

УДК 595.796:591.543:577.49

© В. Е. Кипятков и Е. Б. Лопатина

НЕАДАПТИВНЫЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ У МУРАВЬЕВ РОДА *MYRMICA* LATREILLE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) В БОРЕАЛЬНЫХ И СУБАРКТИЧЕСКИХ РЕГИОНАХ

[V. E. KIPYATKOV a. E. B. LOPATINA. INADAPTIVE PHOTOPERIODIC RESPONSES
IN ANTS OF THE GENUS *MYRMICA* LATREILLE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)
IN BOREAL AND SUBARCTIC REGIONS]

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные диапаузе и сезонно-циклическим адаптациям членистоногих, еще мало известно о возможной роли фотопериодических реакций (ФПР) в контроле сезонных циклов развития насекомых, обитающих в Арктике и Субарктике, а также в Антарктике и Субантарктике (Danks, 1981, 1987, 1999; Convey, 1996). Поскольку фотопериодические сигналы практически отсутствуют в этих регионах в течение всего лета по причине постоянного освещения (полярный день), никто не исследовал возможные эффекты, которые могли бы вызывать различные фотопериоды у обитающих там насекомых. Однако ФПР вполне могут быть обнаружены у членистоногих, обитающих в высокоширотных бореальных районах и даже в Субарктике, где несмотря на практически круглосуточное освещение в течение значительной части вегетационного сезона, фотопериодические стимулы все-таки существуют и могут быть восприняты животными (Danks, 1987).

Тем не менее этот вопрос до сих пор почти не привлекал внимания исследователей, и нам удалось найти в литературе только 5 работ, посвященных фотопериодическому контролю сезонного цикла развития 4 видов субарктических насекомых. Первым из них является жужелица *Pterostichus nigrita*. Она обладает двухступенчатой ФПР короткодневно-длиннодневного типа, контролирующей имагинальную диапаузу и созревание яичников самок, которое возможно только в том случае, когда за воздействием короткого дня (осенью), индуцирующим превителлогенез, следует экспозиция при длинном дне (в начале лета), приводящая к завершению вителлогенеза (Thiele, 1971, 1977). Созревание гонад у самок контролирует обычная (т. е. не ступенчатая) короткодневная ФПР (Ferenz, 1975a). Ференц (Ferenz, 1975b) исследовал ФПР самок *P. nigrita* из лабораторных культур, происходящих из двух географических регионов — Западной Германии (51° с. ш.) и Шведской Лапландии (64—66° с. ш.). Оказалось, что критические фотопериоды длиннодневной реакции (контролирующей вителлогенез) у обеих популяций одинаковы и составляют около 13 ч света в сутки, что в равной мере обеспечивает нормальное созревание яичников самок после зимовки как на юге, так и в Субарктике. В то же время порог короткодневной реакции (контролирующей превителлогенез) у лапландской популяции оказался значительно выше (19.5 ч), чем у популяции из

Германии (15.5 ч). Точно так же пороговая длина дня для ФПР, контролирующей созревание семенников самцов, составляла 16.8 ч для жуков из Германии, но 22 ч — для лапландских особей. Эти различия, очевидно, вызваны тем, что в конце летнего сезона, когда у жуков должно происходить созревание гонад, продолжительность дня в субарктической Лапландии значительно больше, чем в Германии. Эксперименты Тиле (Thiele, 1977) подтвердили данные Ференца и позволили обнаружить существенные различия между этими же двумя популяциями в физиологических механизмах измерения длины дня, которые также определенным образом связаны с широтными различиями сезонной динамики фотопериодов. Таким образом, параметры ФПР обеих популяций *P. nigrita* являются адаптивными в естественных условиях их обитания.

Две работы Норлинга (Norling, 1984a, b) посвящены стрекозам, обладающим, как и жужелицы, двухступенчатыми фотопериодическими реакциями. Воздействие длинного дня в течение лета препятствует завершению развития личинок стрекоз и индуцирует у них диапаузу (короткодневный ответ). После экспозиции при коротком дне и низких температурах в течение осени и зимы личинки способны к быстрому развитию весной, когда длина дня превысит пороговую (длиннодневный ответ).

Норлинг исследовал сезонные циклы и фотопериодические реакции двух видов стрекоз на юге (58°42' с. ш.) и на севере (67°50' с. ш.) Швеции. У *Coenagrion hastulatum* перезимовавшие личинки из южной популяции демонстрировали длиннодневный ответ на фотопериоды с длиной дня 19.3 и 24 ч, в то время как завершение развития северных личинок вызывало только непрерывное освещение (Norling, 1984a). Порог ФПР у личинок второго вида — *Leucorrhinia dubia* — из северной популяции оказался на 4—6 ч выше по сравнению с южными личинками; многие северные личинки демонстрировали короткодневный ответ на фотопериоды с длиной дня 21.5 и даже 24 ч (Norling, 1984b). Автор совершенно справедливо связывает обнаруженные различия ФПР с адаптациями исследованных популяций к локальным особенностям климата и сезонной динамики фотопериода.

