

УДК 595.796 : 591.543 : 577.49

© В. Е. Кипятков и Е. Б. Лопатина

## ТЕМПЕРАТУРНЫЙ И ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ У МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE). I. ЭКЗОГЕННО-ГЕТЕРОДИНАМНЫЕ ВИДЫ

[V. Ye. KIPYATKOV a. E. B. LOPATINA. TEMPERATURE AND PHOTOPERIODIC CONTROL  
OF SEASONAL LIFE CYCLES IN ANTS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).  
I. EXOGENOUS-HETERODYNAMIC SPECIES]

Жизнедеятельность муравьев тесно связана с сезонными изменениями климатических условий. Даже в тропиках обычно выражена сезонность, и это вызывает соответствующие изменения в поведении и развитии обитающих там насекомых. Что же касается районов с умеренным и холодным климатом, то там жизненные циклы муравьев, как и всех других организмов, жестко подчинены годичному ритму климатических факторов. Для обеспечения выживания и размножения колонии муравьев ее годичный цикл должен быть организован так, чтобы максимально использовать теплый период года для выкармливания личинок и вырастить достаточное количество новых рабочих, а также крылатых репродуктивных особей. Весной развитие расплода должно начинаться в наиболее ранние сроки, а осенью заканчиваться как можно позже. В то же время к моменту наступления холодов в гнезде должны оставаться только особи на тех стадиях онтогенеза, которые смогут успешно перезимовать. Для этого необходимы регуляторные механизмы, синхронизирующие процессы выращивания расплода, наступление и прекращение диапаузы в колонии муравьев с сезонным ритмом климата. Без изучения структуры и разнообразия годичных циклов развития, природы и действия контролирующих их механизмов невозможно глубокое понимание стратегий приспособления муравьев к жизни в условиях умеренного и холодного климата (Kipyatkov, 1993).

Тем не менее сезонно-циклические адаптации муравьев долгое время практически не привлекали внимания специалистов, за исключением отдельных работ (ссылки см.: Brian, 1968, 1977, 1983). Во второй половине XX века были заново открыты фотопериодические реакции насекомых и началось интенсивное изучение сезонно-циклических адаптаций у членистоногих (Данилевский, 1961; Beck, 1968, и др.). Однако эти исследования фактически не касались муравьев и других общественных насекомых. Поэтому публикации, специально посвященные фенологии и сезонным циклам муравьев, и в особенности механизмам их регуляции, весьма немногочисленны. В фундаментальной монографии по муравьям Хеллдоблер и Уилсон (Hölldobler, Wilson, 1990) вообще не обсуждают сезонно-циклические адаптации этих насекомых.

Исследования, которые мы проводим с 1969 г., были направлены на устранение этого пробела в изучении экофизиологии муравьев. До настоя-

щего времени нами экспериментально и в полевых условиях с той или иной степенью подробности исследовано более 70 видов муравьев, относящихся к 21 роду и 4 подсемействам и обитающих в различных районах бывшего СССР (Север, Центр и Юг европейской части России, Закарпатье, Крым, Центральная Сибирь, Магаданская обл., Приморский край, Туркмения). Собранный фактический материал позволил описать структурное разнообразие годовых циклов развития муравьев, выявить основные механизмы их регуляции и наметить наиболее вероятные пути их эволюции (Кипятков, 1981, 1987, 1990, 1994; Kipyatkov, 1993).

Для большинства тропических и субтропических муравьев характерно круглогодичное активное развитие: в любое время года в их гнездах присутствуют все стадии онтогенеза от яйца до куколки, а задержки развития (зимний покой, диапауза) не наблюдается. Такие годовые циклы мы называем, используя терминологию Рубо (Roubaud, 1922, 1925), *гомодинамными* (Кипятков, 1987, 1990; Kipyatkov, 1993). Проникновение муравьев в регионы с умеренным и холодным климатом стало возможным только благодаря появлению у них способности впадать в диапаузу. Годовые циклы развития, в которых закономерно возникает диапауза, следует называть, согласно той же терминологии, *гетеродинамными* (Кипятков, 1987, 1990; Kipyatkov, 1993). Для них характерны циклические сезонные изменения состава и физиологического состояния колонии муравьев: период зимнего покоя, когда в гнездах присутствуют только особи, способные диапаузировать (личинки определенных возрастов и имаго или же только взрослые насекомые у видов, зимующих без расплода), с наступлением весны сменяется периодом развития, во время которого происходят откладка яиц и выкармливание личинок, в гнездах появляются категории особей, отсутствовавшие в зимний период, в том числе и куколки, из которых выходят новые рабочие, крылатые самки и самцы; осенью колония муравьев вступает в новый период диапаузы и т. д. (Kipyatkov, 1993, 2001).

Известны две основные формы регуляции сезонных циклов развития членистоногих: экзогенный контроль со стороны внешних по отношению к организму экологических факторов, главнейшими из которых являются температура и фотопериод, и эндогенный контроль, основанный на действии автономных внутренних механизмов (Danilevsky et al., 1970; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Danks, 1987).

Наши исследования показали, что гетеродинамные виды муравьев обладают комплексной регуляцией сезонного развития, как правило, основанной на сочетании экзогенных и эндогенных механизмов. Анализ собранных нами материалов позволил разделить всех гетеродинамных муравьев на две группы, существенно различающиеся по принципам регуляции годового цикла (Кипятков, 1990; Kipyatkov, 1993, 2001). Для первой из них характерна возможность непрерывного и неограниченного развития при оптимальных для этого условиях. Диапауза у таких муравьев является факультативной и экзогенной, т. е. возникает под воздействием внешних для колонии экологических факторов, прежде всего пониженных, неоптимальных для развития температур, причем она неустойчива и легко нарушается при повышении температуры. Подобные годовые циклы мы называем *экзогенно-гетеродинамными*. Они характерны для многих муравьев, обитающих в условиях теплового умеренного климата, и были обнаружены нами у видов родов *Diplorhoptrum*, *Messor*, *Monomorium* и *Tetramorium*, а также у *Taripota karavaievi* Emery (Кипятков, 1990; Kipyatkov, 1993).

Большинство муравьев зоны умеренного климата относится ко второй группе видов, для которой характерны *эндогенно-гетеродинамные* годовые циклы. Возникновение диапаузы обусловлено у них, в первую очередь, внутренними по отношению к колонии факторами (эндогенным таймером),

и никакие внешние условия не могут его предотвратить. Даже при длинном дне и оптимальных температурах, в том числе и при суточных термопериодах, представляющих собой наиболее благоприятные термические условия для муравьев (Лопатина, Кипятков, 1990а, б; Lopatina, Kipyatkov, 1993), развитие в колониях этих видов в конце концов обязательно прекращается и наступает диапауза. Таким образом, диапауза эндогенно-гетеродинамных муравьев является облигатной для колонии. Внешние экологические факторы лишь в некоторой степени участвуют в регуляции сезонного цикла этих видов, несколько ускоряя или задерживая возникновение диапаузы (Кипятков, 1990, 1994; Kipyatkov, 1993).

Данная работа посвящена специальному экспериментальному анализу физиологических механизмов, контролирующих наступление и прекращение диапаузы у экзогенно-гетеродинамных видов муравьев. Среди исследованных нами экспериментально 70 видов муравьев к группе экзогенно-гетеродинамных следует отнести 19. Это 18 видов из подсем. Myrmicinae: *Diplorhoptrum celatum* Dlussky et Zabelin и *D. fugax* (Latr.); *Messor denticulatus* Kuzn.-Ug., *M. intermedius* Forel, *M. subgracilinodis* Arnoldi и *M. structor* (Latr.); *Monomorium gracillimum* (F. Smith) и *M. ruzskyi* Dlussky et Zabelin; *Tetramorium armatum* Emery, *T. caespitum* (L.), *T. ferox* Ruzsky, *T. jacoti* Wheeler, *T. inerme* Mayr, *T. karakalense* Dlussky et Zabelin, *T. perspicax* Sant-schi, *T. reticuligerum* Bursakov, *T. schneideri* Emery и *T. turcomanicum* Emery, и 1 вид из подсем. Dolichoderinae — *Tapinoma karavaievi* Emery.

