На правах рукописи

Гилев Алексей Валерьевич

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ МУРАВЬЕВ *FORMICA S.STR.* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

03.02.08 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Екатеринбург - 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный консультант	доктор биологических наук, профессор **Васильев Алексей Геннадьевич**
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук, старший научный сотрудник **Захаров Анатолий Александрович**
	доктор биологических наук, доцент **Беньковская Галина Васильевна**
	доктор биологических наук **Монахов Владимир Генрихович**
Ведущая организация	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Защита состоится «17» апреля 2012 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу 620144, г. Екатеринбург, ул 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан « » марта 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

Золотарёва Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы

Со времен Ч. Дарвина изучение изменчивости живых организмов является одним из центральных направлений в эволюционных исследованиях. Изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости полиморфных признаков позволяет наиболее полно понять механизмы действия отбора, является ключом к познанию закономерностей микроэволюции, а зачастую дает возможность увидеть ее действие непосредственно. Неоднократно было показано (Сергиевский, 1985; Захаров, 1997; Блехман, 2009; и др.), что проявления изменчивости и полиморфизма в разных частях ареала носят существенно различный характер. Изучение этих явлений на ограниченных участках ареала не позволяет понять природу и механизмы поддержания полиморфизма, эволюционно-экологическое значение разных морф, изучить особенности внутривидовой структуры и эволюционной истории вида (Блехман, 2009).

Муравьи подрода *Formica s.str.*широко распространены практически по всей бореальной зоне Евразии и являются эволюционно молодой группой близких видов с известной в общих чертах историей (Длусский, 1967). Изменчивость различных признаков в этой группе изучалась в основном в интересах систематики (Длусский, 1967; Seifert, 1991; и др.). Удивительно, но до настоящего времени эта интереснейшая группа насекомых не стала модельным объектом для изучения внутри- и межвидовой изменчивости, фенотипической дифференциации и различного рода эволюционно-экологических построений. Начатые сравнительно недавно молекулярно-генетические исследования рыжих лесных муравьев (Sundstrom, 1989; Goropashnaya, 2003; Sundstrom et al., 2005; и др.) лишь усугубляют этот пробел в знаниях, лишая нас возможности широких сопоставлений и обобщений. Таким образом, исследование различных аспектов изменчивости рыжих лесных муравьев, внутривидовой структуры и фенотипической дифференциации, выявление естественных группировок различного уровня представляет большой теоретический интерес.

Актуальность и важность такого исследования определяется также огромной биоценотической и хозяйственной значимостью муравьев. Благодаря своей численности и биомассе, муравьи являются важнейшими хищниками, почвообразователями и т.д. в различных биоценозах. В биологической защите леса рыжие лесные муравьи использовались в странах Западной Европы с 50-х годов и в СССР – с 60-х годов XX века (Длусский, 1967). Поэтому изучение внутривидовой структуры рыжих лесных муравьев, выявление и сохранение

внутривидового разнообразия этих полезных насекомых во всем его многообразии представляет также и большой практический интерес.

Цели и задачи исследования

Целью работы было изучение основных закономерностей изменчивости окраски и ряда других признаков рыжих лесных муравьев в связи с популяционной структурой вида и с вероятной историей расселения видов на территории Евразии.

Перед нами стояли следующие задачи:

1. Изучить особенности распространения муравьев подрода *Formica s.str.*

2. Изучить изменчивость признаков окраски (рисунка), а также размеров и хетотаксии, у рыжих лесных муравьев, выявить основные закономерности.

3. На основе детального изучения географической изменчивости окраски (рисунка) в масштабах Среднего Урала выявить популяционную структуру и ее особенности у разных видов муравьев.

4. Оценить географическую изменчивость окраски у ряда видов муравьев Урала, Западной Сибири и Казахстана, попытаться выявить некоторые закономерности внутривидовой дифференциации в свете вероятной истории расселения муравьев в Евразии.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Рыжие лесные муравьи распространены на изученной территории Урала и Западной Сибири неравномерно: выделяются обширные зоны высокой плотности, где преимущественно сосредоточены крупные комплексы из сотен гнезд, а также особо крупные муравейники. Эти зоны разделены значительными пространствами, где плотность поселения муравьев ниже, и распространены небольшие комплексы и одиночные гнезда.

2. По характеру изменчивости окраски рабочих особей муравьев на территории Среднего Урала выделяются естественные группировки популяционного уровня, границы между которыми маркированы резкими перепадами частот вариаций окраски.

3. В масштабах Урало-Западносибирского региона и всей Евразии обнаружена существенная фенотипическая дифференциация изученных видов муравьев, которая во многом обусловлена историей их послеледникового расселения.

Научная новизна и теоретическая значимость

Впервые обнаружена крупномасштабная пространственная структура населения рыжих лесных муравьев в пределах Уральского региона – регулярное чередование зон высокой плотности гнезд, где сосредоточено большинство

крупных поселений муравьев. Предложена оригинальная схема описания окраски муравьев *Formica s.str.*, описаны основные принципы и методы работы с признаками окраски (структуры пигментного рисунка), разработана методология использования признаков окраски в популяционно-экологических исследованиях муравьев. Впервые на основе изучения изменчивости окраски (рисунка) в пределах Среднего Урала выявлена популяционная структура у 4 видов муравьев *Formica s.str.*, описаны ее основные особенности. Впервые описана существенная фенотипическая дифференциация рыжих лесных муравьев в Урало-Западносибирском регионе и в пределах всей Евразии, связанная с преобладанием определенных вариантов окраски. Обнаружены новые виды муравьев для фауны Свердловской (*Formica truncorum, F. gagagtoides*) и Челябинской (*F. lugubris, Cataglyphis aenescens*) областей. Полученные в работе результаты, выявленные закономерности пространственной и фенотипической дифференциации муравьев открывают новые возможности для изучения недавней истории видов и сообществ Евразии, построения филогеографических гипотез, а также понимания путей и закономерностей их эволюции.

Практическая значимость

Разработанные методы и методология анализа может использоваться при решении целого ряда научных и научно-прикладных проблем, связанных с изучением, использованием и охраной рыжих лесных муравьев и других общественных насекомых. Предложенная в работе схема описания окраски (рисунка) муравьев принята за основу для унификации методики (Гилев и др., 2009). Данные о распространении муравьев включены в первое издание Красной книги Челябинской области (2005). Научные результаты работы используются в преподавании ряда предметов, при подготовке курсовых и дипломных работ в УрФУ (Екатеринбург).

Апробация работы

Основные результаты исследований докладывались на X-XIII Всероссийских симпозиумах «Муравьи и защита леса» (Москва, 1998; Пермь, 2001; Новосибирск, 2005, Н. Новгород, 2006), I-II Симпозиумах стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006; С.-Петербург, 2010), II и VIII Коллоквиумах Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (Рыбное, 1992; С.-Петербург, 2010), XIV и XV Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Тюмень, 2005; Москва, 2008), VIII Всероссийском популяционном семинаре (Н.Новгород, 2005), Международной конференции «Экология таежных лесов» (Сыктывкар, 1998), Международной конференции «Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных ре-

гионов: настоящее, прошлое, будущее» (Горно-Алтайск, 2008), VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока с международным участием (Новосибирск, 2010), и целом ряде региональных конференций.

Личный вклад автора

Представленная диссертация является обобщением результатов многолетних (с 1987 г.) личных исследований автора. Все выносимые на защиту результаты, положения и выводы получены непосредственно соискателем. Автором лично определены задачи исследования, осуществлен выбор методов, собрана основная часть коллекционного материала, выполнены камеральная обработка и анализ данных, проведены интерпретация и обобщение полученных результатов в виде публикаций по теме исследования.

Публикации

В списке опубликованных работ автора 122 публикации, из них 66 отражают основное содержание диссертации, в том числе 2 раздела в коллективных монографиях и 12 статей в журналах, включенных в перечень научных изданий ВАК.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 10 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложений. Она изложена на 336 страницах машинописного текста (291 – основной текст и 45 – приложения). Список литературы включает 447 наименований, в том числе 117 – на иностранных языках. Основной текст диссертации содержит 81 рисунок и 9 таблиц, в приложения вынесены 2 рисунка и 18 таблиц.

Благодарности

Автор выражает свою глубокую признательность научному консультанту д.б.н., профессору А.Г. Васильеву за всемерную помощь и поддержку, постоянное внимание и множество ценных советов. Автор искренне благодарен всем коллегам, оказавшим помощь и поддержку и предоставившим материал для анализа.

ГЛАВА 1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ПОКРОВОВ НАСЕКОМЫХ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рассмотрено современное состояние исследований изменчивости окраски насекомых и некоторых других живых организмов. Удобство и простота работы с окраской позволяет в то же время выявлять весьма сложные и существенные биологические закономерности: популяционную структуру вида, пути и

механизмы адаптации, особенности эволюционной истории видов. Исследование закономерностей изменчивости окраски и других признаков у рыжих лесных муравьев, а также и у других видов общественных насекомых, представляется весьма перспективным.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Объект исследований - рыжие лесные муравьи: распространение и особенности биологии. На основе литературных (Длусский, 1967; Купянская, 1990; Czechowski et al., 2002; Goropashnaya, 2003; Radchenko, 2005 и др.) и собственных (Зиновьев и др., 2001; Гилев и др., 2010; Панова и др., 2010) данных обсуждаются основные особенности объекта – видов муравьев подрода *Formica s.str.,* их распространение на территории Евразии в свете вероятной истории их появления и последующей дифференциации в Палеакртике, описываются некоторые черты биологии муравьев как общественных насекомых.

2.2. Обзор собранного материала. Материалом для работы послужили сборы автора 1987-2009 гг. Все материалы были собраны по единой методике. В ходе маршрутных учетов протяженностью до 1-3 км с каждого обнаруженного муравейника, с купола, были взяты пробы по 30-100 рабочих особей. Описание гнезд проводилось по стандартным мирмекологическим методикам (Арнольди и др., 1979; Захаров, Горюнов, 2009). В работе были также использованы материалы по географически удаленным популяциям, которые были любезно предоставлены нам коллегами из России и ряда сопредельных стран.

Географические пункты, материал из которых был использован в данном исследовании, отражены на картах на рисунках 1-4. Поскольку изученная территория охвачена сборами неравномерно, для удобства рассмотрения пункты сбора и их нумерация приводятся отдельно для Среднего Урала (рис. 1), Урало-Западносибирского региона (рис. 2-3), и северной Евразии в целом (рис. 4).

2.3. Общая характеристика методов исследований. У всех собранных муравьев изучали окраску головы и груди (подробное описание методики приводится в главе 4). В качестве размерной характеристики был взят один из наиболее часто используемых в мирмекологии показателей – длина груди. Все измерения проведены при помощи бинокулярной лупы МБС-9, при увеличении 2х-4х. Всего было изучено 81772 рабочих особей 5 видов муравьев. Дополнительно были изучены 775 особей *F. truncorum* и 95 особей *F. kupyanskayae* (= *F.*

ораса), материал по которым оказался недостаточным для подробного анализа географических закономерностей изменчивости. Для оценки сезонной и многолетней изменчивости были изучены 2064 рабочих особи 3 видов. Длина груди была измерена также и у 2500 муравьев 14 видов для изучения размерной структуры многовидового сообщества муравьев.

У всех муравьев также были изучены признаки хетотаксии головы и груди (Длусский, 1967). Кроме того, была изучена изменчивость хетотаксии головы и брюшка у самок лугового муравья *F. pratensis* (Длусский, 1967). Всего изучена 61 самка *F. pratensis,* собранная на Среднем Урале и в Западной Сибири.