Исследование широтной изменчивости фотопериодических и температурных реакций, определяющих наступление личиночной диапаузы у мухи-дрозофилиды *Chymomyza costata*; проведенное совсем недавно (Riihimaa et al., 1996) на серии популяций, обитающих на широтах от 43 до более 68° с. ш., показало, что пороговая длина дня длиннодневной ФПР возрастает с юга на север в среднем на 1 ч 9 мин на каждые 5° широты, однако эта зависимость явно ослабевает в северной части клины, так что между 65 и 68° с. ш. критический фотопериод увеличивается только на 15 мин. Авторы приходят к выводу, что в самых северных популяциях этого вида в индукции диапаузы личинок ведущая роль переходит от фотопериода к температуре.

Муравьи, несмотря на ярко выраженную термофильность, в своем распространении заходят далеко на север, причем некоторые из них проникли даже в субарктические районы (Holgerson, 1942; Kusnezov, 1957; Heinze a. Hölldobler, 1994), в том числе и несколько видов рода *Myrmica* (Радченко, 1994), представляющих интерес в связи с тем, что обладают фотопериодическими реакциями, контролирующими их сезонный цикл в умеренных широтах (Кипятков, 1972, 1974, 1981; Кипятков, 1993).

Сезонная стратегия *Myrmica* типична для муравьев, населяющих северные районы Палеарктики (Elmes, 1991; Кипятков, 1993). Годовая продукция расплода в колонии *Myrmica* разделена на две части: быстрый, или летний, расплод — личинки, развивающиеся из яиц без диапаузы и окукливающиеся в течение одного лета, и медленный, или зимующий,

расплод, личинки которого впадают в диапаузу в третьем (последнем) возрасте и завершают развитие только после зимовки (Brian, 1951, 1957). В конце лета у цариц наступает диапауза, и они прекращают яйцекладку. Яйца и личинки, не успевшие достичь последнего возраста и сформировать диапаузу до наступления холодов, погибают, и поэтому зимующий расплод состоит только из личинок третьего возраста (Brian, 1951; Elmes, 1991). Исследования Кипяткова (1972) на *M. rubra* и *M. ruginodis* продемонстрировали наличие у этих видов отчетливой длиннодневной ФПР, контролирующей наступление диапаузы у личинок и цариц. Детальное изучение параметров ФПР *M. rubra* позволило установить, что она действительно контролирует (совместно с температурой) продолжительность сезонного цикла развития этого вида в условиях Белгородской обл. (Кипятков, 1974, 1977а, б, 1979).

В дальнейших исследованиях было установлено, что у большинства муравьев умеренной зоны и у всех бореальных видов формирование зимней диапаузы контролируют не только внешние, но и внутренние факторы, и она в значительной степени является облигатной, т. е. в конце концов наступает даже при длинном дне и оптимальных для развития температурах. Следовательно, сроки наступления диапаузы в конце лета определяются неким эндогенным таймером при корректирующем влиянии экзогенных факторов — температуры и фотопериода (Kipyatkov, 1993; Кипятков, 1994). Было также обнаружено, что продолжительность сезонного цикла развития (т. е. периода от выхода из зимовки до наступления диапаузы в конце лета) видов *Myrmica* зависит от широты местности, в которой обитает популяция: при одних и тех же температурных и фотопериодических условиях в колониях муравьев из более южных районов диапауза наступает значительно позже, чем у муравьев из северных популяций (Kipyatkov, Lopatina, 1997а). Таким образом, северные популяции *Myrmica* отличаются от южных более коротким, эндогенно детерминированным периодом развития расплода. Это означает, что эндогенные механизмы играют большую роль в контроле сезонного развития северных видов и популяций *Myrmica* по сравнению с южными, но не исключает и возможного участия экзогенных факторов — фотопериода и температуры — в индукции диапаузы у северных популяций (Kipyatkov, Lopatina, 1997а, б). Однако до настоящего времени их значение не исследовано.

При продвижении на север муравьи *Myrmica* приспособливают свой годичный цикл к сокращению продолжительности теплого периода года путем уменьшения доли быстрого расплода и растягивания развития большинства личинок на два летних сезона (Kipyatkov, 1993). Наблюдения, проведенные нами в районе Северного полярного круга, показали, что колонии всех обитающих там видов *Myrmica* вообще не выращивают быстрый расплод, и все личинки в них обязательно зимуют (Kipyatkov, Lopatina, 1997б). Следовательно, завершение сезонного цикла развития колоний *Myrmica* в Субарктике в основном определяется сроками возникновения диапаузы цариц.

