

УДК 595.796(470-924.15)

## ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПОСЛЕЛЕДНИКОВОГО РАССЕЛЕНИЯ *FORMICA AQUILONIA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) В ФЕННОСКАНДИИ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ

© 2015 г. А. В. Гилёв<sup>1</sup>, А. В. Мерщев<sup>2</sup>, Д. С. Малышев<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

e-mail: gilev@ipae.uran.ru

<sup>2</sup>Средняя общеобразовательная школа № 1716, Москва 109451, Россия

e-mail: thelamon@mail.ru

<sup>3</sup>Дом детства и юношества Приморского района, С.-Петербург 197343, Россия

Поступила в редакцию 14.01.2015 г.

Представлены результаты изучения изменчивости северного лесного муравья (*F. aquilonia*) на северо-западе России и в Фенноскандии. Обнаружена четко выраженная фенотипическая дифференциация популяций муравьев, которую удается интерпретировать в свете послеледникового расселения вида на данной территории. Муравьи из окрестностей Москвы и из Карелии демонстрируют высокое сходство по окраске. К северу, в направлении заповедника “Пасвик” наблюдается увеличение доли светлого варианта Pn3. Аналогичное увеличение доли светлых вариантов окраски наблюдается и в западном направлении, в С.-Петербурге и Эспоо. Таким образом, выделяются два вектора расселения – на север по Карелии до Заполярья и на запад до южной части Финляндии. Эти векторы хорошо совпадают с известными путями послеледникового расселения мелких млекопитающих. Изучение закономерностей изменчивости окраски оказывается весьма перспективным направлением в познании внутривидовой структуры и путей ее формирования.

**Ключевые слова:** рыжие лесные муравьи, изменчивость, послеледниковое расселение

DOI: 10.7868/S0044513415100050

Изучение современной картины географической изменчивости различных признаков широкоареальных видов предоставляет нам уникальную возможность постижения эволюционной истории вида, путей его расселения, особенностей адаптации к новым условиям (Блехман, 2007, 2009; Валецкий, 1987; Видякин, 2004; Монахов, 2006, и др.). Начиная с классических работ Н.И. Вавилова (1926), неоднократно было показано, что картина изменчивости отражает наличие центров происхождения и/или разнообразия вида, а также направление вероятных путей миграций и расселения его в недавнем историческом прошлом (Васильев, 2005; Видякин, 2004; Генетика кошки, 1993; Залозная, 1988; Майр, 1968; Монахов, 2006; Чернов, 1975; Dobrzanskiy, 1951, и др.). Аналогичные исследования интенсивно развиваются и в области генотипической изменчивости, где сформировалось целое направление – филогеография (Абрамсон, 2007). Особый интерес для нашего дальнейшего рассмотрения представляет работа Бородина и Полякова (2001) по анализу хромосомных рас обыкновенной бурозубки. В целом же можно утвер-

ждать, что любой из признаков организма, будь то фенотипический или генотипический, при анализе его изменчивости в ареале может оказаться высокоинформативным и дать интересные результаты.

Северный лесной муравей (*Formica aquilonia* Yagr.) – широко распространенный вид рыжих лесных муравьев, населяющий всю таежную область Евразии (Длусский, 1967). Как и все рыжие лесные муравьи, этот вид демонстрирует высокую изменчивость морфологических признаков. Однако до сих пор изменчивость этого вида в широких масштабах не изучалась. Данная работа посвящена анализу изменчивости окраски (рисунка) рабочих особей северного лесного муравья на территории северо-запада России и сопредельных территорий. В последнее время картину внутривидовой дифференциации, выявляемой разными методами, обычно интерпретируют в свете послеледниковой истории расселения вида (Абрамсон, 2007, 2009; Видякин, 2004; Семериков, 2007; Goropashnaya, 2003; Goropashnaya et al., 2004). Мы также сделали попытку связать выявляемую нами картину изменчивости окраски ры-

Изменчивость окраски (рисунка) рабочих особей *F. aquilonia* на северо-западе России и в Финляндии