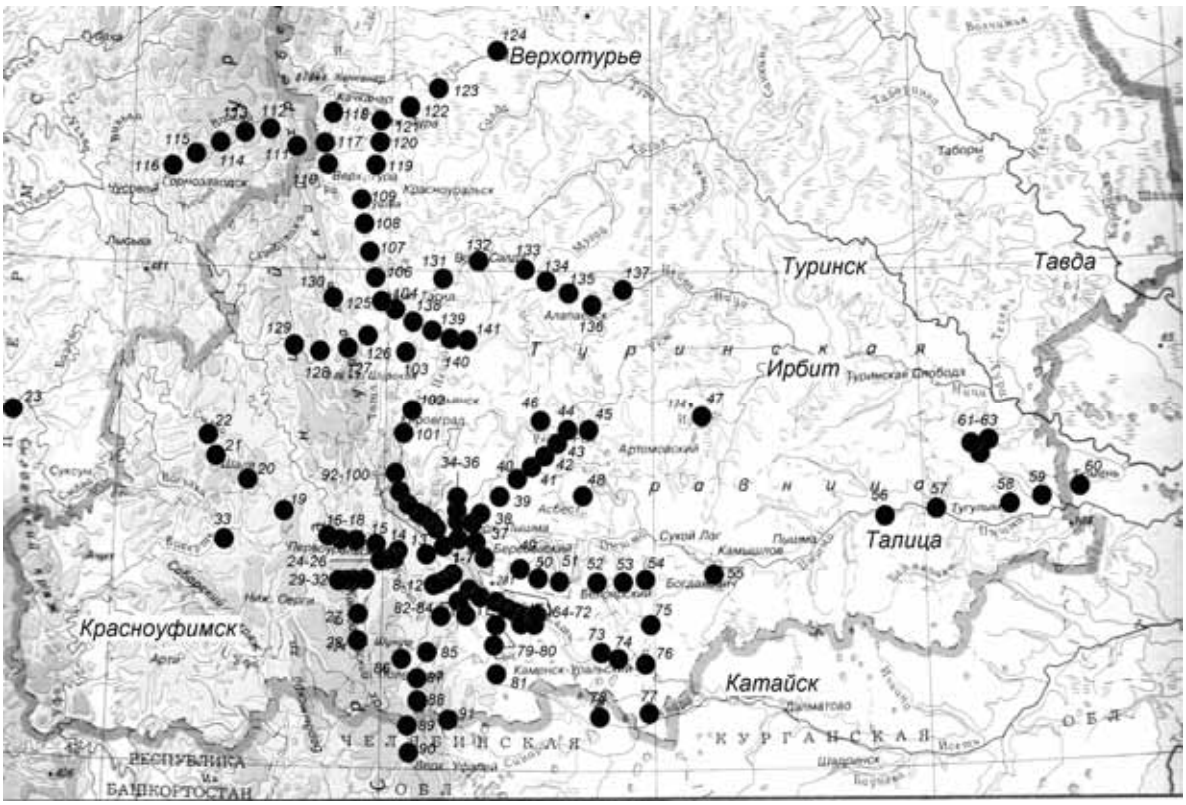


Рисунок 1 – Карта-схема пунктов сбора рыжих лесных муравьев на Среднем Урале

Фенотипическое разнообразие оценивали при помощи показателей μ и h Животовского, степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски – при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Животовский, 1991, *Реализация морфологического разнообразия* …, 2004). Матрицы расстояний по отдельным признакам обрабатывались при помощи метода многомерного неметрического шкалирования.

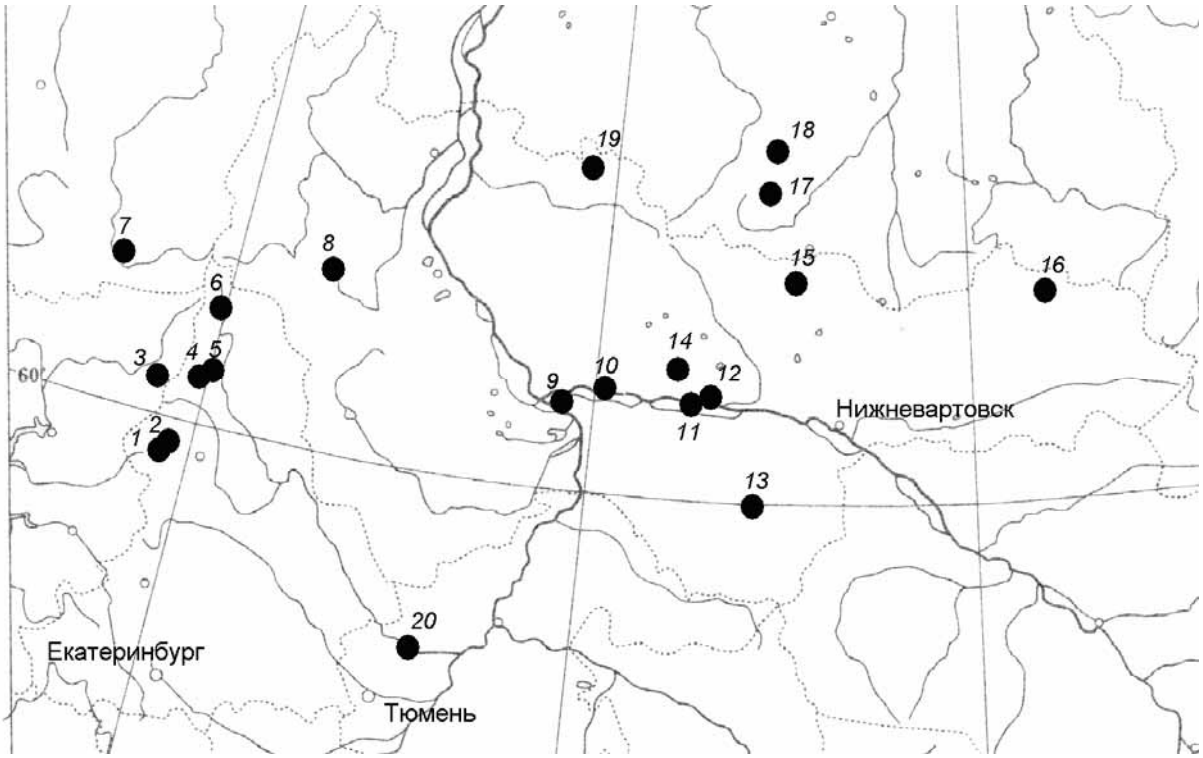


Рисунок 2 – Карта-схема пунктов сбора рыжих лесных муравьев на севере Урала и Западной Сибири

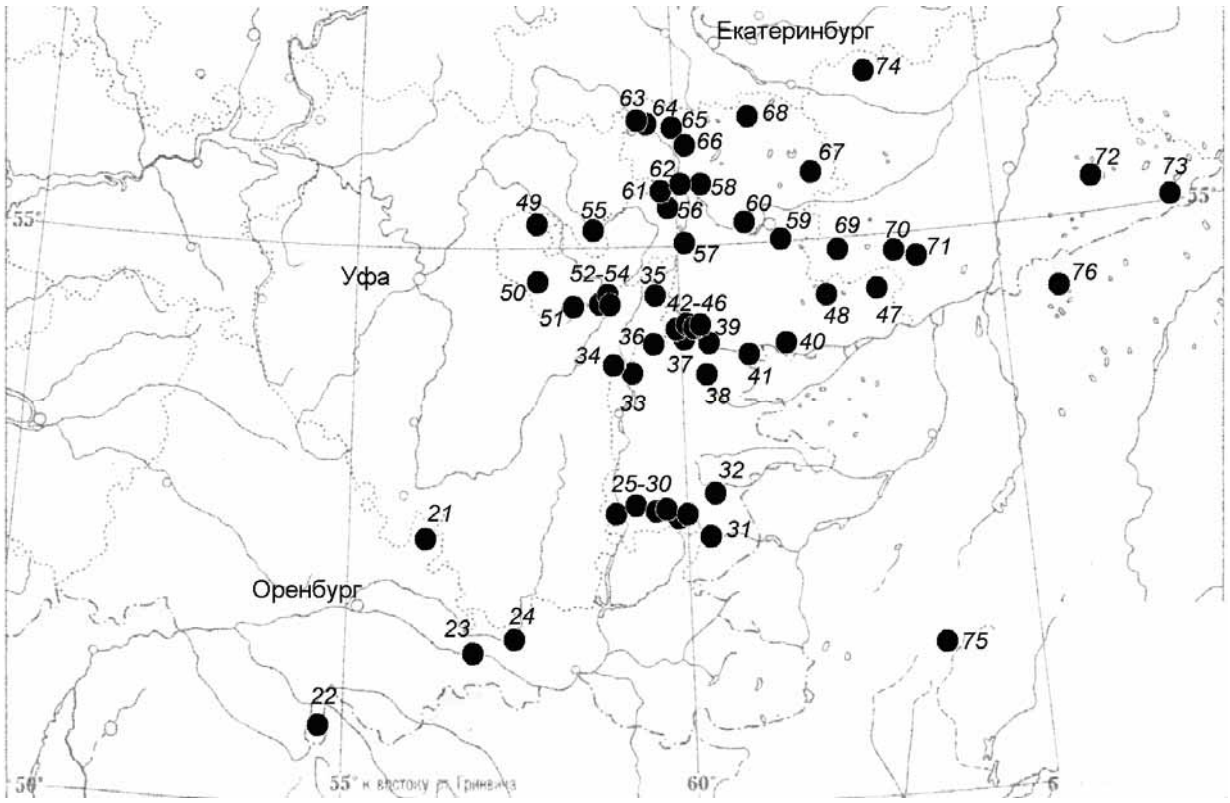


Рисунок 3 – Карта-схема пунктов сбора рыжих лесных муравьев на Южном Урале и сопредельных территориях

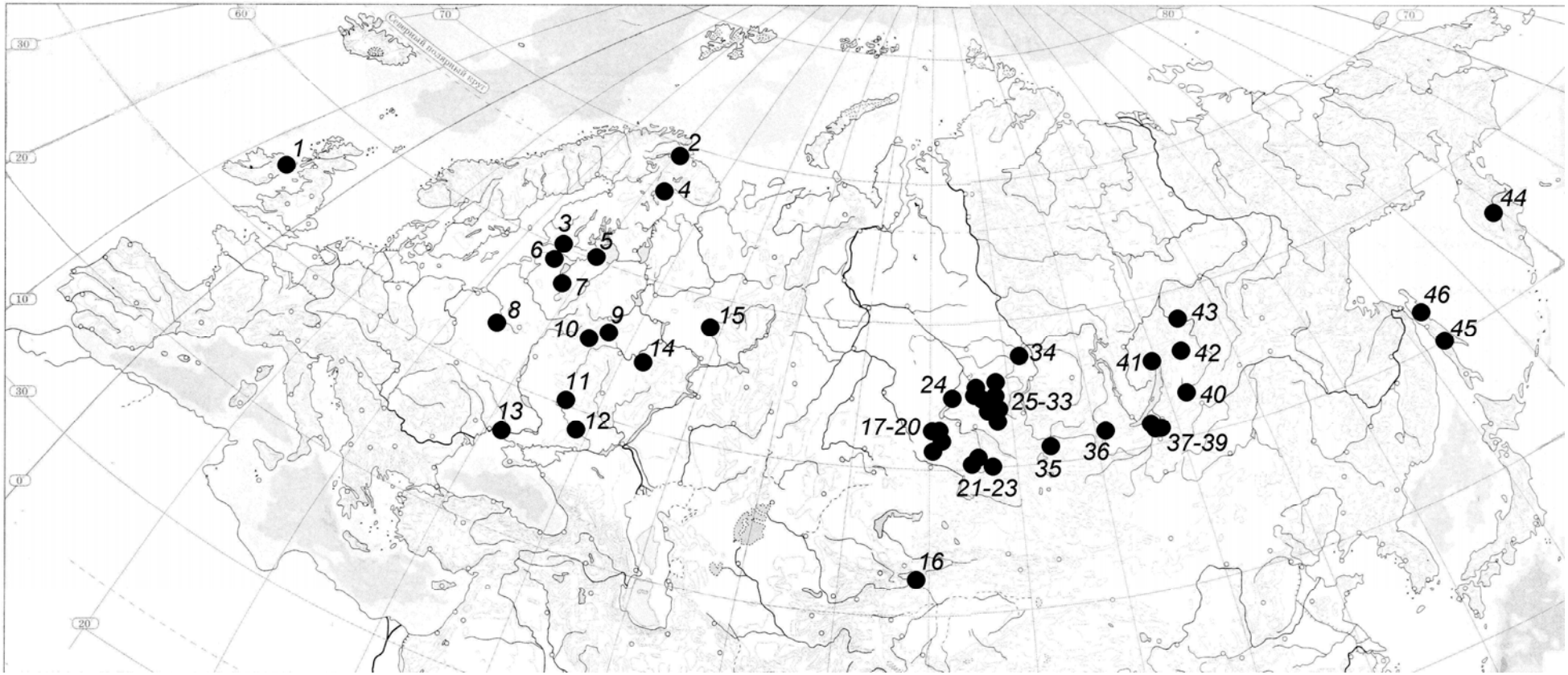


Рисунок 4 – Карта-схема пунктов сбора рыжих лесных муравьев на территории Евразии.

Достоверность различий оценивалась с помощью критерия хи-квадрат в модификациях для сравнения двух эмпирических распределений и для многопольных таблиц (Лакин, 1990; Животовский, 1991; Зайцев, 1991). Для изучения характера взаимосвязи признаков использовались методы регрессионного анализа и коэффициент корреляции Спирмена. Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Ink., 1984-2001). Некоторые специальные детали использования отдельных методов исследования обсуждаются в соответствующих разделах.

