

**Динамика признаков хетотаксии в семьях рыжих лесных муравьев
(Hymenoptera, Formicidae)**

А.В. Гилев

**The dynamics of chaetotaxy in red wood ant colonies
(Hymenoptera, Formicidae)**

A. V. Gilev

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

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, 620144, Ekaterinburg, Russia.
E-mail: gilev@ipae.uran.ru

Резюме. Описывается межгодовая динамика признаков хетотаксии в отдельных гнездах рыжих лесных муравьев, затрудняющая видовую диагностику. В одном случае наблюдалось переопределение вида. Причинами данного явления могут быть как наличие смешанных семей, так и высокая внутривидовая изменчивость признаков хетотаксии.

Ключевые слова. Рыжие лесные муравьи, *Formica*, Hymenoptera, Formicidae, изменчивость.

Abstract. The dynamics of chaetotaxy in red wood ant colonies complicating specific diagnostics is described. In one case spontaneous change in the specificity of colony was observed. Existence of the mixed families or high intraspecific variability of chaetotaxy signs can be the reasons of this phenomenon.

Key words. Red wood ants, *Formica*, Hymenoptera, Formicidae, variability.

Введение

Признаки хетотаксии – наличие и характер распространения отстоящих волосков на голове и груди рыжих лесных муравьев – в настоящее время являются наиболее надежными признаками для видовой диагностики в подроде *Formica* s.str. рода *Formica* L. (Длусский, 1967; Купянская, 1995; Czechowski et al., 2002 и др.). Однако Г.М. Длусский (1967) указывал, что они не являются абсолютными, и определение видов возможно только по серии экземпляров. Виды *F. rufa* L., *F. polystena* Foerster и *F. aquilonia* Yagow фактически являются видами-двойниками, которые иногда трудно разделить (Длусский, 1967). Л.А. Малоземова и А.В. Леденцов (1977) отмечали, что в Висимском заповеднике практически невозможно различить виды *F. aquilonia* и *F. polystena*, поскольку хетотаксия затылочного края головы в выборках муравьев широко варьирует. Такие гнезда, отмеченные в местах совместного обитания этих видов, могут оказаться как гибридными, так и смешанными. Разными авторами неоднократно отмечались случаи обитания двух и более видов муравьев в одном гнезде, «переопределения» гнезд (постепенного вытеснения одного вида другим), временного социального паразитизма, когда молодые самки одного вида захватывают гнездо другого вида, убивая самку-хозяйку (Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976; Czes-

owski, 1996 и др.). В последнее время установлено, что у рыжих лесных муравьев образование смешанных семей – широко распространенное явление (Захаров, Захаров, 2009, 2010; Czechowski, Radchenko, 2006). Смешанные семьи могут возникать в результате приема в семью самок близкого вида при нехватке собственных, захвата чужих куколок во время войн, объединения разных семей или их частей в каких-то критических ситуациях (Захаров, 2003, 2006; Mabelis, 1979; Pollock, Rissing, 1989; Topoff, 1990). В разных регионах зарегистрированы семьи из 2–3 видов рыжих лесных муравьев (Захаров, Захаров, 2010). Также для рыжих лесных муравьев отмечены и случаи настоящей гибридизации (Czechowski, 1996; Pamilo, 1983; Seifert, 1991; Sundstrom et. al., 2005). Впрочем нельзя исключать и просто значительную вариабельность признаков хетотаксии даже в одной семье (Seifert, 2003; Sorvari, 2006 и др.). Следует отметить, что и результаты молекулярно-генетического анализа также не всегда соответствуют данным по хетотаксии (Seifert, Goropashnaya, 2004).

В наших исследованиях изменчивости рыжих лесных муравьев также были обнаружены случаи необычной хетотаксии рабочих особей из некоторых семей, которые не удалось сразу отнести к тому или иному виду. Эти случаи представляют определенный теоретический интерес и заслуживают пристального изучения. В настоящем сообщении мы рассмотрим случай многолетней динамики признаков хетотаксии, выявленный нами в небольшом поселении муравьев (Гилев, 1997).