Далее мы представляем результаты исследований температурной и фотопериодической регуляции сезонного развития у 10 экзогенно-гетеродинамных видов муравьев, которых нам удалось наиболее подробно изучить. Эти материалы получены в экспериментах, проведенных в 1984—1995 гг.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Муравьев *Diplorhoptrum fugax*, *Messor intermedius*, *M. subgracilinodis*, *Monomorium ruzskyi*, *Tetramorium armatum*, *T. caespitum*, *T. inerme*, *T. turcomanicum* и *Tapinoma karavaievi* собирали весной (апрель—начало мая) 1986—1994 гг. в Западном Копетдаге (Туркмения). Колонии *T. jacoti* были привезены из Южного Приморья в сентябре 1984 г. Для изучения *T. caespitum*, помимо туркменского материала, были использованы также муравьи, собранные в Карпатах (Украина) в июне 1989 г.

В лаборатории муравьев поселяли в пластиковые формикарии, состоявшие из двух основных частей — затемненной и увлажняемой (относительная влажность около 100 %) гнездовой камеры и освещаемого, но сухого внегнездового пространства (арена и кормовое отделение). Колонии полигинных видов (*M. ruzskyi*, *T. jacoti* и *T. karavaievi*), в которых было по несколько цариц, разделяли на экспериментальные группы, состоявшие из 2—3 цариц, 200—300 рабочих и 100—150 перезимовавших личинок. У моногинных видов (*D. fugax*, *Messor intermedius*, *M. subgracilinodis* и виды рода *Tetramorium*, кроме *T. jacoti*) каждая найденная в природе колония составляла одну экспериментальную группу с одной царицей и тем же, что и в предыдущем случае, числом рабочих и личинок (при этом лишние рабочие и расплод удаляли). Моногинные колонии *M. intermedius* и *M. subgracilinodis* были основаны в лаборатории самками-основательницами, собранными вскоре после брачного лёта.

Формикарии с муравьями случайным образом распределяли по экспериментальным режимам и содержали в фототермостатах при различных температурах и фотопериодах. Как правило, использовали 2 альтернативных фотопериода: длиннодневный — 18 ч и короткодневный — 12 ч света в сутки. Кроме экспериментов, при постоянных температурах были также проведены опыты при 12-часовых П-образных термопериодах 15/25, 16/30 и 20/30° с использованием в качестве контроля константных температур 20, 23 и 25°, равных среднесуточным температурам соответствующих термопериодов.

Муравьев кормили 2 раза в неделю 10 %-ным раствором сахара и кусочками расчлененных тараканов *Nauphoeta cinerea* из лабораторной культуры. Осмотры экспериментальных групп проводили, как правило, 1 раз в неделю под бинокулярным микроскопом, определяя на-

личие (или отсутствие) и примерную численность яиц, личинок различных возрастов и размеров, предкуколок и куколок.

Физиологическое состояние цариц (наличие/отсутствие диапаузы) определяли по динамике численности яиц в гнездах. О наступлении у царицы репродуктивной диапаузы, очевидно, свидетельствует прекращение яйцекладки, что ведет к уменьшению численности, а затем и к полному исчезновению яиц в гнезде, поскольку все они развиваются в личинок (эмбриональная диапауза у муравьев неизвестна). Ясно, что диапауза наступает раньше, чем исчезают отложенные последними яйца, поскольку требуется некоторое время для их развития в личинок. Продолжительность развития яиц исследованных видов при температурах 20—23° в большинстве экспериментов по индукции диапаузы, по нашим данным (Kipyatkov, Lopatina, 2002), составляет 12—18 дней в зависимости от вида. Поэтому мы считали, что диапауза цариц в наших экспериментах наступала на 2 недели раньше даты исчезновения яиц, что при использованной периодичности учетов 1 раз в неделю дает вполне удовлетворительную точность.

О наступлении и прекращении диапаузы личинок судили по наличию или отсутствию предкуколок в гнездах. Предкуколка — это самая короткая стадия онтогенеза муравьев, продолжающаяся при температурах 20—23° не более недели (Kipyatkov, Lopatina, 2002). Следовательно, после того, как у личинок наступает диапауза и они перестают окукливаться, все предкуколки в данной колонии исчезают, превращаясь в куколок, в течение ближайшей недели. Поэтому мы считали, что диапауза личинок в наших экспериментах наступала примерно на неделю раньше даты исчезновения предкуколок. У *T. karavaievi* предкуколок невозможно визуально отличить от личинок, и поэтому в экспериментах с этим видом учитывали появление и исчезновение куколок.

Для проведения искусственной зимовки (холодовой реактивации) колонии муравьев содержали в холодильнике при положительных температурах ниже 10° в течение нескольких месяцев, после чего они могли быть использованы в экспериментах наравне с колониями, собранными в природе весной. Описания более конкретных методик, использованных в отдельных экспериментах, приведены далее в соответствующих разделах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследования, проведенные уже в первые годы работы, показали, что у экзогенно-гетеродинамных видов муравьев полностью отсутствует фотопериодический контроль наступления диапаузы: при благоприятных для муравьев температурных условиях рост, развитие и окукливание личинок в колониях происходили совершенно одинаково и непрерывно как при длинном, так и при коротком днях, аналогичным образом при понижении температуры наступление диапаузы наблюдалось вне всякой зависимости от фотопериода. Поэтому при дальнейшем анализе результаты экспериментов, проводимых в различных фотопериодических условиях, были объединены, а большинство последующих экспериментов было проведено только при одном фотопериоде, как правило, при длинном дне.

### РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ В ВОЗНИКНОВЕНИИ И ПРЕКРАЩЕНИИ ДИАПАУЗЫ

Эксперименты, описанные в данном разделе, посвящены изучению влияния постоянных температур на наступление и прекращение диапаузы личинок и цариц исследованных видов.

Первый эксперимент был проведен с 4 колониями *D. fugax*, привезенными весной 1990 г. из Копетдага (рис. 1, А). Содержание их при температуре 30° или при термопериоде 20/30° поддерживало непрерывную откладку яиц царицами и бездиапаузное развитие личинок в течение нескольких месяцев. При температуре 25° окукливание личинок не прекращалось, но в яйцекладке цариц наблюдались довольно продолжительные перерывы, после которых откладка яиц самопроизвольно возобновлялась. В то же время понижение температуры до 20° уже через 2—3 недели приводило к наступле-

