

УДК 595.796:591.157

## ДИСКРЕТНЫЕ ВАРИАЦИИ ОКРАСКИ И НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПИГМЕНТАЦИИ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ ПОДРОДА *FORMICA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

© 2002 г. А. В. Гилев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620219

e-mail: gilev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 15.01.2001 г.

Описаны дискретные вариации окраски головы, передне-, средне- и заднегруди, которые формируют гомологические ряды изменчивости пигментации рабочих особей у изученных видов рыжих лесных муравьев. Разработана схема записи (кодирования) вариаций окраски. Вариации окраски головы, передне- и среднегруди комбинируются одна с другой относительно независимо: запрещены или маловероятны только сочетания крайних светлых с крайними темными вариантами. Окраска заднегруди зависит от окраски передне- и среднегруди. Обнаружена связь окраски с размерами рабочих особей: крупные муравьи окрашены светлее, что согласуется с данными Длусского (1967). Установлено, однако, что характер этой связи (угол наклона линии регрессии) различен у разных видов, в разных популяциях одного вида и в отдельных семьях вида в одном и том же местообитании. Последнее обстоятельство позволяет широко использовать признаки окраски при изучении различных аспектов экологии рыжих лесных муравьев.

Рабочие особи рыжих лесных муравьев демонстрируют разнообразную окраску головы и груди – от полностью красной до практически полностью черной, с рядом промежуточных вариантов. Наиболее распространенный вариант – частичная пигментация головы (лоб и затылок) и более или менее четко выраженное пятно на груди. Ранее окраска муравьев изучалась в основном в интересах систематики (обзор работ см.: Длусский, 1967). Признаки пигментации использовали также для изучения изменчивости функциональных групп рабочих особей (Малоземова, 1990; Малоземова, Малоземов, 1976). Разные авторы при этом выделяли от 3 до 7 вариаций окраски груди, в основном по степени развития пигментного пятна, что затрудняло сравнение полученных результатов. Вопрос о наличии хорошо различимых, дискретных вариаций окраски рабочих особей оставался неизученным. Вместе с тем, успешное использование дискретных признаков (фенов) в эволюционных и экологических исследованиях живых организмов, в том числе и насекомых (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980; Васильев, 1988; Новоженов, 1980 и др.), свидетельствует о перспективности данного подхода к изучению рыжих лесных муравьев. Целью нашей работы, таким образом, было изучение характера изменчивости окраски рабочих особей рыжих лесных муравьев, возможности выделения дискретных вариаций окраски и их использования в исследованиях биологии и экологии муравьев.

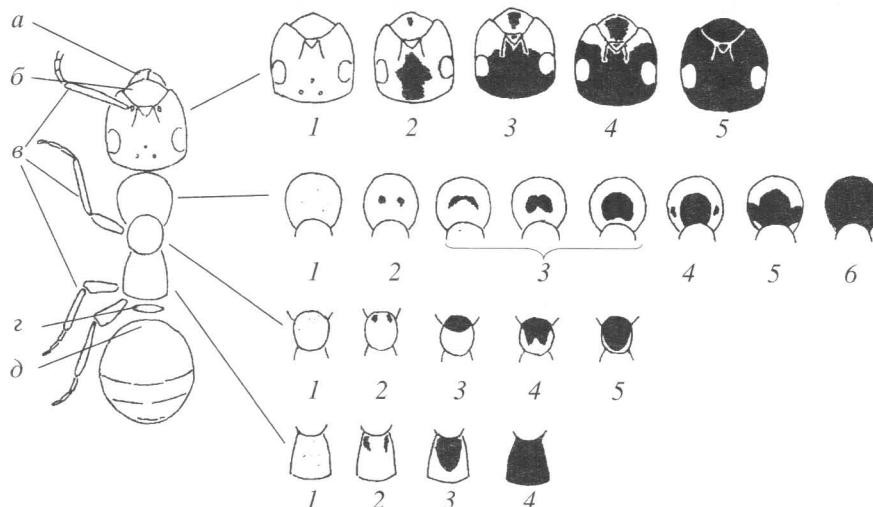
### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили коллекции рабочих особей 4 видов рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia* Yarr., *F. lugubris* Zett., *F. polyctena* Foerst., *F. rufa* L.) и близкого к ним лугового муравья *F. pratensis* Retz. (в дальнейшем рассматривается вместе с рыжими лесными муравьями), собранные в 1987–1995 гг. на Урале и в Западной Сибири. С поверхности купола каждого найденного гнезда было собрано по 30–100 рабочих особей. Всего изучено более 10000 экз. муравьев из более чем 300 гнезд. Коллекции хранятся в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Изучали окраску и размеры муравьев при помощи бинокуляра МБС-9. Описание признаков окраски приведено ниже. В качестве размерной характеристики муравьев был взят один из стандартных показателей, используемых в мирмекологии, – длина груди. Статистическая обработка полученных результатов проведена с использованием регрессионного и факторного анализа.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Variации окраски*