Материал и методы

Материал для исследований был собран в окрестностях п. Аять (Свердловская область). Муравейники располагались на торфянике, поросшем сосново-березовым лесом, рядом с заброшенными торфоразработками. Наблюдения проводились в 1989–1996 гг. с небольшим перерывом и были прекращены вследствие гибели гнезд в торфяных пожарах. Все гнезда были одиночными, небольших размеров и располагались далеко друг от друга.

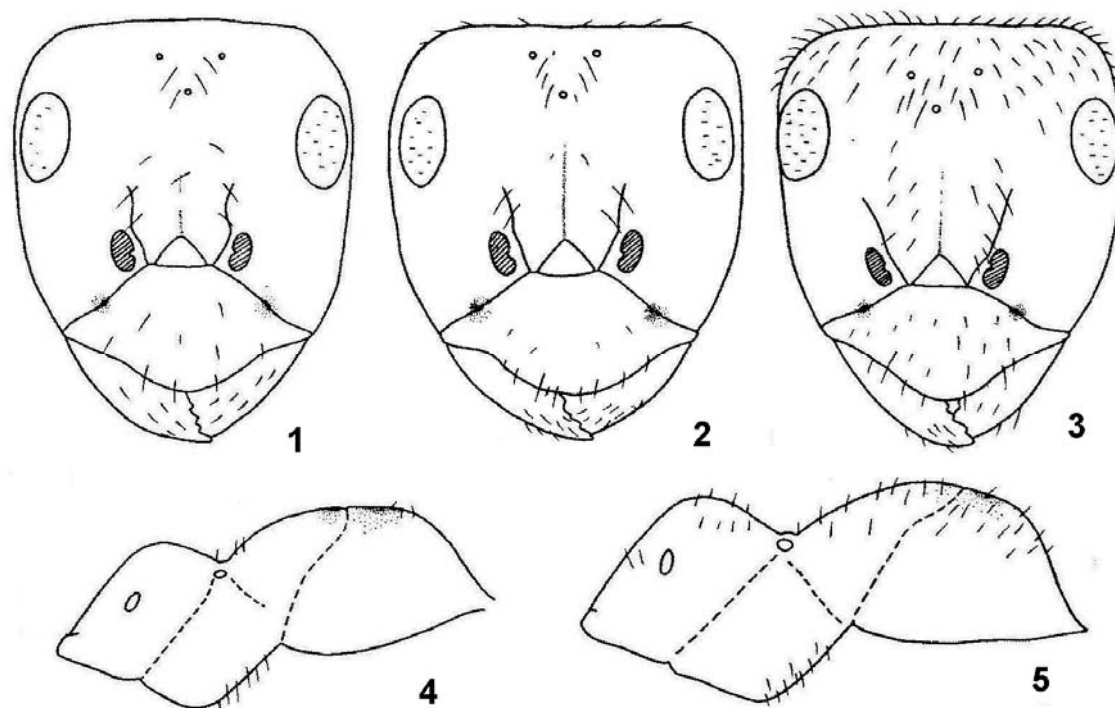


Рис. 1. Варианты хетотаксии головы и груди рабочих муравьев *Formica* s.str. (по: Длусский, 1967). Цифрами обозначены варианты хетотаксии головы «*polystena*» (1), «*aquilonia*» (2), «*lugubris*» (3) и варианты хетотаксии груди «*polystena*» (4) и «*rufa*» (5).

Следует отметить, что данные муравейники располагались не в самом благоприятном для них месте – гидротермический режим болота достаточно сильно отличается от режима расположенных вблизи суходолов (Петрова, Санников, 1996), возможно поэтому они оставались небольшими, практически не увеличиваясь в размерах в течение периода наблюдений. Всего под наблюдением находилось 6 гнезд: 2 из них (№ 1 и 2) были найдены в 1989 г., 2 (№ 3 и 4) – в 1990 г. и еще 2 (№ 5 и 6) – в 1994 г. Гнезда № 1, 3, 4, 5 были определены как *F. rufa*, гнезда № 2 и 6 – как *F. polycтена*.

