

Изменчивость хетотаксии самок *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae)

Variability of chaetotaxy of *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae) queens

А.В. Гилёв*, Т.А. Новгородова**
A.V. Gilev*, T.A. Novgorodova**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: gilev@ipae.uran.ru.

*Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Ural Branch, 8 March str. 202. Ekaterinburg 620144 Russia.

**Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: tanovg@yandex.ru.

**Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: муравьи, экоморфы, внутривидовая изменчивость.

Key words: ants, ecomorphs, intraspecific variability.

Резюме. Изучена изменчивость хетотаксии самок *Formica pratensis* Retz. на Среднем Урале и в Западной Сибири. Признаки хетотаксии широко варьируют, от полного отсутствия отстоящих волосков на теле до максимального развития волосистости, однако разделения на экоморфы «*pratensis*» и «*nigricans*» не наблюдается. Полученные результаты обсуждаются в связи с морфологической и генетической дифференциацией внутри вида и в свете истории расселения *F. pratensis* в Евразии.

Abstract. The chaetotaxy variability of *Formica pratensis* Retz. queens in Middle Urals and West Siberia are described. The head and abdomen chaetotaxy are highly variable. There is no evidence of the existence of two discrete morphs of *F. pratensis*. These results are discussed in relation to the morphological and genetic differentiation *F. pratensis* and its postglacial history in Eurasia.

Введение

Луговой муравей *Formica pratensis* Retzius, 1783, широко распространён в Европе и Западной Сибири, имеет две формы, различающиеся преимущественно по самкам. Самки формы «*pratensis*» не имеют отстоящих волосков на теле, самки формы «*nigricans*» покрыты обильными отстоящими волосками [Длусский, 1967]. Ранее эти формы считались самостоятельными видами [Gosswald et al., 1961; Kutter, 1977; Collingwood, 1979]. В настоящее время их считают экологическими расами, или экоморфами, одного вида [Длусский, 1967; Paraschievescu, 1972; Seifert, 1992]. В пользу этой точки зрения свидетельствует наличие промежуточных по хетотаксии самок *F. pratensis*, и особенности распространения этих форм по ареалу. Однако достаточно подробные данные по хетотаксии самок имеются лишь для европейской части ареала и, отчасти, для Средней Азии [Длусский, 1967;

Мариковский, 1979]. Азиатская часть ареала в целом остается слабо изученной.

Данная работа посвящена изучению изменчивости хетотаксии самок *F. pratensis* на Урале и в Западной Сибири.

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили сборы самок *F. pratensis* на Среднем Урале и в Западной Сибири.

На Среднем Урале самки были собраны в окр. г. Екатеринбург (Свердловская обл.) в 1987 и 1997–1998 гг. Место сбора находится в подзоне южной тайги. Гнёзда располагались на опушках сосняков и смешанных сосново-берёзовых лесов. Самки были собраны преимущественно в августе, в период второго вылета (у этого вида вылет крылатых особей происходит дважды [Длусский, 1967]).

В Западной Сибири самки были собраны в окр. п. Боровое (Новосибирская область) в 2006 г. Место сбора находится в лесостепной зоне. Гнёзда располагались на остепнённых участках вокруг осиново-берёзовых колков. Самки были собраны в начале июня, в период первого вылета крылатых особей.

У всех самок изучена изменчивость хетотаксии головы и первого тергита брюшка. Описание хетотаксии проводилось по схеме Г.М. Длусского [1967: стр. 85]. Для первого тергита брюшка выделяется 3 класса, для головы — 5 классов волосистости, от полного отсутствия до максимального развития волосков на теле. Для анализа результатов был использован подход, развиваемый в работах Е.Е. Коваленко и В.Ю. Попова [1997] и др. Полученные результаты отражены в таблице 1.

Результаты и обсуждение

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

Следует отметить, однако, что, по нашим данным, на Урале экоморфы у *F. pratensis* вообще не выражены. Большинство самок имеет промежуточный характер хетотаксии, с некоторым преобладанием «*nigricans*»-подобных самок (табл. 1). Более того, сравнение наших данных с результатами Г.М. Длусского [1967] показывает, что на Урале самки *F. pratensis* более изменчивы по признакам хетотаксии. В европейской части России у самок *F. pratensis* наблюдается тесная положительная связь волосистости головы и первого тергита брюшка (табл. 1). Всего выделяется 5 сочетаний, при этом чётко можно указать две экоморфы и два промежуточных варианта. На Урале такой тесной связи не обнаружено, признаки волосистости разных частей тела варьируют относительно независимо (табл. 1). Наша сравнительно небольшая выборка даёт сразу 10 вариантов сочетаний степени волосистости головы и брюшка, что вдвое выше, чем в европейской части. В таблице жирной линией выделено поле изменчивости для этих признаков [Коваленко, Попов, 1997]. Отчётливо видно, что на Урале экоморфы не выделяются, поле изменчивости гораздо шире, чем в европейской части, возможны практически любые сочетания признаков, за исключением крайних, резко различающихся вариантов (голое брюшко — волосистая голова).

