

УДК 595.796 – 115.12

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ СЕВЕРНОГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ *FORMICA AQUILONIA* YARROW, 1955 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ В СВЕТЕ ВОЗМОЖНОЙ ИСТОРИИ ЕГО ПОСЛЕЛЕДНИКОВОГО РАССЕЛЕНИЯ**

*А. В. Гилев, С. В. Блинова, С. В. Чеснокова*

**COLOUR VARIABILITY OF THE NORTHERN WOOD ANT *FORMICA AQUILONIA* YARROW, 1955 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA IN LIGHT OF POSSIBLE RESETTLEMENT IN THE POSTGLACIAL HISTORY**

*A. V. Gilev, S. V. Blinova, S. V. Chesnokova*

*Представлены результаты изучения изменчивости северного лесного муравья *F. aquilonia* на юге Западной Сибири. Обнаружена четко выраженная фенотипическая дифференциация популяций муравьев. В направлении от некоего центра, располагающегося в области Горной Шории и южной части Кузнецкого Алатау, наблюдается закономерное потемнение окраски, увеличение доли темных вариантов. Наличие такого четко выраженного центра расхождения векторов изменчивости можно интерпретировать как обнаружение нами центра расселения муравьев в послеледниковую эпоху, то есть области одного из локальных рефугиумов в горах юга Западной Сибири.*

*The results of studying of the phenotype variability of northern wood ant *F. aquilonia* in the south of Western Siberia are presented marked. Differentiation of populations of ants has been revealed. In a the direction from certain center in the region of Gornaya Shoriya and the southern part of Kuznetskiy Alatau, natural dimness of coloring, increase in a share of dark variants is observed. Presence of such a definite center of variability vectors divergence of can be interpreted as detection of the center of ants' moving in the postglacial epoch, that is, areas of one of local refuge in the mountains of the south of Western Siberia.*

**Ключевые слова:** северный лесной муравей *Formica aquilonia*, фенотипическая изменчивость, Западная Сибирь.

**Keywords:** northern wood ant *Formica aquilonia*, variability of phenotype, Western Siberia.

Северный лесной муравей *Formica aquilonia* Yarr. – широко распространенный вид рыжих лесных муравьев, населяющих всю таежную область Евразии [14]. Как и все рыжие лесные муравьи, этот вид демонстрирует высокую изменчивость морфологических признаков. Однако до сих пор изменчивость этого вида в широких масштабах не изучалась. Вместе с тем изучение современной картины внутривидовой и географической изменчивости различных, в том числе окрасочных, признаков широкоареальных видов позволяет детально изучить структуру ареала, оценить внутривидовое биоразнообразие, дает возможность делать выводы об эволюционной истории вида [4 – 5, 8, 10, 18 и др.]. Неоднократно было показано, что картина изменчивости отражает направления вероятных путей миграций и расселения видов в недавнем историческом прошлом [9 – 11, 16, 18, 21 и др.].

Классическая работа Н. И. Вавилова [7], обнаружившего центры происхождения культурных растений, также выполнена на основе изучения изменчивости морфологических признаков. Впоследствии такие центры происхождения и многообразия обнаружены для разных видов растений и животных [17, 22 и др.].

Данная работа посвящена анализу изменчивости окраски рабочих особей северного лесного муравья на территории юга Западной Сибири. В нашей предыдущей работе [6] показано наличие на территории Кузнецко-Салаирской горной области трех крупных фенотипически различающихся групп популяций. В настоящей работе мы будем рассматривать измен-

чивость северного лесного муравья на более обширной территории. В последнее время картину внутривидовой дифференциации, выявляемой разными методами, обычно интерпретируют в свете послеледниковой истории расселения вида [1 – 2, 10, 20, 23 – 24]. Мы также сделали попытку связать выявляемую нами картину изменчивости окраски рыжих лесных муравьев с вероятной историей их послеледникового расселения в данном регионе.

#### **Материалы и методы**

Материал для работы был собран на территории юга Западной Сибири в 1993 – 2008 гг. Учеты гнезд *Formica* проводились на маршрутах длиной 1 – 3 км. На каждом маршруте учитывались все встреченные гнезда муравьев. С каждого обнаруженного муравейника, с купола, были взяты пробы по 20 – 50 рабочих особей для определения видовой принадлежности и изучения изменчивости. Описание каждого гнезда проводили с учетом рекомендаций по стандартизации методик изучения экологии муравьев [3].

