

**Многолетняя изменчивость окраски северного лесного муравья
Formica aquilonia Yarrow (Hymenoptera: Formicidae) на Урале**

А.В. Гилев

**Long-term variations of colorings of *Formica aquilonia* Yarrow
(Hymenoptera: Formicidae) in the Urals**

A.V. Gilev

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

Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 March str., 202, Yekaterinburg 620144, Russia. E-mail: gilev@ipae.uran.ru

Резюме. Изучались закономерности многолетней изменчивости окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* на Урале. Промежуток времени между последовательными выборками из одних и тех же локалитетов составлял от 1 до 49 лет. Наибольшие различия обнаружены между выборками, наиболее удаленными друг от друга во времени (27 и 49 лет); наименьшие – между выборками, разделенными промежутком до 10 лет в стабильных условиях внешней среды. Были рассчитаны удельные фенотипические дистанции – условный фенотипический сдвиг за 1 год. Обнаружено, что удельные дистанции связаны с временным промежутком обратной зависимостью. Мы предполагаем стабилизацию величины удельной фенотипической дистанции вблизи некоторого малого значения. По аналогии с «молекулярными часами» эту величину можно будет использовать для оценки времени дивергенции и других сравнительных исследований.

Ключевые слова. Муравьи, окраска, фенотипические дистанции.

Abstract. A long-term variability in colour patterns of *Formica aquilonia* on the Urals was studied. The time interval between successive samples of the same localities is between 1 and 49 years. The greatest differences were found between the samples the most distant from each other in time (27 and 49 years); the lowest differences are between samples separated by a gap of ten years in stable environments. We calculated the specific phenotypic distance – conventional phenotypic shift for one year. It has been found that the specific distance associated with a time interval inversely. We expect stabilization of the specific phenotypic distance close to a small value. By analogy with the "molecular clock" this value can be used to estimate the time of divergence and other comparative studies.

Key words. Ants, color patterns, phenotypic distance.

Введение

Семья рыжих лесных муравьев теоретически способна существовать неограниченно долгое время, причем реальный срок наблюдения за отдельными гнездами и комплексами гнезд уже превышает 50 лет (Захаров, 2003; Захаров, Калинин, 1998, 2007; Захаров, Захаров, 2010). При этом семья может жить на одном месте или переселяться, проходить через периоды роста, стабильности и упадка, а также неоднократно делиться и за время своего существования испытывать множество различных воздействий окружающей среды.

В течение жизни семьи происходит регулярное обновление рабочего населения (Длусский, 1967; Захаров, 1972, 1991). В связи с этим встает вопрос о степени фенотипической стабильности, фенотипического сходства рабочих особей разных поколений, которые с большой вероятностью генотипически сходны, но появляются на свет и функционируют в различающихся условиях внешней среды.

Данный вопрос оказывается интересным и важным в теоретическом плане. Известно, что фенооблик популяции отличается высокой устойчивостью в течение достаточно длительного времени (Васильев, 1988; Новоженев, 1980, и др.). Во всяком случае периоды стабильности (или крайне медленных фенотипических изменений) длительны, а периоды быстрых изменений кратковременны и часто связаны с какими-то внешними воздействиями.

Для общественных насекомых эти вопросы остаются практически неизученными. Вместе с тем у них отчетливо выделяется семейный уровень организации, на котором могут наблюдаться свои особенности проявления изменчивости и эффекты стабилизации, которые могут существенно влиять на популяционный уровень организации. Таким образом, изучение временных аспектов изменчивости у общественных насекомых представляется весьма актуальной задачей.

Настоящая работа посвящена изучению закономерностей многолетней изменчивости окраски в комплексах гнезд северного лесного муравья *F. aquilonia* Yagow на Урале.

Материал и методика

Материал для работы был собран на Среднем и Южном Урале. В работе были использованы сборы автора (поселки Сагра, Мурзинка, Нейво-Рудянка, Анатольская), Л.А. Малоземовой (Ильменский государственный заповедник, Висимский государственный заповедник – далее ИГЗ и ВГЗ), А.В. Лагунова (ИГЗ), А.Г. Васильева (ВГЗ), В.Н. Ольшванга и А.Ю. Малоземова (горный массив Ирмель). Всем коллегам, любезно предоставившим сборы муравьев для этого анализа, автор выражает свою искреннюю признательность.