ГЛАВА 3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Обнаружено, что распределение гнезд рыжих лесных муравьев на изученной территории носит существенно неравномерный характер. Крупные комплексы гнезд муравьев образуют сгущения, обширные зоны высокой плотности (Гилев, 2010, Гилев, Лагунов, 2010). К этим же зонам тяготеют уникальные гигантские муравейники. На карте выявляется отчетливая крупномасштабная регулярная структура пространственного распространения гнезд рыжих лесных муравьев – полосы сгущений, вытянутые в широтном направлении и отстоящие друг от друга на расстоянии примерно в 100-120 км (рис. 5).

Представляется, что зоны высокой плотности гнезд – это популяционные экологические оптимумы, а сама крупномасштабная структура – отражение популяционной структуры этих видов муравьев на Урале. В зоне оптимума вид достигает максимальной плотности, в максимальной степени проявляются присущие виду биоценотические функции. Наибольшего развития достигают социальные структуры – именно для этих зон наиболее характерны крупные колонии и федерации, тогда как в других местах чаще встречаются небольшие комплексы и одиночные гнезда. Следует особо отметить, что именно в такой зоне плотности располагается комплекс гнезд *F. polyctena*, который уже несколько лет сдерживает вспышку численности непарного шелкопряда (Гилев, Пономарев, 2009).

Наличие такой крупномасштабной регулярной структуры в распространении рыжих лесных муравьев показано пока лишь для части ареала. В то же время сам факт ее существования открывает новые широкие перспективы для масштабных научных исследований. Появляется возможность на качественно новом уровне изучить пространственную структуру видов рыжих лесных му-

равьев и на этой основе развернуть целый комплекс исследований по биологии и экологии муравьев в лесных сообществах Евразии.

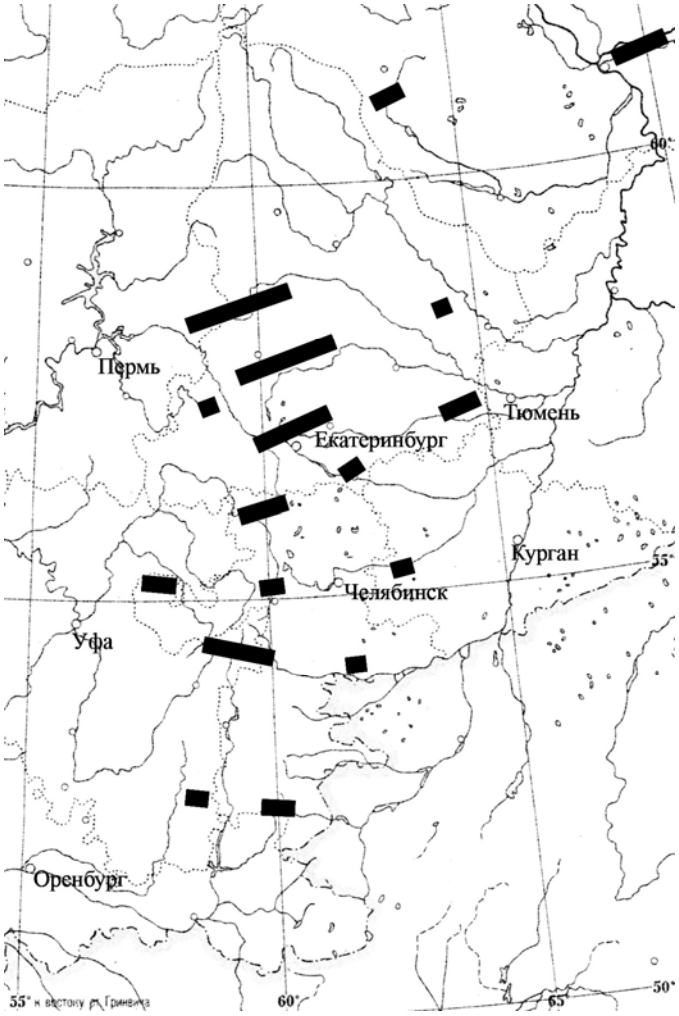
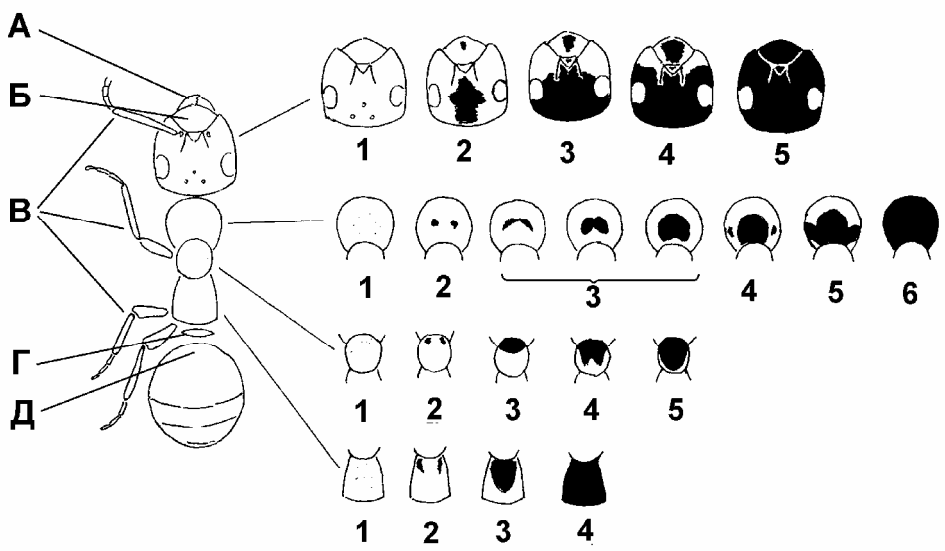


Рисунок 5 – Расположение зон высокой плотности гнезд рыжих лесных муравьев на Урале

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ (СТРУКТУРЫ РИСУНКА) ПОКРОВОВ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

4.1. Вариации рисунка рыжих лесных муравьев и способы их описания. Вариации меланинового рисунка рабочих особей рыжих лесных муравьев приведены на рисунке 6 (Гилев, 2002). Мы рассматриваем отдельно вариации рисунка на голове, передне- и средне- и заднегруди (проподеуме), поскольку на каждой части тела существуют свои, относительно независимые закономерности развития рисунка. Это позволяет описать меланиновый рисунок муравьев с достаточной степенью детальности.



1-6 - варианты окраски; а-д - части тела муравья, на которых также отмечена изменчивость окраски: а - мандибулы, б – наличник (клипеус), в - усики и ноги, г – чешуйка (петиолюс), д - первый членик брюшка.

Рисунок 6 – Схема дискретных вариаций окраски (структуры пигментного рисунка) головы и груди рыжих лесных муравьев (по: Гилев, 2002)

Данное описание позволяет сравнительно легко переходить как к более детальному фенетическому описанию (в терминах наличия-отсутствия отдельных пятен), так и к более упрощенной, но более генерализованной схеме описания окраски всего муравья, широко использовавшейся ранее мирмекологами. Кроме того, описанные нами варианты – это фактически баллы окраски, выделенные не произвольно, а в соответствии с внутренними закономерностями развития рисунка. Вариации пигментации у изученных нами видов муравьев образуют гомологические ряды изменчивости у всех 7 изученных видов муравьев. Данная схема в настоящее время принята за основу для унификации описания рисунка рыжих лесных муравьев в разрабатываемых единых методах мирмекологических исследований (Гилев и др., 2009).

4.2. Сочетания вариаций окраски. Анализ сочетаний вариантов окраски показал, что у *F. rufa* и *F. polyctena* окраску груди можно считать наименее изменчивой в подроде, то есть, наиболее стабильной. У *F. lugubris* и *F. aquilonia* окраска более разнообразна, в достаточном количестве представлены и светлые, и темные варианты. У *F. pratensis* окраска достаточно сильно отличается от пре-

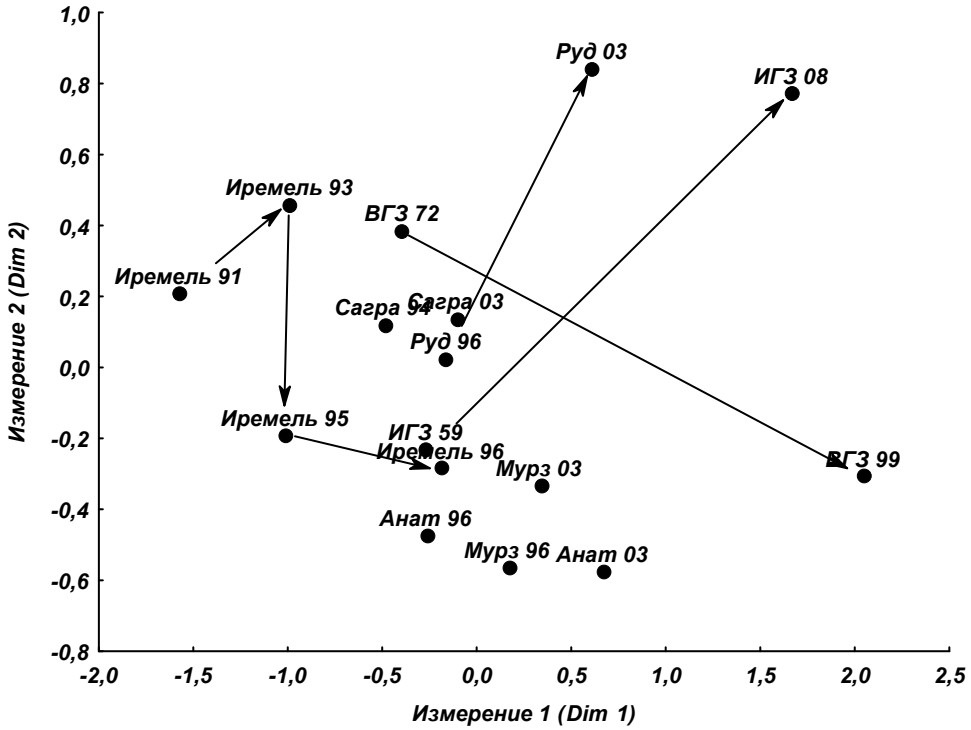
дыдущих видов, преобладают темные варианты. Связь степени развития окраски на передне- и среднегруди достаточно высока и неслучайна (r Спирмена для изученных видов составляет 0.480-0.652; все коэффициенты достоверны при $p<0.001$), что позволяет в принципе использовать лишь один, наиболее удобный для изучения, признак.

4.3. Связь окраски с размерами. Рабочие муравьи разных размеров окрашены неодинаково – крупные особи в среднем светлее мелких. Связь окраски с размерами была установлена Г.М.Длусским (1967) и впоследствии неоднократно подтверждалась (Малоземова, Малоземов, 1976; Гилев, 1995, 2002, и др.). Проведенный нами анализ показал, что связь эта оказывается различной для разных видов, популяций и даже отдельных гнезд – муравьи одного размерного класса могут сильно различаться по пигментации. При сравнении различных групп муравьев по характеру окраски необходимо, прежде всего, исключить влияние размеров путем выравнивания размерных распределений в сравниваемых выборках (Гилев, 1995, 2002).

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ (РИСУНКА) РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ: ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

5.1. Сезонная и многолетняя изменчивость окраски рабочих особей в семьях рыжих лесных муравьев. Изучение сезонной и многолетней изменчивости в одних и тех же гнездах муравьев *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. pratensis* показало высокую фенотипическую стабильность рабочих особей. Зафиксированы резко отклоняющиеся выборки, которые удается легко связать с определенными событиями, в частности, с сильными повреждениями гнезда и с вероятным изменением соотношения функциональных групп рабочих на куполе.

5.2. Многолетняя изменчивость окраски в комплексах F. aquilonia. Межгодовая изменчивость окраски (рисунка) муравьев была изучена на примере ряда комплексов гнезд северного лесного муравья *F. aquilonia*. На рисунке 7 видно, что наибольшие различия обнаружены между выборками, наиболее удаленными друг от друга во времени – ИГЗ и ВГЗ, разделенными промежутками в 49 и 27 лет соответственно, наименьшие, практически их отсутствие – между выборками из среднеуральских популяций, в относительно стабильных внешних условиях, на промежутках времени в 7-9 лет.



Челябинская область: ИГЗ – Ильменский государственный заповедник;
Свердловская область: ВГЗ – Висимский государственный заповедник; Мурз – п. Мурзинка; Руд – п. Нейво-Рудянка; Анат – п. Анатольская; Сагра – п. Сагра.

Рисунок 7 – Фенотипические различия между выборками *F. aquilonia* по окраске переднегруди

5.3. Межсемейная изменчивость окраски в комплексах гнезд муравьев Formica s.str. В комплексах гнезд муравьев *F. aquilonia* и *F. pratensis* обнаружен сходный уровень межсемейной изменчивости по признакам окраски передне- и среднегруди, который практически не зависел от вида муравьев и количества обследованных семей (табл. 1).