Пункт	Число гнезд	Число экз.	Варианты окраски					
			1	2	3	4	5	6
Переднегрудь								
Заповедник “Пасвик”	32	1963	0.011	0.014	0.450	0.326	0.169	0.030
Эспоо, Финляндия	1	70	0.114	0.143	0.500	0.214	0.029	–
Лоухский р-н, Карелия	10	142	–	0.014	0.338	0.268	0.331	0.049
С.-Петербург	13	625	0.002	0.005	0.322	0.470	0.181	0.021
Москва	2	65	–	–	0.308	0.308	0.338	0.046
Среднегрудь								
Заповедник “Пасвик”	32	1963	0.091	0.024	0.613	0.144	0.128	
Эспоо, Финляндия	1	70	0.529	–	0.386	0.086	–	
Лоухский р-н, Карелия	10	142	0.063	0.021	0.394	0.303	0.218	
С.-Петербург	13	625	0.051	0.027	0.742	0.107	0.072	
Москва	2	65	0.015	0.031	0.477	0.262	0.215	
Заднегрудь								
Заповедник “Пасвик”	32	1963	0.971	0.014	0.014	0.001		
Эспоо, Финляндия	1	70	1.000	–	–	–		
Лоухский р-н, Карелия	10	142	0.986	–	0.014	–		
С.-Петербург	13	625	0.964	0.018	0.018	–		
Москва	2	65	0.985	–	0.015	–		

жих лесных муравьев с вероятной историей их послеледникового расселения в данном регионе.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили сборы муравьев в Карелии (Лоухский р-н, 1993 г.), заповеднике “Пасвик” (2007 г.), в окрестностях г. Москвы (мирмекологический заказник “Верхняя Клязьма”, 1988 г.), г. С.-Петербурга (оз. Медное, 2006 и 2008 гг.), г. Эспоо (Финляндия, 1999 г.). Учеты гнезд *Formica* проводились маршрутным методом. На каждом маршруте учитывались все встреченные гнезда муравьев. С купола каждого обнаруженного муравейника, были взяты пробы по 20–50 рабочих особей для определения видовой принадлежности и изучения изменчивости. Объем материала представлен в таблице. Описание гнезд проводили с учетом рекомендаций по стандартизации методик изучения экологии муравьев (Арнольди и др., 1979).

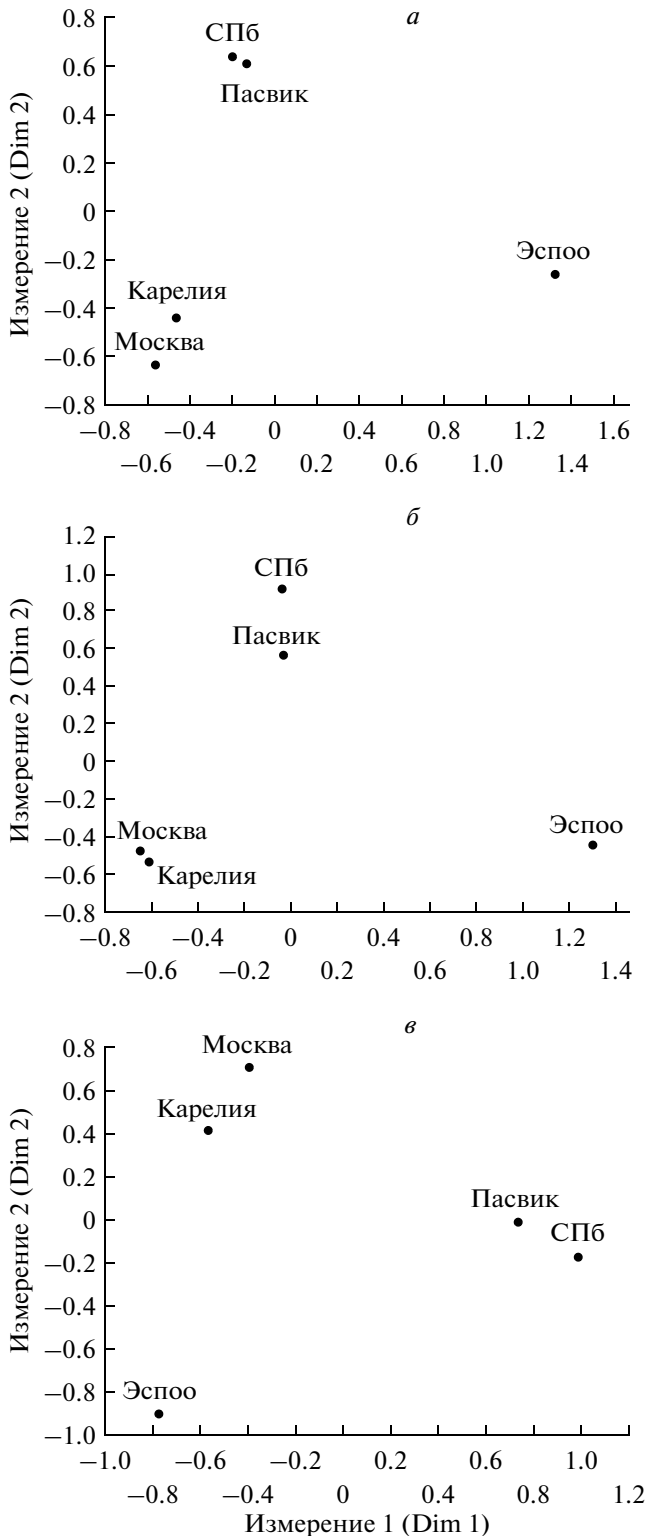
Описание изменчивости окраски муравьев проводили по предложенной ранее схеме (Гилёв, 2002). У всех собранных муравьев изучались окраски груди. Поскольку известно, что окраска рабочих муравьев зависит от их размеров (крупные муравьи в среднем окрашены светлее, чем мелкие), проводились процедуры выравнивания, таким образом, чтобы в сравниваемых выборках