Сборы проводили по единой методике: с купола каждого обнаруженного муравейника были взяты пробы по 30–50 и более рабочих особей для определения видовой принадлежности и изучения изменчивости.

Описание изменчивости окраски муравьев проводили по предложенной ранее схеме (Гилев, 2002; Захаров и др., 2013). У всех собранных муравьев изучали окраску головы и всех отделов груди, однако наиболее интересные и содержательно интерпретируемые результаты были получены по окраске переднегруди. Поскольку известно, что окраска рабочих муравьев зависит от их размеров (крупные муравьи в среднем окрашены светлее, чем мелкие), были изучены размеры муравьев в сравниваемых выборках, которые оказались сходными. В качестве размерной характеристики был взят один из наиболее часто используемых в мирмекологии показателей – длина груди. Все измерения проведены при помощи бинокля МБС-9. Характеристики изученных выборок приведены в табл. 1. Степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски оценивали при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Животовский, 1991; Васильев и др., 2004). Этот

показатель традиционно используется в популяционно-морфологических исследованиях. Матрицы дистанций 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 (StatSoft, Ink., 1984–2001).

Таблица 1. Частоты встречаемости окраски переднегруди рабочих особей в аллохронных выборках *F. aquilonia*

Пункт	Число экз.	Варианты окраски переднегруди					
		1	2	3	4	5	6
ИГЗ, 1959	485	0	0.008	0.313	0.367	0.266	0.045
ИГЗ, 2008	87	0	0	0.402	0.506	0.092	0
ВГЗ, 1972	825	0.002	0.018	0.416	0.337	0.2	0.027
ВГЗ, 1999	126	0	0.008	0.238	0.643	0.111	0
Иремель, 1991	468	0.013	0.019	0.425	0.188	0.28	0.075
Иремель, 1993	514	0.004	0.025	0.459	0.251	0.224	0.037
Иремель, 1995	306	0.01	0.023	0.34	0.275	0.301	0.052
Иремель, 1996	499	0.002	0.014	0.315	0.385	0.257	0.028
Сагра, 1994	552	0.002	0.007	0.391	0.313	0.259	0.027
Сагра, 2003	383	0	0.01	0.379	0.352	0.193	0.065
Мурзинка, 1996	205	0	0.02	0.273	0.463	0.21	0.034
Мурзинка, 2003	152	0	0	0.289	0.421	0.237	0.053
Нейво-Рудянка, 1996	306	0	0.01	0.363	0.356	0.219	0.052
Нейво-Рудянка, 2003	142	0.007	0	0.394	0.451	0.113	0.035
Анатольская, 1996	318	0.006	0.006	0.28	0.399	0.255	0.053
Анатольская, 2003	192	0	0	0.255	0.479	0.245	0.021

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены результаты многомерного шкалирования, наглядно показывающие характер различий между изученными выборками.

Хорошо видно, что, во-первых, практически все изученные популяции *F. aquilonia* демонстрируют сдвиг в одном направлении – вдоль первой оси. Из табл. 1 следует, что этот сдвиг обусловлен сходными изменениями частот доминирующих вариантов окраски переднегруди: практически во всех выборках со временем увеличивается доля варианта 4, и уменьшается доля как более светлых, так и более темных вариантов. Иными словами, наблюдается некоторая незначительная тенденция к мономорфизации окраски. Это может означать как однонаправленные изменения условий внешней среды во всем регионе (например, вследствие глобальных климатических изменений), так и некие внутренние закономерности развития комплексов гнезд этого муравья, включающие в себя закономерные

изменения состава населения гнезд и соответствующие фенотипические изменения. Пока на имеющемся материале трудно сказать, какой гипотезе следует отдать предпочтение.