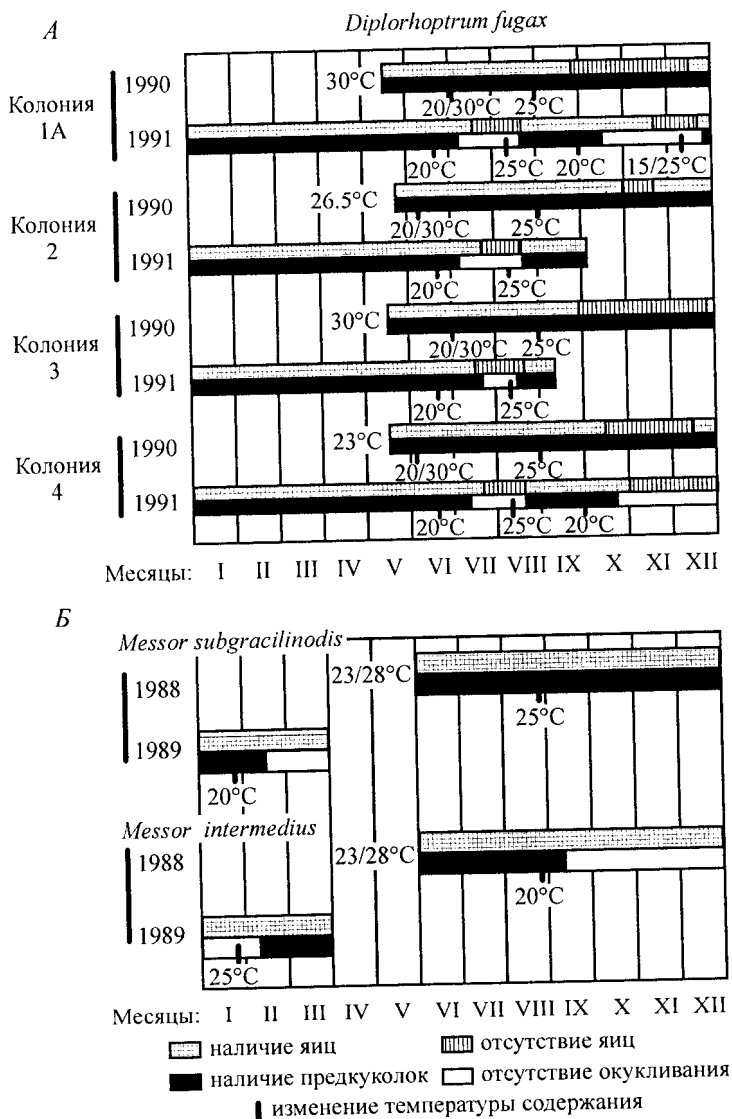


Рис. 1. Влияние изменений температуры на возникновение и прекращение диапаузы у *Diplorhoptrum fugax* (А) и двух видов рода *Messor* (Б).

нию диапаузы у цариц (исчезновение яиц) и личинок (прекращение окукливания и исчезновение предкуколок), а после возвращения в оптимальные температурные условия (25—30° или термопериоды 15/25 и 20/30°) яйцекладка цариц и развитие личинок возобновлялись, но также не сразу, а спустя 1—2 недели.

Такие же особенности температурного контроля наступления и прекращения диапаузы мы наблюдали в экспериментах с муравьями рода *Messor*. Колонию *M. subgracilinodis* (рис. 1, Б) содержали с конца мая сначала при термопериоде 23/28°, а затем при постоянной температуре 25° и коротком дне в течение 8 месяцев; все это время в ней происходило полноценное развитие: царица откладывала яйца, а личинки росли, развивались и окукливались. Через 3 недели после перемещения колонии в более низкую температуру 20° произошло прекращение окукливания личинок, которое не во-

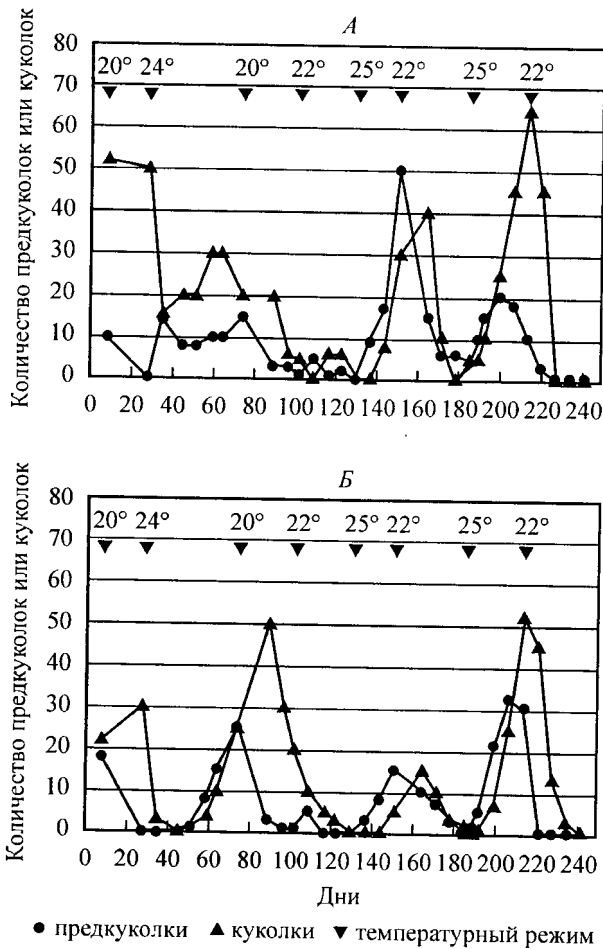


Рис. 2. Неоднократное возникновение и прекращение диапаузы личинок при изменении температуры содержания у *Tetramorium jacoiti*.  
 А — экспериментальная группа Е-7-1; В — экспериментальная группа Т-6-2. Начало эксперимента 17 сентября. Приведено количество предкуколок и куколок, присутствовавших в гнездах в момент учета.

зобновилось в данном температурном режиме (рис. 1, В). Точно такое же непрерывное развитие мы наблюдали в колонии *M. intermedius* (рис. 1, В), которую содержали с конца мая в течение 3 месяцев при термопериоде 23/28°. Через 2 недели после снижения температуры до 20°, как и в предыдущем случае, мы наблюдали наступление диапаузы у личинок, которые не окукливались в течение 4 месяцев, т. е. все время, пока колония находилась при температуре 20°. Развитие их возобновилось через 2 недели после того, как температура содержания была повышена до 25° (рис. 1, В). После зимовки в лаборатории мы наблюдали в тех же 2 колониях непрерывное развитие при 29° еще в течение 7 месяцев. Следует также отметить, что в обоих экспериментах при 20° царицы продолжали откладывать яйца, т. е. у них не наступала диапауза. В других исследованиях (Кирятков, 1993, 2001) мы установили, что для прекращения откладки яиц и наступления диапаузы царицам *Messor* необходимы более низкие температуры (например, 17°).

Наиболее подробно были исследованы муравьи рода *Tetramorium*. 6 найденных в природе весной колоний *T. inermis* содержали при длинном и ко-

ротком днях (по 3 в каждом режиме) и температуре 25° в течение 2 лет. Все это время царицы в них откладывали яйца, а личинки развивались и окукливались. Только понижение температуры до 20° привело к прекращению развития, причем как при длинном, так и при коротком дне.

6 экспериментальных групп *T. jacoti*, собранных в начале сентября 1984 г. в Южном Приморье, поместили в условия длинного и короткого дней и температур 17, 20 и 25° (по 2 колонии в каждом режиме). Только при 25° диапауза прекратилась и возобновились откладка яиц и окукливание личинок, причем как при длинном, так и при коротком дне. После зимовки в лаборатории муравьев содержали при длинном и коротком днях (по 3 экспериментальные группы в каждом фотопериоде) и температуре 25° с конца апреля до середины сентября; все это время в них происходило непрерывное развитие. Далее с ними был проведен эксперимент, продолжавшийся 8 месяцев и включавший многократные изменения температурного режима. На рис. 2 приведены результаты учетов динамики количества предкуколок и куколок в 2 экспериментальных группах муравьев. Окукливание личинок происходило только при температурах 24—25°, но уже при 20—22° оно прекращалось вследствие наступления диапаузы. При этом сначала в гнездах исчезали предкуколки, а несколько позже — куколки. При повышении температуры также сначала появлялись новые предкуколки, а после них — куколки, как более поздняя стадия онтогенеза. В реакции муравьев на изменения температуры содержания хорошо заметен латентный период: после понижения температуры окукливание прекращалось (предкуколки исчезали) не сразу, а через 15—30, а иногда и более дней; точно также при повышении температуры личинки начинали окукливаться (появлялись новые предкуколки) не ранее, чем через 10—15 дней.

2 колонии *T. armatum* (рис. 3, А) содержали с начала мая 1987 г. при 25° в течение 5 месяцев; при этом в них происходило непрерывное бездиапаузное развитие. Затем колонии перенесли в 20°, что уже через 2 недели привело к прекращению яйцекладки цариц и окукливания личинок. Затем одну из этих колоний (рис. 3, А; колония 3) переместили сначала в 25°, что привело к возобновлению нормального развития, а потом в 21°, в результате чего вновь произошло формирование диапаузы. После этого колонию 3 опять переместили в 25°, и через неделю царицы вновь начали откладывать яйца, а личинки окукливаться. Все это время контрольная колония, по-прежнему содержащаяся при 20°, оставалась в состоянии диапаузы (рис. 3, А; колония 2).

