было обнаружено и в экспериментах на *Cataglyphis cursor*. Рабочие этого вида способны выращивать крылатых только в первые недели после окончания зимовки. При этом оказалось, что важное значение имеет именно физиологическое состояние рабочих: весенние рабочие с успехом выращивают крылатых как из самых первых откладываемых весной яиц, так и из тех, что появляются позже и в обычных условиях дают только рабочих (Cagniant, 1981, 1988).

Обнаружение фотопериодических реакций у муравьев рода *Myrmica* (Кипятков, 1972, 1974а) позволило разработать принципиально иную схему экспериментов для изучения социальной регуляции наступления и прекращения диапаузы. Физиологическое состояние рабочих легко изменить путем воздействия альтернативных фотопериодов: при коротком (менее 15 ч) дне у муравьев наступает диапауза, но после этого двухнедельная экспозиция при длинном дне и температуре 25° ведет к быстрой фотопериодической реактивации (Кипятков, 1977). После этого удалось экспериментально доказать, что личинки *M. rubra* не воспринимают фотопериод самостоятельно и их развитие целиком контролируют ухаживающие за ними рабочие. Длиннодневные, т. е. физиологически активные, рабочие стимулируют быстрый рост и окукливание как развивающихся летних, так и диапаузирующих осенних личинок. Короткодневные, т. е. физиологически неактивные (диапаузирующие), рабочие не способны вызывать рост и окукливание личинок, в том числе и летних личинок, которые впадают при этом в диапаузу (Кипятков, 1974б, 1976). Таким образом, короткодневные рабочие индуцируют у личинок диапаузу, а длиннодневные — ее прерывают, т. е. оказывают на личинок реактивирующее воздействие.

Все эти факты позволили прийти к выводу (Кипятков, 1976), что личинки *M. rubra* не воспринимают фотопериод самостоятельно, их развитие летом и осенью весьма пластично и, за исключением некоторых чаще наиболее крупных особей с устойчивой диапаузой, находится под полным контролем рабочих, которые могут вызывать развитие и окукливание личинок или же индуцировать у них диапаузу.

При изучении механизмов социальной регуляции мы широко применяли и экспериментальную схему, впервые использованную Брайеном (Brian, 1955), расширив ее за счет включения также и перезимовавших, т. е. прошедших холодную реактивацию, личинок и цариц. Этот методический прием фактически основан на *искусственном расфазировании годичных циклов развития* экспериментальных колоний и позволяет одновременно работать с муравьями в весеннем физиологическом состоянии, т. е. готовыми начать свой очередной цикл развития, и с осенними колониями, уже закончившими развитие и находящимися в состоянии диапаузы. В такой ситуации становятся возможными эксперименты с контролируемым перемещением (обменом между колониями) диапаузирующих или развивающихся личинок, диапаузирующих или откладывающих яйца цариц в другие гнезда с реактивированными (весенними) или диапаузирующими (осенними) муравьями. В результате могут быть обнаружены и исследованы регуляторные воздействия рабочих муравьев на личинок или цариц, вызывающие наступление диапаузы или же, напротив, возобновление развития и откладки яиц. Могут быть также выявлены и другие формы социальной регуляции, например влияние цариц на развитие личинок или гипотетически возможное влияние личинок на рабочих особей и цариц.

Первые эксперименты по этой методике были выполнены Кипятковым (1979) на *M. rubra* и в целом подтвердили результаты пионерской работы М. В. Брайена: мелкие весенние личинки, прошедшие нормальную холодную реактивацию, не окукливаются, если за ними ухаживают диапаузирующие осенние рабочие, тогда как рабочие в весеннем физиологическом состоянии вызывают окукливание 85—90 % выживших мелких личинок, как реактивированных весенних, так и диапаузирующих осенних. На основании этих и предшествовавших исследований был сделан вывод об исключительной пластичности развития личинок *M. rubra* и полной зависимости его от физиологического состояния рабочих особей (Кипятков, 1979).

