

УДК 595.796:591.157(477.6/.7+470.51/.54)

© 2007 г. А. В. ГИЛЕВ, Л. Ю. РУСИНА, С. В. ГЛОТОВ,
О. В. СКОРОХОД, Л. А. ФИРМАН

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ МУРАВЬЕВ *FORMICA PRATENSIS* RETZ. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) В ЛЕСНЫХ И ЛЕСОСТЕПНЫХ БИОЦЕНОЗАХ ЮЖНОЙ И ВОСТОЧНОЙ УКРАИНЫ И СРЕДНЕГО УРАЛА

Введение. Луговой муравей *Formica pratensis* Retzius, 1783, является широко распространенным видом в биоценозах Евразии (Длусский, 1967; Czechowski, Radchenko, Czechowska, 2002). И рабочие, и самки этого вида демонстрируют высокую степень изменчивости. Многие авторы на основе ряда морфологических признаков и особенностей экологии выделяли в составе *F. pratensis* две экологические расы (экоморфы), «*pratensis*» и «*nigricans*» (Длусский, 1967; Seifert, 1992). Ранее эти формы даже считались самостоятельными видами (Collingwood, 1979; Kutter, 1977; Ricerche ..., 1961). Однако широкого изучения изменчивости вида на всем его ареале, которое могло бы, в частности, прояснить данный вопрос, в этой связи не проводилось.

Настоящая работа посвящена изучению изменчивости окраски рабочих особей *F. pratensis* в двух различных географических регионах — Украине и России (на Среднем Урале). В Украине — это обычный, а часто и массовый, вид муравьев. Сравнительно мягкий климат региона, очевидно, является благоприятным для лугового муравья. На Урале луговой муравей — также обычный вид, населяющий как лесостепные (сибирская лесостепь), так и таёжные биоценозы. Уральские популяции лугового муравья находятся гораздо севернее и восточнее, в значительно более суровых условиях континентального климата. Поскольку в разных группах животных неоднократно отмечалась изменчивость окраски, связанная с различными географическими, в том числе и климатическими, градиентами (Яблоков, 1987; Dobrzansky, 1933), представляется интересным сравнить изменчивость окраски муравьев *F. pratensis* из географически удаленных популяций, находящихся в значительно различающихся условиях внешней среды.

Материал и методика. В Украине муравьи были собраны в двух географических пунктах: в Херсонской обл. — на Солёноозерном участке Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) в 2003 и 2005 гг. (луговины и степные ценозы вдоль Ягорлыцкого залива) и в Луганской области в 2005 г. (степные биоценозы Грушевского участка Луганского природного заповедника и прилегающие к заповеднику пастбища). В ЧБЗ выборки муравьев были взяты из одного и того же поселения муравьев. Это поселение отличалось динамичностью, часть старых гнёзд исчезла, появились новые, поэтому не удалось проследить динамику окраски муравьев из одних и тех же семей. Данные выборки можно рассматривать как характеризующие фенотипические различия внутри одного и того же поселения муравьев в разные годы. Данный подход, когда уровень межпопуляционной изменчивости сравнивается с уровнем сезонной или многолетней изменчивости внутри популяции, получил название хроно-географического (Васильев, Васильева, Большаков, 2000). Он базируется на представлениях о стабильности фенооблика популяций (Васильев, 1988; Новоженев, 1980). Для сравнения были использованы выборки муравьев из географически удаленных популяций Среднего Урала (Россия): из окрестностей г. Екатеринбург, 1997 г. (зона южной тайги, опушка смешанного сосново-березового леса) и г. Каменска-Уральского, 1996 г. (зона северной лесостепи, опушка березово-осинового колка).

В каждом обследованном пункте были взяты выборки из 3–7 гнёзд муравьев, по 30–40 рабочих особей из гнезда. Объём изученного материала приведен в таблице 1. У собранных муравьев изучалась изменчивость окраски головы и груди, отдельно для пронотума, мезонотума и проподеума. Описание окраски и последующее сравнение выборки проводили по предложенной ранее схеме, с учётом размерных характеристик рабочих муравьев (Гилев, 2002). Варианты окраски приведены на рисунке 1. Поскольку известно, что окраска рабочих муравьев в значительной степени зависит от размеров (Длусский, 1967), то предварительно производилось выравнивание размерного распределения рабочих особей в сравниваемых выборках. Выборки формировались так, чтобы рабочие разных размерных

классов были представлены с одинаковой частотой. В качестве размерной характеристики муравьев был взят один из традиционно используемых в мирмекологии показателей — длина груди.