Описание изменчивости окраски муравьев проводили по предложенной ранее схеме [12]. У всех собранных муравьев изучалась окраска головы и груди (рис. 1), однако наиболее интересные и содержательно интерпретируемые результаты были получены только по окраске переднегруди. В качестве размерной характеристики был взят один из наиболее часто используемых в мирмекологии показателей – длина груди.

Поскольку известно, что окраска рабочих муравьев зависит от их размеров (крупные муравьи в среднем окрашены светлее, чем мелкие), проводилась процедура выравнивания, таким образом, чтобы в сравниваемых выборках рабочие разных размерных классов были представлены по возможности с одинаковой частотой [12]. Все измерения проведены при помощи бинокля МБС-9.

Степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски оценивалась при помо-

щи расстояния Кавалли-Сфорца [15, 19]. Этот показатель традиционно используется в популяционно-морфологических исследованиях. Матрицы расстояний по отдельным признакам затем обрабатывались при помощи методов многомерного шкалирования для визуализации различий между выборками. Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Inc., 1984 – 2001).

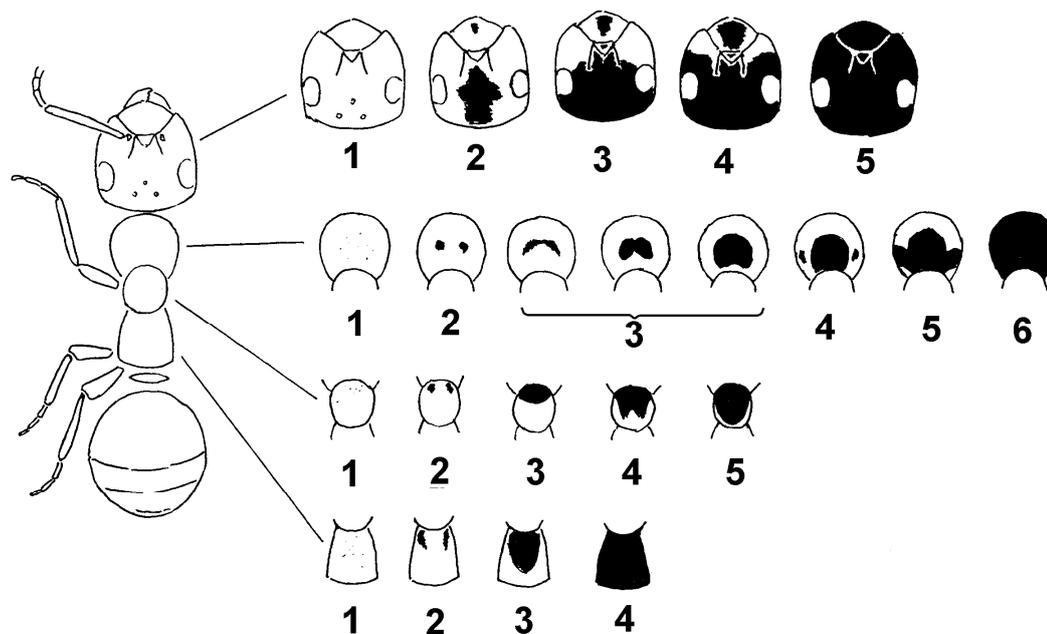


Рис. 1. Варианты окраски головы и груди у рыжих лесных муравьев [12]

Таблица

Частоты встречаемости окраски переднегруди рабочих особей *F. aquilonia* в изученных географических пунктах

Пункт	Число экз.	Варианты окраски переднегруди					
		1	2	3	4	5	6
Усть-Кокса, республика Алтай	350	0,003	0,009	0,389	0,337	0,243	0,020
Онгудай, республика Алтай	35		0,057	0,429	0,371	0,086	0,057
Курайский хр., республика Алтай	41			0,220	0,488	0,293	
Новосибирск	192			0,078	0,339	0,495	0,089
Низовка, Кемеровская область	91		0,022	0,451	0,231	0,220	0,077
Подъяково, Кемеровская область	474	0,008	0,032	0,473	0,371	0,095	0,021
Прокопьевск, Кемеровская область	123	0,008	0,008	0,488	0,309	0,163	0,024
Кемерово	173	0,006	0,029	0,699	0,266		
Горная Шория	65	0,015	0,015	0,708	0,169	0,062	0,031
Кузнецкий Алатау, юг	47	0,043	0,043	0,532	0,191	0,149	0,043
Кузнецкий Алатау, север	50			0,380	0,260	0,300	0,060
Мариинск, Кемеровская область	82		0,012	0,451	0,317	0,207	0,012
М. Кеть, Красноярский край	287	0,017	0,073	0,547	0,314	0,045	0,003
Хову-Аксы, республика Тува	36		0,167	0,361	0,361	0,111	

