

УДК 595.796 : 591.543 : 577.49

© В. Е. Кипятков, Е. Б. Лопатина и А. Ю. Пинегин

ВЛИЯНИЕ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ И ЦАРИЦЫ НА НАСТУПЛЕНИЕ И ПРЕКРАЩЕНИЕ ДИАПАУЗЫ ЛИЧИНОК У МУРАВЬЯ LASIUS NIGER (L.) (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

[V. E. KIPYATKOV, E. B. LOPATINA a. A. Yu. PINEGIN. INFLUENCE OF WORKERS AND THE QUEEN ON LARVAL DIAPAUSE INDUCTION AND TERMINATION IN THE ANT LASIUS NIGER (L.) (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)]

Колония муравьев и других эволюционно продвинутых общественных насекомых представляет собой организованную группу особей, способных существенным образом воздействовать на поведение, развитие и физиологическое состояние всех членов колонии. Это взаимное влияние (иначе социальная регуляция, или социальный контроль) затрагивает практически все аспекты жизнедеятельности общественных насекомых и играет центральную роль в организации колонии (Wilson, 1971; Brian, 1983; Passera, 1984; Hölldobler, Wilson, 1990). Чрезвычайно велика роль социальных факторов в регуляции процессов развития. Внимание исследователей, занимавшихся этой проблемой, было сосредоточено в основном на двух направлениях (Кипятков, 1981): 1) влияние рабочих и царицы на процессы развития и дифференциации особей разных каст и соотношение полов репродуктивного потомства (Wilson, 1971; Brian, 1983); 2) социальная регуляция яйцекладки и продуктивности царицы со стороны рабочих и личинок (Brian, 1983; Tschinkel, 1988).

В то же время о социальном контроле развития и диапаузы в контексте регуляции сезонных циклов муравьев известно пока совсем не много, причем почти все имеющиеся данные получены на одном виде муравьев — *Myrmica rubra* L. Первые исследования в этой области провел Брайен (Brian, 1955). В его экспериментах были использованы диапаузирующие осенние личинки третьего (последнего) возраста различных размеров, за которыми ухаживали рабочие муравьи в двух физиологических состояниях: либо весенние рабочие, только что возобновившие активность после продолжительной зимовки в холодильнике, либо осенние рабочие, уже прошедшие после зимовки полный цикл выращивания расплода при оптимальных температурах в течение около трех месяцев. Оказалось, что весенние рабочие стимулируют быстрый рост и вызывают окукливание личинок как при 25°, так и при 20°. Даже наиболее крупные личинки, диапауза которых значительно глубже, чем у мелких, большей частью окукливаются при 25° и частично при 20°. Однако такие же диапаузирующие личинки совсем не развиваются, когда их кормят осенние рабочие; лишь часть наиболее мелких из них окукливается при температуре 25°, которая, как показал Брайен, существенно выше оптимума для развития, составляющего 21—22°, и поэтому провоцирует окукливание мелких личинок, диапауза которых не так глубока.

Таким образом, рабочие особи в весеннем физиологическом состоянии способны прерывать диапаузу личинок. Интересно, однако, что при этом всегда образуются куколки рабочих и никогда стимулируемые весенними рабочими личинки не развиваются в крылатых самок. Для приобретения личинками способности развиваться в

репродуктивных особей им необходима зимовка при низких положительных температурах; протекающий при этом физиологический процесс Брайен назвал вернализацией (Brian, 1955). В экспериментах с раздельным охлаждением личинок и рабочих муравьев он установил также, что вернализация происходит именно у личинок, поскольку незимовавшие личинки никогда не развиваются в крылатых самок. Результаты Брайена были подтверждены на том же виде муравьев экспериментами Уэйра (Weir, 1959), который, кроме того, установил, что молодые рабочие, недавно вышедшие из куколок, по своему физиологическому состоянию эквивалентны осенним, поскольку также не могут стимулировать окукливание диапаузирующих личинок.