В Западной Сибири картина изменчивости отличается от «европейской» ещё сильнее. Обнаружены практически все варианты хетотаксии, за исключением совершенно голой головы. Всего отмечено 11 вариантов сочетаний степени волосистости головы и брюшка, причём 4 из них — новые, не

встречавшиеся ни в европейской части, ни на Урале. Особо следует отметить, что новые варианты — это сочетания контрастных признаков, типа «голое брюшко — волосистая голова» (табл. 1). В целом, в данной выборке *F. pratensis* отчётливо преобладают «*nigricans*»-подобные самки. Это не удивительно, поскольку пробы самок были взяты в лесостепных районах Новосибирской области, расположенных южнее по сравнению с уральскими — практически все исследователи отмечают увеличение доли формы «*nigricans*» к югу [Длусский, 1967; Seifert, 1992].

Таким образом, в Западной Сибири связь признаков волосистости разных частей тела *F. pratensis* выражена ещё слабее, чем на Урале. Более того, в сумме уральская и западносибирская выборки демонстрируют практически полный набор всех возможных сочетаний — 14 из 15 (табл. 1).

В целом, наблюдается весьма любопытная картина. В Западной Европе имеются две чётко выраженные экоморфы *F. pratensis* — форма «*pratensis*» и «*nigricans*», различающиеся по особенностям экологии и поведения [Длусский, 1967; Seifert, 1992], причём, по мнению ряда исследователей, эти различия достигают уровня видовых [Gosswald et al., 1961; Kutter, 1977; Collingwood, 1979]. Самки с промежуточной хетотаксией встречаются достаточно редко. Аналогичная картина наблюдается и в Средней Азии, где промежуточные формы вообще отсутствуют [Длусский, 1967; Мариковский, 1979]. В европейской части России различия этих форм не столь выражены, самки с промежуточным характером хетотаксии встречаются гораздо чаще [Длусский, 1967]. На Среднем Урале и в Западной Сибири экоморфы вообще не выделяются, и, при некотором преобладании «*nigricans*»-подобных самок, отмечается широкое варьирование хетотаксии и множество промежуточных вариантов.

Таким образом, в направлении с востока на запад наблюдается отчётливое увеличение степени дифференциации экоморф *F. pratensis*. Из своего рода диффузной, широкой изменчивости хетотаксии постепенно выделяются две экоморфы, в то

Таблица 1. Изменчивость хетотаксии самок *F. pratensis*
Table 1. The pilosity variations of queens *F. pratensis*

Голова	Европейская часть России [по Г.М. Длусскому, 1967] n=97			Средний Урал, Свердловская обл. n=23			Западная Сибирь, Новосибирская обл. n=39		
	1-й тергит 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

1–3 — классы волосистости 1-го тергита брюшка, 1–5 — классы волосистости головы. Жирной линией выделено поле изменчивости.

1–3 — hairiness classes of 1st abdominal tergite, 1–5 — hairiness classes of head. The field of variations marked by bold lines.

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. Возможно также, что в некоторых частях ареала эти формы достигают такой степени дифференциации, которая характерна для видов-двойников и даже видов, хорошо различимых морфологически. Подобные ситуации известны для птиц и других групп живых организмов [Майр, 1968].

Следует особо отметить, что преобладание в азиатской части ареала «*nigricans*»-подобных самок, в свете вероятной истории расселения вида в Евразии, может свидетельствовать о том, что исходной формой для лугового муравья является «*nigricans*» или близкая к ней, то есть более волосистая форма. Это предположение согласуется с данными, по которым в подрode *Formica* s.str. наблюдается тенденция к редукции числа волосков в ходе эволюции [Длусский, 1967], однако требует дальнейшего тщательного изучения.

Следует отметить, что при анализе митохондриальной ДНК *F. pratensis* также наблюдается картина разделения на две группы (клады) [Гогорашнауа, 2003]. Автор связывает данное разделение с особенностями расселения вида в послеледниковую эпоху, в частности, с наличием двух изолированных рефугиумов, отмечая при этом, что морфологически эти группы не различаются. Однако, в связи с обнаружением двух экоморф, последнее требует детального морфометрического исследования.

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 перспективным дальнейшее изучение морфологической изменчивости *F. pratensis* в ареале с привлечением современных методов генетического анализа.

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

Литература

- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода формика. М.: Наука. 236 с.
 Коваленко Е.Е., Попов И.Ю. 1997. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журнал общей биологии. Т.58. No.1. С.70–83.
 Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
 Мариковский П.И. 1979. Муравьи пустынь Семиречья. Алма-Ата: Наука. 264 с.
 Collingwood C.A. 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomol. Scand. Vol.8. 174 p.
 Goropashnaya A. 2003. Phylogeographic structure and genetic variations in *Formica* ants. Acta Universitatis Upsaliensis. Uppsala. 36 p.
 Gosswald K., Schmidt G., Kloft W., Baggini A., Pavan M., Ronchetti G. 1961. Ricerche morfologico-biometriche sulla differenziazione del «gruppo *Formica nigricans*» e sulla sua diffusione in Italia (Hym., Formicidae) // Collana Verde. Vol.7. P.12–27.
 Kutter H. 1977. Hymenoptera — Formicidae // Fauna Insecta Helvetica. Vol.6. Zurich. 298 p.
 Paraschievescu D. 1972. Pozitia sistematica a speciilor *Formica pratensis* Retz. si *F. nigricans* Emery // Stud. Cercet. Biol. Seria Zoologie. Vol.24. No.6. P.527–539.
 Seifert B. 1992. *Formica nigricans* Emery, 1909 — an ecomorph of *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae) // Entomol. Fenn. Vol.2. P.217–226.