#### ВЛИЯНИЕ ТЕРМОПЕРИОДОВ НА ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ПРЕКРАЩЕНИЕ ДИАПАУЗЫ

В данном разделе приведены результаты экспериментов, направленных на изучение физиологических реакций исследованных видов муравьев (наступление и прекращение диапаузы личинок и цариц) на суточные ритмы температуры по сравнению с воздействием константных температур.

Колонию муравьев *T. caespitum*, привезенную из Закарпатья в июне 1989 г. (рис. 3, Б; колония 7), в течение 10 месяцев содержали при терморитме 20/30°. Все это время царица откладывала яйца и происходило окукливание личинок. Затем колонию поместили в условия с постоянной температурой 23°, и через 4 недели в гнезде исчезли предкуколки и куколки, а через 6 недель — яйца; оставались только диапаузирующие личинки. Через месяц режим содержания изменили на термопериод 16/30° со среднесуточной температурой 23°. Это привело к возобновлению окукливания личинок

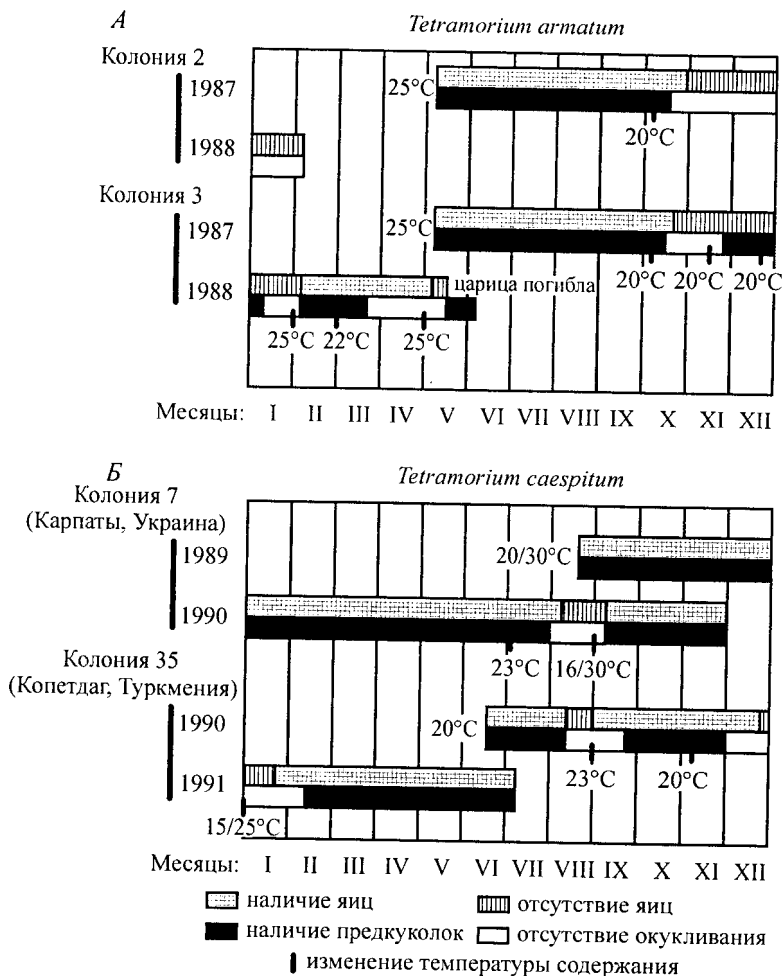


Рис. 3. Влияние температурных условий на возникновение и прекращение диапаузы цариц и личинок в колониях *Tetramorium armatum* (А) и *T. caespitum* (Б).

и яйцекладки царицы уже через 2 недели (рис. 3, Б; колония 7). Таким образом, суточный ритм температуры стимулировал выход из диапаузы и восстановление активного развития, которое не прекращалось до конца эксперимента, в то время как константная температура, равная среднесуточной температуре этого термопериода, вызвала диапаузу личинок и царицы в этой колонии. В аналогичном эксперименте с колонией того же вида, найденной в Копетдаге (рис. 3, Б; колония 35), после перестановки из постоянной температуры 20° в режим с температурным ритмом 15/25° и такой же среднесуточной температурой, яйцекладка царицы возобновилась через 4 недели, а окукливание личинок — через 6 недель (рис. 3, Б; колония 35). Таким образом, как и в предыдущем эксперименте, термопериод способствовал прекращению диапаузы.

Для того чтобы доказать наличие стимулирующего воздействия термопериода 15/25° на яйцекладку цариц и развитие личинок по сравнению с постоянной температурой 20°, равной среднесуточной температуре термопериода, были проведены дополнительные эксперименты с 3 видами рода *Tetramorium* (*T. armatum*, *T. caespitum*, *T. turcomanicum*) по несколько иной

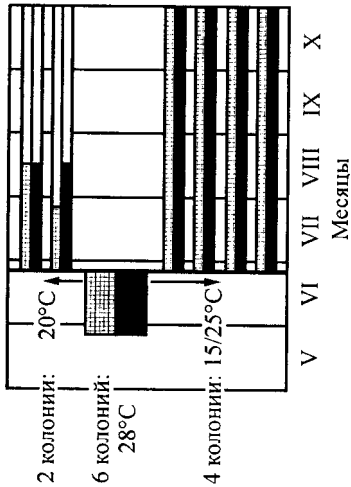


схеме (рис. 4). 5—6 колоний муравьев каждого вида, собранных в природе ранней весной, содержали в течение 1—2 месяцев в температурных условиях, обеспечивавших непрерывное развитие: 25, 28° или термопериод 16/30° со среднесуточной температурой 23°. Затем колонии случайным образом распределяли по 2 режимам — постоянная температура 20° и термопериод 15/25°. Через некоторое время (от 1—2 недель до 1—2 месяцев; средние значения, вычисленные для каждого эксперимента, приведены на рис. 4) во всех колониях, перемещенных в постоянную температуру 20°, исчезали яйца и предкуколки, т. е. наступала диапауза у цариц и личинок. В то же время в тех колониях, которые поместили в условия термопериода 15/25°, продолжалось активное развитие (откладка яиц царицами, развитие и окукливание личинок), которое не прекращалось в течение 4—5 месяцев вплоть до конца эксперимента. Таким образом, понижение температуры содержания муравьев до 20° приводило после некоторого латентного периода к наступлению диапаузы у личинок и цариц, в то время как термопериод 15/25° поддерживал бездиапаузное развитие колоний, хотя его среднесуточная температура (20°) была заметно ниже, чем в первоначальном температурном режиме (25, 28 или 16/30°).

В экспериментах с *M. ruzskyi* (рис. 5) собранные в природе весной колонии муравьев содержали с 20 мая при постоянной температуре 23° и термопериоде 16/30° с такой же среднесуточной температурой (по 3 экспериментальные группы в каждом режиме). Все перезимовавшие личинки были предварительно удалены, чтобы они не смешались с новыми личинками, развивающимися из яиц. В обоих режимах царицы отложили яйца и из них вышли личинки. Однако окукливание этих личинок происходило только при терморитме, а при 23° они развивались до последнего (3-го) возраста и впадали в диапаузу или же погибали. Следовательно, так называемый быстрый расплод, т. е. личинки, развивающиеся из яиц и окукливающиеся в течение того же летнего сезона, был отмечен лишь в условиях с температурным ритмом. Непрерывное окукливание развивающихся из яиц личинок продолжалось в 3 группах, содержавшихся при терморитме, до конца эксперимента, т. е. более 6 месяцев. В конце августа 3 группы муравьев из 23° были перемещены в режим с суточным ритмом температуры (рис. 5). После этого в среднем через 3 недели в них началось окукливание личинок. Таким образом у *M. ruzskyi* постоянная температура 23° индуцировала диапаузу у появляющихся из яиц личинок, а терморитм 16/30°, несмотря на то, что его среднесуточная температура также составляла 23°, не только создавал условия для непрерывного развития и окукливания личинок, но и вызывал прекращение личиночной диапаузы, если она уже возникла. Следует отметить также, что в данном эксперименте как при терморитме, так и при постоянной температуре 23° царицы не прекращали откладывать яйца (рис. 5). В других исследованиях (Kipyatkov, 1993, 2001) мы установили, что диапауза у цариц *M. ruzskyi* возникает при температурах 20° и ниже.