В последующих экспериментах Брайен обнаружил у *M. rubra* еще одну очень интересную форму социального контроля диапаузы: стимулирующий эффект присутствия царицы, выражающийся в 4—5-кратном увеличении процента окукливающихся в присутствии царицы личинок по сравнению с группами муравьев без цариц (Brian, 1963, 1968).

В дальнейшем Кипятков (1979) повторил на *M. rubra* эксперименты по схеме Брайена и Уэйра, но включил в них также и перезимовавших в естественных условиях личинок. Оказалось, что весенние личинки, прошедшие нормальную холодовую реактивацию, не окукливаются, если за ними ухаживают осенние рабочие, тогда как весенние рабочие вызывают окукливание большинства как реактивированных весенних, так и диапаузирующих осенних личинок.

Обнаружение фотопериодической регуляции сезонного развития у *M. rubra* (Кипятков, 1972, 1974а) позволило В. Е. Кипяткову реализовать иную схему экспериментов для изучения социальной регуляции развития и диапаузы. Оказалось возможным легко изменять физиологическое состояние рабочих путем фотопериодических воздействий: при коротком (менее 15 ч) дне у муравьев наступала диапауза, но после этого двухнедельная экспозиция при длинном дне и оптимальных температурах приводила к фотопериодической реактивации и возобновлению физиологической активности (Кипятков, 1977). Проведенные эксперименты показали, что личинки не воспринимают фотопериод самостоятельно и их развитие целиком контролируют ухаживающие за ними рабочие. При этом длиннодневные, т. е. продолжительное время содержавшиеся при длинном дне, и, следовательно, физиологически активные, рабочие стимулируют быстрый рост и окукливание как развивающихся летних, так и диапаузирующих осенних личинок. Короткодневные, т. е. подвергнутые достаточно продолжительному воздействию короткодневных фотопериодов и, следовательно, 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.

Естественно задать вопрос: существуют ли подобные социальные механизмы регуляции развития и диапаузы у других видов муравьев, и насколько они отличаются от схемы регуляции, обнаруженной у *Myrmica rubra*? Для ответа на него мы начали широкие сравнительные исследования разных видов муравьев по методикам, отработанным ранее на *M. rubra* (Кипятков, Lopatina, 1994). Первые результаты были получены нами на муравьях родов *Camponotus* и *Tetramorium* (Кипятков, Lopatina, 1995) и оказались весьма сходными с имеющимися для *M. rubra*, за исключением фотопериодической регуляции диапаузы, отсутствующей у большинства муравьев (Кипятков, 1993). Точно так же, как у *Myrmica*, перезимовавшие рабочие особи *S. herculeanus*, *S. japonicus* и нескольких видов рода *Tetramorium* способны стимулировать быстрый рост и окукливание диапаузирующих осенних личинок, и в то же время перезимовавшие, т. е. реактивированные холодом личинки, не развиваются и не окукливаются, если их кормят диапаузирующие осенние рабочие.

Данная работа посвящена изучению социальных механизмов регуляции развития и диапаузы у одного из наиболее обычных в Палеарктике видов муравьев — *Lasius*

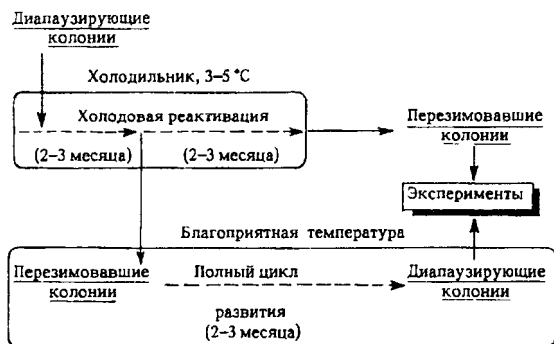


Схема манипуляций, необходимых для искусственного расфазирования годичных циклов развития экспериментальных колоний муравьев, использованная при подготовке к экспериментам.