Ранее нами были описаны некоторые вариации окраски передне- и среднегруди рабочих особей (Гилев, 1993). В настоящее время хорошо различные вариации выделены также на голове и заднегруди. Полная схема вариаций окраски го-



**Рис. 1.** Дискретные вариации окраски головы и груди рыжих лесных муравьев (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].

ловы и груди приведена на рис. 1. Обнаружено 5 вариаций на голове ( $H$ ), 6 – на переднегруди ( $Pn$ ), 5 – на среднегруди ( $Mn$ ), 4 – на заднегруди ( $En$ ). Для обозначения окраски отдельных частей тела предлагается буквенно-цифровая запись вариаций ( $H2$ ,  $Pn3$  и т.д.), для окраски всего муравья – позиционная, начиная с номера вариации окраски головы (2–3–3–1, 5–6–5–3 и т.д.). Данная схема, вероятно, не окончательна, и в ходе дальнейших исследований могут быть обнаружены новые варианты. Изменчивость окраски отмечена также и на других частях тела муравьев: мандибулах, наличнике (клипеусе), чешуйке (петиолюсе), первом членике брюшка, усиках, конечностях (Длусский, 1967; Купянская, 1984 и собственные наблюдения автора, рис. 1); здесь также могут быть выделены определенные вариации окраски.

Относительно окраски рабочих особей необходимо сделать следующие замечания. На голове ее вариации не являются дискретными в строгом смысле слова. Непрерывный ряд изменчивости разбит на классы по признаку расположения пигментированной области относительно сложных глаз (рис. 1). Вариант  $H1$  нами не обнаружен и выделен на основании литературных данных. Такая окраска головы характерна для *F. truncorum* F., *F. yessensis* Forel., *F. opacus* Kupianskaya и дальневосточных популяций *F. lugubris*, особенно для крупных особей этих видов (Длусский, 1967; Купянская, 1980, 1984). Вариант  $H5$  (полностью черная или бурая голова) для рыжих лесных муравьев ранее отмечен не был; такая окраска головы характерна для *F. (Serviformica) uralensis* Ruzsky и для одноцветных (черных или бурых) представителей подрода *Serviformica*. Для варианта  $H2$  и реже –  $H3$  в ряде случаев отмечено также появление

просветов в пигментации в области простых глазков. Наличие и месторасположение просветов, по предварительным данным, может маркировать отдельные семьи рыжих лесных муравьев.