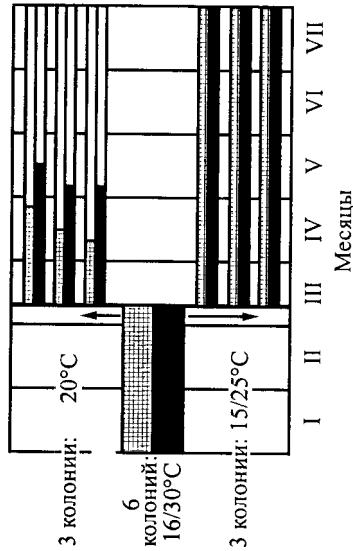
Следующая серия экспериментов была проведена на *Tapinoma karavaievi*. В первом из них 10 групп рабочих муравьев без цариц содержали с конца мая при постоянных температурах 23, 26.5 и 30° и термопериоде 16/30° (по 2—3 группы в каждом режиме). Рабочие во всех группах отложили неоплодотворенные яйца и вырастили из них личинок. Однако дальнейшее развитие было затруднено, поскольку, как известно (Brian, 1963, 1975), рабочие в отсутствие цариц обычно недостаточно успешно выкармливают личинок. При константных температурных режимах 26.5 и 30° в группах окуклилось лишь по 1—3 личинки, а остальные диапаузировали. При постоянной температуре 23° окукливания не было вообще. А вот в 3 группах, содержавшихся при термопериоде 16/30° (среднесуточная температура 23°), окукли-

А *Tetramorium caespitum*, 1990



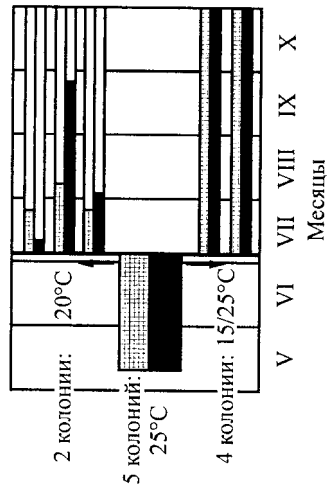
ИЯ = 42.8 дн. ИП = 52.5 дн.

Б *Tetramorium turcomanicum*, 1991



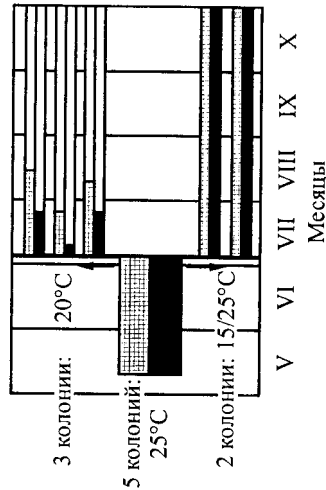
ИЯ = 38.0 дн. ИП = 61.8 дн.

В *Tetramorium armatum*, 1989



ИЯ = 23.2 дн. ИП = 35.2 дн.

Г *Tetramorium turcomanicum*, 1989



ИЯ = 30.2 дн. ИП = 13.8 дн.

■ наличие предкулолек

▨ наличие яиц

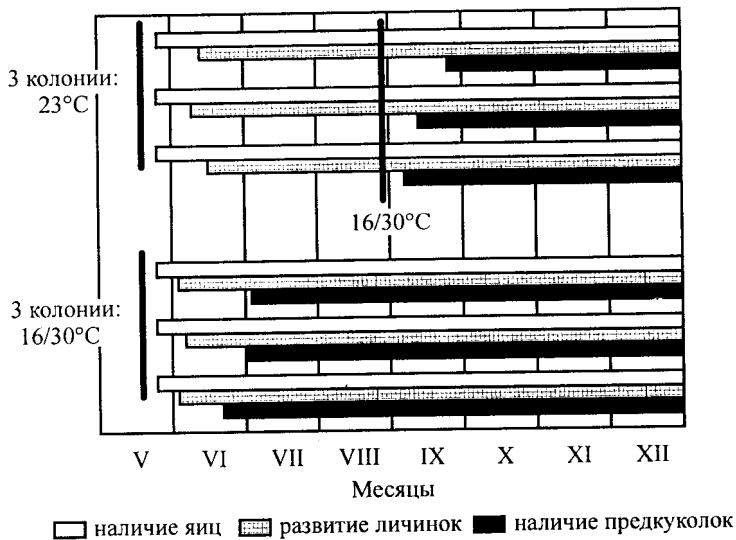


Рис. 5. Сравнение воздействия суточного термопериода 16/30° и постоянной температуры 23° на развитие и окукливание личинок быстрого расплода у *Monomorium ruzskyi*. Изменение температурного режима содержания муравьев обозначено вертикальной чертой.

лось довольно много личинок — 5, 27 и 55 соответственно. Таким образом, термопериод отчетливо стимулировал бездиапаузное развитие личинок даже в отсутствие цариц.

В ряде предшествующих экспериментов мы наблюдали, что при содержании взятых в природе весной колоний *T. karavaievi* при достаточно высоких температурах (28—30°) развитие и окукливание личинок продолжается без наступления диапаузы неограниченно долго (прослежено до 2 лет), но при 25° это происходит только в течение 1—2 месяцев (иногда немного дольше), после чего окукливание личинок прекращается вследствие наступления у них диапаузы, причем как при длинном, так и при коротком дне (Кирятков, 1993, 2001; Кипятков, 1994; см. также рис. 6, Б). Исходя из этих результатов, был спланирован следующий эксперимент, направленный на сравнение физиологического воздействия постоянных и переменных температур на развитие и диапаузу *T. karavaievi*.

6 экспериментальных групп *T. karavaievi* содержали с середины мая при постоянной температуре 25°. К середине июня окукливание личинок в них прекратилось (рис. 6, А). Через 3 недели половину групп перенесли в режим с суточным ритмом 20/30°, средняя температура которого составляла 25°, а другие 3 группы были оставлены в прежних условиях (рис. 6, Б). В среднем через 33.7 дней в группах, перемещенных в терморитм 20/30°, произошло возобновление развития и окукливания личинок, которое не прекращалось более 3 месяцев до конца эксперимента. Все это время в оставшихся при 25° группах развития личинок не происходило. Следовательно, при константной температуре 25° у личинок *T. karavaievi* возникала устойчивая диапауза, а термопериод 20/30° с такой же среднесуточной тем-

Рис. 4. Сравнение физиологических реакций (индукция диапаузы у цариц и личинок) 3 видов муравьев рода *Tetramorium* на воздействие суточного термопериода 15/25° и постоянной температуры 20°. На каждом рисунке приведены средние значения интервалов времени, прошедших с момента перемещения колоний муравьев в экспериментальные режимы (обозначен вертикальными стрелками) до исчезновения в них яиц (ИЯ) и предкуколок (ИП), наблюдавшегося при температуре 20°.