Таким образом, достаточно высокая фенотипическая стабильность отдельных семей и целых поселений рыжих лесных муравьев во времени, по крайней мере, на отрезках порядка 10 лет, позволяет использовать для сравнительного анализа географической изменчивости разновременные выборки муравьев. Для исключения влияния межсемейной изменчивости, по В.В. Алпатову (1924), в каждой локальности следует брать выборки из нескольких (по нашим данным, достаточно из 5-7; Гилев, 2002) гнезд.

Таблица 1 – Межсемейные различия (расстояния Кавалли-Сфорца) в комплексах гнезд муравьев *Formica s.str.* (средние и минимум-максимум)

Место	Число гнезд	Переднегрудь	Среднегрудь
F. aquilonia			
г. Ревда (Свердловская обл.)	11	0,322 0,021-0,633	0,375 0,054-0,862
п. Сагра (Свердловская обл.)	18	0,311 0,014-0,684	0,335 0,091-0,699
с. Селиярово (ХМАО)	25	0,394 0,049-0,861	0,460 0,065-0,956
F. pratensis			
п. Двуреченск (Свердловская обл.)	12	0,351 0,053-0,708	0,368 0,088-0,868

ГЛАВА 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И ПРИЗНАКОВ ХЕТОТАКСИИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

6.1. Размеры рабочих особей: видовые особенности и связь с размером (возрастом) семьи. Выявлено, что изученные виды муравьев достаточно хорошо отличаются по средним размерам. Наиболее крупные размеры демонстрируют *F. rufa* и *F. lugubris*, самые мелкие – *F. aquilonia*. Анализ связи средних размеров рабочих особей в семьях *F. aquilonia* с размерами гнезда показал, что по мере роста гнезда наблюдается отчетливая стабилизация размеров рабочих особей вблизи какого-то определенного значения. Таким образом, для этих видов муравьев средний размер рабочих особей в достаточно представительной выборке тяготеет к каким-то средневидовым значениям. Размеры рабочих особей в разных географических пунктах, по крайней мере, в масштабе региона, оказываются достаточно сходными. В методическом плане важно то, что выборки рабочих особей для изучения географической изменчивости следует брать из зрелых, достаточно крупных гнезд без признаков угнетения.

6.2. Размеры рабочих особей: возможное влияние многовидового сообщества. На размерную изменчивость муравьев *Formica s.str*. могут повлиять другие виды муравьев, сосуществующие с ними на одной территории и образующие

многовидовое сообщество. Проведенный нами анализ размерной структуры таежного сообщества муравьев показал, что рыжие лесные муравьи, будучи облигатными поведенческими доминантами, не «подстраиваются» под размерную структуру сообщества, а демонстрируют характерные для видов размерные распределения рабочих особей, зачастую попросту вытесняя возможных конкурентов (Гилев и др., 2007).

6.3. Изменчивость хетотаксии и некоторые проблемы систематики рыжих лесных муравьев. Признаки хетотаксии, или опушения, головы и груди рыжих лесных муравьев в настоящее время являются наиболее надежными признаками для видовой диагностики группы. Несмотря на это, они также демонстрируют достаточно высокую изменчивость. В нашем исследовании были обнаружены случаи необычной хетотаксии рабочих особей из некоторых гнезд муравьев. По этим признакам в ряде случаев оказалось трудно разделить *F. rufa* и *F.aquilonia*, *F. aquilonia* и *F. polyctena*. Анализ частот встречаемости вариантов окраски и размерных характеристик позволил достаточно уверенно определить видовую принадлежность. Отметим, что рыжие лесные муравьи – эволюционно сравнительно молодая группа, процессы дифференцировки в ней, по всей видимости, еще не закончились, признаки, в том числе и видовые, еще не устоялись. Изучение изменчивости, промежуточных и отклоняющихся форм, может прояснить пути и направления эволюционных преобразований в данной группе.

6.4. Многолетняя динамика признаков хетотаксии в отдельных гнездах муравьев. Обнаружено, что признаки хетотаксии в отдельных семьях муравьев могут оказаться высоко изменчивыми и демонстрировать выраженную многолетнюю динамику (Гилев, 1997). Это может быть связано с различными причинами – внутривидовой изменчивостью степени проявления признака либо наличием смешанных поселений.

ГЛАВА 7. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ГРУППИРОВКИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ: СРЕДНИЙ УРАЛ

Географическая изменчивость в масштабе Среднего Урала и популяционная структура была подробно изучена у 4 видов муравьев: *F. aquilonia, F. rufa, F. polyctena* и *F. pratensis*. Исходными для нашего анализа послужили пред-

ставления о том, что популяции являются более-менее фенотипически однородными, а границы между ними маркируются резкими перепадами частот окрасочных фенотипов и иными перерывами постепенности в изменчивости разных признаков (Новоженов и др., 1973; Яблоков и др., 1981; Баранов, 1984; Яблоков, Ларина, 1985; Валецкий, 1987; Петрова, Санников, 1996; Видякин, 2004; и др.). Для анализа у всех видов муравьев были использованы вариации окраски передне- и среднегруди.

7.1. Северный лесной муравей Formica aquilonia. У северного лесного муравья на Среднем Урале наблюдается существенная изменчивость рисунка передне- и среднегруди (Гилев, 2003). На рисунке 8 в качестве примера приведена изменчивость частот наиболее многочисленных вариантов переднегруди *F. aquilonia* в направлении с юга на север. Критерий Хи-квадрат показывает высокую статистическую значимость обнаруженных различий ($\chi 2=826.734$, d.f.=120, $p<0.001$). Выделяются достаточно протяженные области, однородные по набору вариантов окраски переднегруди, в которых доминирует какой-то один вариант. Смена доминирующего варианта окраски происходит практически скачкообразно (в данном масштабе) и, на наш взгляд, является хорошим маркером границ естественных группировок *F. aquilonia* популяционного уровня (Гилев, 2003). На рисунке 8 эти скачки обозначены стрелочками.

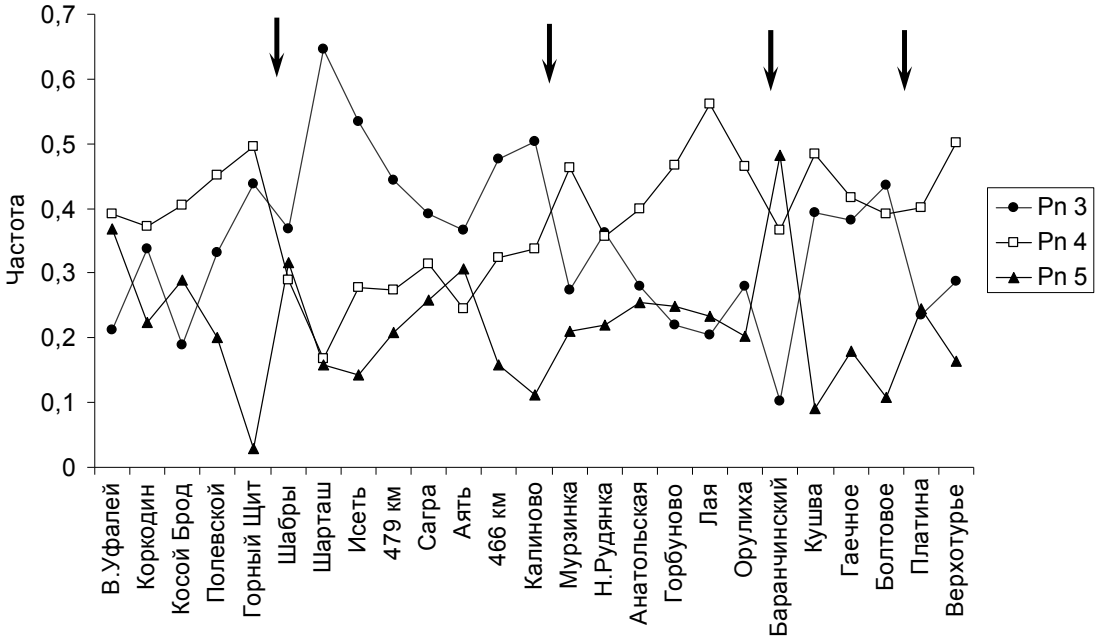


Рисунок 8 – Изменчивость частот вариантов окраски переднегруди *F. aquilonia* в направлении с юга на север

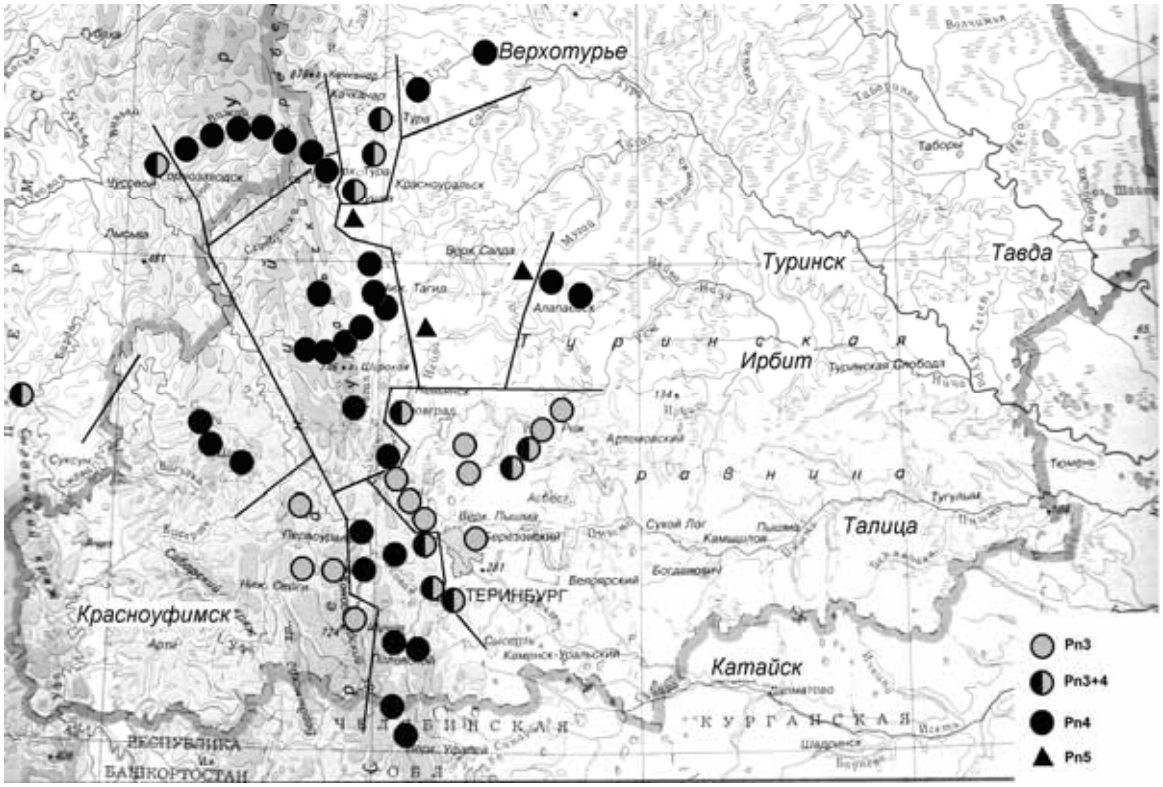


Рисунок 9 – Естественные группировки *F. aquilonia* на Среднем Урале

Таким образом, на изученной территории существуют естественные группировки *F.aquilonia*, сравнительно однородные по своему фенотипическому составу и отличающиеся от соседних группировок. На рисунке 9 приблизительно очерчены границы этих группировок и обозначены доминирующие в выборках варианты окраски переднегруди.

Сопоставление обнаруженной нами структуры естественных группировок *F. aquilonia* с картиной распространения зон высокой плотности (см. гл. 3) показывает, что практически в каждой группировке имеются свои крупные комплексы, каждая захватывает свой участок этой зоны. При этом одна и та же зона высокой плотности оказывается как бы поделена между несколькими популяционными группировками (ср. рис. 9 и 5). Этот результат требует дальнейшего изучения, однако уже сейчас ясно, что, во-первых, пространственная и фенотипическая структура рыжих лесных муравьев определяется разными факторами, разными прежде всего по масштабам воздействия на вид, и во-вторых, зона высокой плотности неоднородна, имеет какую-то свою сложную внутреннюю структуру, которую еще предстоит выявить.

В целом же можно отметить, что данные группировки вполне соответствуют популяциям, которые, согласно современным представлениям, характеризуются наличием «ядра», с высокой плотностью поселения, «периферии» и более-менее отчетливых границ (Новоженов и др., 1973; Коренберг, 1979; Бара-

нов, 1984; Валецкий, 1987; и др.). Специально проведенное исследование показало, что границы между популяциями муравьев устойчивы во времени и пространстве на протяжении, по крайней мере, 10 лет.