На груди вариации окраски выделены в связи с появлением новых элементов – пятен и полос пигмента – и их последующим слиянием (кроме вариантов  $Pn6$  и  $En4$ ). Форма и размеры отдельных пятен могут сильно варьировать. Так, значительная изменчивость отмечена для центрального пятна на переднегруди (рис. 1). Все эти разновидности объединяются в один вариант  $Pn3$ , так как появления новых элементов не происходит. Каждый новый элемент появляется при достижении какого-то уровня пигментации, который может рассматриваться как пороговый для данного элемента. Таким образом, все эти вариации являются дискретными в строгом смысле слова и соответствуют аберрациям Филиппова (1961) или композициям фенов Васильева (1988). Наличие или отсутствие отдельного элемента в данном случае рассматривается как фен, что делает возможным использование методов фенетики при изучении рыжих лесных муравьев.

Вместе с тем последовательность появления каждого элемента рисунка у муравьев, в отличие от жесткокрылых, строго фиксирована – так, боковые пятна на переднегруди появляются только после того, как соединяются центральные. Иные варианты нами не обнаружены, поэтому мы вправе считать, что рисунок на каждой части тела муравья – это единый признак с несколькими пороговыми состояниями (впрочем, с обнаружением новых вариаций окраски эта точка зрения может быть пересмотрена). В таком случае в каче-

Встречаемость вариаций окраски у разных видов муравьев подрода *Formica*

Вариация окраски	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. aquilonia</i>	<i>F. lugubris</i>	<i>F. pratensis</i>
Голова					
1					
2	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
Переднегрудь					
1	+	+	+	+	
2	+	+	+	+	
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
Среднегрудь					
1	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+
Заднегрудь					
1	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+
4		+	+		+

Примечание. 1–6 – см. в тексте и на рис. 1.

стве композиции можно рассматривать окраску всего муравья.

Следует отметить, что вариации окраски у изученных видов муравьев образуют гомологические ряды изменчивости (таблица). Наиболее полный спектр окраски – все варианты – отмечен для *F. aquilonia* и *F. polyctena*. Для *F. pratensis* не отмечены наиболее светлые варианты *Pn1* и *Pn2* – наличие четко очерченного черного пятна на переднегруди для этого вида является систематическим признаком (Длусский, 1967). У *F. rufa* и *F. lugubris* не найден вариант *En4*, наиболее темный, но весьма вероятно его обнаружение в ходе дальнейших исследований.

#### Сочетания вариаций окраски

Поскольку в основе дискретной изменчивости окраски лежит изменчивость содержания пигмента в кутикуле, следует ожидать, что вариации окраски разных частей тела будут сочетаться неслучайным образом, т.е. муравей с более темной переднегрудью будет иметь и более темную среднегрудь и т.д. Попытка анализа таких сочетаний

нами уже предпринималась, и определенная связь была обнаружена (Гилев, 1993). В настоящей работе приводятся новые данные, полученные на гораздо более обширном материале. Для большей наглядности с успехом может быть использован подход, предложенный Коваленко (1996), с некоторыми изменениями.

На рис. 2а приведены все возможные сочетания окраски передне- и среднегруди муравьев. Видно, что окраска на этих частях тела варьирует относительно независимо; не встречаются только сочетания крайних светлых с крайними темными вариантами (такие, как 6–1 или 1–5). Далее на очерченном таким образом спектре изменчивости окраски отмечались сочетания, встречающиеся с тем или иным вариантом окраски головы и заднегруди (рис. 2б–2е). Из рисунка видно, что окраска заднегруди зависит от степени развития окраски вышележащих отделов: если вариант *En1* встречается со всеми вариантами *Pn* и *Mn*, то варианты *En2*–*3* отмечаются у более темно окрашенных муравьев (рис. 2б), а *En4* – в единственном сочетании 6–5–4 (рис. 2в). Окраска головы, наоборот, демонстрирует большую независимость

от развития окраски груди. Запрещенными или маловероятными являются также лишь сочетания крайних светлых с крайними темными вариантами – например, *H2* и *Pn6* (рис. 2 $g$ –2 $e$ ).

Подробный анализ спектров изменчивости окраски отдельных видов и популяций рыжих лесных муравьев выходит за рамки настоящей работы. Отметим только, что межвидовые различия спектров изменчивости выражены слабо, т.е. изученные виды рыжих лесных муравьев имеют практически совпадающие спектры.