У всех собранных рабочих особей были изучены признаки хетотаксии головы и груди. В настоящее время существуют разные подходы к изучению этих признаков. В ряде исследований как в России, так и за рубежом признаки хетотаксии оцениваются непосредственным подсчетом количества отстоящих волосков на голове и груди, с последующим ранжированием по какой-либо шкале или без него (Seifert, 1991, 1992, 1996; Czechowski, 1996; Зрянин и др., 2005 и др.). Мы (из соображений удобства и снижения трудоемкости исследования) использовали качественное описание хетотаксии в соответствии с вариантами, выделенными Г.М. Длусским (1967) в качестве типичных для видов (рис. 1). Всего выделяют 3 варианта хетотаксии головы – «*polycтена*», «*aquilonia*», «*lugubris*» – и 2 варианта хетотаксии груди – «*polycтена*» и «*rufa*».

В полученных выборках рабочих особей муравьев определялась доля муравьев с признаком «*rufa*» (многочисленными отстоящими волосками на груди) и с признаком «*aquilonia*» (с отстоящими волосками на затылочном крае головы). Результаты представлены на рис. 2 и 3.

Результаты

На рис. 2 представлено распределение изученных выборок рабочих особей рыжих лесных муравьев по признакам хетотаксии головы и груди. Хорошо видно, что все выборки разбиваются на 3 дискретно отличные группы, в принципе соответствующие 3 видам муравьев: *F. rufa* с явным преобладанием (60 % и выше) особей с многочисленными волосками на груди; *F. polycтена*, с преобладанием особей без волосков на груди и с большей долей особей с волосками на голове (о чем пойдет речь ниже); *F. aquilonia* с преобладанием (свыше 60 %) особей с отстоящими волосками на голове и с низкой долей особей с волосками на груди. В принципе эти группы хорошо соответствуют видовым описаниям, приводимым Г.М. Длусским (1967), однако при ближайшем рассмотрении (рис. 2) оказывается, что выборки из одного и того же гнезда, сделанные в разные годы, оказываются в разных группах, т. е. могут быть определены как принадлежащие разным видам рыжих лесных муравьев.

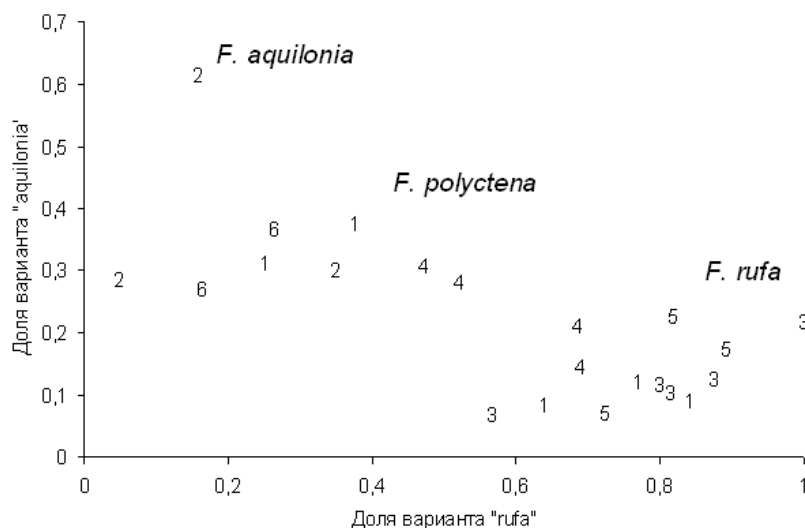


Рис. 2. Распределение изученных выборок муравьев по признакам хетотаксии головы и груди. Цифры на рисунке – номера изученных семей.

Также обращает на себя внимание тот факт, что ни в одном из гнезд не было 100 %-ной представленности признаков, характерных для вида. Таким образом, либо все эти гнезда заселены смешанными в той или иной пропорции семьями (причем пропорция эта меняется из года в год), либо мы имеем дело с ярко выраженной изменчивостью, неполным проявлением признаков хетотаксии у рабочих особей.