рабочие разных размерных классов были представлены по возможности с одинаковой частотой (Гилёв, 2002). Частоты вариантов окраски приведены в таблице. В качестве размерной характеристики был взят один из наиболее часто используемых в мирмекологии показателей – длина груди. Все измерения проведены при помощи бинокуляра МБС-9.

Степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски оценивалась при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Васильев и др., 2004; Животовский, 1991). Этот показатель традиционно используется в популяционно-морфологических исследованиях. Матрицы расстояний по отдельным признакам затем обрабатывались при помощи методов многомерного шкалирования, для визуализации различий между выборками. Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0.

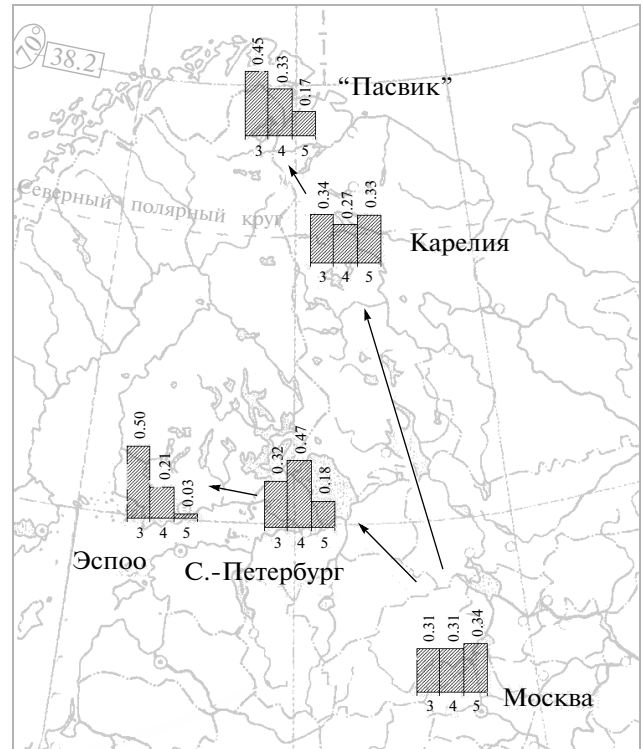
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 приведены результаты анализа фенотипического сходства изученных выборок муравьев методом многомерного шкалирования. Из рис. 1 и таблицы видно, что большое сходство по всем признакам демонстрируют выборки из Москвы и Карелии, а также С.-Петербурга и заповедника “Пасвик”. Выборка из Эспоо во всех



**Рис. 1.** Фенотипические различия выборок *F. aquilonia* по признакам окраски переднегруди (а), среднегруди (б), заднегруди (в).