### Связь окраски с размерами

Рабочие муравьи разных размеров окрашены неодинаково – крупные особи в среднем светлее мелких. Связь окраски с размерами была установлена Длусским (1967) и впоследствии неоднократно подтверждалась (см., например: Малоземова, Малоземов, 1976). Поскольку размеры рабочих особей зависят прежде всего от биологического состояния семьи (в частности, от ее возраста, количества самок, обеспеченности кормом и т.д.), это существенно ограничивает использование признаков окраски в изучении биологии и экологии муравьев. Вместе с тем уже из данных, приведенных Длусским (1967, стр. 31, рис. 15), видно, что виды рыжих лесных муравьев различаются как по набору вариантов окраски, так и по характеру связи окраски с размерами. В дальнейшем стали появляться свидетельства того, что и внутри вида эта связь не однозначна – в разных гнездах одного вида рабочие муравьи при сходстве размерных характеристик окрашены неодинаково (Czechowski, 1996; Pisarski, Banert, 1982).

Связь окраски с размерами рабочих особей была изучена нами для некоторых выборок *F. aquilonia* и *F. pratensis*. На рис. 3 приведены линии регрессии, отражающие характер этой связи (первичные данные опущены). Хорошо видно, что у муравьев из географически удаленных популяций характер связи размеров и окраски различен: муравьи *F. aquilonia* из Западной Сибири, особенно крупные особи, окрашены заметно темнее, чем уральские (рис. 3 $a$ ). Столы же отчетливо могут различаться и близко расположенные поселения муравьев: *F. pratensis* с правого берега р. Сысерть оказались окрашены гораздо темнее, чем с левого берега (рис. 3 $b$ ). Расстояние между этими выборками не превышает 2 км, характер местообитания сходный. Как видно из приведенных данных, окраска муравьев зависит не только от размеров тела, но также и от иных причин, и может отражать внутри- и межпопуляционные различия.

Таким образом, связь размеров и окраски рабочих муравьев оказывается различной для разных видов, популяций и даже отдельных гнезд.

	1	2	3	4	5
1	+				
2	+	+	+		
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+
6		+	+	+	+

	1	2	3	4	5
1					
2					
3					
4				+	+
5				+	+
6				+	+

	1	2	3	4	5
1	+				
2	+	+			
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	
5	+	+	+	+	+
6				+	+

	1	2	3	4	5
1	+				
2	+				
3	+				
4	+				
5	+				
6					

Рис. 2. Спектр изменчивости окраски муравьев подрода *Formica* s. str. (выделен жирной линией): а – комбинация вариантов окраски передне- и среднегруди, б – комбинации с *En2* и *En3*, в – то же с *En4*, г – то же с *H2*; д – то же с *H3*, е – то же с *H4*.