Представляется интересным подробнее рассмотреть межгодовую динамику признаков хетотаксии у этих семей муравьев. На рис. 3 хорошо видно, что во всех гнездах наблюдались существенные межгодовые колебания частоты встречаемости особей с признаками разных видов.

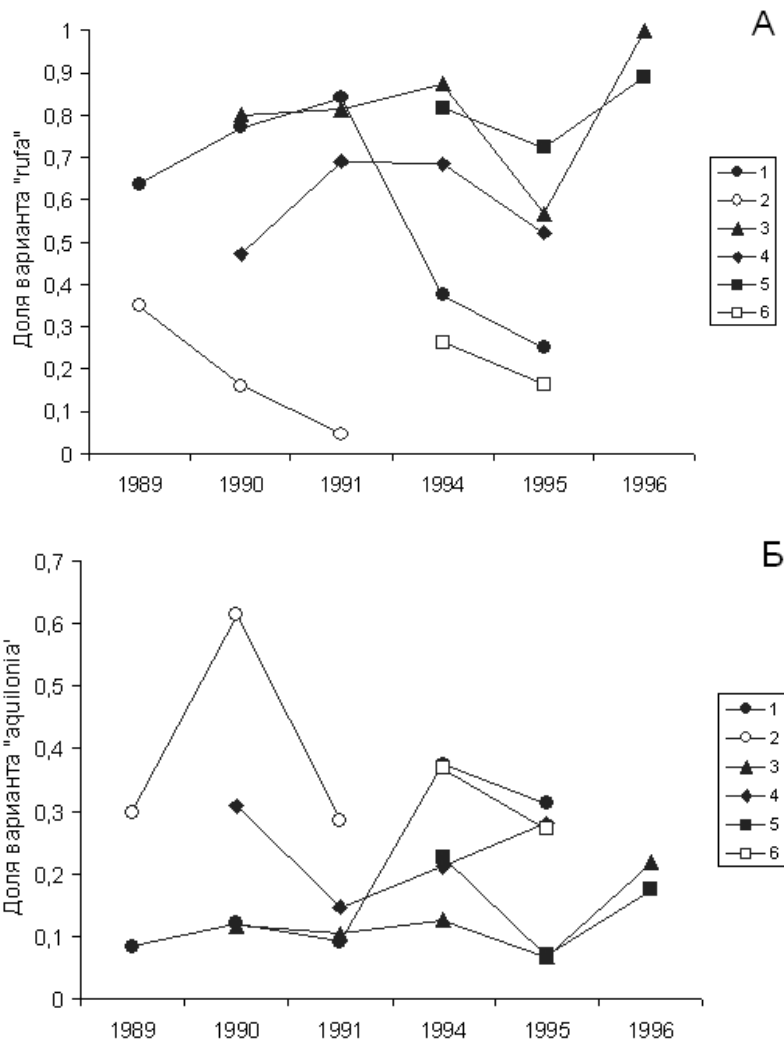


Рис. 3. Динамика признаков хетотаксии груди (А) и головы (Б) в муравейниках в окрестностях п. Аять. 1–6 – номера гнезд; светлыми значками показаны гнезда *F. polystena*, темными – гнезда *F. rufa*.

Очень интересным моментом является резкое уменьшение доли особей с признаком «*rufa*» в гнезде № 1 в 1994 г. (рис. 3, А). Фактически произошло переопределение семьи (Czechowski, 1996) – если в 1989–1991 гг. эта семья надежно определялась как *F. rufa*, то в 1994–1995 гг. она столь же уверенно определялась как *F. polystena*. К сожалению, перерыв в наблюдениях не позволил нам детально проследить весь процесс переопределения – как и с какой скоростью уменьшалась доля варианта «*rufa*», однако можно видеть, что этот переход занял не более 2 лет. Кроме того, семья № 4 также могла быть определена и как *F. rufa*, и как *F. polystena*, – соотношение особей с соответствующими признаками в этой семье также сильно менялось (рис. 3, А). В этой семье

изменения происходили очень быстро, практически в течение одного сезона. Следует также отметить, что в семье № 2 в 1990 г. абсолютно преобладали особи с признаком «*aquilonia*», и по формальным признакам эта семья должна была быть определена в этот год как *F. aquilonia*, хотя в остальные годы она так же надежно определялась как *F. rufa*.