случаях обособляется. По окраске передне- и среднегруди она оказывается несколько ближе к выборкам С.-Петербурга и “Пасвика” (рис. 1а,



**Рис. 2.** Изменчивость окраски переднегруди северного лесного муравья *F. aquilonia* и вероятные пути его послеледниковое расселения на северо-западе Европы: 3–5 – варианты окраски переднегруди (см. таблицу); цифры над столбиками – доля варианта.

1б), по окраске заднегруди – к выборкам Москвы и Карелии (рис. 1в).

Из таблицы видно, что выборки Москвы и Карелии отличаются высокой частотой наиболее темных вариантов окраски передне- и среднегруди. По мере удаления от них происходит уменьшение доли темных вариантов. Таким образом, выборки Москвы и Карелии образуют своеобразный центр меланизации окраски муравьев в европейской части ареала. К сожалению, пока остается неясным характер окраски муравьев между этими существенно удаленными друг от друга выборками, и мы не можем уверенно говорить о единстве этой области.

Наиболее логичной нам представляется интерпретация наблюдаемой картины в связи с послеледниковым расселением вида по данной территории (рис. 2). Вероятнее всего, расселение северного лесного муравья после освобождения Скандинавии от ледникового покрова происходило с территории европейской части России. На это указывает высокое сходство выборок Москвы и Карелии, они практически идентичны по частотам вариантов окраски переднегруди. При этом выборка из окрестностей С.-Петербурга, гораздо более близкая к Москве, тем не менее, достаточно сильно от нее отличается. Нам представ-

ляется наиболее вероятным следующее объяснение этому.

Основной поток расселения муравьев в Карелию шел достаточно широким фронтом, от Ладожского оз. до Белого моря, не встречая серьезных препятствий, кроме Онежского оз. Поэтому существенных фенотипических изменений в этом районе не произошло, и население муравьев сохранило свою относительную фенотипическую однородность. Эти изменения появились лишь в условиях крайнего Севера (рис. 2). Следует отметить, что данная территория, как известно, освободилась ото льда сравнительно недавно, примерно 10–12 тысяч лет назад, и, следовательно, расселение муравьев происходило в течение последних нескольких тысяч лет. Этот срок, очевидно, оказывается сравнительно небольшим для возникновения существенных фенотипических различий по окрасочным признакам у муравьев, хотя в другом случае мы обнаружили быстрые изменения пропорций головной капсулы муравьев *F. lemni* в Западной Сибири в течение всего лишь нескольких сот лет.

Между Ладогой и Балтикой расселение муравьев также происходило, но уже по достаточно узкому перешейку. Этот поток был сравнительно немногочислен и, кроме того, в значительной степени изолирован от основного потока Ладогой и системой финских озер Саймаа. Эти озера не были для муравьев непреодолимым препятствием, но, очевидно, очень существенно ограничивали контакты между этими группами. Вследствие этого отличия от основного потока муравьев, вероятно, случайные, были закреплены в ходе дальнейшего расселения на юг Финляндии вследствие эффекта, аналогичного широко известному “принципу основателя”. К сожалению, особенности выборки из Эспоо – все экземпляры были собраны из одного гнезда – пока не позволяют нам подробно охарактеризовать процессы фенотипической дифференциации, происходившие на данной территории. Однако, по нашему мнению, ограниченность этой выборки могла повлиять лишь на количественные характеристики, величину фенотипической дистанции между выборками, но принципиально, качественно картина фенотипической дифференциации при включении в анализ нового материала из окрестностей Эспоо существенно не изменится.

Этот сценарий нам представляется наиболее вероятным, несмотря на высокое сходство муравьев окрестностей С.-Петербурга и заповедника “Пасвик”. Географически С.-Петербург значительно ближе к Москве, и труднее себе представить расселение муравьев сначала по Карелии на север, до Полярного круга, а затем по Фенноскандии обратно на юг, при отсутствии видимой физической преграды на территории Карель-

ского перешейка. Дальнейшие исследования покажут, правы ли мы в своих построениях.