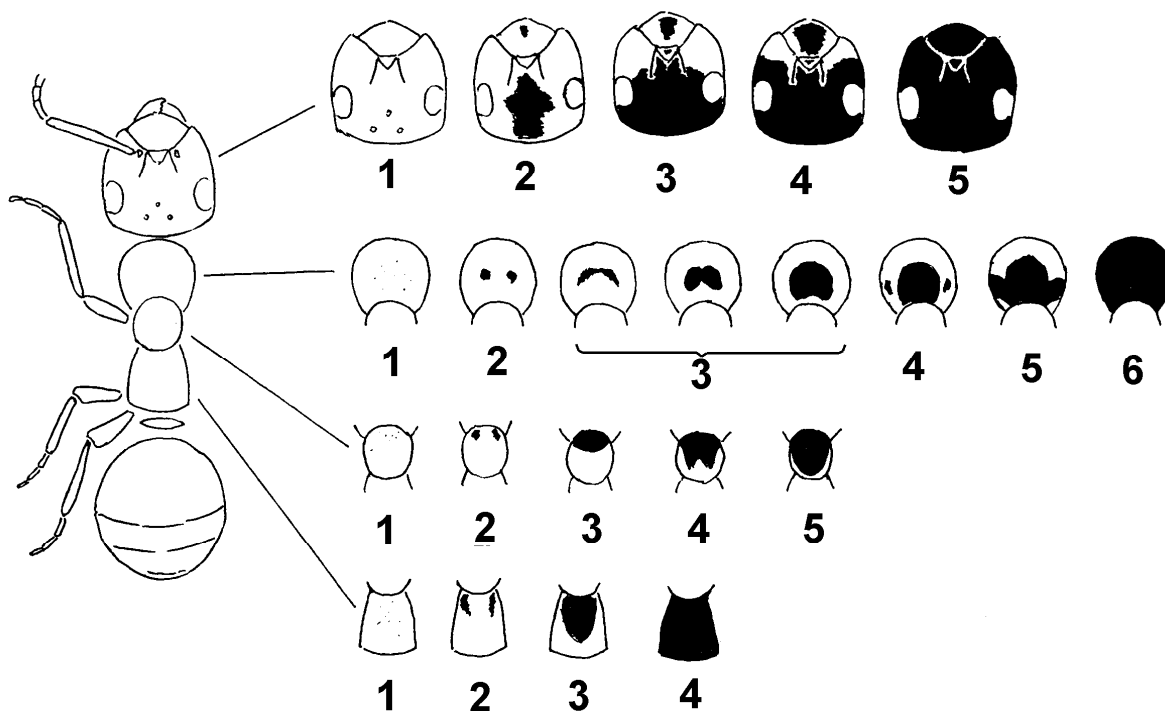


Рис. 1. Дискретные вариации окраски головы и груди рыжих лесных муравьев (по Гилёв, 2002): 1–6 — варианты окраски.

Таблица 1. Частота встречаемости вариантов окраски у муравьев *F. pratensis* в Украине и на Урале (в %)

Часть тела	№ варианта окраски	Луганск, 2005	ЧБЗ, 2003	ЧБЗ, 2005	Екатеринбург, 1997	Каменск-Уральский, 1996
Голова	1					
	2	0,6	0,7	0,4		2,0
	3	94,9	98,6	99,6	82,8	87,5
	4	4,2	0,7		16,4	10,5
	5	0,3			0,9	
Пронотум	1					
	2	0,3				
	3	85,3	91,1	79,4	44,0	36,2
	4	4,8	0,7	1,2	16,4	5,9
	5	8,1	4,1	7,4	22,4	51,3
	6	0,5	4,1	11,9	17,2	6,6
Мезонотум	1	0,3	1,4	0,4	0,9	
	2	0,9	2,1			
	3	64,8	76,7	69,1	25,9	28,9
	4	13,1	15,1	9,1	46,6	44,7
	5	20,6	4,1	21,4	24,1	26,3
	6	0,3	0,7			
Проподеум	1	96,7	100,0	98,8	96,6	99,3
	2	0,9		0,4		
	3	1,8		0,4	1,7	0,7
	4	0,6		0,4	1,7	
Всего гнёзд		8	7	3	3	5
Всего особей		335	146	243	116	152

Примечание. Номера вариантов окраски см. на рис. 1..

Степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски оценивалась при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Животовский, 1991). Матрицы расстояний по отдельным признакам затем обрабатывались при помощи кластерного анализа (метод UPGMA). Результаты анализа приведены в таблицах 1–2 и на рисунках 2–4. Все расчёты выполнены в программах Microsoft Excel 2002 и StatSoft Statistica v. 6.0.

Результаты. По всем изученным признакам окраски наблюдаются отчётливые различия между муравьями из разных географических пунктов (табл. 1). Однако следует отметить, что разные признаки дают несколько различную картину фенотипической дифференциации изученных популяций.

По окраске головы наблюдаются совершенно отчётливые различия муравьев из разных географических пунктов. Выборки муравьев из ЧБЗ образуют обособленный кластер (рис. 2). Различия между ними оказываются минимальными (табл. 2). Муравьи из окрестностей Луганска по этому признаку оказываются ближе к уральским, объединяясь с ними в один кластер (рис. 2). При этом различия между выборками в этом кластере гораздо выше, чем между выборками из ЧБЗ. Из таблицы 2 хорошо видно, что выборка муравьев Луганска фенотипически одинаково удалена и от ЧБЗ, и от уральских выборок. Для уральских *F. pratensis* характерна наиболее высокая частота более тёмных вариантов окраски 4–5, а для выборки из ЧБЗ — наименьшая частота этих вариантов (табл. 1). У муравьев из Луганска частота тёмных вариантов окраски головы несколько выше, чем у муравьев из ЧБЗ, однако они все же более сходны с муравьями из ЧБЗ, а не с уральскими. Максимальные различия, таким образом, наблюдаются между муравьями Урала и ЧБЗ (табл. 2).

Таблица 2. Фенотипические дистанции (расстояния Кавалли-Сфорца) по признакам окраски отдельных частей тела между выборками муравьев *F. pratensis* Украины и Урала

Часть тела	Место сбора	Луганск, 2005	ЧБЗ, 2003	ЧБЗ, 2005	Екатеринбург, 1997	Каменск-Уральский, 1996
Голова	Луганск, 2005	–	0,13	0,21	0,23	0,15
	ЧБЗ, 2003		–	0,08	0,36	0,26
	ЧБЗ, 2005			–	0,43	0,34
	Екатеринбург, 1997				–	0,19
	Каменск-Уральский, 1996					–
Пронотум	Луганск, 2005	–	0,19	0,26	0,48	0,56
	ЧБЗ, 2003		–	0,17	0,55	0,65
	ЧБЗ, 2005			–	0,43	0,55
	Екатеринбург, 1997				–	0,34
	Каменск-Уральский, 1996					–
Мезонотум	Луганск, 2005	–	0,26	0,12	0,45	0,42
	ЧБЗ, 2003		–	0,30	0,56	0,56
	ЧБЗ, 2005			–	0,50	0,48
	Екатеринбург, 1997				–	0,10
	Каменск-Уральский, 1996					–

По окраске пронотума получается несколько иная картина (рис. 3). Уральские выборки образуют обособленный кластер, далеко отстоящий от украинских. Для них также характерна высокая частота встречаемости тёмных вариантов окраски (табл. 1). Если в выборках украинских муравьев абсолютно преобладает вариант 3, то в выборках уральских *F. pratensis* массовыми вариантами оказываются 3 и 5, причём последний может преобладать (табл. 1). Варианты 4 и 6 в уральских выборках также встречаются чаще. Наиболее сходными вновь оказываются выборки из ЧБЗ (рис. 3). Уровень различий между выборками из ЧБЗ, в рамках хроно-географического подхода, характеризуют внутрипопуляционную изменчивость, и более того, степень изменчивости внутри одного и того же поселения муравьев. Различия между выборками ЧБЗ и Луганска оказываются примерно в полтора раза выше, между уральскими популяциями — вдвое выше, а между географически удаленными популяциями Украины и Урала — более чем втрое выше этого уровня. Таким образом, по окраске пронотума картина фенотипической дифференциации наилучшим образом соответствует картине географического взаиморасположения выборок.