Территория, занимаемая популяцией, составляет от 50 до 100 км в диаметре, или приблизительно 3000 км^2. При плотности гнезд, составляющей, по разным оценкам, 0,3-27,7 гн/га (Сейма, 1969; Малоземова, Швецова, 1979; Гридина, 1987; Гилев, 1994) популяционная группировка муравьев, включает в себя от 30 тысяч до 3 миллионов муравейников, что соответствует примерно 3-300 миллионов плодовитых самок.

Удается связать популяционные группировки с элементами ландшафта. Как видно на рисунке 10, популяции *F. aquilonia* оказываются четко связаны с горными хребтами Среднего Урала, вытянуты вдоль них и занимают сравнительно однородные ландшафтные области. Это соответствует результатам Э.И. Коренберга (1979) и А.И. Видякина (2004), показавших связь выделенных ими популяций клещей и сосны с крупными подразделениями растительного покрова и физико-географического районирования.

7.2. Малый лесной муравей Formica polyctena. Сходная картина отмечена и для малого лесного муравья *F. polyctena* (Гилев, 2002). Для *F. polyctena* не наблюдается смена доминирующего варианта окраски, доминируют всегда Pn3 и Mn3, в полном соответствии с обнаруженной нами большей стабильностью окраски груди у этого вида (см. гл. 4). Однако отмечаются резкие изменения доли этих, равно как и других массовых вариантов. Так же, как и у северного лесного муравья, у малого лесного эти перепады частот разделяют области, более-менее однородные по частотам вариантов рисунка. По аналогии с *F. aquilonia*, мы можем интерпретировать все эти скачки как границы между естественными группировками *F. polyctena*, и очертить эти группировки.

Данный вид не проявляет такой склонности к образованию колоний, как *F. aquilonia*, и на Среднем Урале чаще встречается в виде одиночных гнезд и небольших поселений. Поэтому «ядра» данных группировок, области высокой плотности, обнаружены лишь для некоторых из них (Гилев, 2002; Гилев, Пономарев, 2009). Но стоит напомнить, что комплексы этого вида вместе с *F. aquilonia* образуют зоны высокой плотности на Среднем Урале (см. гл. 3), что существенно облегчает дальнейший поиск.

7.3. Рыжий лесной муравей Formica rufa. Для *F. rufa*, как и для *F. polyctena*, также не наблюдается смена доминирующих вариантов рисунка, доминируют

всегда Pn3 и Mn3. По изменчивости рисунка переднегруди также выделяются области, более-менее однородные по частотам вариантов, и резкие скачки частот, которые мы можем интерпретировать как границы между естественными группировками, и очертить сами эти группировки. Этот вид не склонен образовывать крупные поселения, чаще встречаются одиночные гнезда, поэтому не выявлено крупных комплексов, которые могут быть «ядрами» популяций. Однако плотность его в разных пунктах варьирует, и более тщательные количественные учеты могут их выявить.

7.4. Луговой муравей Formica pratensis. Для этого вида, как и для северного лесного муравья *F. aquilonia*, характерна скачкообразная смена доминирующего варианта окраски переднегруди, что существенно упрощает задачу выделения естественных группировок. Все эти скачки мы можем интерпретировать как границы между естественными группировками *F. pratensis.* Также отчетливо видна фенотипическая однородность выделенных нами группировок. Данный вид также не склонен образовывать крупные поселения, и чаще обитает в одиночных гнездах. Плотность его в разных пунктах варьирует, и более тщательные количественные учеты могут выявить участки, соответствующие «ядрам» популяций.

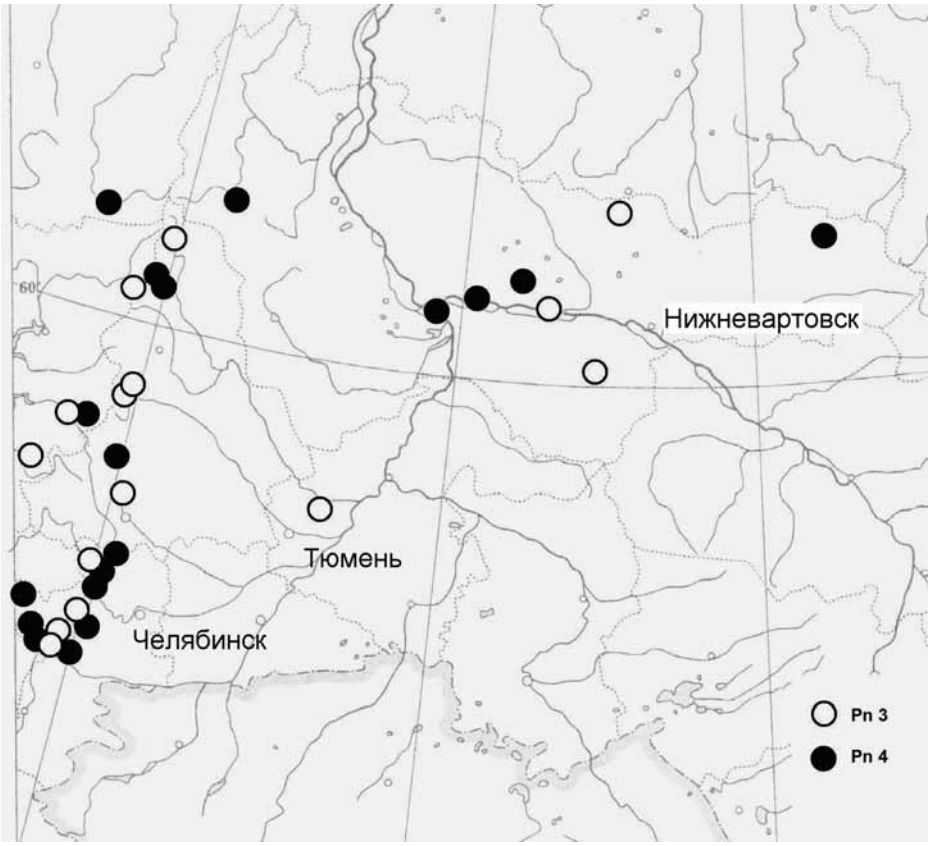
Таким образом, у всех 4 изученных видов на Среднем Урале по особенностям окраски рабочих особей выделяются естественные группировки, сходные по размерам и прочим характеристикам. Границы между этими группировками маркируются скачком частот вариантов окраски переднегруди, а часто и среднегруди. Эти границы оказываются устойчивыми в пространстве и времени, по крайней мере, в течение примерно 10 лет. Естественные группировки муравьев отчетливо связаны с крупными природными, ландшафтными комплексами, а их границы примерно совпадают с границами этих комплексов. Данные группировки у муравьев по своим особенностям вполне соответствуют популяциям.

ГЛАВА 8. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ: УРАЛ И СОПРЕДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ

Рассмотрение изменчивости муравьев в масштабе Урала и севера Западной Сибири было направлено на исследование возможных закономерностей, связанных с хорошо выраженной в пределах данного региона широтной зо-

нальностью и высотной поясностью, а также на выявление крупных подразделений внутри вида.

8.1. Северный лесной муравей F. aquilonia. Анализ изменчивости северного лесного муравья *F. aquilonia* на территории Урала и севера Западной Сибири (Гилев, 1998, 2010) показал, что и с севера на юг, и с запада на восток наблюдается регулярное чередование доминирующих вариантов Pn3 и Pn4 (рис. 10). Кроме этого, не удается выявить каких-либо других закономерностей изменчивости.



Pn3, Pn4 – преобладающие варианты окраски; пунктиром приведены границы РФ и областей.

Рисунок 10 – Изменчивость окраски переднегруди северного лесного муравья *F. aquilonia* на Урале и севере Западной Сибири

Чередование в таких масштабах и отсутствие каких-то направленных тенденций в изменчивости окраски в широтно-зональном, высотно-поясном или ином направлении пока не удается однозначно объяснить. Вероятно, мы имеем дело со сложным взаимодействием особенностей популяционной организации вида и эколого-географических факторов, которое можно пытаться объяснить в рамках концепции полифункциональности полиморфизма, предложенной С.О. Сергиевским (1985). На соотношение частот фенотипов в популяции влияет

множество различных факторов, и соответственно, один и тот же фенотипический эффект может наблюдаться в результате действия разных факторов.

8.2. Волосистый лесной муравей F. lugubris. У данного вида на изученной территории также наблюдается закономерное чередование областей со сходными частотами вариантов окраски. На Урале эти области чередуются в направлении с юга на север, а на севере Западной Сибири широко простираются с запада на восток. Направление простирания этих полос и примерных границ между ними хорошо совпадает с широтной зональностью. В данном случае мы можем предположить, что картина изменчивости данного вида связана с природно-климатическими условиями местности.

8.3. Малый лесной муравей F. polyctena. Для данного вида характерно доминирование варианта Pn3 на переднегруди и Mn3 на среднегруди. На значительной части территории, охватывающей юг Свердловской, север Челябинской и Курганскую области, отмечается высокая частота варианта Pn3, более 60 %. По периферии этой территории располагаются пункты, где частота данного варианта резко понижена.

8.4. Рыжий лесной муравей F. rufa. У *F. rufa,* как и у *F. polyctena*, доминируют варианты Pn3 на переднегруди и Mn3 на среднегруди . На изученной территории в большинстве выборок на переднегруди абсолютно преобладает вариант Pn3 (более 60 %), и в целом население рыжего лесного муравья в данном масштабе рассмотрения выглядит практически однородно. Выделяются несколько выборок на юге, и одна на севере, где доля варианта Pn3 резко снижена. Эти выборки можно рассматривать как экологически краевые популяции, где муравьи обитают не в самых благоприятных условиях.

Это хорошо соответствует представлениям о наличии некоего оптимального стабильного фенооблика вида на большей части ареала и существенных отклонений от него на периферии. У многих полиморфных видов насекомых в популяциях представлены одна-две обычных и шлейф редких морф. В периферических популяциях меняется частота и набор морф, происходит смена типичной морфы (Береговой, 1977; Новоженов, 1977, 1979, 1980; Новоженов, Михайлов, 1997, и др.). В нашем случае в краевых популяциях происходит существенное снижение доли доминирующего варианта окраски переднегруди, повышение доли других вариантов и в целом рост фенотипического разнообразия.

8.5. Луговой муравей F. pratensis. У лугового муравья, как и у *F. aquilonia*, наблюдается регулярное чередование доминирующих вариантов окраски переднегруди вдоль Уральского хребта, в направлении с юга на север. Сначала в выборках доминирует вариант Pn5, затем совместно варианты Pn3 и Pn5, затем преобладает вариант Pn3. Такой цикл повторяется дважды, от юга Оренбургской до юга Свердловской областей. Севернее во всех выборках преобладает темный вариант Pn5.

Таким образом, для всех изученных видов муравьев отмечается изменчивость окраски передне- и среднегруди в масштабе региона Урала и севера Западной Сибири. Для двух видов – *F. rufa* и *F. polyctena* – отмечается высокая фенотипическая однородность населения с преобладанием одного типичного варианта окраски и наличие экологически краевых популяций, где доля типичного варианта резко снижается. Для трех других видов – *F. aquilonia*, *F. lugubris* и *F. pratensis* – отмечается чередование областей с доминированием того или иного варианта окраски, что отчасти удается объяснить действием эколого-географических факторов (широтной зональности, климата и т.д.), а отчасти может быть связано с историей расселения этих видов в регионе.