Последующие исследования были проведены нами на двух видах муравьев, относящихся к другому роду, — *Camponotus herculeanus* и *C. japonicus* (Kiryatkov & Lopatina, 1994, 1996). Оказалось, что контроль наступления и прекращения диапаузы личинок со стороны рабочих фактически является абсолютным: рабочие в весеннем физиологическом состоянии способны стимулировать быстрый рост и окукливание всех или практически всех диапаузирующих осенних личинок, а осенние диапаузирующие рабочие полностью блокируют развитие любых личинок, в том числе и перезимовавших, которые только растут, но ни одна из них не окукливается в этих условиях.

Однако аналогичные эксперименты, проведенные в дальнейшем на *Lasius niger* и *Leptothorax acervorum*, привели к нескольким неожиданным результатам. Оказалось, что возможности социального контроля развития и диапаузы личинок у обоих видов гораздо более ограничены, чем у видов, исследованных нами ранее. Перезимовавшие, т. е. прошедшие холодовую реактивацию, рабочие *L. niger* способны нарушить диапаузу у значительной части осенних личинок, но при этом окукливается не более 85 % мелких и только 30—40 % крупных личинок (среди выживших). Некоторые не только крупные, но и мелкие весенние личинки этого вида развиваются и окукливаются даже если их кормят осенние диапаузирующие рабочие; значит, для окукливания части (до 17 %) личинок вполне достаточно холодной реактивации. Следовательно, развитие личинок *L. niger* в целом менее пластично, и рабочие не могут его полностью контролировать, индуцируя или прекращая диапаузу (Кипятков и др., 1996). Развитие личинок *L. acervorum* еще более независимо от рабочих, которые практически не могут влиять на наступление и прекращение их диапаузы (Кипятков и др., 1997).

Целью данной работы было выяснение возможных пределов вариабельности механизмов социальной регуляции диапаузы в пределах одного рода. Для этого мы провели эксперименты, оценивающие степень и характер влияния рабочих муравьев на индукцию и терминацию диапаузы у трех видов *Myrmica*: *M. lobicornis* Nyl., *M. rubra* (L.) и *M. ruginodis* Nyl.

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 94-04-12183) и организации Европейского союза ИНТАС (грант 94-2072).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для экспериментов был собран в окрестностях Санкт-Петербурга (пос. Вырица Гатчинского р-на) летом 1995 г. Колонии муравьев, закончивших свое развитие осенью, поместили в холодильник для искусственной зимовки при температуре 3—5°. Через 4 месяца, когда холодовая реактивация завершилась, колонии перенесли в благоприятные для развития условия (22.5°, длина дня 20 ч), и в них начался нормальный сезонный цикл развития. Через 1—1.5 месяца их переместили в условия короткого (12 ч) дня при той же температуре, что привело к наступлению диапаузы спустя 1.5—2 месяца, т. е. к маю 1996 г. В это время в природе были собраны колонии тех же видов муравьев, прошедшие естественную зимовку и готовые к развитию. После этого мы провели обмена личинками между природными колониями муравьев, только что закончившими зимовку, и лабораторными колониями, находившимися в состоянии диапаузы.

Эксперименты включали три варианта сочетания рабочих и личинок: 1) перезимовавшие рабочие с перезимовавшими личинками, 2) перезимовавшие рабочие с диапаузирующими личинками, 3) диапаузирующие рабочие с перезимовавшими личинками (далее в тексте при изложении результатов будут для краткости использованы номера этих вариантов). Четвертый возможный вариант (диапаузирующие рабочие с диапаузирующими личинками) не использовали, поскольку результаты всех предшествовавших исследований однозначно свидетельствовали о том, что в подобной ситуации личинки никогда не окукливаются.

Для экспериментов из перезимовавших и диапаузирующих колоний муравьев отбирали личинок разных размеров (от мелких до самых крупных) примерно в равном количестве. Использовали группы из 50—100 рабочих муравьев с одной-двумя царицами. В каждую группу помещали 20—60 личинок. В эксперименте с *M. lobicornis* были только три моногинных колонии численностью 200—250 рабочих каждая; поэтому в них поместили по 300 личинок. Более подробные сведения о численности экспериментальных групп приведены в таблице.