Все сказанное выше вызывает закономерный вопрос о характере возможного участия ФПР в контроле сезонного цикла развития муравьев *Myrmica*, обитающих в Субарктике и вообще в бореальных районах Палеарктики. В данной работе изложены первые результаты, полученные нами при исследовании этой проблемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Колонии муравьев собирали весной 1996—1997 гг. в самом начале их сезонного цикла развития в двух географических регионах: в Субарктике — окрестности ст. Поаяконда (Мур-

манская обл., 66°33' с. ш.) и пос. Чула (Карелия, около 66°15' с. ш.) и недалеко от Санкт-Петербурга (пос. Вырица Гатчинского р-на, около 59°15' с. ш.). В экспериментах использовали муравьев *Myrmica ruginodis* Nyl. (из всех трех районов), *M. scabrinodis* Nyl. (из Пояконды и Санкт-Петербурга) и *M. rubra* L. (только из Санкт-Петербурга).

Группы муравьев, составленные из особей, отобранных в случайном порядке из природных колоний (150 рабочих, одна царица и около 50 перезимовавших личинок в каждой), содержали в пластиковых лабораторных формикариях, состоявших из двух отделений — затемненной и увлажняемой (относительная влажность около 100 %) внутригнездовой части и освещаемого, но сухого внегнездового пространства, куда подавали корм. Кормили два раза в неделю разрезанными на части тараканами *Nauphoeta cinerea* и один раз — 15 %-ным раствором сахара.

До начала экспериментов группы муравьев содержали в фототермостатах при постоянной температуре $22.5 \pm 0.5^\circ$ или П-образном суточном терморитме 15/25° (по 12 ч в сутки при каждой температуре), являющемся наиболее оптимальным температурным режимом для муравьев *Myrmica* (Lopatina, Kipyatkov, 1997). Царицы во всех экспериментальных группах сразу же начали откладывать яйца, из которых появлялись личинки. Однако только в вариантах с муравьями из Санкт-Петербурга часть этих личинок окуклилась (эти результаты мы не рассматриваем в данной статье), а в группах из Субарктики окукливания быстрого расплода не было по причинам, уже обсуждавшимся выше. В середине июля 2/3 групп были перемещены в два новых фотопериодических режима (с сохранением прежних температурных условий). Таким образом, с момента начала экспериментов муравьи находились при трех фотопериодических режимах: *июньские фотопериоды* — максимальная продолжительность дня, характерная для середины июня (24 ч в экспериментах 1996 г. и 23 ч — 1997 г.); *августовские фотопериоды* — длина дня (включая половину гражданских сумерек), характерная для естественных условий в середине (16.5 ч для Петербурга и 18 ч для Субарктики) или в конце (17 ч для Субарктики) августа; *октябрьские фотопериоды* — длина дня 12 ч, характерная для поздней осени (начало октября).

При еженедельных осмотрах формикариев под бинокулярным микроскопом определяли наличие яиц, личинок всех возрастов и куколок. В трех экспериментальных вариантах (6, 7 и 9) отложенные за неделю яйца удаляли и подсчитывали, для чего муравьев на короткое время (менее 30 с) усыпляли углекислым газом (показано, что непродолжительный наркоз CO₂ не оказывает отрицательного воздействия на муравьев — Wardlaw, 1995).

После возникновения диапаузы у цариц яйца в гнездах через некоторое время исчезали (поскольку из них развивались новые личинки), что и служило признаком наступления диапаузы цариц в большинстве вариантов. Поэтому в этих вариантах для каждой экспериментальной группы определяли продолжительность периода присутствия яиц, т. е. промежуток времени от начала эксперимента до их исчезновения. Для вариантов, в которых яйца удаляли и подсчитывали, определяли реальную продолжительность яйцекладки, т. е. периода от начала эксперимента до прекращения появления новых яиц в группе.

Обработку полученных данных проводили с использованием программ Quattro Pro 6.0 и Statistica 4.3. Достоверность влияния факторов и различий между средними определяли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) и последующего сравнения средних с использованием *post hoc* тестов (Tukey HSD test, LSD test). В связи с тем что характер распределения полученных значений нередко достоверно отличался от нормального, при каждом сравнении мы использовали также непараметрические методы (Kruskal—Wallis H-test).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты всех проведенных экспериментов приведены в таблице. Прежде всего они продемонстрировали наличие отчетливой ФПП у всех исследованных видов и популяций. Влияние фотопериода на продолжительность яйцекладки достоверно как в целом (ANOVA: $F = 51.28$, $p = 0.0000$; Kruskal—Wallis: $df = 2$, $H = 54.15$, $p = 0.0000$), так и во всех вариантах экспериментов, кроме 7-го (результаты тестов см. в таблице).