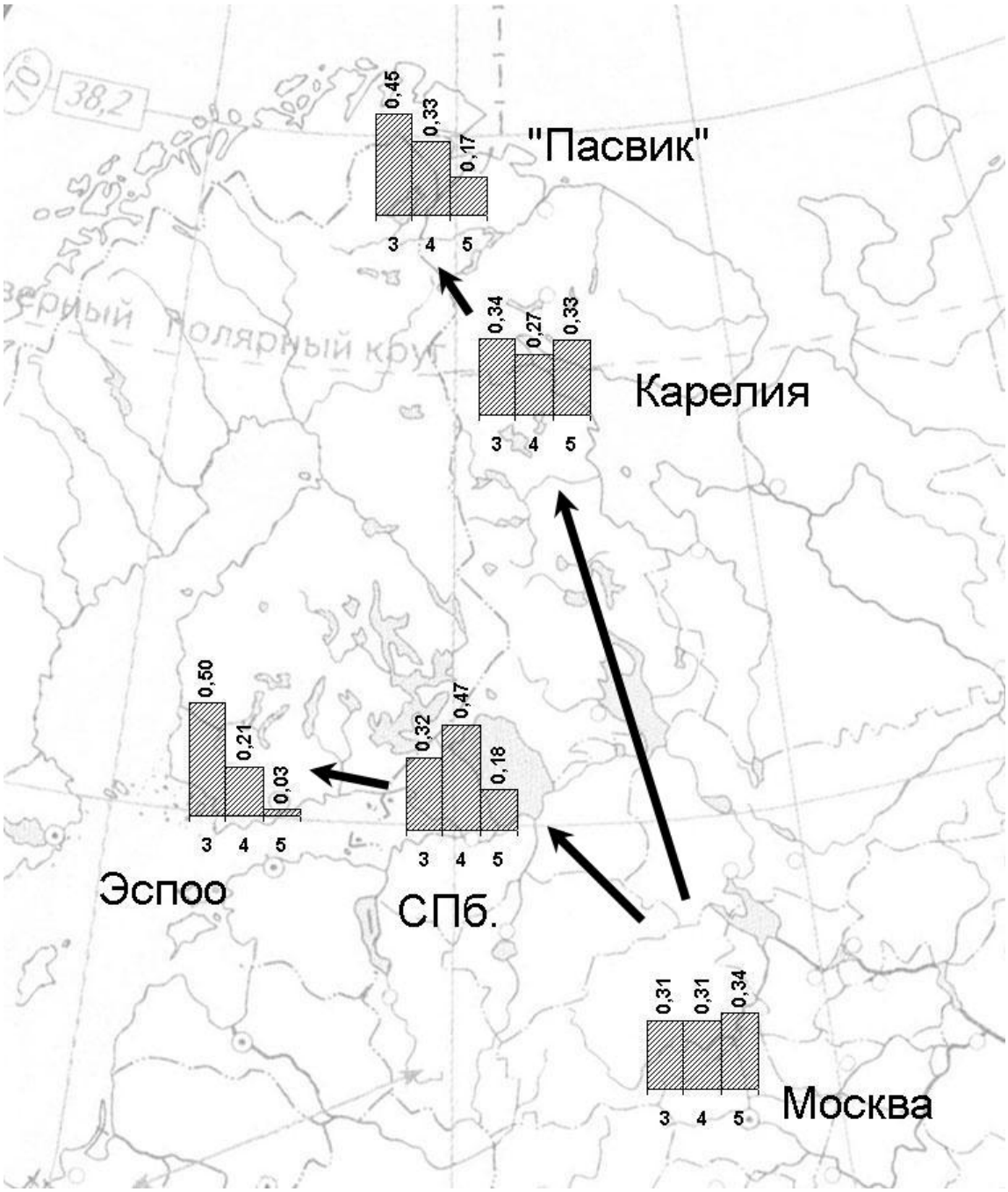
ГЛАВА 9. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЕВРАЗИИ

В данной главе рассматриваются некоторые закономерности изменчивости трех видов муравьев – *F. aquilonia*, *F. lugubris* и *F. pratensis* – в пределах всего их ареала в Евразии, которые удается выявить на имеющемся у нас материале. Кроме того, рассматривается случай длительной изоляции и его влияние на изменчивость у 5 видов муравьев – *F. aquilonia*, *F. lugubris*, *F. rufa*, *F. polyctena* и *F. pratensis*.

9.1. Северный лесной муравей F. aquilonia. У данного вида не выявляется каких-либо четких географических закономерностей изменчивости в пределах всего ареала, какой-либо дифференциации по географическому признаку. Однако картина изменчивости оказывается локально интерпретируемой.

Для европейских выборок обнаружены отчетливые тренды изменчивости, для которых наиболее логичной представляется интерпретация в связи с расселением северного лесного муравья после освобождения Скандинавии от ледникового покрова (рис. 11). Наиболее вероятно, что основной поток шел доста-

точно широким фронтом, от Ладожского озера до Белого моря, и население муравьев сохранило свою относительную фенотипическую однородность.



3-5 – варианты окраски переднегруди; цифры над столбиками – доля варианта

Рисунок 11 – Изменчивость окраски переднегруди северного лесного муравья *F. aquilonia* и вероятные пути его послеледникового расселения на северо-западе России и в Скандинавии.

Выборки Москвы и Карелии демонстрируют высокое сходство, отличаясь повышенной частотой наиболее темных вариантов окраски. Существенные фенотипические изменения появились лишь в условиях крайнего Севера (рис. 11). Между Ладогой и Балтикой расселение муравьев происходило по достаточно узкому перешейку. Этот поток был сравнительно немногочислен и в значительной степени изолирован от основного потока Ладогой и системой финских озер Саймаа. Отличия от основного потока, вероятно, случайные, были закреплены в ходе дальнейшего расселения на юг Финляндии вследствие эффекта, аналогичного известному «принципу основателя».

Отчетливые тренды изменчивости обнаружены также для *F. aquilonia* юга Западной Сибири (рис. 12-13). При удалении в любую сторону от области, охватывающей Горную Шорию и юг Кузнецкого Алатау, наблюдается увеличение в выборках муравьев доли темных вариантов. Наличие такого четко выраженного центра расхождения векторов изменчивости, на наш взгляд, можно интерпретировать как наличие в данной области центра расселения муравьев в послеледниковую эпоху. Как известно, один из рефугиумов был в предгорьях Алтая и других горных систем Южной Сибири. Возможно, он представлял собой мозаику участков, и нам удалось локализовать один из них.

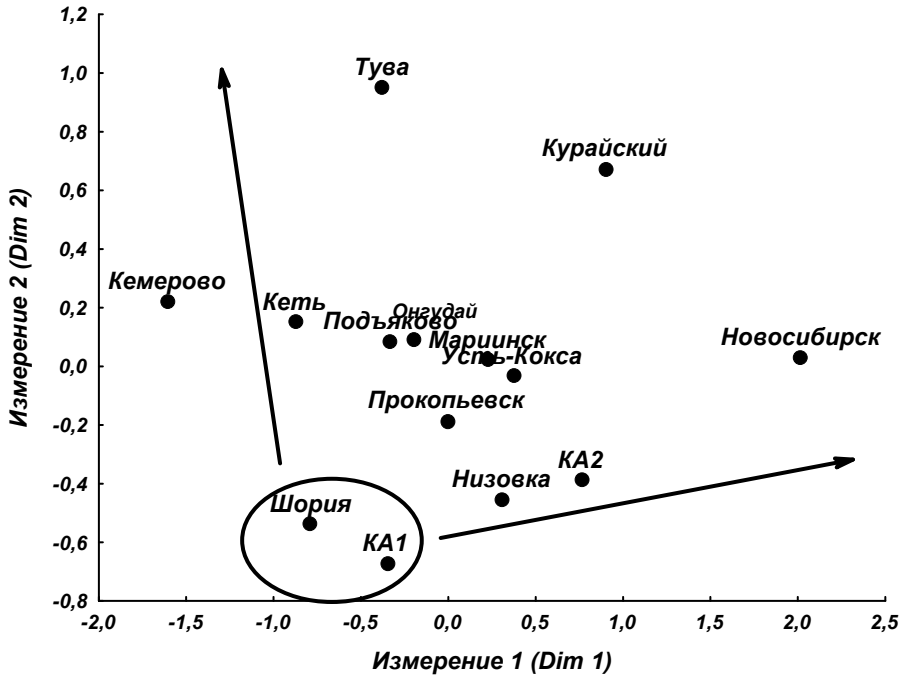


Рисунок 12 – Фенотипические различия по признакам окраски переднегруди выборок *F. aquilonia* с юга Западной Сибири

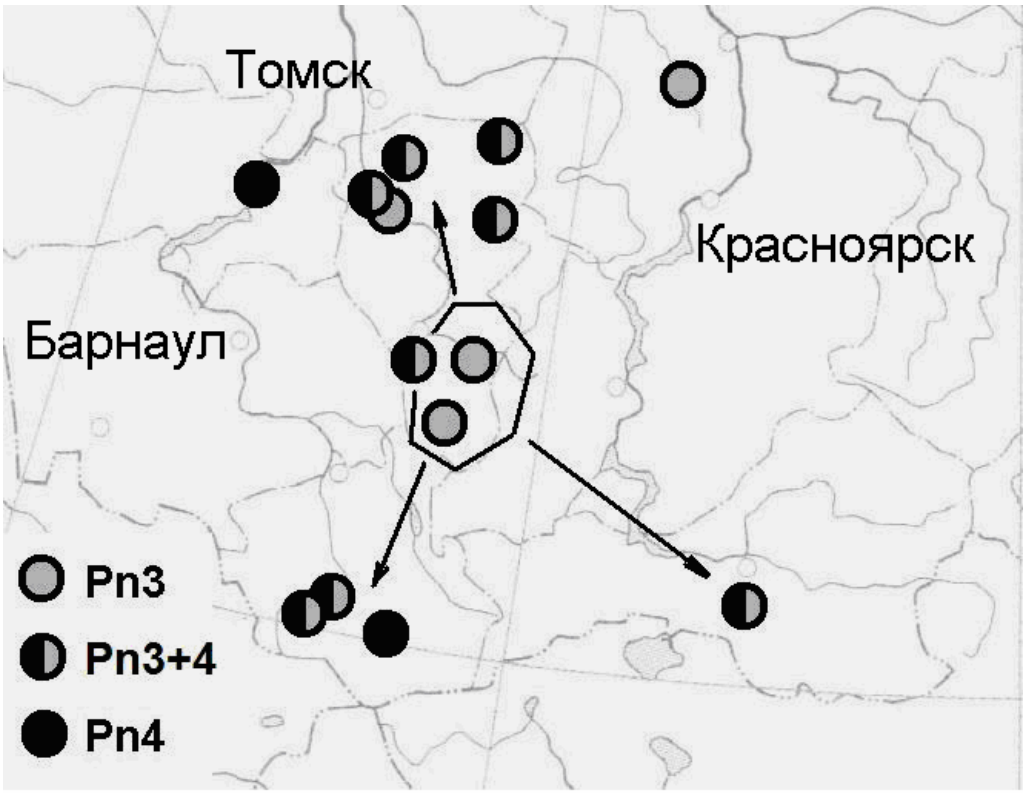
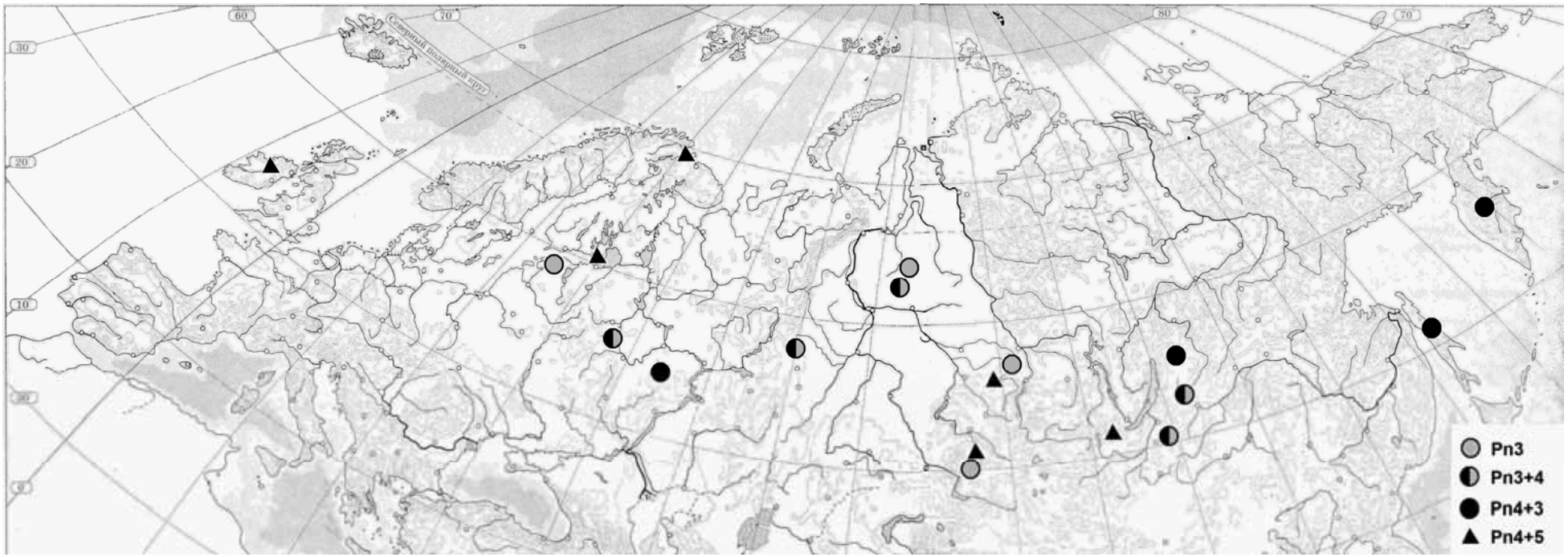


Рисунок 13 – Изменчивость окраски переднегруди северного лесного муравья *F. aquilonia* и вероятные пути его послеледникового расселения на юге Западной Сибири

9.2. Волосистый лесной муравей F. lugubris. Волосистый лесной муравей – излюбленный объект изучения европейских молекулярных генетиков (Bernasconi et al., 2005; Sundstrom et al., 2005; и др.). Для этого вида имеется опыт изучения филогеографической структуры в масштабах Евразии (Goropashnaya, 2003; Goropashnaya et al., 2004), что дает возможность сравнить результаты изучения изменчивости окраски муравьев с результатами молекулярно-генетических методов.