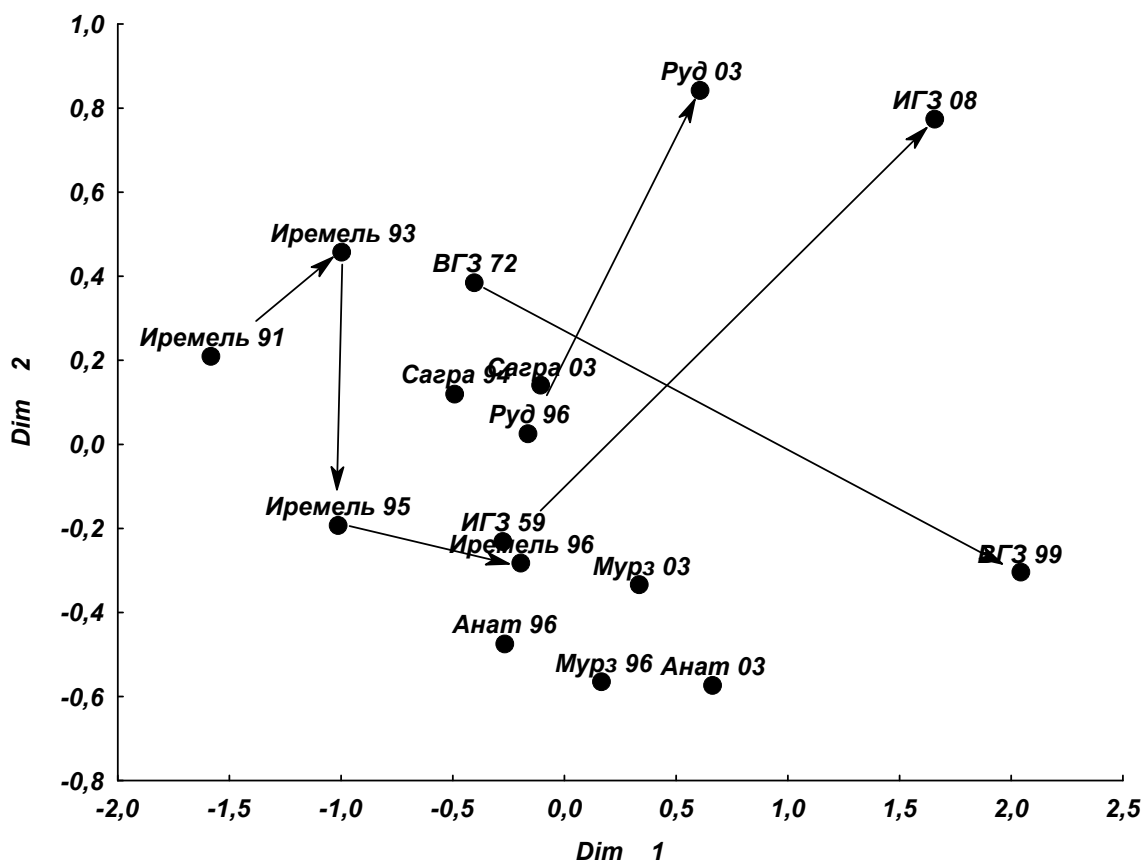


Рис. 1. Фенотипические различия между выборками *F. aquilonia* по окраске переднегруди. Обозначения: ИГЗ – Ильменский государственный заповедник (Челябинская обл.); ВГЗ – Висимский государственный заповедник (Свердловская обл.); Сагра – п. Сагра; Мурз – п. Мурзинка; Руд – п. Нейво-Рудянка; Анат – п. Анатольская (Свердловская обл.).

Максимальные различия обнаружены между выборками наиболее удаленными друг от друга во времени – ИГЗ и ВГЗ, разделенными промежутками в 49 и 27 лет соответственно. Это представляется вполне логичным, поскольку за столь длительный срок и в окружающей среде, и в популяциях происходят весьма значительные изменения, в том числе и катастрофического характера (пожары, ветровалы и т.д.). Достаточно сказать, что в Висимском заповеднике в 1995 г. произошел катастрофический ветровал и затем в 1998 г. – пожар (Алесенков и др., 2006). Подобные явления оказывают сильнейшее воздействие на муравьев, приводя к гибели муравейников и целых комплексов, перестройке структуры уцелевших поселений, значительному изменению среды обитания, условий освещенности, обеспеченности пищей и т.д. Пожары неоднократно отмечались и на территории Ильменского заповедника (Дубинин, 2001).

Наименьшие различия между разновременными выборками отмечены в среднеуральских выборках, где за прошедший период времени не происходило существенных изменений внешней среды, все комплексы и большинство муравейников в них остались на месте, и, скорее всего, вследствие этого фенотипические изменения не столь велики. В

целом можно говорить о довольно высокой стабильности фенооблика в отдельных комплексах гнезд на протяжении средних по длительности промежутков времени (до 10 лет).