niger (L.). Основным методический подход, использованный в наших исследованиях, основан на искусственном расфазировании годичных циклов развития экспериментальных колоний и позволяет одновременно иметь колонии в весеннем физиологическом состоянии, т. е. готовые начать свой очередной цикл развития, и осенние колонии, уже закончившие развитие и находящиеся в состоянии диапаузы. При наличии такой ситуации становятся возможными эксперименты с контролируемым перемещением (обменом между колониями) диапазирующих или развивающихся личинок, диапазирующих или откладывающих яйца цариц в другие гнезда с реактивированными (весенними) или диапазирующими (осенними) муравьями соответственно. 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. Подготовка к подобным экспериментам трудоемка и занимает много времени. Для этого колонии муравьев, закончившие свое развитие осенью, помещают в холодильник для искусственной зимовки при температуре 3—5°. Через 3—4 месяца, когда холодная реактивация уже завершилась, весь материал разделяют на две части: одни гнезда помещают в оптимальные для развития условия, другие же оставляют в ситуации искусственно продолженной зимовки в холодильнике. В колониях муравьев, перемещенных в оптимальные условия, проходит нормальный полный сезонный цикл развития, завершающийся через 3—4 месяца наступлением диапаузы. После этого колонии муравьев, оставшиеся в холодильнике и готовые к весеннему развитию, также помещают в оптимальные условия и сразу же после этого начинают эксперименты с обменами личинками и(или) царицами между колониями муравьев, только что закончившими зимовку и находящимися в диапаузе.

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-12183, В. Е. Кипятков).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обнаружение единственной царицы в земляном гнезде моногинного вида *L. niger* при его раскопке и сохранение ее в живом виде чрезвычайно сложно, и поэтому было практически невозможно собрать в природе необходимое для экспериментов число полноценных, т. е. включающих царицу, колоний. В связи с этим для создания экспериментальных групп были использованы самки-основательницы, собранные на поверхности почвы после брачного лёта в начале августа 1994 г. в Санкт-Петербурге. Они были рассажены в лабораторные гнезда-формикарии, изготовленные из пластиковых чашек Петри. В каждый формикарий помещали по три самки и затем добавляли туда несколько сотен куколок рабочих особей, собранных из естественных гнезд *L. niger* в окрестностях Санкт-Петербурга. Из этих куколок постепенно выходили

Результаты эксперимента с *Lasius niger* (L.)

Характер сведений		Физиологическое состояние											
		перезимовавшие рабочие				диапаузирующие личинки				диапаузирующие рабочие			
		перезимовавшие личинки		диапаузирующие личинки		перезимовавшие личинки		диапаузирующие личинки		перезимовавшие личинки		диапаузирующие личинки	
№ варианта эксперимента		1		2		3		4					
Размеры личинок		мелкие—средние		крупные		мелкие—средние		мелкие—средние		мелкие—средние			
Наличие царицы в группе		есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет	есть	нет		
Количество групп		2	1	2	2	6	3	5	5	2	1		
Число личинок		200		120		250	200	250	250	250	250		
		300					250	300		550			
		500	100	240	240	1500	750	1250	1250	800	250		
в сумме	Количество:	мин	—	30	30	67	—	98	89	—	—		
		макс	—	70	70	207	—	169	198	—	—		
	ср.	—	—	50	50	157.8	—	130.8	136.6	—	—		
	± σ	—	—	—	—	49.69	—	26.68	41.00	—	—		
	в Σ	468	79	100	100	947	443	654	683	752	199		
Процент от общего числа:	min	91.0	—	25.0	25.0	26.8	34.3	39.2	35.6	92.4	—		
		макс	97.5	—	58.3	58.3	82.8	78.5	67.6	79.2	94.7		
	ср.	94.3	—	41.7	41.7	63.1	62.0	50.3	54.6	93.6	—		
	± σ	—	—	—	—	19.88	24.13	11.29	16.40	—	—		
	в Σ	93.6^а	79.0^в	41.7^г	41.7^г	63.1^{аб}	59.1^{вг}	52.3^{аб}	54.6^{вг}	94.0^б	79.6^г		
Число окуклившихся личинок	Количество:	мин	—	30	30	19	10	5	0	—	—		
		макс	—	45	45	165	99	23	1	—	—		
	ср.	—	—	37.5	37.5	115.5	40.7	13.6	0.4	—	—		
	± σ	—	—	—	—	54.28	50.54	7.13	0.55	—	—		
	в Σ	451	79	75	75	693	122	68	2	1	0		