Совершенно замечательным является тот факт, что предполагаемые нами вероятные направления послеледникового расселения муравьев на этих территориях в значительной степени совпадают с таковыми для обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.), выявленными на основе анализа хромосомной изменчивости (Бородин, Поляков, 2001). Это является существенным подкреплением в пользу нашей трактовки обнаруженных трендов изменчивости. Бородин (Бородин, Поляков, 2001) отмечает, что этими же путями могли расселяться и другие виды животных и растений, и даже люди, представители финно-угорской группы языков. Наши, пусть пока и фрагментарные, данные, в свою очередь, подкрепляют это предположение. Следует отметить, что и на других участках ареала, в частности, в области саяно-алтайского рефугиума обнаруживается такое же хорошее соответствие (Бородин, Поляков, 2001; Гилёв и др., 2012), что в целом открывает новые широкие перспективы для дальнейших исследований, в том числе и молекулярно-генетических.

В принципе, можно предполагать и иные сценарии заселения муравьями Финляндии и Скандинавии, в частности, наличие второго потока расселения, с юго-запада вдоль побережья Балтийского моря, из области хорошо известных европейских рефугиумов. Для Европы в целом выделяется до 17 возможных ледниковых рефугиумов, где сохранялась лесная растительность, и, соответственно, связанное с лесами животное население, и откуда впоследствии могла происходить реколонизация территории (Huntley, Birks, 1983). При этом виды, ныне обитающие вместе, могли иметь разную историю миграций, разные рефугиумы и пути реколонизации (Hewitt, 1999).

Подобный сценарий расселения описан для рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus* Shreber). В ходе исследования филогеографии данного вида международной группой ученых (Абрамсон и др., 2009; Родченкова, Абрамсон, 2007; Deffontaine et al., 2005, 2006; Melnikova (Rodchenkova) et al., 2012) было обнаружено, что полевки из уральского рефугиума, маркированные митохондриальным геномом другого вида, *Myodes (Clethrionomys) rutilus* Pallas, вследствие произошедшей в этом рефугиуме гибридизации, впоследствии заселили лишь север европейской части России и север Скандинавии. Юг Скандинавии и центр европейской части заселили полевки из восточно-европейского рефугиума. В принципе, на основе подобного сценария можно было бы достаточно хорошо объяснить резкие фенотипические отличия муравьев линии С. Петербург-Эспоо. Однако Горопашная (Goropashnaya, 2003; Goropashnaya et al., 2004) также не об-

наружила филогеографической структуры у северного лесного муравья, которую можно было бы интерпретировать как расселение из разных рефугиумов.

Таким образом, у северного лесного муравья на севере европейской части России и сопредельных государств выявляется отчетливая фенотипическая дифференциация, которую удается интерпретировать в свете вероятной послеледниковой истории расселения вида. Особо следует подчеркнуть, что на этой основе удается реконструировать наиболее вероятные пути расселения *F. aquilonia* с высокой степенью детальности. Изучение изменчивости окраски оказывается весьма перспективным направлением в познании внутривидовой структуры и путей ее формирования.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю признательность Kari Nurpponen (Espoo, Finland) и С.В. Поленц (Екатеринбург, Россия), которые любезно предоставили в наше распоряжение сборы муравьев из Финляндии и Карелии, и А.А. Захарову (Москва, Россия), который предоставил возможность собрать муравьев в мирмекологическом заказнике “Верхняя Клязьма”.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Абрамсон Н.И., 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Труды ЗИН, Приложение № 1. С. 185–198.
- Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Фокин М.В., Ракишин С.Б., Гилёва Э.А., 2009. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae) // Доклады Российской Академии Наук. Т. 425. № 3. С. 415–418.
- Арнольди К.В., Гримальский В.И., Демченко А.В., Дмитриенко В.К., Захаров А.А. и др., 1979. Изучение экологии муравьев // Муравьи и защита леса. Тарту. С. 156–171.
- Блехман А.В., 2007. Изменчивость рисунка пронотума у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) // Экологическая генетика. Т. 5. № 2. С. 25–36.
- Блехман А.В., 2009. Внутрипопуляционная и географическая изменчивость широкоареального вида *Harmonia axyridis* Pall. по комплексу полиморфных признаков. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Бородин П.М., Поляков А.В., 2001. Хромосомный “портрет” бурозубки на фоне ледников // Природа. № 1. С. 34–40.
- Вавилов Н.И., 1926. Центры происхождения культурных растений. Л. 248 с.
- Валецкий А.В., 1987. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами: (На прим. прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 23 с.
- Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН. 232 с.
- Видякин А.И., 2004. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 48 с.
- Генетика кошки., 1993. Отв. ред. П.М. Бородин, А.О. Рувинский. Новосибирск: Наука. 212 с.
- Гилёв А.В., 2002. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрада *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. Т. 81. № 3. С. 336–341.
- Гилёв А.В., Блинова С.В., Чеснокова С.В., 2012. Изменчивость окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 (Hymenoptera, Formicidae) на юге Западной Сибири в свете возможной истории его послеледникового расселения // Вестник КемГУ. № 2. С. 6–10.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.
- Залозная Л.М., 1988. Морфологическая изменчивость клеща *Varroa jacobsoni* Oud., 1904 в связи с расширением его ареала и распространением на территории СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР. 26 с.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Монахов В.Г., 2006. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УРО РАН, Банк культурной информации. 202 с.
- Родченкова Е.Н., Абрамсон Н.И., 2007. Молекулярные данные в исследовании межвидовых взаимодействий на примере рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*C. rutilus*) полевок: древняя гибридизация с интрогрессией или современная гибридная зона? // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 228–234.