Муравьев содержали при коротком (12 ч) дне и температуре 22.5°. Кормили два раза в неделю разрезанными на части тараканами *Nauphoeta cinerea* и 15 %-ным раствором меда или сахара. При еженедельных осмотрах гнезд под бинокулярным микроскопом приблизительно определяли количество окуклившихся и неокучлившихся личинок. Для точного подсчета расплода муравьев на короткое время усыпляли углекислым газом. Эту процедуру проводили несколько раз в течение эксперимента; при этом удаляли и подсчитывали всех появившихся куколок, а также изымали яйца, отложенные царицами, и личинок первого возраста, появившихся из них, чтобы не спутать их потом с личинками, помещенными в гнезда в начале опыта. Эксперименты закончили через два-три месяца, когда во всех группах муравьев полностью прекратилось окукливание помещенных туда личинок. В конце экспериментов были подсчитаны все оставшиеся в группах неокучлившиеся личинки.

Достоверность различий долей (процентов), вычисленных по суммарным данным, определяли методом Ф с использованием критерия Фишера (Плохинский, 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты всех проведенных экспериментов суммированы в таблице. Выживаемость личинок в большинстве групп муравьев была выше 60 %; причем меньше всего личинок *M. rubra* и *M. ruginodis* выжило во втором варианте (хотя эти различия не всегда достоверны), где перезимовавшие рабочие побуждали к развитию диапаузирующих личинок, что обычно и наблюдается в подобного рода экспериментах (Кипятков и др., 1996, 1997; Кипятков, 1979). Вероятно, стимулирующее воздействие рабочих, направленное на прекращение диапаузы, ставит диапаузирующих личинок в условия, неадекватные их физиологическому состоянию, что и вызывает повышенную смертность последних. В этой связи становится понятным, почему в эксперименте с *M. lobicornis* выживаемость личинок во втором варианте была не ниже, чем в других вариантах: перезимовавшие рабочие этого вида не способны стимулировать окукливание диапаузирующих личинок (см. ниже) и поэтому не вызвали снижения выживаемости.

Все выжившие перезимовавшие личинки *M. rubra* и *M. ruginodis* окуклились в первом варианте, где за ними ухаживали перезимовавшие рабочие. У *M. lobicornis* окуклились не все, но большая часть (84 % от выживших) личинок. Вероятно, неполное окукливание связано с тем, что в экспериментальных колониях этого вида на каждого рабочего приходилось несколько больше личинок, чем в группах *M. rubra* и *M. ruginodis*, и поэтому не все личинки могли получать достаточное количество корма, как это нередко бывает весной в естественных колониях *Myrmica* (Brian, 1978, 1983).

В то же самое время весенние личинки при кормлении диапаузирующими рабочими (третий вариант) окуклились далеко не все. Следовательно, рабочие в осеннем физиологическом состоянии способны воспрепятствовать возобновлению развития части перезимовавших личинок и вызвать у них повторную индукцию диапаузы. Однако развитие многих весенних личинок достаточно автономно, и они все-таки окукливаются, несмотря на влияние диапаузирующих рабочих. Очень интересно, что таких личинок оказалось значительно и достоверно больше у *M. rubra* (в среднем 67.1 % от выживших) по сравнению с *M. ruginodis* (31.7 %). Весенние личинки *M. lobicornis* оказались примерно в той же степени зависимы в своем