#### Результаты и обсуждение

Частоты встречаемости вариантов окраски переднегруди рабочих северного лесного муравья в

изученных выборках приведены в таблице. Видно, что у этого вида наблюдается существенная фенотипическая дифференциация. В частности, следует

отметить, что в разных выборках доминируют разные варианты. Это вполне согласуется с результатами, полученными ранее для уральских выборок [13].

Анализ рассчитанных по этим частотам фенотипических дистанций между выборками северного лесного муравья методами многомерного шкалирования выявил очень интересную картину (рис. 2). На рисунке 2 видно, что все выборки группируются в три большие группы. Первую группу, своеобразный центр, образуют две географически близких выборки

муравьев из Горной Шории и южной части Кузнецкого Алатау. Остальные выборки располагаются вдоль двух дуг вокруг этого центра. При этом большинство выборок расположено вдоль ближней, малой дуги, и всего три выборки – вдоль дальней, большой дуги. Интересно отметить, что эти выборки и географически оказываются самыми удаленными от нашего центра. Таким образом, мы наблюдаем хорошее соответствие между географическим расположением и фенотипическими дистанциями.

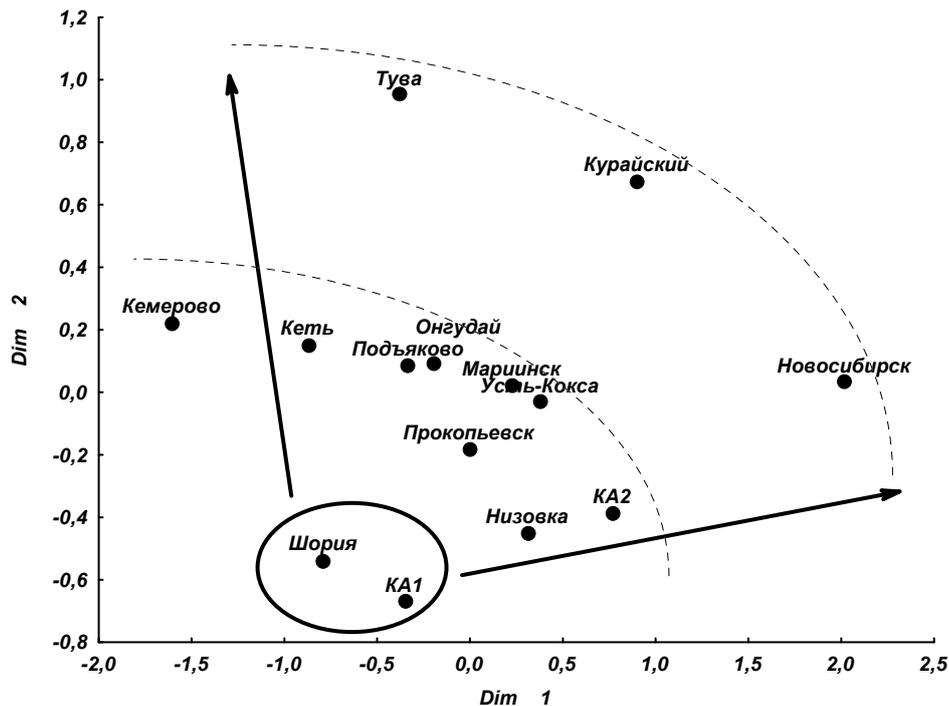


Рис. 2. Фенотипические различия по признакам окраски переднегруди выборок *F. aquilonia* с юга Западной Сибири. Обозначения: КА1 – Кузнецкий Алатау, южная часть; КА2 – Кузнецкий Алатау, северная часть

В целом же вся картина напоминает расходящиеся по поверхности воды волны от падения камня.