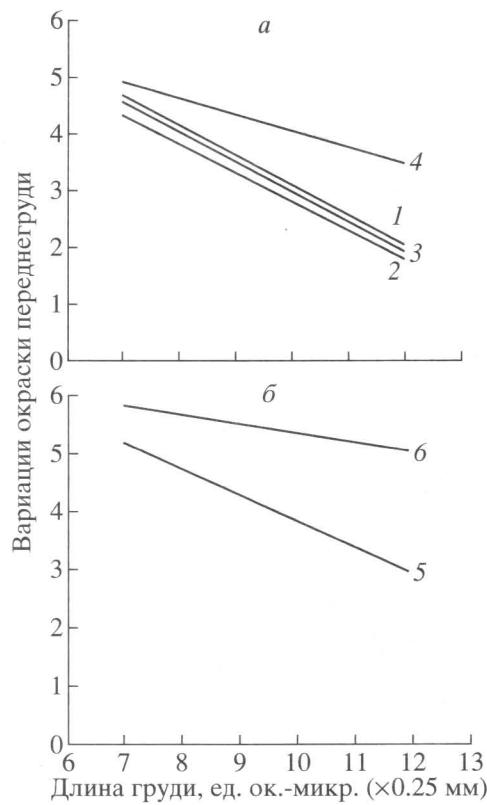


Рис. 3. Связь окраски с размерами в некоторых выборках рыжих лесных муравьев (а – *F. aquilonia*, б – *F. pratensis*): 1 – гора Иремель ( $y = 8.27 - 0.52x$ ,  $r = -0.47$ ); 2 – г. Ревда ( $y = 7.89 - 0.51x$ ,  $r = -0.51$ ); 3 – гора Чистоп ( $y = 8.25 - 0.53x$ ,  $r = -0.62$ ); 4 – Юганский заповедник ( $y = 6.75 - 0.27x$ ,  $r = -0.29$ ); 5 – п. Двуреченск, левый берег р. Сысерть ( $y = 8.36 - 0.45x$ ,  $r = -0.57$ ); 6 – п. Двуреченск, правый берег р. Сысерть ( $y = 6.79 - 0.14x$ ,  $r = -0.30$ ).



**Рис. 4.** Анализ изменчивости окраски в географически удаленных популяциях *F. aquilonia*: а – пункты взятия проб, б – результаты факторного анализа.

Вместе с тем ее наличие накладывает определенные ограничения на использование признаков окраски. Как было показано ранее для *F. pratensis*, различия между сравниваемыми выборками по частотам вариаций окраски могут быть обусловлены как различиями степени пигментации, так и различиями размеров рабочих особей (Гилев, 1997). Вследствие этого при сравнениях различных групп рыжих лесных муравьев по характеру окраски необходимо прежде всего исключить влияние размеров. В простейшем случае достаточно убедиться в том, что размерные распределения особей в сравниваемых выборках сходны (по нашим наблюдениям, это условие практически всегда выполняется при изучении популяций муравьев и очень редко – при изучении отдельных гнезд; см. также: Алпатов, 1924). Получил распространение методический подход формирования “искусственных” выборок, в которых все

размерные классы представлены в одинаковых пропорциях (Длусский и др., 1998; и др.). Однако в этом случае теряется часть информации о размерном распределении рабочих особей в природе и, кроме того, приходится брать заведомо избыточные выборки. В общем случае необходимо сравнивать между собой особей одного размерного класса, с последующим усреднением показателей сходства. Более сложные математические подходы к исключению влияния одного признака на другой можно найти в руководствах по статистике.

#### Пример использования признаков окраски: географически удаленные популяции *F. aquilonia*

Северный лесной муравей *F. aquilonia* – вид, широко распространенный в лесах умеренной зоны Евразии – сталкивается с различными условиями среды и предположительно должен проявлять значительную изменчивость. Нами были изучены признаки окраски в 5 популяциях *F. aquilonia*: горный массив Иремель (Южный Урал), окрестности г. Ревда (пп. Хомутовка и Дицино; Средний Урал), горный массив Чистоп (Северный Урал), Юганский заповедник (Западная Сибирь), окрестности г. Боровое (Северный Казахстан; рис. 4а). Размерное распределение в выборках оказалось сходным, что дало возможность сравнивать их непосредственно. Для сравнения частот вариаций окраски была использована Q-техника факторного анализа (Иберла, 1980). Результаты приведены на рис. 4б.

Хорошо видно, что выделяются 3 группы популяций: уральская, западносибирская и казахстанская (рис. 4б). Наиболее своеобразна казахстанская популяция, что, вероятно, связано с реликтовым характером Боровского лесного массива, т.е. с давней обособленностью популяции от основного ареала вида. Кроме того, климатические условия региона явно неоптимальны: *F. aquilonia* – холодолюбивый вид, продвигающийся до границ леса на север и в горы (Длусский, 1967). Уральские популяции, несмотря на разделяющие их значительные расстояния, образуют довольно компактную группу, что также может быть связано с особенностями их происхождения и развития, а также сходством горнотаежных местообитаний. Таким образом, различия между географически удаленными популяциями оказываются связанными не столько с разделяющим их расстоянием, сколько с историей формирования и с особенностями местообитания.