При коротком осеннем дне (12 ч) диапауза цариц наступила очень быстро, и яйца исчезли в большинстве экспериментальных групп уже через месяц и лишь в некоторых — примерно через 1.5 месяца, в то время как при длиннодневных июньских фотопериодах продолжительность яйцекладки оказалась значительно больше, причем многие царицы еще

Влияние фотопериода на сроки наступления диапаузы у цариц трех видов *Mutilla* в экспериментальных группах из различных географических популяций

Вид	<i>M. rubra</i>			<i>M. ruginodis</i>			<i>M. scabrinodis</i>		
	Санкт-Петербург	Санкт-Петербург	Чула	Санкт-Петербург	Чула	Пояконда	Санкт-Петербург	Пояконда	
Район исследований	Санкт-Петербург	Санкт-Петербург	Чула	Санкт-Петербург	Чула	Пояконда	Санкт-Петербург	Пояконда	
Дата начала эксперимента	11 VII 1997	11 VII 1997	11 VII 1997	11 VII 1997	11 VII 1997	24 VII 1996	11 VII 1997	24 VII 1997	
Температурный режим	15/25°	15/25°	15/25°	15/25°	15/25°	22.5°	15/25°	22.5°	
Варианты экспериментов	1	2	3	2	3	4	5	6	
Измеряемый параметр	ПНЯ	ПНЯ	ПНЯ	ПНЯ	ПНЯ	ПНЯ	ПНЯ	ПНЯ	
При июньских фотопериодах (23—24 ч)	Число групп	5	5	5	5	7	5	3	
	Минимум	77	68	43	68	—	46	74	
	Максимум	••••92	••••92	••92	••••92	*84	•84	••84	
	В среднем	AB89	AB86	A75	AB84	AB84	A70	AB84	
	± σ	6.7	10.6	22.5	10.6	0	16.8	14.0	
При августовских фотопериодах (16.5—18 ч)	Число групп	5	5	4	5	—	4	2	
	Минимум	29	30	30	30	—	25	46	
	Максимум	36	88	88	88	—	•84	••81	
	В среднем	A32	B66	55	B66	—	42	63	
	± σ	3.6	24	25.1	24	—	28.4	21.7	
При октябрьских фотопериодах (12 ч)	Число групп	5	5	5	5	7	4	4	
	Минимум	24	30	24	30	17	17	18	
	Максимум	43	43	60	43	53	36	35	
	В среднем	B32	AB35	A34	AB35	A28	A25	A50	
	± σ	7.3	5.4	15	5.4	13.5	7.6	28.2	
Достоверность влияния фотопериода	ANOVA: F	147.84	4.65	14.9	4.65	—	19.75	2.58	
	p ≤	*0	*0.0344	*0.0007	*0.0344	—	*0	*0.1198	
	Kruskal-Wallis: H	9.98	6.55	9.27	6.55	—	19.3	4.36	
	df	2	2	2	2	2	2	2	
	p ≤	*0.0068	*0.0097	*0.0097	*0.0097	*0.0379	*0.0001	*0.1131	

Примечание. ПНЯ — период присутствия яиц (в днях), т. е. промежуток времени от начала эксперимента до исчезновения яиц в экспериментальной группе; ПЯ — продолжительность яйцекладки (в днях), т. е. периода от начала эксперимента до прекращения появления новых яиц в группе (отложенные яйца удаляли каждую неделю). ** — этот эксперимент был проведен студентом П. Н. Гаманиловым. • — в одной, •• — двух, ••• — трех, •••• — четырех или * — во всех группах яйцекладки не прекратилась до конца эксперимента, а поэтому ее максимальная и средняя продолжительность занижены. Одинаковыми буквами (А или В) в каждом варианте экспериментов отмечены значения средних, достоверно (при $p < 0.05$) отличающиеся друг от друга (Tukey HSD test, Kruskal-Wallis H-test). Звездочкой отмечены значения p , свидетельствующие о достоверном влиянии фотопериода.

продолжали откладывать яйца в момент завершения опыта. Поэтому различия между июньскими и октябрьскими фотопериодами оказались достоверными почти во всех вариантах экспериментов (см. таблицу).