Результаты экспериментов с обменом личинками у муравьев рода *Mutilla*

Варианты эксперимента	№ группы	Общее число личинок	Выжившие личинки		Окуклившиеся личинки			Неокуклившиеся личинки		
			количе-ство	процент от общего количества	количе-ство	процент от общего количества	процент от общего количества	количе-ство	процент от общего количества	процент от выживших
<i>Mutilla gignodis</i>										
Перезимовавшие рабочие	Перезимовавшие личинки	20	15	75	15	75	0	0	0	0
		20	13	65	13	65	0	0	0	0
	в Σ	40	28	70аб	28	70аб	0	0ад	0ад	0
	Диапаузирующие личинки	25	11	44	4	16	7	28	63.6	0
		25	11	44	6	24	5	20	45.5	0
	3	20	6	30	6	30	0	0	0	0
	в Σ	70	28	40ае	16	22.9ае	12	17.1аж	42.9аж	0
	6А	40	21	52.5	7	17.5	14	35	66.7	0
	6Б	40	24	60	7	17.5	17	42.5	70.8	0
	8	40	12	30	4	10	8	20	66.7	0
10	40	25	62.5	8	20	17	42.5	68	0	
в Σ	160	82	51.36ж	26	16.36ж	56	35аи	68.3аи	0	
<i>Mutilla gibba</i>										
Перезимовавшие рабочие	Перезимовавшие личинки	60	54	90	54	90	0	0	0	0
		60	34	56.7	34	56.7	0	0	0	0
	в Σ	120	88	73.3з	88	73.3зг	0	0бве	0бве	0
	Диапаузирующие личинки	45	38	84.4	27	60	11	24.4	28.9	0
		45	28	62.2	21	46.7	7	15.6	25	0
	3	45	25	55.6	16	35.6	9	20	36	0
	в Σ	135	91	67.4ве	64	47.4ве	27	206з	29.76з	0
	13	60	53	88.3	41	68.3	12	20	22.6	0
	2А	60	42	70	23	38.3	19	31.7	45.2	0
	8В	60	51	85	34	56.7	17	28.3	33.3	0
в Σ	180	146	81.1вж	98	54.4згж	48	26.7вк	32.9вк	0	

Варианты эксперимента	№ группы	Общее число личинок	Выжившие личинки		Окуклившиеся личинки			Неокуклившиеся личинки		
			количество	процент от общего количества	количество	процент от общего количества	процент от выживших	количество	процент от общего количества	процент от выживших
<i>Myrmica lobicornis</i>										
Перезимовавшие рабочие	2	300	250	83.3гз	210	70	84где	40	13.3где	16где
Диapaузирyющие личинки	1	300	240	80де	3	1де	1.3гжз	237	79гжз	98.8гжз
Диapaузирyющие рабочие	3	300	194	64.7гдж	54	18дз	27.8гк	140	46.7гк	72.2гк

Примечание. Статистические сравнения достоверности различий процентных долей проведены по суммарному количеству личинок для всех групп в каждом варианте эксперимента, внутри каждого вида достоверность различий определена между всеми вариантами эксперимента, между разными видами — только по аналогичным вариантам эксперимента; одинаковыми буквами в каждой колонке обозначены достоверно (в большинстве случаев при $P \leq 0.01-0.001$) различающиеся значения.

развитии от рабочих, как и личинки *M. ruginodis*: при кормлении их диапаузирующими рабочими окуклилось только 27.8 % от выживших.

Совершенно иной характер имеют различия между тремя исследованными видами, касающиеся влияния рабочих в весеннем физиологическом состоянии на диапаузирующих осенних личинок. У *M. rubra* и *M. ruginodis* в этом (втором) варианте окукливалось значительное количество (от 36 до 100 % от выживших) личинок, причем в среднем у *M. rubra* больше (70.3 %), чем у *M. ruginodis* (57.1 %), хотя эти различия недостоверны. В то же время у *M. lobicornis* в данном варианте окуклились только 3 личинки из 300, т. е. перезимовавшие рабочие этого вида фактически не могут прекращать диапаузу и стимулировать развитие осенних личинок.

Таким образом, полученные результаты в целом подтверждают ранее сделанный вывод (Кипятков, 1979) о значительной пластичности развития личинок *M. rubra* и контролируемости его со стороны рабочих, способных стимулировать окукливание личинок или индуцировать у них диапаузу как в процессе фотопериодической регуляции сезонного цикла, так и после холодной реактивации в весенний период. В этом отношении *M. rubra* и *M. ruginodis* оказались довольно близки. Что же касается *M. lobicornis*, то возможности социальной регуляции развития личинок этого вида со стороны рабочих значительно более ограничены.

Однако социальный контроль развития личинок со стороны рабочих ни в коей мере не является абсолютным. Так, физиологически активные весенние рабочие *M. rubra* и *M. ruginodis* способны вызвать окукливание большей части диапаузирующих личинок, но у 10—15 % мелких (по данным Кипяткова, 1979) и до 30—40 % в среднем у более крупных из них (по данным, приведенным выше) диапауза не прекраща-

ется. Точно так же и при фотопериодической реактивации (Кипятков, 1974б, 1976) длиннодневные рабочие *M. rubra* «заставляют» окукливаться не всех диапаузирующих личинок, до 25 % которых остается в диапаузе (это преимущественно более крупные личинки, диапауза которых устойчивее).