Число неоккупированных лиц	Процент от общего числа:	min	89.0	—	24.2	25.0	7.6	3.3	2	0	—
		max	91.0	—	38.3	37.5	66.0	39.6	9.2	0.4	—
Процент от выживших:	min	max	90.0	—	31.3	31.3	46.2 ^a	16.5 ^b	5.4 ^a	0.2	—
		сп.	—	—	—	—	21.71	20.10	2.85	—	—
Процент от выживших:	± σ	в Σ	90.2 ^a	79.0 ^{бв}	31.3 ^a	31.3 ^{бв}	46.2 ^a	16.3 ^{бв}	5.4 ^a	0.2	0.1 ^a
		в Σ	91.3	—	33.0	64.3	28.4	8.2	3.6	0	0
Процент от выживших:	max	сп.	100	—	42.2	100	86.7	54.1	17.2	0.9	0.4
		сп.	95.7	—	37.6	82.2	68.0 ^a	24.0	10.4 ^a	0.3	0.2
Процент от выживших:	± σ	в Σ	96.4 ^a	100 ^{бв}	38.1 ^a	75.0 ^{бв}	73.2 ^a	27.5 ^{бв}	10.4 ^a	0.3 ^b	0.1 ^a
		в Σ	—	—	—	—	20.53	26.08	4.87	0.44	—
Число неоккупированных лиц	Количество:	min	—	—	59	0	25	84	89	89	—
		max	—	—	63	25	50	144	151	198	—
Процент от общего числа:	min	сп.	—	—	61	12.5	42.3	107	117.2	136.2	—
		сп.	—	—	—	—	8.96	32.36	24.78	41.05	—
Процент от выживших:	± σ	в Σ	17	0	122	25	254	321	586	681	751
		в Σ	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Процент от выживших:	min	max	0	—	49.2	0	10	31.0	35.6	35.6	92.0
		сп.	8.5	—	52.5	20.8	20	72.0	60.4	79.2	94.7
Процент от выживших:	± σ	в Σ	3.4 ^{аб}	0 ^б	50.8 ^a	10.4 ^б	16.9 ^a	45.5	46.9 ^a	54.5	93.4
		в Σ	—	—	—	—	3.58	22.96	9.91	16.42	—
Процент от выживших:	min	max	0	—	57.7	0	13.3	45.9	82.8	99.1	99.6
		сп.	8.7	—	67.0	35.7	71.6	91.7	96.4	100	100
Процент от выживших:	± σ	в Σ	3.6 ^a	0 ^{бв}	61.9 ^a	25.0 ^{бв}	26.8 ^a	72.5 ^{бв}	89.6 ^a	99.7 ^b	99.9 ^a
		в Σ	—	—	—	—	20.53	26.05	4.87	0.44	—

Примечание. Статистические сравнения достоверности различий проводили: 1) между всеми вариантами эксперимента по группам с царями и без царей раздельно; при этом одинаковыми буквами (a—г) в одной строке обозначены значения, достоверно ($P \geq 95\%$ или $P \geq 99\%$) отличающиеся друг от друга по критерию Стьюдента (для средних величин) или по критерию Фишера (для процентов); 2) между колониями с царями и без царей в пределах каждого варианта эксперимента (достоверно различающиеся значения набраны полужирным шрифтом). Значения min — минимальное, max — максимальное, ср. — среднее, в Σ — в сумме.

рабочие, которые всегда лояльно относились к самкам и начинали выкармливать их потомство. Так были созданы искусственные колонии, большинство из которых через некоторое время стало моногинным, т. е. в них оставалось уже только по одной самке-царице (лишние были уничтожены рабочими).