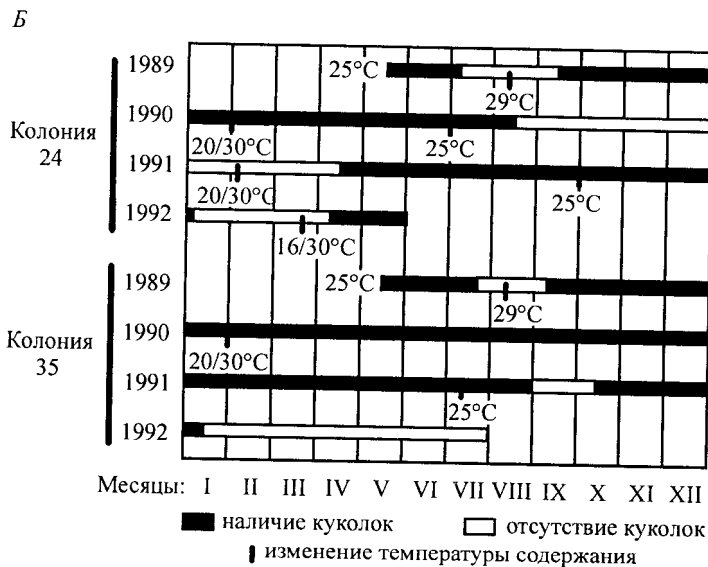
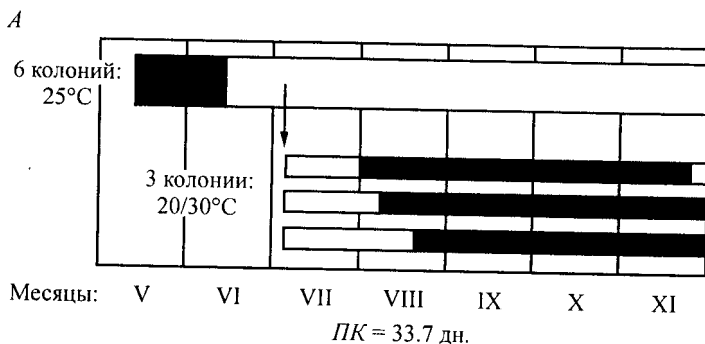


Рис. 6. Температурная регуляция развития личинок в экспериментальных группах *Tapinoma karavaievi*.

A — возобновление окукливания личинок в результате изменения температурного режима содержания (отмечено вертикальной стрелкой) трех экспериментальных групп; появление куколок (ПК) наблюдалось в среднем через 33.7 дня; B — неоднократное возникновение и прекращение диапаузы личинок при изменениях температурных условий содержания экспериментальных групп.

пературой прерывал диапаузу, эффективно стимулирую развитие и окукливание личинок.

В другом эксперименте 2 колонии *T. karavaievi*, найденные в природе в начале мая 1989 г., содержали в лаборатории более 3 лет, последовательно используя различные температурные режимы (рис. 6, B). Полученные результаты показывают, что при постоянной температуре 25° у личинок через некоторое время обязательно наступает диапауза, тогда как температура 29° и терморитм 20/30 и 16/30° вызывают прекращение диапаузы и поддерживают непрерывное бездиапаузное развитие колоний муравьев. Здесь следует подчеркнуть именно эффект терморитмов, которые вызывали быстрое прекращение диапаузы, в то время как постоянные температуры 25 и 23°, соответствующие среднесуточным температурам терморитмов, обладали обратным эффектом, т. е. индуцировали диапаузу личинок.

Аналогичное явление мы наблюдали в уже описанном выше эксперименте при длительном содержании колонии муравьев *D. fugax* в различных температурных режимах (рис. 1, A; колония 1A): при константной темпе-

ратуре 20° яйцекладка цариц и окукливание личинок через 2—4 недели прекращались, но после изменения температурного режима на терморитм 15/25° со среднесуточной температурой 20° примерно через 2 недели активное развитие восстановилось.

Во всех проведенных нами экспериментах с *T. karavaievi* откладка яиц царицами не прекращалась при всех использованных температурных режимах и фотопериодах; именно поэтому наличие в экспериментальных группах яиц не отражено на рис. 6. Оказалось, что у цариц *T. karavaievi* нет диапаузы и они продолжают яйцекладку даже при температурах, лежащих ниже порога развития яиц, составляющего 18—19° (Kipyatkov, Lopatina, 2002), и поэтому колонии этих муравьев перезимовывают с яйцами и личинками, что характерно также для ряда других видов муравьев, обитающих в районах теплого умеренного климата (Кипятков, Лопатина, 1990; Kipyatkov, 1993).

#### ХОЛОДОВАЯ РЕАКТИВАЦИЯ

Нас интересовало прежде всего изменяются ли физиологические реакции колоний муравьев на температурный фактор в результате их пребывания при низких температурах зимой. Поэтому мы провели соответствующие эксперименты с колониями различных видов, как подвергнутыми искусственной зимовке в лаборатории, так и найденными в природных условиях ранней весной. Эти колонии содержали при коротком дне, чтобы исключить возможность фотопериодической реактивации, и такой температуре, которая в летнее время вызывает быструю индукцию диапаузы, что было показано в предшествующих исследованиях.

Было установлено, что после естественной и искусственной зимовок колоний *T. inermis*, *T. jacoti* и других видов *Tetramorium* откладка яиц и развитие личинок становятся возможными уже при 18—19°, тогда как летом диапауза у этих муравьев очень быстро наступает даже при 20° (рис. 2—4). Ранее было показано, что развитие и окукливание личинок в колониях *Tarbinoma karavaievi* в летнее время быстро прекращаются при температуре 25° и ниже (рис. 6), но после их содержания в течение 3—5 месяцев при температуре ниже 10° личинки начинали развиваться и окукливались даже при 21°. В других экспериментах было отмечено возобновление развития и окукливания личинок после холодной реактивации у *Messor intermedius* и *M. subgracilinodis* при 20°, а у *Monomorium ruzskyi* при 21°, т. е. при температурах, которые быстро индуцируют диапаузу в летних колониях этих видов (см. выше и рис. 1, А; 5).

Мы также определили минимально необходимую продолжительность воздействия пониженных температур для завершения холодной реактивации *T. karavaievi*. Температуру содержания экспериментальных групп муравьев последовательно снижали в течение месяца с 25 до 20 и затем до 17°, а после этого их поместили в холодильник при 3—5° на 2 месяца. Затем для половины колоний температуру повысили до 10° (II серия), а другая половина была оставлена в прежних условиях (I серия). После этого через 1, 2 и 3 месяца по 1 колонии из каждой серии доставали из холодильника и помещали в условия 23° и короткого дня, определяя период до начала окукливания и число окуклившихся за первые 3 недели личинок. Результаты эксперимента представлены на рис. 7. Оказалось, что для полноценной реактивации колоний *T. karavaievi* необходимо не менее 2—3 месяцев пребывания в холоде. Однако после 5 месяцев холодной экспозиции продолжительность периода до появления первых куколок сократилась еще на неделю; вероятно, во время зимовки при низких положительных температурах ли-

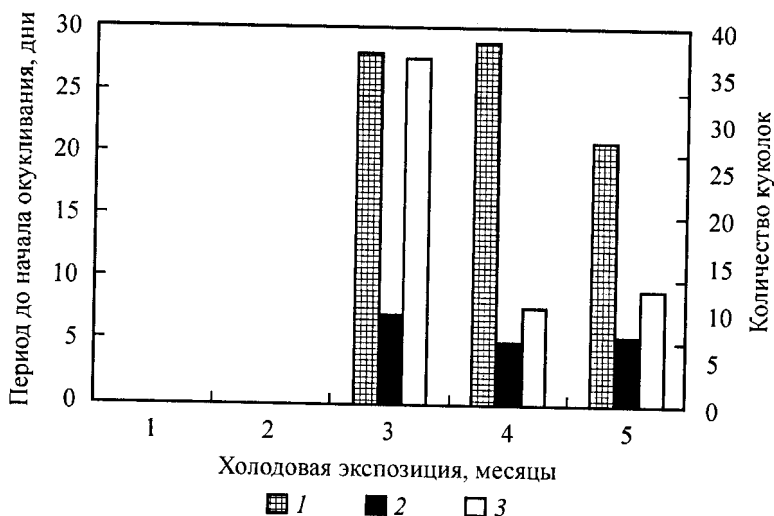


Рис. 7. Холодовая реактивация у *Tapinoma karavaievi*: влияние продолжительности экспозиции диапаузирующих колоний муравьев при низких положительных температурах на сроки начала окукливания и количество окуклившихся перезимовавших личинок.