Однако в природе фотопериоды с длиной дня 12 ч не являются экологически значимыми для исследованных популяций, поскольку наблюдаются только в начале октября, когда и в Субарктике, и в районе Санкт-Петербурга диапауза цариц уже давно наступила и муравьи находятся в неактивном зимовочном состоянии. По данным наших фенологических наблюдений, проведенных в 1996—1997 гг. (неопубликовано), в гнездах *Myrmica* яйца исчезают в районах Пояконды и Чупы в конце августа или даже в начале последней декады августа, а в окрестностях Санкт-Петербурга — в начале сентября. Таким образом, диапауза у цариц в этих районах наступает соответственно в середине или же в конце августа. Следовательно, если ФПР является основным механизмом, определяющим продолжительность яйцекладки цариц в природе, то августовские фотопериоды должны в эксперименте вызывать индукцию диапаузы в экологически приемлемые сроки, т. е. не позже, чем это происходит в естественных условиях. Более того, поскольку индукция диапаузы у цариц *Myrmica* требует довольно продолжительного времени (латентный период ФПР — см. Кипятков, 1972), то следует ожидать такой же реакции и на фотопериоды конца июля. Однако в данной работе мы решили ограничиться изучением эффекта фотопериодов, характерных для середины и конца августа.

Полученные результаты говорят о том, что августовские фотопериоды также обладают заметным короткодневным эффектом. Однако если у цариц *M. rubra* из петербургской популяции под влиянием августовских и октябрьских фотопериодов диапауза наступила в одни и те же сроки, то у *M. ruginodis* и *M. scabrinodis* из всех популяций эффект воздействия августовских фотопериодов оказался значительно слабее по сравнению с влиянием 12-часовой длины дня. Фактически у этих двух видов короткодневный эффект августовских фотопериодов явно промежуточен по своей силе между эффектами июньских и октябрьских фотопериодов (см. таблицу). Подобное количественное влияние продолжительности дня на сроки возникновения диапаузы ранее было подробно исследовано на *M. rubra* из Белгородской обл. (Кипятков, 1972) и, по всей видимости, характерно для ФПР всех видов рода *Myrmica* (Кипятков, 1993; Кипятков, Lopatina, 1997b).

Следует подчеркнуть, однако, что во всех вариантах экспериментов с муравьями из Субарктики диапауза у цариц наступала при августовских фотопериодах заметно позднее, чем в природных условиях. Так, в экспериментах с *M. ruginodis* в группах муравьев из Чупы (вариант 3), содержавшихся при длине дня 18 ч с 11 июля, яйца исчезли в среднем через 55 дней, т. е. 4 сентября, а в группах из Пояконды, находившихся при длине дня 17 ч с 24 июля, — в среднем через 42 дня, т. е. также 4 сентября (вариант 5), или даже еще на 39 дней позже, т. е. в октябре (вариант 6). В экспериментах с *M. scabrinodis* из Пояконды (вариант 9) в группах, содержавшихся при длине дня 17 ч с 24 июля, яйца исчезли в среднем через 65 дней, т. е. 27 сентября. В то же время в природных условиях Субарктики яйца исчезают в гнездах *Myrmica* еще в августе (см. выше). Таким образом, в проведенных экспериментах с муравьями из Субарктики августовские фотопериоды не смогли вызвать наступление диапаузы цариц в экологически приемлемые сроки. Следовательно, фотопериодическая реакция, вероятно, не является ведущим регулятором, определяющим сроки возникновения диапаузы у цариц в субарктических популяциях исследованных видов. Можно предполагать, что в природных условиях

Субарктики более раннее наступление диапаузы в основном определяется не фотопериодом, а температурным фактором, т. е. похолоданием в конце лета.

Полученные результаты позволили нам сформулировать гипотезу о «рудиментарных фотопериодических реакциях» у бореальных и субарктических популяций муравьев, в краткой форме изложенную в более ранней публикации (Kiryatkov, Lopatina, 2000). Мы предполагаем, что предковые популяции муравьев, обитавшие в более южных районах, обладали фотопериодическим контролем наступления диапаузы, но при проникновении их в бореальную зону и далее в Субарктику, где в течение большей части лета наблюдается непрерывное освещение, фотопериодические стимулы оказались малопригодными для контроля сезонного развития и были замещены температурными реакциями, действующими совместно с эндогенным таймером. Однако ФПР сохранились у этих популяций в «рудиментарной» форме, т. е. как неиспользуемые физиологические механизмы, параметры которых в данной ситуации неадаптивны и в большей мере соответствуют тем условиям более южных регионов, в которых жили предковые популяции. Так, например, у субарктических *Myrmica* диапауза личинок, развивающихся из яиц, возникает облигатно при любых фотопериодических условиях, но тем не менее может быть прекращена в эксперименте при воздействии длиннодневных фотопериодов на осенние колонии муравьев (фотопериодическая реактивация), что свидетельствует о сохранении физиологических механизмов фотопериодического контроля диапаузы личинок, которые, однако, не действуют в естественных условиях (Kiryatkov, Lopatina, 1997b).