В то же время диапаузирующие осенние рабочие также индуцируют диапаузу не у всех, а только у 90—95 % развивающихся летних личинок (Кипятков, 1974б, 1976), и не могут предотвратить окукливание значительной части (30—65 %) перезимовавших личинок, которые после холодной реактивации имеют высокий потенциал развития и окукливаются даже тогда, когда их выкармливают осенние рабочие.

Следовательно, развитие части более крупных личинок *M. rubra* и *M. ruginodis* оказывается практически не зависимым от рабочих: осенью диапауза их столь глубока, что физиологически активные рабочие не могут ее прекратить, а после холодной реактивации эти личинки способны быстро развиваться и окукливаться вне зависимости от физиологического состояния рабочих-нянек.

Чрезвычайно интересен тот факт, что *M. rubra* и *M. ruginodis*, будучи филогенетически очень близкими видами, оказались достаточно сходными и по механизмам социальной регуляции диапаузы личинок, а *M. lobicornis* как вид, относящийся к другой таксономической группе (Радченко, 1994), существенно отличается от них по этим аспектам жизнедеятельности. Пока не представляется возможным дать предварительное объяснение обнаруженных нами различий. Для этого необходимы более глубокие сравнительные исследования социальной регуляции у видов *Myrmica*. Однако уже сейчас ясно, что механизмы социальной регуляции наступления и прекращения диапаузы в колонии муравьев могут различаться весьма значительно даже в пределах родов, не говоря уже о таксонах более высокого ранга.

Все изложенные выше факты приводят нас к очень важному выводу (Кипятков & Лоратина, 1996) о существовании среди муравьев гораздо более значительной изменчивости и разнообразия систем социальной регуляции наступления и прекращения диапаузы, чем можно было предполагать еще несколько лет назад. Полнота возможной регуляции рабочими муравьями развития и диапаузы личинок варьирует от почти абсолютного контроля, когда физиологическое состояние рабочих однозначно определяет судьбу выкармливаемых ими личинок (диапаузирующие рабочие индуцируют у личинок диапаузу, физиологически активные — прекращают диапаузу и стимулируют развитие и окукливание), до весьма ослабленного влияния, когда диапаузирующие рабочие не могут предотвратить окукливание большей части реактивированных в течение зимовки личинок, а перезимовавшие весенние рабочие способны вызвать развитие и окукливание лишь небольшого числа диапаузирующих осенних личинок. Ясно, что у многих видов могут быть реализованы и промежуточные варианты регуляции развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведены обмены личинками между природными колониями муравьев, только что закончившими зимовку, и лабораторными колониями, находившимися в состоянии диапаузы. Использованы три экспериментальных варианта: 1) перезимовавшие рабочие с перезимовавшими личинками, 2) перезимовавшие рабочие с диапаузирующими личинками, 3) диапаузирующие рабочие с перезимовавшими личинками. Эксперимент продолжался 2—3 месяца до полного прекращения окукливания личинок. В