Режимы холодовой экспозиции: I серия эксперимента — при 3—5°, II серия — 2 месяца при 3—5°, а затем при 10°. 1 — средняя продолжительность периода от окончания холодовой экспозиции до начала окукливания при 23° (оказалась одинаковой в обеих сериях); 2 — количество личинок, окуклившихся за первые 3 недели в среднем на 1 колонию в I серии; 3 — то же во II серии. Остальные пояснения в тексте.

чинки способны медленно развиваться. Температурные режимы 3—5° и 10° были одинаково эффективны с точки зрения возможности возобновления развития, но и после пребывания при 10° все же окуклилось больше личинок, что, вероятно, свидетельствует о неоптимальности слишком низких температур для зимовки этого южного вида.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты говорят о том, что у всех исследованных видов муравьев фотопериодические условия не оказывают никакого влияния на возникновение и прекращение диапаузы. Диапауза цариц и личинок возникает только при воздействии на колонию пониженных, субоптимальных для развития температур и является неустойчивой, т. е. может быть легко нарушена в результате повышения температуры. В последнем случае откладка яиц и развитие личинок через некоторое время возобновляются, но их можно опять блокировать понижением температуры, а затем вновь стимулировать ее повышением. Подобные реверсии удастся вызывать в одной и той же колонии муравьев неоднократно.

Несмотря на неустойчивость и обратимость, наблюдаемые задержки яйцекладки и развития личинок являются не просто результатом прямого влияния низкой температуры, вызывающей холодовое оцепенение (quiescence), а настоящей диапаузой. Этот вывод подтверждается целым рядом фактов.

Во-первых, откладка яиц и окукливание личинок прекращаются не сразу после понижения температуры, а спустя некоторое время — латентный период, обычно превышающий 2 недели, а в некоторых случаях составляющий несколько недель. Учитывая продолжительность развития яиц и предкуколок (см. раздел «Материал и методика»), можно утверждать, что диапауза личинок и цариц возникает не ранее, чем через неделю после пониже-

ния температуры, а нередко заметно позже. Точно также возобновление яйцекладки и окукливания происходит не сразу после возвращения в оптимальные температурные условия, а с довольно продолжительной задержкой, обычно не менее 2 недель. Эта особенность диапаузы экзогенно-гетеродинамных муравьев сближает ее с олигопаузой в понимании Мюллера (Müller, 1970, 1976).

Во-вторых, откладка яиц и развитие личинок прекращаются при субоптимальных, но превышающих нижний порог развития температурах, и, таким образом, не могут быть следствием холодового оцепенения. Температурные пороги развития личинок большинства исследованных нами видов муравьев не превышают 20° (Kiryatkov, Lopatina, 2002), в то же время воздействие этой температуры вызывает быстрое наступление диапаузы в летних колониях исследованных видов *Diplorhoptrum*, *Messor*, *Tapinoma* и *Tetramorium*. У *Tapinoma karavaievi* диапауза возникает даже при 25°, что заведомо выше порога развития. Самое высокое среди исследованных в данной работе видов значение температурного порога развития личинок (21.8°) отмечено у *M. ruzskyi* (Kiryatkov, Lopatina, 2002). Однако личинки этого вида впадают в диапаузу уже при 23°, что выше порога. Следует также учитывать, что определяемый с помощью уравнения линейной регрессии порог развития является теоретическим и всегда превышает реальный физиологический порог, при котором развитие полностью прекращается (см.: Ratte, 1985). Это позволяет нам с полной уверенностью утверждать, что диапауза у экзогенно-гетеродинамных муравьев формируется при температурах, заметно превышающих нижний порог развития.

Еще одним свойством диапаузы экзогенно-гетеродинамных муравьев является возможность ее прекращения в результате экспозиции при низких положительных температурах — холодовой реактивации в понимании Данилевского (1961), продемонстрированной нашими экспериментами. Эта особенность не согласуется с определением сути олигопаузы Мюллера (Müller, 1970, 1976), что еще раз подтверждает тезис о многообразии форм физиологического покоя у насекомых, которое не укладывается в рамки жестких классификаций (Tauber et al., 1986; Danks, 1987).

И наконец, чрезвычайно интересным эффектом холодовой реактивации является обнаруженное нами изменение нормы реакции колонии муравьев на температуру: после зимовки (естественной или искусственной) откладка яиц и развитие личинок начинаются при заметно более низких (фактически при пороговых) температурах, чем при тех, которые допускают бездиапаузное развитие летом. Адаптивное значение этого явления достаточно очевидно. Ранней весной откладка яиц, рост и развитие личинок должны начинаться возможно раньше, как только температура в гнезде превысит нижний порог развития. В то же время в конце лета диапауза должна возникать при температурах, существенно превышающих порог развития, чтобы предупредить наступление неблагоприятных условий, как это и происходит у большинства насекомых (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Danks, 1987). Подобные сезонные изменения нормы реакции на температуру являются, по нашему убеждению, еще одним признаком наличия у экзогенно-гетеродинамных муравьев настоящей диапаузы, а не просто холодового оцепенения.

Полученные нами данные говорят о том, что необходимая для прекращения диапаузы и полного восстановления способности к активному развитию продолжительность пребывания муравьев при низких положительных температурах в действительности значительно короче холодного периода года. Очевидно, и в природе холодовая реактивация зимующих колоний муравьев тоже завершается раньше, но возобновление развития становится

возможным лишь весной. Эта особенность характерна и для других насекомых умеренной зоны (Данилевский, 1961; Danks, 1987).

Основной эффект воздействия переменных температур на колонии исследованных видов муравьев состоит в том, что суточные термопериоды 15/25, 16/30 и 20/30° обеспечивают условия для непрерывной откладки яиц царицами и бездиапаузного развития личинок, в то время как содержание муравьев при постоянных температурах, соответствующих среднесуточным температурам этих терморитмов, приводит к возникновению диапаузы у цариц и личинок. Кроме того, воздействие термопериодов на колонии муравьев в состоянии диапаузы приводит к быстрому ее прекращению. Известно, что суточные колебания температуры для большинства видов муравьев являются естественным условием существования благодаря специфическим особенностям размещения и устройства гнезд (Brian, 1983). Полученные нами результаты дополняют уже имеющиеся данные по влиянию термопериодов на развитие муравьев (Лопатина, Кипятков, 1990а, б; Lopatina, Kiryatkov, 1993, 1997; Лопатина, 2001) и расширяют наши представления о роли суточной ритмики температуры в экологии этих насекомых.

#### ВЫВОДЫ

1. У исследованных видов муравьев (*Diplorhoptrum fugax*, *Messor intermedius*, *M. subgracilinodis*, *Monomorium ruzskyi*, *Tetramorium armatum*, *T. caespitum*, *T. inerme*, *T. jacoti*, *T. turcomanicum* и *Tapinoma karavaievi*) отсутствует фотопериодический контроль диапаузы, и основным фактором, синхронизирующим годичный цикл развития колонии с сезонными изменениями погоды, является температура.
2. При температурах 28—30°, а также при суточных термопериодах 15/25, 16/30 и 20/30° в колониях исследованных видов откладка яиц царицами и бездиапаузное развитие личинок происходят непрерывно и неограниченно долго (до 2 лет и более). При понижении температуры до 25, 23 или 20° (в зависимости от вида) яйцекладка и окукливание прекращаются вследствие наступления диапаузы у цариц и личинок, но не сразу, а примерно через 2 недели и более (латентный период), причем это происходит при субоптимальных (20—23 и даже 25°), но превышающих нижний порог развития температурах. После возвращения муравьев в оптимальные температурные условия яйцекладка и развитие возобновляются, но также спустя некоторое время.
3. Суточные термопериоды 15/25, 16/30 и 20/30° создают условия для непрерывной откладки яиц царицами и бездиапаузного развития личинок и прерывают их диапаузу, если она уже возникла, в то время как содержание муравьев при постоянных температурах, соответствующих среднесуточным температурам этих терморитмов, приводит к возникновению диапаузы.
4. Экспозиция диапаузирующих колоний муравьев при низких положительных температурах в течение 3—5 месяцев (холодовая реактивация) приводит к прекращению диапаузы и изменению нормы реакции на температуру: после зимовки (как естественной, так и искусственной) откладка яиц и развитие личинок начинаются при заметно более низких (фактически при пороговых) температурах (18—20°), чем те, которые допускают бездиапаузное развитие летом.
5. Индукция диапаузы субоптимальными, но превышающими порог развития температурами, наличие латентного периода при возникновении и прекращении диапаузы, возможность холодовой реактивации и сезонные



изменения нормы реакции колонии муравьев на температуру позволяют утверждать, что наблюдаемые задержки яйцекладки и развития являются не просто результатом прямого влияния низкой температуры, вызывающей холодовое оцепенение, а настоящей диапаузой.