Если эти выборки отобразить на карте (рис. 3), обозначив условными знаками преобладающие в них варианты окраски, то аналогия с волнами становится еще более полной и наглядной. При удалении в любую сторону от области, охватывающей Горную Шорию и юг Кузнецкого Алатау, мы наблюдаем увеличение в выборках муравьев доли темных вариантов. Причем следует отметить, что это увеличение наблюдается и в направлении на север, в равнинные части Западной Сибири, и в направлении на юг и восток, в горы. Сама область преобладания более светлых вариантов также расположена в горной области. Это позволяет нам исключить влияние каких-то локальных климатических условий на наблюдаемую картину изменчивости. Наличие такого четко выраженного центра расхождения векторов изменчивости, на наш взгляд, достаточно уверенно можно интерпретировать как наличие в данной об-

ласти центра расселения муравьев в послеледниковую эпоху. Хорошо известно, что один из рефугиумов ледниковья был в предгорьях Алтая и других горных систем Южной Сибири. Вероятнее всего, в условиях горных ландшафтов с высокой неоднородностью среды, этот рефугиум не был сплошным, а представлял собой достаточно пеструю мозаику различных участков. Возможно, нам удалось локализовать один из них.

На то, что этот участок и эта область расселения были достаточно локальны, указывают окружающие выборки, в частности, из Красноярского края (выборка М. Кеть), не вписывающиеся в эту картину изменчивости (рис. 3). Очевидно, эти территории заселялись муравьями из каких-то соседних участков. На нашем материале пока не представляется возможным очертить области, связанные с разными рефугиумами, однако изучение изменчивости окраски муравьев в этих целях представляется весьма перспективным.

В заключение отметим, что картина изменчивости *F. aquilonia* оказывается содержательно интерпретируема и связана с существенными моментами в истории вида. Выявляются определенные тренды изменчивости, которые с большой долей вероятности можно связать с рефугиумами и путями расселения вида в послеледниковую эпоху. Это хорошо согласуется с теоретическими представлениями и фактическими результатами многих других иссле-

дователей данной проблемы [9 – 10, 16, 21 и др.], показавшими четкое совпадение направленных трендов изменчивости и наиболее вероятных путей миграций и расселения вида. Полученные нами результаты открывают широкие перспективы и дают нам хороший метод для исследования эволюционной истории отдельных видов и для палеобиогеографических реконструкций.