Интересно отметить, что если в окрестностях п. Сагра никаких существенных изменений в комплексе гнезд не зафиксировано, нет признаков бурного роста или деградации, нет брошенных или сильно поврежденных гнезд, практически не изменился размер обследованных муравейников, то в комплексах гнезд в окрестностях п. Мурзинка и Анатольская произошли довольно существенные изменения. Комплекс в окрестностях п. Мурзинка претерпевает бурный рост. Если в 1996 г. там было зафиксировано всего 7 гнезд, то в 2003 – уже более 30. Новые гнезда расположены в непосредственной близости от старых, соединены с ними обменными тропами с высокой активностью движения муравьев, что свидетельствует об интенсивном почковании материнских муравейников. В целом данный комплекс распространяется вдоль опушки леса, его территория увеличилась уже в 4 раза и, видимо, продолжает расти. Комплекс в окрестностях п. Анатольская, наоборот, прошел свой пик развития и претерпевает некоторый распад. Если в 1996 г. это была по всем признакам федерация – вершина социальной организации у рыжих лесных муравьев (Захаров, 1972, 1991) с многочисленными обменными тропами, отводками, парными и даже множественными буферными гнездами и т.д., то в 2003 г. федерация распалась, связи между муравейниками прервались, буферные гнезда и большая часть отводков исчезли. На месте бывшей федерации остались одиночные гнезда, которые существенно выросли в размере, очевидно втянув в себя население бывших отводков.

В обоих этих случаях изменения в комплексах происходили под действием каких-то внутренних закономерностей их роста и развития. Никаких существенных изменений внешней среды, которые могли бы спровоцировать соответствующие перемены у муравьев, зафиксировано не было. Очевидно поэтому и фенотипические изменения в данных поселениях были в целом практически такие же, как и в поселении Сагры (рис. 1).

Комплекс в окрестностях п. Нейво-Рудянка претерпел, пожалуй, наиболее драматические изменения, пережив вырубку леса (расчистку ЛЭП, на которой он находился) непосредственно в 2003 г. в момент взятия повторных выборок. Для муравьев вырубка леса – это очень сильное, катастрофичное воздействие, резко меняющее условия освещения, кормовую базу, разрушающее систему троп и привычных ориентиров, всю структуру кормового участка. Срубленные и оставленные на просеке деревья образовали совершенно новую микросреду, а часть гнезд была повреждена или разрушена. Вероятно, вследствие всех этих изменений и проявились значительные фенотипические различия выборок муравьев Нейво-Рудянки (рис. 1).

Таким образом, на примере среднеуральских выборок мы можем видеть, что временная изменчивость (по крайней мере на промежутках до 10 лет) существенно зависит от процессов, происходящих в комплексах гнезд и в окружающей среде. Фенотипические дистанции на одинаковых промежутках времени минимальны в случае практически стабильных условий и максимальны при резких изменениях внешней среды.

Иную картину фенотипической динамики демонстрируют нам муравьи горного массива Ирмель (Южный Урал). Для этого комплекса характерно наличие существенно разнонаправленных изменений в разные периоды времени (рис. 1). К сожалению, этот комплекс не был обследован столь же тщательно, как и среднеуральские выборки, поэтому мы не можем судить о причинах этих изменений. Однако существенным моментом является то, что при такой достаточно хаотичной динамике (особенно в случае возврата популяции к какому-то исходному состоянию) суммарный фенотипический сдвиг за какой-то сравнительно большой период времени может быть существенно меньше, чем вся фенотипическая траектория, а то и вовсе отсутствовать.

Имеющиеся в нашем распоряжении выборки, разделенные временными промежутками от года до почти 50 лет, позволяют нам оценить еще один важный и интересный параметр – скорость фенотипических изменений у рыжих лесных муравьев. Для каждой пары выборок мы можем рассчитать удельную дистанцию – условный фенотипический сдвиг за 1 год. Аналогичный показатель (условную скорость фенетических изменений в расчете на поколение) впервые предложил и успешно использовал А.Г. Васильев (2005) для анализа темпов эпигенетических изменений у грызунов.

Из табл. 2 видно, что фенотипические дистанции между выборками, разделенными разномасштабными промежутками времени, различаются не так сильно, как можно было бы ожидать. Удельные же дистанции на больших промежутках времени оказываются заметно меньше таковых на малых и средних промежутках. Характер связи удельных фенотипических дистанций с временным разделяющим выборки интервалом отображен на рис. 2. Из этого рисунка хорошо видно, что удельные дистанции связаны с временным промежутком обратной зависимостью. Коэффициент детерминации очень высок и показывает высокую надежность аппроксимации.