Сбор живого материала в полевых условиях осуществлен благодаря содействию и помощи А. А. Берзина, С. И. Забелина, К. Какалиева, А. Г. Радченко и М. М. Цюбика. Мы благодарны А. Г. Радченко также за помощь в уточнении таксономической принадлежности исследованных видов муравьев. Немалую помощь в выполнении экспериментальных исследований оказали С. Б. Мельникова и И. Р. Позднякова. Мы признательны Е. Б. Виноградовой, Г. М. Длусскому, В. И. Тобиасу и многим другим коллегам за ценные советы при обсуждении полученных результатов и выдвинутых гипотез. Исследования были доведены до конца благодаря финансовой поддержке в виде грантов INTAS № 94-2072, Российского фонда фундаментальных исследований (94-04-12183, 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

- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых // Ленинград: Изд-во ЛГУ. 1961. 243 с.
- 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. 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. Сезонные циклы развития муравьев умеренного климата // Тез. докл. VIII Всес. мирмекол. симпоз. «Муравьи и защита леса». 4—6 августа 1987, Новосибирск, 1987. С. 142—145.
- Кипятков В. Е. Сравнительное изучение сезонных циклов развития муравьев // Матер. коллокви. секции обществ. насекомых Всес. энтомол. общ-ва. I коллоквиум. Ленинград, 2—8 октября 1990. Л., 1990. С. 114—122.
- Кипятков В. Е. Роль эндогенных ритмов в регуляции годичных циклов развития у муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обозр. 1994. Т. 73, вып. 3. С. 540—553.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Сезонное развитие *Aphaenogaster sinensis* на юге Приморского края: новый тип сезонного цикла у муравьев // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 7. С. 69—79.
- Лопатина Е. Б. Влияние суточных температурных ритмов на продолжительность индивидуального развития муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обозр. 2003. Т. 82, вып. 3. С. 537—547.
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е. Влияние суточных ритмов температуры на развитие муравьев. I. Скорость развития. Матер. коллокви. секции обществ. насекомых Всес. энтомол. общ-ва. I коллоквиум. Ленинград, 2—8 октября 1990. Л., 1990а. С. 146—152.
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е. Влияние суточных ритмов температуры на развитие муравьев. II. Возможность развития и продолжительность активного периода сезонного цикла. Матер. коллокви. секции обществ. насекомых Всес. энтомол. общ-ва. Ленинград, 2—8 октября 1990. Л.: 1990б. С. 153—159.
- Beck S. D. Insect photoperiodism. New York and London: Academic Press, 1968. 288 p.
- Brian M. V. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 5. Social conditions affecting early larval differentiation // Insectes Soc. 1962. Vol. 9. P. 296—310.
- 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—74.
- Brian M. V. Caste determination through a queen influence on diapause in larvae of the ant *Myrmica rubra* // Ent. Exp. Appl. 1975. Vol. 18. P. 429—442.
- Brian M. V. The synchronisation of colony and climatic cycles // Proceedings of the 8-th International Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Wageningen, 5—10 September 1977. P. 202—206. 1977.
- Brian M. V. Social insects. Ecology and behavioural biology // London and New York: Chapman and Hall, 1983. X + 377 p.

- Danilevsky A. S., Goryshin N. I., Tyshchenko V. P. Biological rhythms in terrestrial arthropods // Ann. Rev. Ent. 1970. Vol. 15. P. 201—244.
- Danks H. V. Insect dormancy: an ecological perspective. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 1987. IX + 439 p.
- Hölldobler B., Wilson E. O. The ants. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press, 1990. XII + 732 p.
- Kipyatkov V. E. Annual cycles of development in ants: diversity, evolution, regulation // Proc. Colloquia Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.). Vol. 2. St. Petersburg: Russian-speaking section of the IUSSI, Socium, 1993. P. 25—48.
- Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. The influence of temperature on brood development in the incipient colonies of the ants *Camponotus herculeanus* (L.) and *Camponotus xerxes* Forst. (Hymenoptera, Formicidae) // Proc. Colloquia Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.). Vol. 2. St. Petersburg: Russian-speaking Section of the IUSSI, Socium, 1993. P. 61—74.
- 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. // Proc. Intern. Colloquia Social Insects (Kipyatkov V. E., ed.). Vol. 3—4. St. Petersburg: Russian language section of the IUSSI, Socium, 1997. P. 207—216.
- Müller H. J. Formen der Dormanz bei Insecten // Nova Acta Leopoldina. 1970. Bd 35, N 191. P. 7—27.
- Müller H. J. Formen der Dormanz bei Insecten als Mechanismen ökologischer Anpassung // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976. S. 46—58.
- Ratte H. T. Temperature and insect development // Environmental Physiology and Biochemistry of Insects (Hoffmann K. H., ed.). Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer Verlag, 1985. P. 33—66.
- Roubaud E. Étude sur le sommeil d'hiver pré-imaginal des muscides // Bull. Biol. Fr. Belg. 1922. Vol. 56. P. 455—544.
- Roubaud E. La réactivation climatique et la distribution géographique des espèces // C. R. Assoc. Franc. l'Avance Sci. 1925. T. 48. P. 982—986.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal adaptations of insects. New York, Oxford: Oxford University Press, 1986. XV + 411 p.
- Санкт-Петербургский государственный университет.

Поступила 28 V 2001.

#### SUMMARY

Nine ant species from Southern Turkmenistan — *Diplorhoptrum fugax*, *Messor intermedius*, *M. subgracilinodis*, *Monomorium ruzskyi*, *Tetramorium armatum*, *T. caespitum*, *T. inerme*, *T. turcomanicum*, *Tapinoma karavaievi*, and *Tetramorium jacoti* from the South of Primorskii Territory were studied. Ant colonies were collected in nature in early spring and kept in an artificial plastic formicaria at constant temperatures or daily thermoperiods and two photoperiods (12 or 18 h of light). No influence of the photoperiodic cues on the oviposition and brood development in ant colonies was found. Temperature conditions were shown to control the onset and the end of diapause. At constant temperatures of 28—29 °C and under the thermoperiods of 15/25, 16/30 and 20/30 °C egg-laying by queens and active development of larvae proceeded uninterruptedly and unlimitedly long (more than 2 years in some instances). In response to the decrease of temperature to 25, 23 or 20 °C (depending on species) the oviposition and pupation ceased as a result of the diapause onset in queens and larvae, although not immediately but with a 2 week-long delay. Following the subsequent increase of temperature the egg-laying and pupation recommenced, also after a latent period of 2 or more weeks. Daily thermoperiods of 15/25, 16/30 and 20/30 °C provided the best conditions for incessant queen oviposition and active larval development and broke the diapause initiated by constant temperatures of 20, 23 and 25 °C corresponding to the daily mean temperatures of these thermoperiods. A 3—5 month exposition of diapause ant colonies to low positive temperatures (below 10 °C) led to the end of diapause and changed their temperature reaction norm: after the overwintering (both natural and artificial) queen egg-laying and larval development commenced at

a much lower (in fact threshold) temperatures (18—20 °C) as compared to the temperatures permitting active development in the summer. Induction of a diapause by suboptimal temperatures exceeding the developmental threshold, presence of a latent period before the onset and the end of diapause, and low temperature exposition effects resulting in the diapause cessation (cold reactivation) and changes in colony response to temperature allow us to conclude that delays in oviposition and development observed in the species in question are caused by the true diapause and not by a simple quiescence resulting from the direct influence of low temperature.