Из рисунка 14 видно, что выделяются, по крайней мере, три обширные области, различающиеся по преобладающим вариантам рисунка переднегруди. Наиболее темные варианты Pn4-5 преобладают на севере Европы и на юге Восточной Сибири и Дальнем Востоке, более светлый вариант Pn3 преобладает в выборках Восточной Европы, Урала и Западной Сибири. Эти результаты частично согласуются с данными Г.М. Длусского (1967), согласно которым рабочие особи *F. lugubris* в популяциях Западной Европы окрашены очень темно, а в Европейской России и в Западной Сибири наблюдается посветление окраски.



Условными знаками показаны преобладающие варианты окраски

Рисунок 14 – Изменчивость окраски переднегруди волосистого лесного муравья *F. lugubris* в Евразии

По данным молекулярной генетики, для волосистого лесного муравья реконструируется довольно сложная история расселения, включающая колонизацию Евразии из одного лесного рефугиума, которая была прервана ледником и возобновилась уже из нескольких рефугиумов. (Goropashnaya, 2003; Goropashnaya et al., 2004) Наши результаты хорошо согласуются с последним из этих эпизодов. Выделяемые по изменчивости окраски группы популяций соответствуют известным рефугиумам на Южном Урале, Алтае и в горах Восточной Сибири. В принципе можно предположить, что потемнение окраски муравьев к восточной и западной периферии ареала в какой-то степени соответствует первому эпизоду, расселению из одного рефугиума, но этот момент еще требует дополнительного изучения. В целом же молекулярные и фенотипические методы дают в данном случае непротиворечивую, и даже взаимно дополняющую картину дифференциации вида.

9.3. Луговой муравей F. pratensis.

9.3.1. Хетотаксия самок и проблема морф «pratensis» и «nigricans». По признакам хетотаксии самок внутри этого вида выделяются две формы – «*pratensis*», самки которой лишены отстоящих волосков, и «*nigricans*», самки которой покрыты обильными волосками. Статус их до настоящего времени окончательно не прояснен. Нами была изучена изменчивость хетотаксии самок *F. pratensis* на Среднем Урале и в Западной Сибири (Гилев, Новгородова, 2009). Результаты представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Изменчивость хетотаксии самок *F. pratensis*

Место сбора	Европейская часть России (по Г.М. Длусскому, 1967) n=97			Средний Урал, Свердловская обл. n=23			Западная Сибирь, Новосибирская обл. n=39		
Хетотаксия головы	Хетотаксия 1 тергита брюшка								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1	40			1	1				
2		29		1	1	1	1		1
3		7		3	5	3	1	1	6
4			5			5	3	1	12
5			16			2	1	1	10

Из таблицы 2 видно, что на Среднем Урале и в Западной Сибири обнаружены все варианты хетотаксии самок *F. pratensis*. Встречены самки и с полным отсутствием волосков на теле, и с максимальным развитием хетотаксии, а также многие промежуточные варианты. Это хорошо согласуется с представлениями Г.М. Длусского (1967) и Б. Сейферта (Seifert, 1992) о наличии лишь одного вида *F. pratensis.*

Сравнение наших данных с результатами Г.М. Длусского (1967) показывает, что на Урале и в Западной Сибири самки *F. pratensis* оказываются намного более изменчивы по признакам хетотаксии, экоморфы оказываются вообще не выражены, отмечено преобладание «*nigricans*»-подобных самок.

В целом можно отметить, что в направлении с востока на запад наблюдается отчетливое увеличение степени дифференциации экоморф *F. pratensis*. Из своего рода диффузной, широкой изменчивости хетотаксии постепенно выделяются две экоморфы, в то время как промежуточные варианты исчезают. Это направление совпадает с вероятными путями расселения данного вида и в целом подрода *Formica s.str.* на территории Евразии (Длусский, 1967). Вполне вероятно, что расселение *F. pratensis* с востока на запад сопровождалось увеличением степени дифференциации и постепенным расхождением форм «*pratensis*» и «*nigricans*» в новых экологических условиях.

Таким образом, наблюдается явная связь морфологической дифференциации внутри вида *F. pratensis* и вероятной истории его расселения на территории Евразии. Для получения более полной картины представляется весьма интересным дальнейшее детальное изучение изменчивости *F. pratensis* в ареале с использованием современных морфологических и молекулярно-генетических методов.

9.3.2. Изменчивость окраски лугового муравья F. pratensis. Изменчивость окраски европейских и западносибирских *F. pratensis* частично рассматривалась нами ранее (Гилев и др., 2006; Гилев, Чеснокова, 2008). У данного вида также не выявляется каких-либо четких географических закономерностей изменчивости в пределах всего ареала. В европейской части у лугового муравья обнаружен своеобразный градиент степени пигментации. В области, охватывающей центр и северо-запад России, луговой муравей окрашен наиболее темно, с преобладанием варианта Pn5, а к западу, югу и востоку наблюдается посветление окраски и постепенно начинает преобладать вариант Pn3. В целом данный градиент выглядит достаточно логично, в соответствии с известной для насекомых законо-

мерностью усиления пигментации (меланизации) к северу (Чернышев, 1996, и др), и хорошо соответствует климатическим особенностям региона.

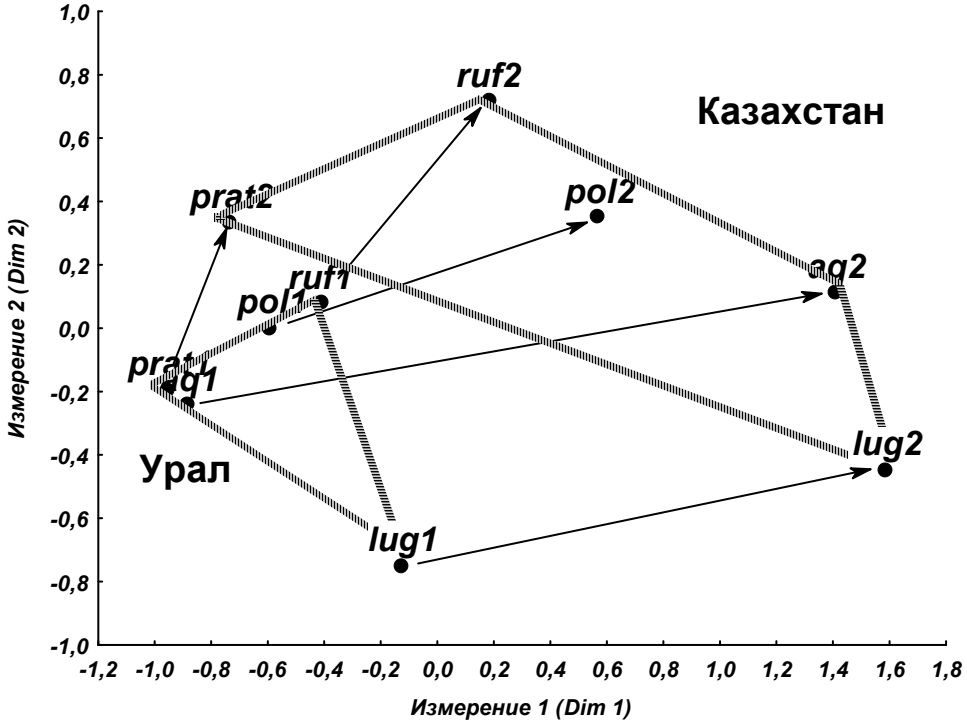
На юге Западной Сибири, выборки с Алтая, и с равнинной, и с горной части, образуют группу темно окрашенных популяций, с высокой частотой варианта Pn5. К северу и к югу от нее оказываются более светлоокрашенные выборки. Данную картину изменчивости также можно предположительно интерпретировать как отражающую расселение вида из области рефугиума. Вероятно, она охватывала обширные открытые или малооблесенные палеоландшафты предгорьев Алтая. При сравнении с *F. aquilonia*, вероятный рефугиум которого явно тяготеет к облесенным горным склонам (разд. 9.1), можно отметить, что наши предполагаемые рефугиумы достаточно хорошо соответствуют современной экологии видов, предпочитаемым типам ландшафтов. В целом можно отметить, что у *F. pratensis*, как и двух предыдущих видов, выявляется определенная фенотипическая структура в ареале, которая может быть связана как с климатическими особенностями регионов, так и с вероятной историей расселения вида в послеледниковье.

9.4. Влияние длительной изоляции на изменчивость окраски муравьев Formica s.str. Особый теоретический интерес представляют случаи длительной географической изоляции, являющиеся, согласно современным представлениям, важным эволюционным фактором (Майр, 1968, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; и др.). В реликтовых сосновых борах Казахстана обнаружено 5 видов муравьев *Formica s.str.– F. rufa, F. polyctena, F. aquilonia, F. lugubris, F. pratensis* (Малоземова, 1970, 1972). Это позволило нам провести сравнительное изучение изменчивости муравьев Казахстана и Среднего Урала и оценить влияние изоляции на разные виды рыжих лесных муравьев.

Методом многомерного неметрического шкалирования частот встречаемости вариантов окраски обнаружено, что муравьи Казахстана отчетливо отличаются от муравьев Урала (рис. 15). Различия у всех изученных видов муравьев носят однонаправленный характер – выборки из Казахстана сдвинуты по отношению к уральским в одном направлении. Для муравьев Казахстана характерно повышение доли светлых вариантов окраски передне- и среднегруди. Максимальные различия наблюдаются у *F. aquilonia* и *F. lugubris* (рис. 15). Почти вдвое меньшие различия демонстрируют *F. polyctena* и *F. rufa*. Минимальные различия отмечаются у *F. pratensis*.

Наблюдаемая картина хорошо согласуется с особенностями биологии изученных видов муравьев. Так, *F. aquilonia* и *F. lugubris* являются наиболее

холодолюбивыми видами из группы рыжих лесных муравьев (Длусский, 1967). Это типичные обитатели таежных лесов. *F. polyctena* и *F. rufa* встречаются в таежных лесах и в лесостепи, луговой муравей *F. pratensis* обитает также и в степи (Длусский, 1967). Условия островных боров Казахстана оказываются наиболее сильно отличающимися от нынешнего оптимума для *F. aquilonia* и *F. lugubris*. Для остальных трех видов они не столь резко отличаются от исходных, особенно в случае *F. pratensis*. Кроме того, следует учесть и то обстоятельство, что, скорее всего, изоляция от основного ареала у этих видов наступила в разное время. Для *F. aquilonia* и *F. lugubris* она, очевидно, произошла раньше, с перемещением хвойных лесов к северу, для *F. polyctena* и *F. rufa* – позже, с дальнейшей аридизацией климата, смещением лесостепной зоны и формированием непосредственно островных боров. Для *F. pratensis* же изоляции практически нет, в Казахстане это обычный вид муравьев.



ruf – *F. rufa*, pol – *F. polyctena*, aq – *F. aquilonia*, lug – *F. lugubris*, prat – *F. pratensis*;
1 – Средний Урал, 2 – Казахстан; стрелками обозначены направления изменений муравьев каждого вида от Урала к Казахстану

Рисунок 15 – Фенотипические различия по признаку окраски переднегруди муравьев Урала и Казахстана

Таким образом, для всех изученных видов муравьев отмечается высокая межгрупповая изменчивость окраски груди в масштабе Евразии, которую отчасти удается интерпретировать как отражение истории послеледникового расселения видов и связать эти области с определенными известными рефугиума-

ми, а отчасти связать с действием эколого-географических факторов (широтной зональности, климата и т.д.). Длительная изоляция приводит к существенным фенотипическим сдвигам у изученных видов муравьев. В целом же изучение изменчивости окраски представляется весьма перспективным методом исследования крупномасштабной структуры вида и его эволюционной истории.

ГЛАВА 10. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Полученные нами результаты позволяют по-новому взглянуть на разработку перспективной системы региональных, а также и общероссийских, мероприятий по охране и использованию муравьев (Гилев, 2010; Гилев, Лагунов, 2010). По современным представлениям, сохранение биоразнообразия – это не только сохранение видов, но и сохранение **внутривидового** разнообразия, генофонда вида во всем его многообразии. Каждая популяция вида – носитель уникального генофонда и в силу этого должна быть сохранена. В этой связи представляется целесообразным иметь в каждой зоне высокой плотности хотя бы 1 заказник. Фактически это позволило бы сформировать региональную сеть мирмекологических заказников, о необходимости создания которой в каждом регионе говорилось еще в конце 80-х годов прошлого века (Захаров и др., 1987).