После того как в экспериментальных группах муравьев появилось достаточное количество личинок, развившихся из яиц царицы, условия содержания муравьев были изменены (температура 17—18°, длина дня 12 ч) для того, чтобы ускорить наступление диапаузы. После прекращения окукливания личинок и яйцекладки цариц в середине ноября муравьев поместили в холодильник для зимовки при температуре 3—5°.

Далее весь материал разделили на две части (рис. 1): одни гнезда в конце февраля были вынуты из холодильника и помещены в благоприятные для развития условия (23°, длина дня 20 ч), другие же оставались в холодильнике. Известно, что *L. niger* относится к группе эндогенно-гетеродинамных видов муравьев, т. е. его сезонный цикл развития облигатно ограничен, и диапауза наступает при любых условиях содержания (Кирятков, 1993). Поэтому через 3—4 месяца развитие в экспериментальных группах прекратилось, исчезли куколки и яйца, т. е. наступила диапауза у личинок, цариц и рабочих. Личинки *L. niger* зимуют во всех трех возрастах, но при этом личинки третьего возраста обычно не бывают крупными (Peakin, 1985).

В конце июня 1995 г. гнезда, оставшиеся в холодильнике, также поместили в тепло, и сразу же после этого был произведен обмен личинками между этими только что вышедшими из зимовки группами муравьев и теми колониями, сезонный цикл развития которых был уже завершен наступлением диапаузы. Таким образом, в эксперименте было четыре основных варианта: 1) перезимовавшие рабочие с также перезимовавшими личинками, 2) перезимовавшие рабочие с диапаузирующими личинками, 3) диапаузирующие рабочие с перезимовавшими личинками, 4) диапаузирующие рабочие с диапаузирующими личинками. Перезимовавшие личинки все были небольшого размера (длина тела не более 2 мм), тогда как среди диапаузирующих присутствовали и более крупные (более 3 мм). Поэтому диапаузирующие личинки были разделены на две категории: «крупные» (крупнее 2 мм) и «мелкие—средние» (меньше 2 мм). Личинки этих двух размеров были использованы в варианте 2 раздельно. Кроме того, в каждом основном варианте были группы муравьев с царицей и без царицы. Поэтому общее количество вариантов достигло 10; в них было использовано 29 групп муравьев, в 17 из которых присутствовала царица, а в 12 — ее не было. В большинстве групп было по 200—300 рабочих особей. Количество личинок, помещенных в экспериментальные группы, указано в таблице.

Муравьев содержали при температуре 23° и длине дня 20 ч, кормили два раза в неделю разрезанными на части тараканами *Nauphoeta cinerea* и 15% 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 2—3 раза в течение эксперимента; при этом удаляли и подсчитывали всех появившихся куколок, а также изымали яйца, отложенные царицей, и личинок первого возраста, появившихся из них, чтобы не спутать их потом с личинками, помещенными в гнезда в начале опыта. Эксперимент закончили через 3 месяца, когда во всех группах муравьев полностью прекратилось окукливание помещенных туда личинок. В конце эксперимента были подсчитаны все оставшиеся в группах неокучлившиеся личинки.

Результаты были обработаны общепринятыми методами вариационной статистики с вычислением средней арифметической и среднего квадратического отклонения (в тех случаях, когда число повторностей было больше двух). Достоверность различия средних оценивали с помощью критерия Стьюдента, а достоверность различия долей (процентов), вычисленных по суммарным данным, определяли методом ϕ с использованием критерия Фишера (Плохинский, 1970). Полученные данные суммированы в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выживаемость личинок в большинстве вариантов была выше 50%; при этом в 3 случаях из 5 она была заметно и достоверно выше в группах с царицами по сравнению с аналогичными вариантами без цариц, а в одном случае оказалась практически одинаковой. В тех ситуациях, когда происходило заметное окукливание личинок (т. е. во всех вариантах, кроме групп диапаузирующих рабочих с диапаузирующими личинками), процент окуклившихся был в 3 случаях из 4 достоверно выше в группах с царицами, чем в группах без цариц, а в одном случае оказался одинаковым. Эти результаты можно легко объяснить широко известным из литературы эффектом стимулирующего воздействия царицы на развитие личинок, осуществляющимся через рабочих муравьев, которые в присутствии царицы значительно усерднее и эффективнее ухаживают за личинками (Brian, 1983; Hölldobler, Wilson, 1990). Следовательно,