Таблица 2. Фенотипические дистанции (расстояние Кавалли-Сфорца) между разновременными выборками *F. aquilonia*

Пункты	Период времени	Абсолютные дистанции	Удельные дистанции (за 1 год)
ИГЗ, 1959–2008	49	0.340	0.0069
ВГЗ, 1972–1999	27	0.343	0.0127
Иремель, 1991–1993	2	0.134	0.0669
1991–1995	4	0.125	0.0313
1991–1996	5	0.245	0.0490
1993–1995	2	0.134	0.0669
1993–1996	3	0.178	0.0592
1995–1996	1	0.139	0.1389
Сагра, 1994–2003	9	0.128	0.0142
Мурзинка, 1996–2003	7	0.154	0.0219
Н. Рудянка, 1996–2003	7	0.206	0.0294
Анатольская, 1996–2003	7	0.156	0.0223

Такая зависимость удельных дистанций от времени, прошедшего между последовательным взятием выборок, оказывается несколько неожиданной. С одной стороны, за более длительный период времени в поселениях муравьев может произойти большее количество всякого рода событий и возмущений, вызывающих резкие фенотипические сдвиги в конкретных поселениях муравьев. С другой стороны, выше мы уже отмечали разнонаправленный, случайный характер этих сдвигов, отчетливо наблюдаемый в случае серии последовательных сборов из популяции г. Иремель (рис. 1). Таким образом, на больших промежутках времени существенную роль начинают играть эффекты сглаживания, усредне-

ния, взаимной компенсации разнонаправленных сдвигов. Согласно данным ряда многолетних исследований (Васильев, 1988, 2005; Васильев и др., 2000; Гашков, 2007; Москвитин, Гашков, 2000; Новоженов, 1978, 1989; Новоженов, Коробицын, 1972 и др.), фенотипическая траектория популяции во времени в общем виде представляет собой некоторые случайные колебания вблизи какого-то среднего уровня или каких-то направленных трендов хронографических изменений. Размах колебаний может быть при этом существенно большим, чем величина самого направленного сдвига. Именно такую картину нам демонстрируют выборки с Иремеля (рис. 1). Кроме того, сильные возмущающие события происходят нечасто, и впоследствии в популяции наблюдаются постепенные затухающие колебания вблизи прежнего либо нового среднего уровня (Васильев, 2005; Гашков, 2007, и др.). Как отмечал А.Г. Васильев (2005), в периоды стабильного существования популяции скорость фенетических изменений существенно снижается. Сочетание всех этих эффектов и приводит к снижению величины удельной фенотипической дистанции для больших временных интервалов.

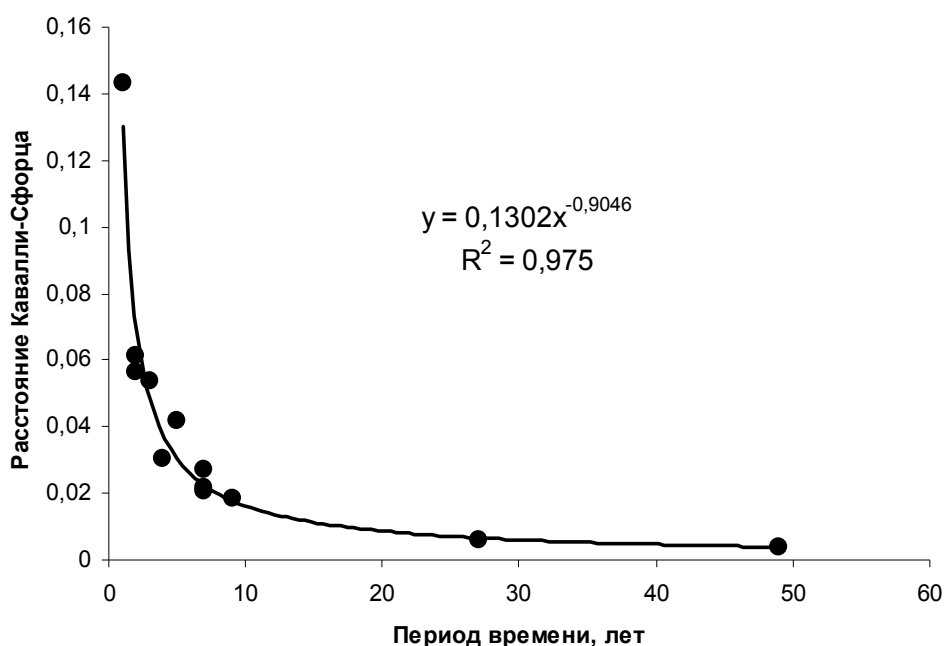


Рис. 2. Связь скорости фенотипических изменений в поселениях *F. aquilonia* (средние удельные дистанции) и времени между последовательными сборами.