Дискретные вариации окраски рабочих особей оказываются вполне пригодными для изучения различных аспектов экологии рыжих лесных муравьев. Перспективность использования этого признака определяет сравнительная легкость получения массового материала и сопоставимость данных. Он открывает широкие возможности

как для переизучения уже существующих коллекций, так и (что особенно важно) для прижизненного изучения полезных и редких видов муравьев.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность А.Г. Васильеву за ряд ценных советов и замечаний, а также П.Ю. Горбунову, Б.В. Красуцкому, А.Ю. Малоземову, Л.А. Малоземовой, любезно предоставившим для изучения коллекции муравьев.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (98-04-48594).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аллатов В.В., 1924. Изменчивость и низшие систематические категории: к систематике муравьев // Русск. зоол. журн. Т. 4. Вып. 1–2. С. 227–239.
- Васильев А.Г., 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки. фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 158–169.
- Гилев А.В., 1993. Дискретные вариации пигментного пятна на груди муравьев рода *Formica* // Материалы коллоквиумов по обществ. насекомым. СПб.: Изд. "Socium". Т. 2. С. 111–113. – 1997. Изменчивость рабочих особей в популяциях *Formica pratensis* // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург. С. 53–54.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., Томпсон Л.Ч., 1998. Изменчивость муравьев *Solenopsis richteri* и *S. wagneri* (Hymenoptera, Formicidae): статистический анализ морфометрических признаков // Успехи соврем. биол. Т. 118. Вып. 3. С. 283–298.
- Иберла В., 1980. Факторный анализ. М.: Статистика. 398 с.
- Коваленко Е.Е., 1996. Анализ изменчивости крестца *Anura*. Сообщение 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 1. С. 52–66.
- Купянская А.Н., 1980. Муравьи рода *Formica* Linnaeus (Hymenoptera, Formicidae) советского Дальнего Востока // Таксономия насекомых Дальнего Востока. Владивосток. С. 95–108. – 1984. Муравей *Formica yesensis* Forel, 1901 (Hymenoptera, Formicidae) на юге Приморского края // Фауна и экология насекомых юга Дальнего Востока. Владивосток. С. 98–112.
- Малоземова Л.А., 1990. Об изменчивости и полигамии у муравьев // Фауна и экология насекомых Урала. Пермь. С. 26–39.
- Малоземова Л.А., Малоземов Ю.А., 1976. Суточная изменчивость муравьев-сборщиков пади // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. С. 39–42.
- Новоженов Ю.И., 1980. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общ. биол. Т. 41. № 5. С. 668–679.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В., 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Филиппов Н.Н., 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 1. С. 372–385.
- Яблоков А.В., 1980. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 136 с.
- Pisarski B., Banert T., 1982. Influence de la structure sociale sur la morphologie de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. // Mem. zool. V. 38. P. 137–162.
- Czechowski W., 1996. Colonies of hybrids and mixed colonies: interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae) // Mem. zool. V. 50. 116 p.

## DISCRETE VARIATIONS OF COLORATION AND SOME REGULARITIES OF PIGMENTATION VARIABILITY IN WORKERS OF RED WOOD ANTS *FORMICA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

A. V. Gilev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg 620219, Russia  
e-mail: gilev@ipae.uran.ru

The discrete variations of color on head (5), pteronotum (6), mesonotum (5), and on epinotum (4) were revealed in workers of wood ants. The combinations of these variations and their relationship with body size are described. The traits revealed may be used for studying some aspects of ecology of red wood ants. The differences between the ant populations from the Central Urals, western Siberia, and Kazakhstan are described.