В этой связи следует обратиться к результатам, полученным нами в экспериментах с муравьями из Санкт-Петербурга. В группах *M. ruginodis* и *M. scabrinodis*, содержащихся при августовских фотопериодах, яйца исчезли в среднем 12—15 сентября (см. таблицу, варианты 2 и 7), т. е. также немного позже, чем в природных условиях. Однако эти различия в сроках наступления диапаузы, отмеченные и в эксперименте, и в природе, оказались не столь значительными, как в случае с муравьями из Субарктики. Из этого можно заключить, что ФПР петербургских популяций этих двух видов более соответствуют естественной экологической обстановке (т. е. более адаптивны) по сравнению с реакциями субарктических популяций. Вероятно, процесс «рудиментации» ФПР в петербургских популяциях (зона бореального климата) не зашел так далеко, как в Субарктике, по той причине, что в Санкт-Петербурге вегетационный период продолжительнее, а сезонные изменения фотопериода более приемлемы для насекомых в качестве регулятора сезонного цикла. Однако и в петербургских популяциях температура, вероятно, является более важным фактором, определяющим сроки наступления диапаузы цариц, чем фотопериод.

Интересно, что у петербургской популяции *M. rubra* в отличие от *M. ruginodis* и *M. scabrinodis* фотопериод, вероятно, является ведущим фактором, контролирующим формирование диапаузы цариц в природе, о чем свидетельствуют полученные результаты: при августовских фотопериодах диапауза цариц *M. rubra* наступала даже раньше, чем в природе (см. таблицу). Это очень заметное отличие *M. rubra* от двух других видов требует специального изучения. К сожалению, мы пока не смогли найти популяции *M. rubra* в Субарктике и исследовать их ФПР.

Рудиментарные ФПР, несомненно, могут существовать не только у муравьев, но и у других бореальных и даже арктических членистоногих. Хотя 3 исследованных субарктических вида насекомых (см. выше) обладают ФПР, параметры которых явно соответствуют природным условиям,

можно все-таки предполагать, что неадаптивные рудиментарные ФПР будут обнаружены не только у муравьев, но и у некоторых других насекомых, обитающих в Субарктике или Арктике. Подтверждением этому являются уже обсуждавшиеся выше результаты, полученные на *C. costata* (Riihimaa et al., 1996) и свидетельствующие об ослаблении зависимости между широтой местности и порогом ФПР в субарктической части ареала. В самых северных популяциях этого вида ведущая роль в индукции диапаузы личинок переходит от фотопериода к температуре, но ФПР также существует, хотя величина ее порога и не является вполне адаптивной. Фактически мы можем рассматривать ФПР субарктических популяций *C. costata* как частично рудиментарную.

Подобный переход контролирующей функции от фотопериода к температуре был впервые продемонстрирован Дэнксом и Оливером (Danks, Oliver, 1972) на примере суточной периодичности вылета комаров сем. *Chironomidae* в высоких арктических широтах. В экспериментах с популяциями некоторых субарктических видов *Drosophila* также обнаружены ФПР, пороги которых были явно неадаптивными, т. е. значительно меньшими, чем продолжительность дня, наблюдающаяся в природе в период индукции диапаузы (устное сообщение: P. S. Lankinen, Dept. of Biology and Genetics, University of Oulu, Finland).

Гипотеза о рудиментарных ФПР для своего окончательного подтверждения требует проведения специальных исследований, которые мы уже начали осуществлять. Необходимо значительно более детально, чем это сделано в данной работе, исследовать параметры ФПР видов *Myrmica* в нескольких точках, расположенных вдоль широтного градиента от лесостепи до крайнего предела их распространения в Субарктике. При этом для того, чтобы оценить степень участия ФПР в контроле сезонного цикла, следует использовать в экспериментах более широкую гамму экологически значимых фотопериодов.