этот эффект хорошо проявился и в нашем эксперименте. Однако поскольку в группах без цариц выжило в среднем меньше личинок, то при подсчете количества окуклившихся личинок в процентах от выживших в двух случаях получились противоположные результаты, т. е. доля окуклившихся оказалась большей в группах без цариц (см. таблицу).

Кроме того, на выживаемость отчетливо повлияло соответствие (или несоответствие) физиологического состояния рабочих и выкармливаемых ими личинок. В тех случаях, когда такое соответствие имело место, т. е. сочетание рабочих и личинок было естественным, возможным в природных условиях (перезимовавшие рабочие и перезимовавшие личинки или диапаузирующие рабочие и диапаузирующие личинки), выживаемость оказалась существенно и достоверно выше, чем в тех вариантах, где такого соответствия не было, т. е. сочетание рабочих и личинок не было естественным (перезимовавшие рабочие и диапаузирующие личинки или диапаузирующие рабочие и перезимовавшие личинки); причем этот эффект в одинаковой мере проявился как в группах с царицами, так и в группах без них.

Рассмотрим теперь окукливание личинок в основных вариантах эксперимента. Во всех трех группах с диапаузирующими личинками, за которыми ухаживали диапаузирующие же рабочие (вариант 4), окуклилась только одна личинка из почти тысячи выживших. Фактически этот вариант является контрольным и демонстрирует стабильность диапаузы личинок в осенних колониях муравьев.

Точно так же в качестве контрольного можно взять вариант 1, в котором и рабочие, и личинки были перезимовавшими: здесь окуклилось подавляющее большинство (от 91.3 до 100%) выживших личинок, как это и происходит в природе в весенних колониях муравьев.

Особенно интересны результаты двух других вариантов эксперимента. Перезимовавшие рабочие вызвали окукливание значительной части (до 75% от числа выживших) диапаузирующих личинок (вариант 2), однако все-таки не всех, и заметная их часть (от 25 до 72.5%) осталась в диапаузе. Таким образом, перезимовавшие рабочие не смогли стимулировать окукливание всех диапаузирующих личинок. Здесь заметно проявился уже обсуждавшийся выше стимулирующий эффект присутствия царицы. Влияние размера личинок неопределенно: в группах с царицами окуклилось существенно больше мелких личинок по сравнению с крупными, а в группах без цариц почему-то наоборот — больше крупных.

В варианте 3, где диапаузирующие рабочие ухаживали за перезимовавшими личинками, куколок появилось немного, особенно в группах без цариц, где окуклились только две личинки. Однако в группах с царицами все же окуклилось от 3.6 до 17.2% (в среднем 10.4%) от выживших личинок. Следовательно, диапаузирующие рабочие не смогли воспрепятствовать окукливанию небольшой части перезимовавших личинок.

Таким образом, социальный контроль развития и диапаузы личинок со стороны рабочих муравьев у *L. niger* не является столь же полным, как у видов, исследованных нами ранее. Напомним, что у *C. herculeanus*, *C. japonicus*, *M. rubra* и видов рода *Tetramorium* перезимовавшие рабочие способны стимулировать развитие и окукливание практически всех диапаузирующих личинок, а диапаузирующие рабочие полностью блокируют развитие перезимовавших, т. е. весенних личинок, ни одна из которых не окукливается в этих условиях (Кипятков, 1979; Kipyatkov, Lopatina, 1994, 1995). Точно так же короткодневные рабочие *M. rubra* индуцируют у всех личинок диапаузу, а длиннодневные — вызывают выход из диапаузы и окукливание практически всех личинок (Кипятков, 1974б, 1975). Развитие личинок всех этих видов, таким образом, чрезвычайно пластично, и его целиком контролируют рабочие, индуцируя диапаузу или вызывая ее прекращение. Дело обстоит так, будто только рабочие особи этих муравьев, но не личинки, проходят в течение зимовки холодовую реактивацию. Конечно, это утверждение не совсем верно, и физиологическое состояние личинок в период зимовки тоже изменяется, однако рассмотрение этого вопроса выходит за рамки тематики данной работы.