Наконец, следует отметить, что (как видно из рис. 2) зависимость удельной фенотипической дистанции от периода времени между последовательными выборками выходит на горизонтальный участок, участок медленного асимптотического приближения к оси OX. Это, на наш взгляд, фактически означает стабилизацию величины удельной фенотипической дистанции вблизи некоторого очень небольшого, но все же ненулевого значения, которое еще предстоит уточнить. Это значение может оказаться очень важным во всякого рода сравнительных исследованиях в качестве определенной точки отсчета – своеобразной меры фенотипической дифференциации. Разумеется, эта цифра вначале будет справедлива лишь для небольших временных промежутков – порядка нескольких десятков или сотен лет. Для более длительных периодов (в тысячи и сотни тысяч лет) значение

удельной фенотипической дистанции может оказаться иным вследствие возможных неучтенных эффектов. В целом же следует сказать, что эффект стабилизации удельной (за какой-то период времени) фенотипической дифференциации нуждается в дальнейших серьезных исследованиях. Возможно расстояние Кавалли-Сфорца для этого случая – не самая удачная мера, но нам показалось принципиально важным продемонстрировать само наличие этого эффекта.

Литература

- Алесенков Ю.М., Мишин А.С., Успин А.А., Якушев А.Б. 2006. Влияние штормовых ветров на леса заповедников Урала. *Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике*. Екатеринбург: 43–49.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. *Фенетика природных популяций*. М.: 158–169.
- Васильев А.Г. 2005. *Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии*. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. *Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход)*. Екатеринбург: Издательство «Екатеринбург». 132 с.
- Гашков С.И. 2007. Биология большой синицы *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири. *Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук*. Томск. 24 с.
- Гилев А.В. 2002. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Зоологический журнал*, **81**(3): 336–341.
- Длусский Г.М. 1967. *Муравьи рода Формика*. М.: Наука. 236 с.
- Дубинин А.Е. 2001. Состояние охраны природного комплекса Ильменского государственного заповедника. *Исследования эталонных природных комплексов Урала*. Екатеринбург: 37–39.
- Животовский Л.А. 1991. *Популяционная биометрия*. М.: Наука. 271 с.
- Захаров А.А. 1972. *Внутривидовые отношения у муравьев*. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А. 1991. *Организация сообществ у муравьев*. М.: Наука. 277 с.
- Захаров А.А. 2003. Видовая специфика внутривидовых структур у рыжих лесных муравьев. *Успехи современной биологии*, **123**(3): 257–266.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2010. Иммиграция и формирование смешанных семей у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). *Зоологический журнал*, **89**(12): 1421–1431.
- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. 2013. *Мониторинг муравьев Формика*. М.: КМК. 99 с.
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 1998. Деградация комплекса муравейников *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) и сопутствующие структурные изменения. *Успехи современной биологии*. **118**(3): 361–372.
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 2007. Реструктуризация и сохранение жизнеспособности комплекса муравейников *Formica aquilonia* в критических условиях. *Успехи современной биологии*, **127**(2): 190–202.
- Москвитин С.С., Гашков С.И. 2000. Фенетическая структура по признаку пятнистой депигментации рулевых большой синицы (*P. major* L.) южнотаежной популяции Западной Сибири. *Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: итоги и перспективы*. Томск, 2: 80–82.
- Новоженков Ю.И. 1978. Феногеография стабильного полиморфизма. *Физиологическая и популяционная экология животных*. Саратов, **5**(7): 41–47.

- Новоженков Ю.И. 1980. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых. *Журнал общей биологии*, **41**(5): 668–679.
- Новоженков Ю.И. 1989. Хронографическая изменчивость популяций. *Журнал общей биологии*, **50**(2): 171–183.
- Новоженков Ю.И., Коробицын Н.М. 1972. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых. *Журнал общей биологии*, **33**(3): 315–323.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Епифанцева Л.Ю., Дупал Т.А., Поздняков А.А., Абрамов С.А. 2004. *Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих*. Новосибирск: Издательство СО РАН. 232 с.