Знание пространственной и фенотипической структуры видов муравьев также позволит оптимизировать схемы возможного переноса муравейников, в целях их расселения и охраны. Перемещение отводков в пределах одной популяции, максимум – в пределах группы фенотипически сходных смежных популяций, с учетом пространственной структуры, позволит добиться наилучших результатов приживаемости отводков и не приведет к существенной разбалансировке генофонда локальной популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная работа фактически является только началом нового этапа исследований, открывая широкие возможности для теоретических и прикладных разработок. Предложенная в данном исследовании методология анализа популяционной и фенотипической структуры у муравьев относительно проста, эффективна, и обладает высокой разрешающей способностью. С ее помощью возможно решение многих популяционно-экологических и эволюционно-

экологических проблем, связанных как с этой группой, так и с другими видами общественных насекомых.

Выявление пространственной и популяционной структуры муравьев в значительной степени дополняет наши представления об особенностях внутрипопуляционных структур у муравьев (Захаров, 2003) и, очевидно, может повлиять на развитие последующих исследований внутри- и межвидовых отношений этих насекомых.

На данном этапе исследования ставилась и выполнена лишь первоначальная задача – выявление общих закономерностей изменчивости и фенотипической дифференциации муравьев, а также основных эколого-географических факторов этой дифференциации.

В то же время полученные в данном исследовании результаты создают надежную концептуальную основу для последующих углубленных исследований изменчивости рыжих лесных муравьев и ее внутренних закономерностей; структуры вида, механизмов ее становления и поддержания, и адаптации вида к условиям среды; эволюционной истории видов и вмещающих их сообществ и экосистем.

ВЫВОДЫ

1. Рыжие лесные муравьи распределены на изученной территории Урала и Приуралья неравномерно. Обнаружена крупномасштабная регулярная пространственная структура – зоны высокой плотности, в которых сосредоточено большинство крупных комплексов гнезд и особо крупные муравейники. Эти зоны могут рассматриваться как локальные оптимумы, отражающие существенные аспекты пространственной структуры изученных видов.
2. Признаки окраски (рисунка) рабочих особей рыжих лесных муравьев демонстрируют высокую изменчивость, которая выражается в появлении новых элементов рисунка по мере усиления пигментации кутикулы. Разработаны подробные схемы описания признаков окраски и методические приемы работы с ними. Показано, что признаки окраски являются хорошими фенотипическими маркерами для изучения особенностей внутривидовой дифференциации рыжих лесных муравьев, поскольку отвечают следующим требованиям:

   а) дискретны, легко и надежно распознаются;

   б) частоты их сравнительно устойчивы во времени в одних и тех же географических локалитетах;

в) разные географические локалитеты хорошо отличаются по набору и частотам признаков окраски.

3. Признаки хетотаксии демонстрируют высокую изменчивость, затрудняющую в ряде случаев определение муравьев до вида. Диагностика в этих случаях возможна только при учете всего комплекса признаков – размеров, хетотаксии и окраски. Признаки размеров и окраски рыжих лесных муравьев, таким образом, могут использоваться в систематике в качестве вспомогательных.
4. По характеру изменчивости окраски у изученных видов муравьев на Среднем Урале выделяются естественные группировки популяционного уровня. Эти группировки фенотипически однородны, границы между ними маркируются резким перепадом частот вариаций окраски. По своим особенностям они сходны у всех четырех изученных видов. Группировки популяционного уровня оказывается возможным выделять на основе изучения немногих, иногда даже одного, признака-маркера, в данном случае – окраски переднегруди рабочих особей муравьев.
5. Границы между соседними популяционными группировками устойчивы во времени и пространстве, по крайней мере, на протяжении 10 лет. Это свидетельствует о достаточно высокой фенотипической устойчивости популяционных группировок и о высокой стабильности внутривидовой структуры в целом.
6. В масштабах Урало-Западносибирского региона три вида (*F. aquilonia, F. lugubris, F. pratensis*) демонстрируют четко выраженную фенотипическую дифференциацию, которая заключается в чередовании областей с преобладанием того или иного варианта окраски переднегруди, причины которой не удалось пока однозначно интерпретировать. Два других вида (*F. polyctena, F. rufa*) демонстрируют высокую фенотипическую однородность в пределах изученного региона, с абсолютным преобладанием одного типичного варианта окраски и наличие фенотипически отличающихся популяций на экологической периферии, где частота этого варианта резко снижена.
7. В масштабах Евразии у изученных видов муравьев обнаруживается четко выраженная фенотипическая дифференциация, заключающаяся в наличии обширных областей с преобладанием того или иного варианта окраски переднегруди, а также отчетливо выраженных градиентов изменчивости окраски в пределах крупных регионов. Данную картину изменчивости частично удается интерпретировать в свете послеледниковой истории расселения видов муравьев: наличие областей с преобладанием определенных вариантов

окраски, вероятно, связано с их происхождением из отдельных популяций – рефугиумов времен последнего оледенения; градиенты изменчивости окраски связаны с наиболее вероятными путями послеледникового расселения видов. Изучение изменчивости окраски следует признать перспективным направлением анализа внутривидовой структуры и путей ее формирования.

8. Длительная изоляция в реликтовых борах Северного Казахстана в экстремальных экологических условиях приводит к существенным фенотипическим сдвигам у рыжих лесных муравьев. Сдвиг этот у всех изученных видов происходит в одном направлении, а его степень оказывается связанной с экологическими особенностями видов (у типично таежных видов сдвиг сильнее) и с вероятным временем изоляции.
9. Для сохранения внутривидового разнообразия и его важнейшего элемента, популяционной структуры, а также для повышения эффективности мероприятий по охране и расселению муравьев (создание мирмекологических заказников, переселение с лесосек, расселение в целях защиты леса) их необходимо планировать и проводить с учетом выявленной пространственной и популяционной структуры.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК

Гилев А.В., Малоземова Л.А. О сезонной динамике сбора пади муравьями *Formica rufa* L.(Hymenoptera, Formicidae) // Экология. 1992. № 3. С. 84-85.

Гилев А.В. Необычные гнезда рыжих лесных муравьев (*Formica*, Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 2000. Т.79, №10. С. 1202-1206.

Зиновьев Е.В., **Гилев А.В.**, Хантемиров Р.М. Изменения энтомофауны Южного Ямала в связи с динамикой северной границы леса в голоцене // Энтомол. обозрение. 2001. Т. 80, № 4. С. 843-852.

Гилев А.В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 3. С. 336-341.

Гилев А.В. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123, № 3. С. 223-228.

Гилев А.В., Зиновьев Е.В., Нестерков А.В. Размерная дифференциация видов и организация многовидовых сообществ у муравьев // Успехи соврем. биологии. 2007. Т. 127, № 2. С. 209-213.

Чичков Б.М., Лагунов А.В., **Гилев А.В.** Муравьи рода *Formica* Челябинской области // Вестн. Оренбур. гос. ун-та. 2008. № 6 (88). С. 146-149.

Гилев А.В., Новгородова Т.А. Изменчивость хетотаксии самок *F. pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera: Formicidae) // Евразиат. энтомол. журн. 2009. Т. 8, № 1. С. 81-83.

Панова Н.К., Трофимова С.С., Антипина Т.Г., Зиновьев Е.В., **Гилев А.В.**, Ерохин Н.Г. Динамика растительности и экологических условий в голоцене на Южном Ямале (по данным комплексного анализа отложений реликтового торфяника) // Экология. 2010. № 1. С. 22-30.

Гилев А.В., Наконечный Н.В. Муравьи норового комплекса обыкновенного крота лесной зоны Западной Сибири // Вестн. КрасГАУ, 2010. № 6. С. 85-89.

Гилев А.В., Зиновьев Е.В., Васильев А.Г. Анализ изменений морфологии головной капсулы муравьев *Formica lemani* Bondroit, 1917 в Западной Сибири за последнюю тысячу лет методами геометрической морфометрии // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 739-744.

Гилев А.В. Закономерности пространственного распространения и научные основы охраны рыжих лесных муравьев // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 12. С. 1413-1420.

Главы в монографиях

Гилев А.В. Сообщества муравьев // Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. Разд. 7.9. С. 190-193.

Колтунов Е.В., Зиновьев Е.В., Залесов С.В., **Гилев А.В.** Флора и фауна природного парка «Самаровский чугас»: энтомофауна. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2009. 178 с.

Прочие

Гилев А.В. Дискретные вариации пигментного пятна на груди муравьев рода *Formica* // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. СПб., 1993. Т.2. С. 111-113.

Гилев А.В. О некоторых проблемах систематики рыжих лесных муравьев // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 169-170.

Малоземова Л.А., Литвиненко С.А., Попова Ю.В., **Гилев А.В.** Транспортировка грузов и предпосылки субкастовой дифференциации у рыжих лесных муравьев // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 184-185.

Гилев А.В., Малоземова Л.А. Транспортировка грузов в гнездо муравьями *Formica s.str.*: феноменология // Муравьи и защита леса. М., 1998. С. 80-81.

Гилев А.В. Изменчивость окраски муравья *Formica aquilonia* Yarr. в географически удаленных популяциях // Муравьи и защита леса. М., 1998. С. 125-126.

Ермаков А.И., **Гилев А.В.**, Горбунов П.Ю. К фауне и экологии муравьев (Hymenoptera, Formicidae) высокогорных районов Северного Урала // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 96-98.

Гилев А.В. Популяционная структура малого лесного муравья *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале // XII Съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 19-24 авг. 2002 г.: тез. докл. СПб., 2002. С. 75.

Зиновьев Е.В., Бельская Е.А., **Гилев А.В.**, Золотарев М.П. Особенности фауны беспозвоночных природного парка "Сибирские Увалы" // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: сб. науч. тр. ПП "Сибирские Увалы". Нижневартовск, 2004. С. 44-57.

Гилев А.В., Ухова Н.Л. Заметки по фауне и экологии муравьев Висимского заповедника // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике. Екатеринбург, 2006. С. 130-133.

Гилев А.В., Гилева О.Б., Зиновьев Е.В., Костомаров А.В. К фауне муравьев природного парка «Самаровский Чугас» // Биологические ресурсы и природопользовании. Сургут, 2006. С. 187-193.

Гилев А.В. Перспективные территории для организации мирмекологических заказников на Урале: Шайтанский Увал (Свердловская область) // Тр. Ин-та биоресурсов и приклад. экологии. 2006. Вып. 6. С. 41-45.

Гилев А.В., Русина Л.Ю., Глотов С.В., Скороход О.В., Фирман Л.А. Изменчивость окраски муравьев *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) в лесных и лесостепных биоценозах Южной и Восточной Украины и Среднего Урала // Изв. Харьков. энтомол. о-ва. 2006 (2007). Т. 14, вып. 1/2. С. 103-109.

Бельский Е.А., **Гилев А.В.** Особенности накопления тяжелых металлов в организме муравьев в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода // Проблемы биогеохимии и геохим. экологии. 2007. № 2 (4). С. 92-97.

Блинова С.В., **Гилев А.В.** Изменчивость окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) на Урале и Кузнецко-Салаирской горной области // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Горно-Алтайск, 2008. Ч. 1. С. 42-46.

Гилев А.В., Чеснокова С.В. Сравнительный анализ изменчивости окраски муравьев *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале и Алтае // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Горно-Алтайск, 2008. Ч. 1. С. 63-66.

Гилев А.В., Ухова Н.Л. Фауна и биотопическое распределение муравьев природного парка «Кондинские озера» // Тр. Ставропол. отд-ния Рус. энтомол. о-ва. 2009. Вып. 5.С. 49-52.

Гилев А.В., Пономарев В.И. Лесозащитный эффект комплекса муравейников *Formica polyctena* в березняке // Муравьи и защита леса. Н. Новгород, 2009. С. 6-9.

Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б. Методы сбора, хранения и морфометрии муравьев // Муравьи и защита леса. Н. Новгород, 2009. С. 263-271.

Гилев А.В., Зиновьев Е.А. Фауна муравьев природного парка «Сибирские увалы» // Эколого-географические исследования восточной части Сибирских увалов. Нижневартовск, 2009. Вып. 4. С. 92-102.

Гилев А.В. Рыжие лесные муравьи (подрод *Formica*) центральной части Свердловской области // Учен. зап. Нижнетагил. гос. социал.-пед. акад. Естеств. науки. 2008-2009. С. 129-132.

Гилев А.В., Лагунов А.В. О перспективах развития региональной сети мирмекологических заказников на Урале // Наука, природа и общество. Миасс; Екатеринбург. 2010. С. 250-254.

Гилев А.В., Малышев Д.С. Изменчивость окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) в географически удаленных популяциях северо-запада России // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым и 8 Коллоквиум Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI). СПб., 2010. С. 36.

Гилев А.В. Особенности географической изменчивости северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Урале // Энтомологические исследования в Северной Азии. Новосибирск, 2010. С. 63.