Очень интересную картину демонстрирует изменчивость окраски мезонотума (рис. 4). Во-первых, вновь обособляется кластер уральских выборок. Для них характерно преобладание варианта окраски 4, тогда как для украинских муравьев — преобладание варианта 3 (табл. 1). Во-вторых, выборка ЧБЗ 2005 г. оказывается ближе к муравьям Луганска (рис. 4, табл. 1–2). У них оказываются доминирующими варианты 3 и 5, а в выборке ЧБЗ 2003 г. — варианты 3 и 4. В данном случае размах изменчивости внутри

популяции значительно превосходит межпопуляционные различия. Более того, сходство синхронных выборок 2005 года из ЧБЗ и Луганска даёт основания предполагать о наличии синхронной межгодовой динамики. Поскольку признаки окраски варьируют относительно независимо друг от друга (Гилев, 2002), то, как показано выше, по другим признакам подобной картины не отмечается.

По окраске пропodeума такой анализ не проводился, поскольку абсолютное большинство особей (95–100 %) во всех изученных популяциях имеет самый светлый вариант окраски 1. Редкие варианты окраски часто оказываются представленными единственной особью. Некоторые варианты могли просто в силу случайных причин не попасть в выборку, а это может сильно повлиять на результаты анализа. Следует отметить, однако, что по шлейфу редких вариантов 2–4 некоторые различия между выборками всё же отмечаются. Также можно заметить, что имеется некоторая тенденция к повышению суммарной частоты тёмных вариантов с юга на север. Так, у муравьёв Луганска суммарная частота тёмных вариантов выше, чем у муравьёв ЧБЗ (3,3 и 0,0–1,2 % соответственно). Аналогично у муравьёв Екатеринбурга суммарная частота тёмных вариантов выше, чем у муравьёв Каменска-Уральского (3,4 и 0,7 % соответственно). Интересно, что эта тенденция выражена только внутри групп популяций муравьёв Украины и Урала. Можно было бы ожидать, что уральские муравьи окажутся заметно темнее украинских. Однако в целом между украинскими и уральскими *F. pratensis* различий по окраске пропodeума нет.

Обсуждение. Результаты нашего исследования показывают, что украинские и уральские популяции лугового муравья *F. pratensis* отчётливо дифференцированы по признакам окраски головы и груди. Уральские муравьи оказываются заметно темнее. Наибольшие различия отмечены для окраски пронотума и мезонотума, причем на мезонотуме происходит смена доминирующего варианта окраски (табл. 1–2). Данная картина хорошо согласуется с представлениями Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1933) об усилении меланизации покровов насекомых в направлении от жарких и сухих к более холодным и влажным местообитаниям, в нашем случае — с юга на север. Аналогичная картина наблюдается и внутри групп популяций по окраске пропodeума, а также и головы — южные популяции оказываются светлее северных.