Для подтверждения неадаптивности и рудиментарности ФПР у субарктических *Myrmica* необходимо также проверить и альтернативную гипотезу, которая может быть выдвинута для объяснения полученных нами результатов. Это гипотеза «регулирующей роли постепенных изменений длины дня». Действительно, у некоторых (хотя и немногих) насекомых ведущую роль в контроле сезонного цикла играют именно сезонные изменения фотопериодических условий, и в этих случаях реакция на константные фотопериоды в эксперименте может быть неадекватной (Заславский, 1984; Danks, 1987). Если предположить, что муравьи *Myrmica* также чувствительны к постепенным изменениям длины дня, то тогда воздействие на них константных августовских фотопериодов, использованных нами в экспериментах, может оказаться недостаточно эффективным, поскольку для своевременного формирования диапаузы им необходимо постепенное сокращение суточной продолжительности освещения, которое происходит во второй половине лета, причем с наибольшей скоростью именно в высоких широтах. Проверка этой альтернативной гипотезы включена в самые ближайшие планы наших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренно признательны Х. В. Данксу, Г. В. Элмесу и П. С. Ланкинену (H. V. Danks, G. W. Elmes, P. S. Lankinen), а также всем участникам постоянно действующего научного семинара по сезонно-циклическим и экофизиологическим адаптациям членистоногих при кафедре энтомологии Санкт-Петербургского университета за продуктивное обсуждение полученных результатов и выдвинутых гипотез.

Исследования стали возможными благодаря финансовой поддержке в виде грантов INTAS 94-2072, РФФИ 97-04-48987 и 00-04-49003, а также Совета по грантам Президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ 00-15-97934.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых // ТР. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 120, Л.: Наука, 1984. 180 с.
- 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). I. Основные параметры реакции // Энтомол. обозр. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 535—545.
- 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. Изучение фотопериодической реакции у муравья *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). III. Особенности температурной коррекции // Вестник Ленингр. ун-та. 1977. Т. 3. С. 14—21.
- Кипятков В. Е. Экология фотопериодизма у муравья *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обозр. 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. (Тобиас В. И., ред.). Л.: Наука, 1981. С. 59—91.
- Кипятков В. Е. Роль эндогенных ритмов в регуляции годовых циклов развития у муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обозр. 1994. Т. 73, вып. 3. С. 540—553.
- Brian M. V. Summer population changes in colonies of the ant *Myrmica* // *Physiologia Comparata et Oecologia*. 1951. Vol. 2. P. 248—262.
- Brian M. V. Serial organization of brood in *Myrmica* // *Insectes Soc.* 1957. Vol. 4. P. 191—210.
- Convey P. Overwintering strategies of terrestrial invertebrates in Antarctica — the significance of flexibility in extremely seasonal environments // *Eur. J. Ent.* 1996. Vol. 93. P. 489—505.
- Danks H. V. Arctic arthropods. A review of systematics and ecology with particular reference to the North American fauna // *Ent. Soc. Canada. Ottawa*, 1981. VII+608 p.
- Danks H. V. Insect dormancy: an ecological perspective // *Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*, Ottawa, 1987. IX+439 p.
- Danks H. V. Life cycles in polar arthropods — flexible or programmed? // *Eur. J. Ent.* 1999. Vol. 96. P. 83—102.
- Danks H. V., Oliver D. R. Diel periodicities of emergence of some High Arctic Chironomidae (Diptera) // *Canad. Ent.* 1972. Vol. 104. P. 903—916.
- Elmes G. W. The social biology of *Myrmica* ants // *Actes Colloq. Ins. Soc.* 1991. Vol. 7. P. 17—34.
- Ferenz H.-J. Photoperiodic and hormonal control of reproduction in male beetles, *Pterostichus nigrita* // *J. Insect Physiol.* 1975a. Vol. 21. P. 331—341.
- Ferenz H.-J. Anpassungen von *Pterostichus nigrita* F. (Col., Carab.) an subarktische Bedingungen // *Oecologia*. 1975b. Vol. 19. P. 49—57.
- Heinze J., Hölldobler B. Ants in the cold // *Memorabilia Zool.* 1994. Vol. 48. P. 99—108.
- Holgersen H. Ants of Northern Norway (Hym., Form.) // *Tromsø Mus. Aarsh. Naturhistorisk. Avd. K. Karlsens Trykkeri, Tromsø*. 1942. Vol. 63. 33 p.
- Kipyatkov V. E. Annual cycles of development in ants: diversity, evolution, regulation // *Proceedings of the Colloquia on Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.)*. Vol. 2. Russian-speaking Section of the IUSSI, Socium. St. Petersburg, 1993. P. 25—48.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Experimental study of seasonal cycle of rapid brood production in the ants *Myrmica rubra* L. and *M. ruginodis* Nyl. from two different latitudes // *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.)*. Vol. 3—4. Russian Language Section of the IUSSI, Socium. St. Petersburg, 1997a. P. 195—206.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Seasonal cycle and winter diapause induction in ants of the genus *Myrmica* in the Polar Circle region // *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.)*. Vol. 3—4. Russian Language Section of the IUSSI, Socium. St. Petersburg, 1997b. P. 277—286.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Vestigial photoperiodic response in subarctic *Myrmica* ants // *Current Sci.* 2000. Vol. 78. P. 101—102.
- Kusnezov N. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes // *Evolution*. 1957. Vol. 11. P. 298—299.
- Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. The influence of daily thermoperiods on the duration of seasonal cycle of development in the ants *Myrmica rubra* L. and *M. ruginodis* Nyl. // *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.)*. Vol. 3—4. Russian Language Section of the IUSSI, Socium. St. Petersburg, 1997. P. 207—216.