Следует особо отметить, что колебания доли вариантов хетотаксии головы и груди во всех гнездах происходит практически синхронно (рис. 3). Особенно отчетливо это видно в 1994–1995 гг. Такая синхронность может означать, что в основе этих колебаний лежит какая-то общая для всех этих гнезд причина. В качестве одной из таких причин с большой вероятностью может быть прием в семью новых самок (Длусский, 19674; Захаров, 1972; Захаров, Захаров, 2010 и др.). В случае нехватки самок своего вида семьи муравьев могут принимать самок близких видов, что и является одним из путей образования смешанных семей (Захаров, Захаров, 2010). В нашем случае семьи муравьев, находящиеся в сравнительно неблагоприятных условиях, могут вообще не производить собственных самок и, испытывая в них потребность, принимать в семью самок, присутствующих в данный сезон в природе. В каких-то случаях это может привести к преобладанию самок другого вида и переопределению семьи, что, очевидно, и произошло с гнездом № 1. В других случаях прием самок другого вида мог давать временное возрастание доли особей этого вида (как в случаях с гнездами № 1 и 4), но окончательного переопределения семьи не происходило по разным причинам.

Вторым существенным моментом является то, что частота встречаемости признака «*aquilonia*» заметно (почти втрое) выше в семьях *F. polystena* по сравнению с *F. rufa* (см. рис. 2, 3). И более того, в семье № 1 после ее переопределения встречаемость признака «*aquilonia*» сразу возросла и стала соответствовать таковой у других семей *F. polystena*. Это выглядит несколько странно – у *F. rufa* (вида, имеющего многочисленные отстоящие волоски на груди), частота встречаемости особей с отстоящими волосками на голове ниже, чем у *F. polystena*, волосков на груди почти не имеющего. Логичной казалась бы обратная ситуация, когда у более опушенного вида больше волосков на всех частях тела, но, тем не менее, в данном случае это не выполняется. Динамика хетотаксии в гнезде № 4 тоже укладывается в эту картину – возрастание доли «*rufa*» сопровождается снижением доли «*aquilonia*» (см. рис. 2, 3).

Обсуждение

Таким образом, признаки хетотаксии в отдельных семьях рыжих лесных муравьев оказываются высоко изменчивы и демонстрируют выраженную межгодовую динамику. Это может быть связано с различными причинами – внутривидовой изменчивостью степени проявления признака или наличием смешанных поселений. Нам все же представляется, что более вероятен первый вариант – высокая степень внутривидовой изменчивости, поскольку (хотя специальных исследований других морфологических признаков не проводилось) можно отметить, что внешний вид рабочих особей в выборках существенно не менялся. Это и не дает оснований предполагать смешанные семьи и изменение доли того или иного вида в них. Следует отметить также, что в ближайших окрестностях поселка Аять (на окружающих Аятское болото горах) присутствует в основном *F. aquilonia*, и, если предполагать возможность приема в семьи самок чужого вида, то это с большой вероятностью должны быть самки северного лесного муравья, и, соответственно, должна увеличиваться доля рабочих именно этого вида. Подобное как будто бы наблюдалось в один год в семье № 2, но в целом доля рабочих с признаком «*aquilonia*» оставалась низка.

Можно также предположить, что все эти гнезда относятся к виду *F. aquilonia*, у которого в неблагоприятных условиях торфяных болот реализуется некий промежуточный вариант хетотаксии, сближающий его с *F. polystena* и *F. rufa*. Известно, например, что популяции сосны обыкновенной на болотах и суходолах значительно различаются по целому ряду фенотипических и генетических признаков, что связано с их приспособлением к разным экологическим условиям и длительной фенологической изоляцией (Петрова, Санников, 1996). Возможно нечто подобное наблюдается и у муравьев. Дальнейшие исследования изменчивости рыжих лесных муравьев, обитающих на болотах и суходолах, могут пролить свет на этот вопрос. Пока же можно лишь констатировать вслед за Б. Зайфертом (Seifert, 1991), что ситуация с систематикой и диагностикой в группе рыжих лесных муравьев не так проста, как кажется.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (грант НШ–5325.2012.4).