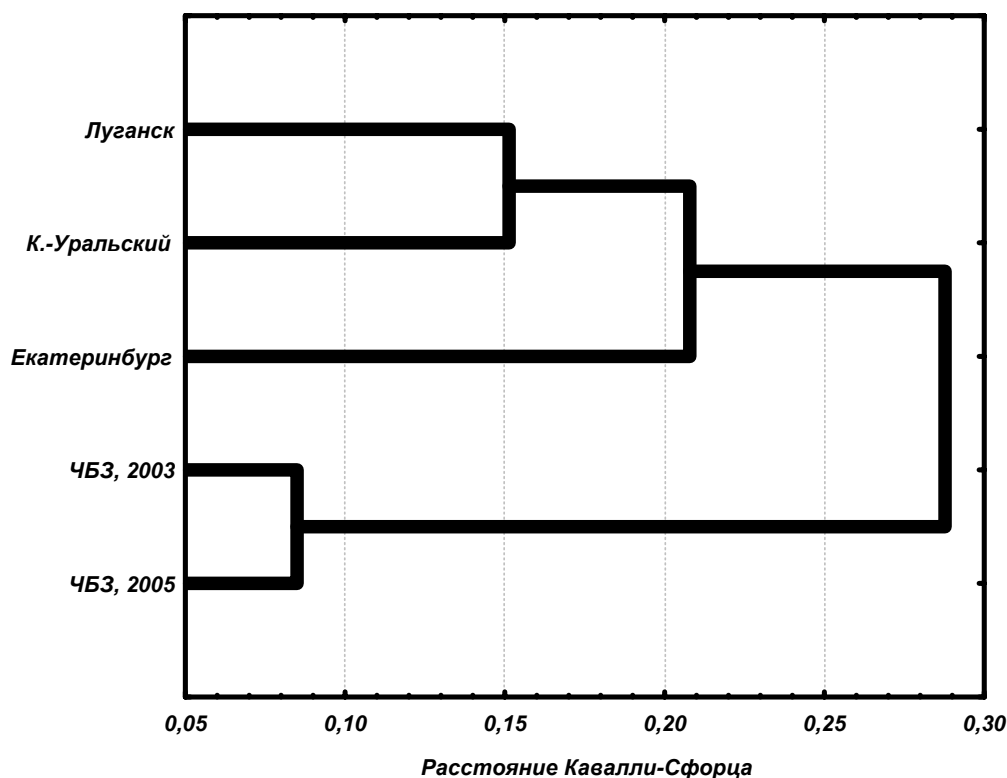
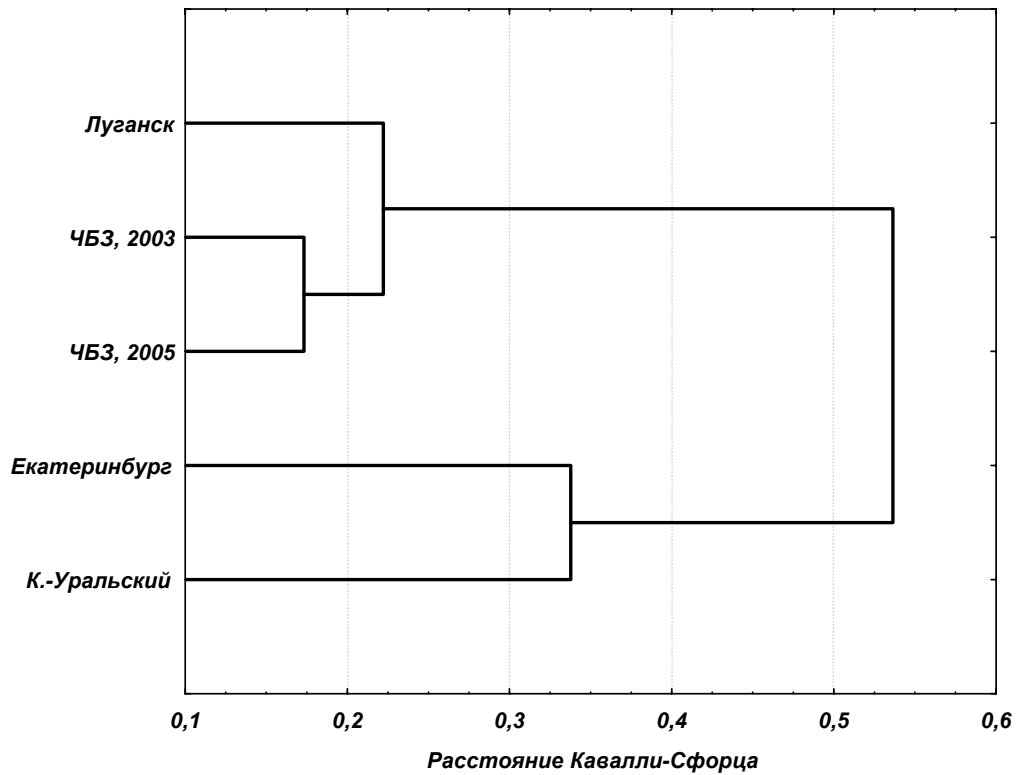
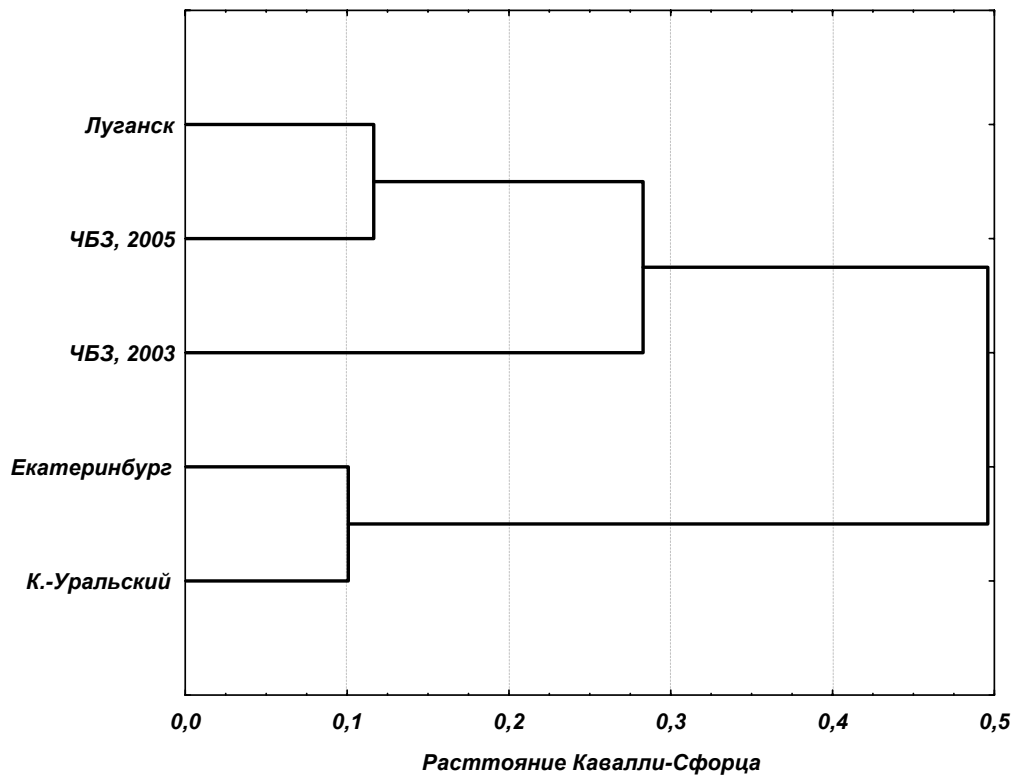