- Семериков В.Л., 2007. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 42 с.
- Чернов Ю.И., 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Deffontaine V., Libois R., Kotlik P., Sommer R., Nieberding C., et al., 2005. Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // *Molecular Ecology*. V. 14. P. 1727–1739.
- Deffontaine V., Osipova O., Henttonen H., Libois R., Michaux J.R., 2006. Phylogeography and Interspecific hybridization of bank voles (*Clethrionomys glareolus* and *rutilus*) in the Eurasian region // *Hystrix, The Italian Journal of Mammology*, (n.s.) supplement. 42 p.
- Dobrzhansky T., 1951. Genetics and the origin of species. N.Y.: Columbia Univ. Press. 446 p.
- Goropashnaya A.V., 2003. Phylogeographic structure and genetic variation in Formica ants // *Acta Universitatis Uppsaliensis*. Uppsala. 36 p.
- Goropashnaya A.V., Fedorov V.M., Seifert B., Pamilo P., 2004. Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) // *Molecular Ecology*. V. 13. P. 1849–1858.
- Hewitt G.M. 1999. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation // *Biology Journal of the Linnean Society*. V. 58. P. 247–276.
- Huntley B., Birks H.J. 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago. Cambridge: University Press. 667 p.
- Melnikova (Rodchenkova) E.N., Kshnyasev I.A., Bodrov S.Yu., Mukhacheva S.V., Davydova Yu.A., Abramson N.I., 2012. Sympatric area of *Myodes glareolus* and *M. rutilus* (Rodentia, Cricetidae): historic and recent hybridization // *Труды ЗИН РАН*. Т. 316. № 4. С. 307–323.

## INTERPRETATION OF POSTGLACIAL RECOLONIZATION OF *FORMICA AQUILONIA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) IN FENNOSCANDIA ACCORDING TO VARIABILITY OF WORKERS' COLOR

A. V. Gilev<sup>1</sup>, A. V. Mershchiev<sup>2</sup>, D. S. Malyshev<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia*  
e-mail: gilev@ipae.uran.ru

<sup>2</sup>*Secondary school № 1716, Moscow 109451, Russia*  
e-mail: thelamon@mail.ru

<sup>3</sup>*Childhood and Youth House, Primorsky district, St. Petersburg 197343, Russia*

The results of studying the variability of color of the red wood ant *F. aquilonia* from Fennoscandia are presented. A well pronounced phenotypic differentiation among the ant populations, which may be interpreted in the light of the post-glacial recolonization, was found. Ants from the outskirts of Moscow and Karelia show a high similarity in the variability of color. To the north, at the “Pasvik” Reserve, an increase in the share of the light morph Pn3 was observed. A similar increase in the proportion of light morphs was observed westward from St. Petersburg to Espoo. Thus, there are two vectors of the recolonization in northern and western directions. These vectors coincide with the known routes of the postglacial recolonization of small mammals. The study of the variability of coloration is a very promising direction in the knowledge of intraspecific structure and ways of its formation.

*Keywords:* red wood ants, variability, post-glacial recolonization