Литература

- Гилев А.В. 1997. О некоторых проблемах систематики рыжих лесных муравьев. *Успехи энтомологии на Урале*. Екатеринбург: 169–170.
- Длусский Г.М. 1967. *Муравьи рода Формика*. М.: Наука. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. *Муравьи таежных биоценозов Сибири*. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А. 1972. *Внутривидовые отношения у муравьев*. М.: Наука, 216 с.
- Захаров А.А. 2003. Видовая специфика внутрипопуляционных структур у рыжих лесных муравьев. *Успехи современной биологии*, **123**(3): 257–266.
- Захаров А.А. 2006. Миграционные стратегии у муравьев. *Чтения памяти академика М.С. Гилярова*. М Издательство КМК: 53–78.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2009. Феномен смешанных семей у рыжих лесных муравьев. *Муравьи и защита леса*, **13**: 160–165.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2010. Иммиграция и формирование смешанных семей у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). *Зоологический журнал*, **89**(12): 1421–1431.
- Зрянин В.А., Зрянина Т.А., Беспалов В.В. 2005. Изменчивость популяций *Formica* s.str. из Среднего и Нижнего Поволжья. *Муравьи и защита леса*, **12**: 266–269.
- Купянская А.Н. 1995. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – муравьи. В кн.: Лер П.А. (ред.). *Определитель насекомых Дальнего Востока России*. СПб, **4**(1): 325–368.
- Малоземова Л.А., Леденцов А.В. 1977. К характеристике распределения муравьев *Formica* s.str. по типам лесных биогеоценозов Висимского заповедника. *Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного стационара*. Свердловск, **2**: 59–61.
- Петрова И.В., Санников С.Н. 1996. *Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной*. Екатеринбург: УрО РАН. 156 с.
- Czechowski W. 1996. Colonies of hybrids and mixed colonies: interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, **50**: 1–116.
- Czechowski W., Radchenko A.G. 2006. Do permanently mixed colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) really exist? *Annales Zoologici*, **65**(4): 667–673.
- Czechowski W., Radchenko A. G., Czechowska W. 2002. *The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland*. Warsaw: MIZ. 200 p.
- Mabelis A.A. 1979. Wood ant wars. *Netherlands Journal of Zoology*, **29**(4): 451–626.
- Pamilo P. 1983. Genetic differentiation within subdivided populations of *Formica* ants. *Evolution*, **37**: 1010–1022.
- Pollock G., Rissing S. 1989. Intraspecific raiding, territoriality and slavery in ants. *American Naturalist*, **133**: 61–70.
- Seifert B. 1991. The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Goerlitz*, **65**(1): 1–27.
- Seifert B. 1992. *Formica nigricans* Emery, 1909 – an ecomorph of *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae). *Entomologica Fennica*, **8**(1): 217–226.
- Seifert B. 1996. *Formica paralugubris* nov. spec. – a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). *Reichenbachia*, **31**(35): 193–201.
- Seifert B. 2003. The “Hippie Ant” – a case of extreme intranidal polymorphism in Fennoscandian *Formica lugubris*. *Sociobiology*, **42**(2): 285–297.
- Seifert B., Goropashnaya A.V. 2004. Ideal phenotypes and mismatching haplotypes – errors of mtDNA treeing in ants (Hymenoptera: Formicidae) detected by standardized morphometry. *Organisms Diversity and Evolution*, **4**: 295–305.
- Sorvari J. 2006. Two distinct morphs in the wood ant *Formica polyctena* in Finland: a result of hybridization? *Entomologica Fennica*, **17**(1): 1–7.
- Sundstrom L., Seppa P., Pamilo P. 2005. Genetic population structure and dispersal patterns in *Formica* ants – a review. *Annales Zoologici Fennici*, **42**(3): 163–177.
- Topoff H. 1990. Slave-making ants. *American Scientist*, **78**: 520–528.