- Norling U. The life cycle and larval photoperiodic responses of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) in two climatically different areas (Zygoptera: Coenagrionidae) // *Odonatologica*. 1984a. Vol. 13. P. 429—449.
- Norling U. Photoperiodic control of larval development in *Leucorrhinia dubia* (Van der Linden): a comparison between populations from northern and southern Sweden (Anisoptera: Libellulidae) // *Odonatologica*. 1984a. Vol. 13. P. 529—550.
- Riihimaa A., Kimura M., Lumme J., Lakovaara S. Geographical variation in the larval diapause of *Chymomyza costata* (Diptera: Drosophilidae) // *Hereditas*. 1996. Vol. 124. P. 151—163.
- Thiele H. U. Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren // *Zool. Jb. Syst.* 1971. Vol. 98. P. 341—371.
- Thiele H. U. Differences in measurement of day-length and photoperiodism in two stocks from subarctic and temperate climates in the carabid beetle *Pterostichus nigrita* F. // *Oecologia*. 1977. Vol. 30. P. 349—365.
- Wardlaw J. C. The effect of carbon dioxide on egg production in *Myrmica rubra* // *Ins. Soc.* 1995. Vol. 42. P. 325—328.

Санкт-Петербургский государственный университет.

Поступила 7 VII 2000.

SUMMARY

Since photoperiodic cues are virtually absent in the Arctic and the Subarctic during most of summer season, the possible effects of day-length on the development of insects living there have been studied on very few occasions. Nevertheless, such effects might exist, especially in species and populations from the extreme boreal and subarctic zones where the photoperiodic cues are more pronounced in summer. We have conducted experiments on *Myrmica* ants from boreal and subarctic regions. The colonies of *M. rubra*, *M. ruginodis* and *M. scabrinodis* were collected in June near St. Petersburg (59°15' N) and at the Polar Circle (66°33' N and 66°15' N; only last two species). The cultures each consisting of 150 workers, one queen and 30—50 overwintered larvae were maintained at optimum temperature (22.5 ± 1 °C or 12-hour daily thermoperiod 15/25 °C) and 23—24 h day-length until the middle of July when they were transferred to three photoperiodic regimes (all at the same temperature): June photoperiods (23—24 h), matching the situation in nature around the summer solstice; August photoperiods (18, 17 or 16.5 h depending on the region), corresponding to natural conditions in the mid- or late August; and October photoperiods (12 h) observed in late autumn. Photoperiods exerted a distinct effect upon the length of oviposition period and the time of onset of diapause in queens of all three species. October day-lengths caused significantly earlier queen diapause induction and disappearance of eggs in comparison with June photoperiods. However, such short days cannot be really encountered by natural ant colonies during the queen diapause induction which takes place in August. That is why the effects of August day-lengths are of special interest. The mean period of oviposition under August photoperiods did not differ from that under October day-lengths for St. Petersburg population of *M. rubra* but appeared much longer both in boreal and subarctic populations of two other species in comparison with its possible duration in nature. For example, when *M. ruginodis* cultures were kept at August photoperiods from 11 July or from 24 July (in another experiment), queens stopped laying and eggs disappeared on the average on 4 September in the cultures from Subarctic, and on 15 September in St. Petersburg cultures. However, according to phenological observations, eggs in natural *Myrmica* nests disappear well before the end of August in the Polar Circle region and at the very beginning of September in St. Petersburg. Thus, we doubt whether August photoperiods alone could induce diapause in real time in these populations of *M. ruginodis* and *M. scabrinodis*. We suppose, therefore, that queen diapause in subarctic and even extremely boreal

populations of *Myrmica* ants arises mainly due to the influence of inferior temperature in August. From this we formulate a new hypothesis of «vestigial photoperiodic responses» in *Myrmica* populations inhabiting extreme boreal and subarctic regions. We suppose that these northern populations have originated from southern ancestors which possessed the photoperiodic control of seasonal cycle but in a new environment where days were excessively long during most of summer and not suitable for control of the life cycle, the photoperiodic responses have lost their former role and were replaced by a mixture of endogenous controls and induction by temperature cues. However, the photoperiodic sensitivity still remains in the subarctic *Myrmica* populations in the form of redundant physiological reactions which can easily be observed in an experiment but play only a minor role in nature.