первом варианте окуклились все выжившие перезимовавшие личинки *M. rubra* и *M. ruginodis* и 84 % личинок *M. lobicornis*. Однако такие же весенние личинки при кормлении диапаузирующими рабочими (третий вариант) окуклились далеко не все, причем их оказалось значительно и достоверно больше у *M. rubra* (в среднем 67.1 % от выживших), чем у *M. ruginodis* (31.7 %). Следовательно, рабочие в осеннем физиологическом состоянии способны воспрепятствовать возобновлению развития части (25—70 % от выживших) перезимовавших личинок и вызвать у них повторную индукцию диапаузы. Весенние личинки *M. lobicornis* оказались примерно в той же степени зависимы в своем развитии от рабочих, как и личинки *M. ruginodis*: окуклилось только 27.8 % от выживших. Диапаузирующие осенние личинки *M. rubra* и *M. ruginodis* при выкармливании рабочими в весеннем физиологическом состоянии (второй вариант) окукливались в значительном количестве (36—100 % от выживших), причем в среднем больше у *M. rubra* (70.3 %), чем у *M. ruginodis* (57.1 %), хотя эти различия недостоверны. В то же время у *M. lobicornis* в данном варианте окуклились только три личинки из 300. Таким образом, перезимовавшие рабочие этого вида фактически не могут прекращать диапаузу и стимулировать развитие осенних личинок. Заслуживает специального внимания тот факт, что *M. rubra* и *M. ruginodis* — филогенетически очень близкие виды, оказались достаточно сходными и по механизмам социальной регуляции наступления и прекращения диапаузы личинок, а *M. lobicornis* — вид из другой таксономической группы, существенно отличается от них в этом отношении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кипятков В. Е. Обнаружение фотопериодической реакции у муравьев рода *Myrmica* // Докл. АН СССР. 1972. Т. 205. С. 251—253.
- Кипятков В. Е. Изучение фотопериодической реакции у муравья *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). 1. Основные параметры реакции // Энтомол. обзор. 1974а. Т. 53, вып. 3. С. 535—545.
- Кипятков В. Е. Изучение фотопериодической реакции у муравья *Myrmica rubra* L. II. Влияние фотопериода и физиологического состояния рабочих муравьев на развитие личинок // Вестник Ленингр. ун-та. 1974б. № 9. С. 17—24.
- Кипятков В. Е. Изучение фотопериодической реакции у муравья *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). 5. Восприятие фотопериодической информации колонией муравьев // Энтомол. обзор. 1976. Т. 55, вып. 4. С. 777—789.
- Кипятков В. Е. Изучение фотопериодической реакции у муравья *Myrmica rubra* L. 4. Фотопериодическая реактивация // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 1. С. 60—71.
- Кипятков В. Е. Экология фотопериодизма у муравья *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обзор. 1979. Т. 58, вып. 3. С. 490—499.
- Кипятков В. Е. Механизмы регуляции процессов развития у муравьев // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады на 33-м ежегодном чтении 3—4 апреля 1980 г. Л.: Наука, 1981. С. 59—91.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. и Пинегин А. Ю. Влияние рабочих особей и царицы на наступление и прекращение диапаузы личинок у муравья *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обзор. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 507—515.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. и Пинегин А. Ю. Социальная регуляция развития и диапаузы у муравья *Leptothorax acervorum* (Fabr.) (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 1. С. 55—62.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во Московск. гос. ун-та, 1970. 367 с.
- Радченко А. Г. Таксономическая структура рода *Myrmica latreille* (Hymenoptera, Formicidae) Евразии // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 6. С. 39—51.
- Buschinger A. The role of daily temperature rhythms in brood development of ants of the tribe Leptothoracini (Hymenoptera; Formicidae) // Effects of temperature on ectothermic organisms. Ed. Berlin: Springer Verlag, 1973. P. 229—232.
- Brian M. V. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation // Insectes Soc. 1955. Vol. 2. P. 85—114.