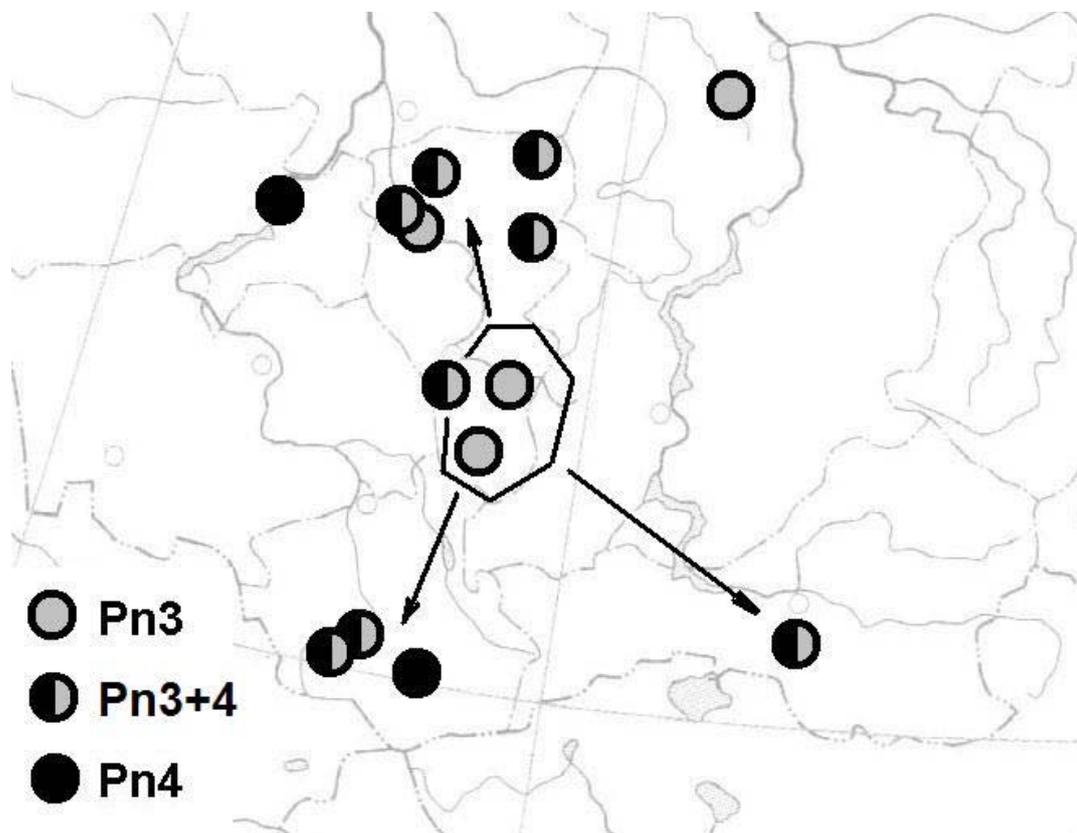


Рис. 3. Изменчивость окраски переднегруди северного лесного муравья *F. aquilonia* и вероятные пути его послеледникового расселения на юге Западной Сибири. Условными знаками отображены преобладающие в выборках варианты окраски

#### Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность д-ру биол. наук В. К. Рябицеву, д-ру биол. наук Ю. Е. Михайлову, канд. биол. наук В. Н. Ольшвангу, любезно предоставившим сборы муравьев для анализа.

#### Литература

1. Абрамсон, Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н. И. Абрамсон // Вестник ВоГИС. – 2007. – Т. 11. – № 2.
2. Абрамсон, Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов / Н. И. Абрамсон // Труды ЗИН, приложение № 1. – 2009.
3. Арнольди, К. В. Изучение экологии муравьев / К. В. Арнольди, В. И. Гримальский, А. В. Демченко // Муравьи и защита леса. – Тарту, 1979.
4. Блехман, А. В. Изменчивость рисунка пронотума у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) / А. В. Блехман // Экологическая генетика. – 2007. – Т. 5. – № 2.
5. Блехман, А. В. Внутрипопуляционная и географическая изменчивость широкоареального вида *Harmonia axyridis* Pall. по комплексу полиморфных признаков / А. В. Блехман: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2009. – 24 с.
6. Блинова, С. В. Изменчивость окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yagb. (Hymenoptera, Formicidae) на Урале и Кузнецко-Салаирской горной области / С. В. Блинова, А. В. Гилев // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. – Горно-Алтайск: ГАГУ, 2008. – Ч. 1.
7. Вавилов, Н. И. Центры происхождения культурных растений / Н. И. Вавилов. – Л., 1926. – 248 с.
8. Валецкий, А. В. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами

- (на прим. прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* L.) / А. В. Валецкий: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Свердловск, 1987. – 23 с.
9. Васильев, А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А. Г. Васильев. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
10. Видякин, А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России / А. И. Видякин: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 2004. – 48 с.
11. Генетика кошки / отв. ред. П. М. Бородин, А. О. Рувинский. – Новосибирск: Наука, 1993. – 212 с.
12. Гилев, А. В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) / А. В. Гилев // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81. – № 3.
13. Гилев, А. В. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале / А. В. Гилев // Успехи соврем. биол. – 2003. – Т. 123. – № 3.
14. Длусский, Г. М. Муравьи рода *Formica* / Г. М. Длусский. – М.: Наука, 1967. – 236 с.
15. Животовский, Л. А. Популяционная биометрия / Л. А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
16. Залозная, Л. М. Морфологическая изменчивость клеща *Varroa jacobsoni* Oud., 1904 в связи с расширением его ареала и распространением на территории СССР / Л. М. Залозная: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев: Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, 1988. – 26 с.
17. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
18. Монахов, В. Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале / В. Г. Монахов. – Екатеринбург: НИСО УРО РАН: Банк культурной информации, 2006. – 202 с.
19. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / А. Г. Васильев, В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. – 232 с.
20. Семериков, В. Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill / В. Л. Семериков: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 2007. – 42 с.
21. Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
22. Dobrzhansky, T. Genetics and the origin of species / T. Dobrzhansky. – N. Y.: Columbia Univ. press, 1951. – 446 p.
23. Goropashnaya, A. V. Phylogeographic structure and genetic variation in *Formica* ants / A. V. Goropashnaya // Acta Universitatis Uppsaliensis. – Uppsala, 2003. – 36 p.
24. Goropashnaya, A. V. Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) / A. V. Goropashnaya, V. M. Fedorov, B. Seifert, P. Pamilo // Molecular Ecology. – 2004. – V. 13.