В то же время, как было показано выше, некоторые весенние личинки *L. niger* все же развиваются и окукливаются, даже если их кормят осенние диапаузирующие рабочие; значит, для окукливания этим личинкам достаточно холодной реактивации. Перезимовавшие, т. е. прошедшие холодную реактивацию, рабочие *L. niger* способны нарушить диапаузу и стимулировать рост и окукливание у значительной части, но все-таки не у всех осенних личинок. Следовательно, развитие личинок *L. niger* не столь пластично, и рабочие не могут его полностью контролировать, индуцируя или прекращая диапаузу.

В свете полученных нами результатов становится особенно ясной необходимость дальнейших исследований в данном направлении на других видах и родах муравьев, что позволит выявить больше разнообразия и, вероятно, обнаружить принципиально иные схемы социального контроля развития и диапаузы в сем. *Formicidae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кипятков В. Е. Концепция суперорганизма в применении к общественным насекомым и эволюция колониальности в живой природе // Вестник Ленингр. ун-та. 1971. № 9. С. 15—21.
- 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. 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. обозр. 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. 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. Л.: Наука, 1981. С. 59—91.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во Московск. гос. ун-та, 1970. 367 с.
- 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.
- Hölldobler B., Wilson E. O. The ants. Cambridge: Belknap Press, 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., Lopatina E. B. Social regulation of larval diapause induction and termination in some species of ants // Proc. Coll. Soc. Ins. 1995. Vol. 3.
- Passera L. L'Organisation Sociale des Fourmis. Toulouse: Privat, 1984. 360 p.
- Peakin G. J. The growth and development of the overwintering larvae in the ant *Lasius flavus* (Hymenoptera, Formicidae) // J. Zool. 1985. Vol. 205. P. 179—189.
- Tschinkel W. T. 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.
- Wilson E. O. The insect societies. Cambridge: Belknap Press. 1971. 548 p.

Санкт-Петербургский государственный университет.

Поступила 10 I 1996.

SUMMARY

Social control of larval diapause executed by the workers has been investigated in *Lasius niger*. Experimental ant colonies in autumn diapause state were put into a refrigerator for cold reactivation at 3—5°C. Three months later a half of the colonies were moved to the conditions suitable for development (23°C, day length 20 h), whereas other colonies remained in the state of prolonged hibernation. The complete seasonal cycle of development took 3—4 months and ended with diapause arising in all colonies in the warm. Then the colonies in spring state were taken out of the refrigerator and just after that the exchange of larvae between the spring and the diapausing colonies was accomplished. Four experimental sets were used: (1) overwintered workers with overwintered larvae; (2) overwintered workers with diapausing larvae; (3) diapausing workers with overwintered larvae; (4) diapausing workers with diapausing larvae. Experiment was finished in 2.5—3 months when the pupation ceased. All or almost all larvae pupated in set 1 in the same way as it always happens in natural spring colonies. No larvae pupated in set 4 since larval diapause is quite stable in autumn. Overwintered workers in set 2 provoked development and pupation of a considerable share (up to 75% of survived larvae) of diapausing larvae, but a part of these larvae (15—72.5%) remained in diapause. From 3.6 to 17.2% (on average 10.4%) of survived larvae pupated in set 3 where diapausing workers were looking after overwintered larvae. Thus, the workers are able to induce and terminate larval diapause depending on their physiological state. However, the larvae are not so flexible and the worker control is not so absolute in *L. niger* in comparison with other species hitherto investigated. The presence of the queen in the colonies was shown to increase the survival and pupation rates of the larvae.