- Brian M. V. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 6. Factors influencing the course of female development in the early third instar // *Insectes Soc.* 1963. Vol. 10. P. 91—102.
- Brian M. V. Regulation of sexual production in an ant society // *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique* (Paris, 1967). N 173. 1968. P. 61—76.
- Brian M. V. *Social insects. ecology and behavioural biology.* London & New York: Chapman and Hall, 1983. 377 p.
- Cagniant H. Étude des stades larvaires, de la lignée des ailes et de la lignée des ouvrières, dans des colonies avec reine et des colonies sans reine chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. (H.F.) // *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 1981. Vol. 116. P. 192—206.
- Cagniant H. Étude expérimentale du rôle des ouvrières dans le développement des sexués ailés chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonsc.) (Hyménoptères, Formicidae) // *Insectes Soc.* 1988. Vol. 35. P. 271—292.
- Chauvin R. Sur l'élevage du *Leptothorax nylanderi* (Hyménoptères, Formicidae) et sur l'es-saimage in vitro // *Bull. Soc. Zool. Fr.* 1947. Vol. 72. P. 151—157.
- Hölldobler B., Wilson E. O. *The ants.* Belknap Press, Cambridge, Mass., 1990. 732 p.
- Kipyatkov V. E. Annual cycles of development in ants: diversity, evolution, regulation // *Proc. Coll. Soc. Ins.* 1993. Vol. 2. P. 25—48.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Social regulation of larval development and diapause by the worker ants // *Les Insectes Sociaux.* 12th Congr. Int. Union Study Social Insects. Paris, 1994. P. 317.
- Kipyatkov V. E. a. E. B. Lopatina. Comparative study of social regulation of development and diapause in ants // *Abstracts of the IV International Colloquium on Social Insects,* St. Petersburg, 18—24 August 1996. P. 28.
- Passera L. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et *Passera* et *Plagiolepis xene* Stårcke (Hymenoptera, Formicidae) // *Ann. Sci. Natur. (Zool.).* 1969. Vol. 11. P. 327—482.
- Passera L. *L'organisation sociale des fourmis.* Privat, Toulouse, 1984. 360 p.
- Plateaux L. Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). II. Activité des ouvrières et déterminisme des castes // *Ann. Sci. Nat. (Zool.).* 1971. Vol. 13. P. 1—90.
- Poldi B. Studi sulla fondazione dei nidi nei Formicidi. II. Preliminari annotazioni di patologia // *Atti IV Congresso UIEIS* 1961. Vol. 12.
- Poldi B. Studi sulla fondazione dei nidi nei Formicidi. I. *Tetramorium caespitum* L. *Symposia genetica et biologica italica* // *Atti del IV congresso dell'U.I.E.I.S. Pavia,* 1963. P. 132—199.
- Tschinkel W. R. Social control of egg-laying rate in queens of the fire ant *Solenopsis invicta* // *Physiol. Ent.* 1988. Vol. 13. P. 327—350.
- Weir J. S. The influence of worker age on trophogenic larval dormancy in the ant *Myrmica* // *Insectes Soc.* 1959. Vol. 6. P. 271—290.
- Wesson L. G. An experimental study on caste determination in ants // *Psyche.* 1940. Vol. 47. P. 105—111.
- Wilson E. O. *The insect societies* // Belknap Press, Cambridge, Mass., 1971. 548 p.

Санкт-Петербургский
государственный университет.

Поступила 23 II 1998.

SUMMARY

The exchanges of larvae between ant colonies just after hibernation collected in nature in spring and diapausing laboratory colonies were accomplished. Three experimental sets were used: 1) overwintered workers with overwintered larvae; 2) overwintered workers with diapausing larvae; 3) diapausing workers with overwintered larvae. Experiment was finished in 2—3 months when the pupation ceased. In set 1 all survived larvae of *M. rubra* and *M. ruginodis* and 84 % of larvae of *M. lobicornis* pupated. However, far from all spring larvae pupated when they were fed by diapausing workers in set 2, the quantity of pupated larvae have been significantly higher in *M. rubra* (on the average, 67.1 % of survived) as compared to *M. ruginodis* (31.7 %). Since workers in autumn physiological state were able to prevent some of larvae (25—70 % of survived) from pupation and induce the recurring diapause in them. The development of spring larvae in *M. lobicornis* appeared to be as dependant on the state of workers as in *M. ruginodis*: only 27.8 %

of the survived larvae pupated. The diapausing autumn larvae of *M. rubra* and *M. ruginodis* fed by workers in spring physiological state (set 2) pupated in considerable numbers (36—100 % of survived), the share of pupated larvae have been of the average higher in *M. rubra* (70.3 %) than in *M. ruginodis* (57.1 %), though these differences were insignificant. At the same time only three *M. lobicornis* larvae out of 300 pupated in this set. Thus, the overwintered workers of this species could not in fact terminate diapause and stimulate the development in autumn larvae. Special attention should be paid to the fact that *M. rubra* and *M. ruginodis*, the phylogenetically very close species, appeared to be rather similar in their main features of the social control of diapause induction and termination in larvae whereas *M. lobicornis*, a species belonging to a remote taxonomic group, differed considerably from them in this respect.