Рис. 2. Кластерный анализ (метод агрегации — UPGMA) сходства популяций *F. pratensis* Урала и Украины по частотам окраски головы.



Р и с . 3 . Кластерный анализ (метод агрегации — UPGMA) сходства популяций *F. pratensis* Урала и Украины по частотам окраски пронотума.



Р и с . 4 . Кластерный анализ (метод агрегации — UPGMA) сходства популяций *F. pratensis* Урала и Украины по частотам окраски мезонотума.

Интересно, что для уральских популяций не отмечено резких различий в окраске, несмотря на значительные различия в условиях обитания. Популяция Каменск-Уральского располагается в зоне лесостепи, а Екатеринбург — в подзоне южной тайги. Северная граница распространения *F. pratensis*, по Г. М. Длусскому (1967), в азиатской части ареала проходит примерно по южной границе таежной зоны. Обычными для лугового муравья являются разнообразные лесостепные местообитания: опушки березово-осиновых колков, суходольные луга и т. д. На Среднем и Южном Урале луговой муравей отмечен и как обычный лесной вид (Малоземова, Мараева, 1975; Малоземова, 1981). По нашим данным, *F. pratensis* по интразональным и антропогенно нарушенным местообитаниям проникает далеко на север, до подзоны средней тайги. При столь резкой смене условий можно было бы ожидать и существенных изменений фенотипа, однако изученные нами выборки муравьев оказываются фенотипически сходными. Возможно, это связано с тем, что оба обследованных пункта географически близки и расположены вблизи границы лесостепи и южной тайги, да и сама эта граница является, скорее, широкой переходной зоной. Кроме того, и в лесной зоне *F. pratensis* предпочитает открытые опушечные местообитания, около полей, покосов, населённых пунктов, сходные с лесостепными. Лесостепная популяция *F. pratensis* Урала оказывается фенотипически ближе не к лесостепным популяциям Украины, а к лесным уральским.

В целом же наблюдаемая картина дифференциации изученных популяций вполне соответствует картине географического расположения выборок. Особенно отчётливо это прослеживается по окраске пронотума (рис. 3). Различия между выборками из одной популяции (ЧБЗ) в разные годы задают нам масштаб для сравнения. Это — уровень внутривидовой изменчивости (Васильев, Васильева, Большаков, 2000). Эти различия в случае с окраской головы и пронотума минимальны (табл. 2).

Второй уровень — это различия между сравнительно близко расположенными популяциями Украины. Величина этих различий примерно в полтора–два раза выше, чем внутривидовых (табл. 2). Такой же уровень различий между собой демонстрируют и популяции Урала.

Различия между популяциями Урала и Украины максимальны (табл. 2) — это уровень различий популяций, значительно удалённых географически. Возможно, что это уровень различий между центральными и периферическими популяциями, поскольку на Урале *F. pratensis* находится вблизи северного края ареала. Известно, что краевые популяции могут резко отличаться по набору и частотам морф от центральных (Васильев, Васильева, Большаков, 2000; Новоженков, Михайлов, 1997). Однако наш материал пока не позволяет судить о том, чем обусловлены эти различия.

Некоторые расхождения в наблюдаемой картине дифференциации популяций по разным признакам окраски связаны, прежде всего, с тем, что эти признаки варьируют относительно независимо друг от друга (Гилев, 2002). Они могут быть по-разному чувствительны к разным экологическим факторам. Известно также, что разные признаки окраски могут маркировать разные уровни организации, от отдельных поселений, демов и даже семей до популяций и групп популяций. Данное явление неоднократно отмечалось при исследовании разных видов животных, в том числе и муравьев (Баранов, 1984; Валецкий, 1987; Гилев, 2003; Яблоков, 1987; Яблоков, Ларина, 1985).

Таким образом, у лугового муравья наблюдается отчетливая дифференциация популяций по признакам окраски рабочих особей. Это дает нам достаточно простой и надежный инструмент для измерения степени фенотипической дифференциации популяций *F. pratensis* и изучения фенотипического разнообразия и структуры вида в ареале.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов А. С. Фенетический анализ структуры вида (на примере изучения окраски прыткой ящерицы — *Lacerta agilis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 1984. — 17 с.
- Валецкий А. В. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами (на примере прыткой ящерицы — *Lacerta agilis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Свердловск, 1987. — 23 с.
- Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. — М., 1988. — С. 158–169.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. — 132 с.
- Гилев А. В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. ж. — 2002. — Т. LXXXI, вып. 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.
- Длусский Г. М. Муравьи рода *Formica*. — М.: Наука, 1967. — 236 с.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
- Малоземова Л. А. К фауне и стациальному распределению муравьев Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. — Свердловск, 1981. — С. 63–72.

- Малоземова Л. А., Мараева Т. Ф. К фауне и экологии муравьев Ильменского заповедника // Фауна Урала и Европейского Севера. — Свердловск, 1975. — С. 78–87.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Ж. общ. биологии. — 1980. — Т. 41, № 5. — С. 668–679.
- Новоженков Ю. И., Михайлов Ю. Е. Фенетика периферических популяций некоторых насекомых // Популяционная фенетика. — М., 1997. — С. 89–100.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. — М.: Высшая школа, 1987. — 303 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. — М.: Высшая школа, 1985. — 159 с.
- Collingwood C. A. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomol. Scand. — 1979. — Vol. 8. — 174 pp.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. — Warszawa: IZ PAS, 2002. — 200 pp.
- Dobzhansky Th. Geographical variation in lady-beetles // Amer. Naturalist. — 1933. — Vol. 67, № 2. — P. 97–126.
- Kutter H. Hymenoptera – Formicidae // Fauna Insecta Helvetica. — Zurich, 1977. — Vol. 6. — 298 pp.
- Ricerche morfologico-biometriche sulla differenziazione del «gruppo *Formica nigricans*» e sulla sua diffusione in Italia (Hym., Formicidae) / K. Gosswald, G. Schmidt, W. Kloft et al. // Collana Verde. — 1961. — Vol. 7. — P. 12–27.
- Seifert V. *Formica nigricans* Emery, 1909 — an ecomorph of *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae) // Entomol. Fenn. — 1992. — Vol. 2. — P. 217–226.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Херсонский государственный университет
Луганский природный заповедник

Поступила 17.04.2006

UDC 595.796:591.157(477.6/.7+470.51/.54)

A. V. GILEV, L. Yu. RUSINA, S. V. GLOTOV,
O. V. SKOROKHOD, L. A. FIRMAN

**COLOR VARIABILITY OF *FORMICA PRATENSIS* RETZ.
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) IN FOREST
AND FOREST-STEPPE BIOCENOSSES IN SOUTHERN
AND EASTERN UKRAINE AND MIDDLE URAL**

*Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division of the Russian Academy of Sciences
Kherson State University
Lugansk Nature Reserve*

SUMMARY

The color variability of *Formica pratensis* Retz. in the Southern and Eastern Ukraine and Middle Ural is described. Phenotypic differentiation patterns of *Formica pratensis* population are demonstrated to be locality dependent. The Ural populations of this species are considerably darker than Ukrainian ones.

4 figs, 2 tabs., 20 refs.