



УДК 595.796:591.157

Изменчивость окраски и фенотипическая дифференциация северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 (Hymenoptera, Formicidae) в Байкальском регионе

И. А. Антонов¹, А. В. Гилев²

¹Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

E-mail: patologi@sifibr.irk.ru

Аннотация. Представлены результаты изучения изменчивости северного лесного муравья *F. aquilonia* в Байкальском регионе. Обнаружена чётко выраженная фенотипическая дифференциация популяций муравьёв. Выделяются три большие группы популяций северного лесного муравья, различающиеся по окраске. В восточной и западной группах преобладает вариант Pn 3 со светлой окраской, в центральной – вариант Pn 4 с более тёмной. В результате на изученной территории не выявлены картины изменчивости, связанной с популяционной структурой, подобно тому, как это было обнаружено на Среднем Урале. Не удаётся выявить и какие-либо тренды изменчивости, которые можно было бы интерпретировать как вероятные пути расселения северного лесного муравья из ледниковых рефугиумов. Однако наличие трёх хорошо различимых фенотипических групп популяций муравьёв даёт основание предполагать, что они могли расселяться из трёх разных локальных рефугиумов.

Ключевые слова: рыжие лесные муравьи, изменчивость, фенотипическая дифференциация, Байкальский регион.

Введение

Северный лесной муравей *Formica aquilonia* Yarr. – широко распространённый вид рыжих лесных муравьёв, населяющий всю таёжную область Евразии [15]. Как и все рыжие лесные муравьи, этот вид демонстрирует высокую изменчивость морфологических признаков, которая ранее изучалась в основном в интересах систематики [15].

Вместе с тем изучение изменчивости в широких масштабах позволяет исследовать структуру ареала, оценить внутривидовое биоразнообразие, даёт возможность делать выводы об эволюционной истории вида [2; 3; 6; 8; 18 и др.]. Начиная с классических работ Н. И. Вавилова [5], неоднократно было показано, что по характеру изменчивости можно выявить направления вероятных путей миграций в недавнем историческом прошлом, центры происхождения и вторичного расселения видов [7–9; 16–18; 20; 21 и др.].

В настоящее время начато изучение изменчивости окраски северного лесного муравья в разных частях ареала [4; 11–14]. В Байкальском регионе такие исследования ранее не проводились. В Прибайкалье – регионе со сложным рельефом, выраженной неоднородностью климата, большим разнообразием почвенного и растительного покрова, встречаются крупные комплексы гнёзд северного лесного муравья [1]. Настоящая работа посвящена изучению изменчивости окраски рабочих особей и фенотипической дифференциации муравья *F. aquilonia* в Байкальском регионе.

Материалы и методы

Материал для работы собран на территории Байкальского региона в 1997–2010 гг. Данные из окрестностей пос. Мал. Кеть (Красноярский край) и с. Хову-Аксы (Республика Тыва) приведены как сравнительный материал. Учёты гнёзд *Formica* проводились на маршрутах длиной до 5 км. С купола каждого обнаруженного муравейника были отобраны пробы по 30–50 экз. рабочих особей для определения их видовой принадлежности и изучения изменчивости.

Описание изменчивости окраски муравьёв проводили по предложенной ранее схеме [10]. У всех собранных муравьёв изучалась окраска головы и груди (рис. 1). В данной работе мы анализируем признаки окраски передне- и среднегруди, по которым получены наиболее интересные и содержательно интерпретируемые результаты. В качестве размерной характеристики принят один из наиболее часто используемых в мирмекологии показателей – длина груди. Все измерения проведены при помощи бинокля МБС-10.

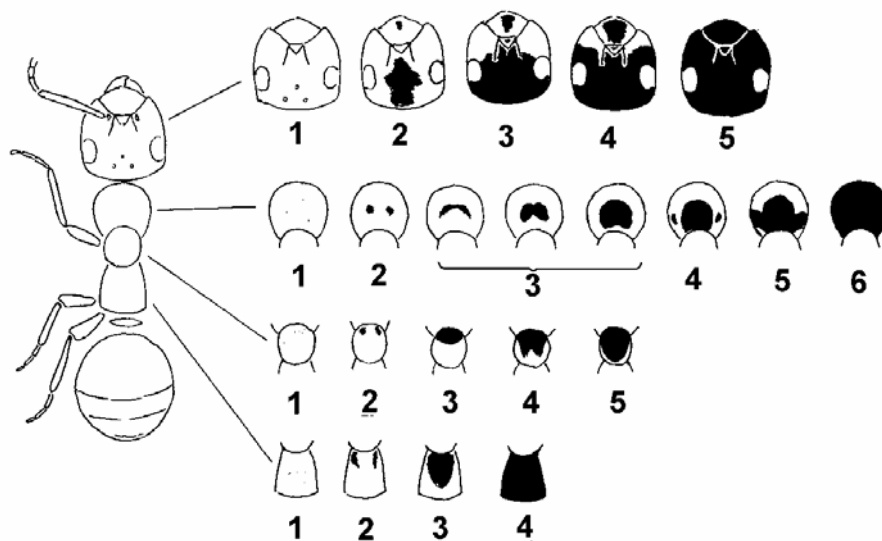


Рис. 1. Варианты окраски головы и груди у рыжих лесных муравьёв [Гилев, 2002]

Как известно, окраска рабочих муравьёв зависит от их размеров – крупные муравьи в среднем окрашены светлее, чем мелкие [15]. Однако в большинстве изученных выборок размеры муравьёв существенно не различались, что позволило сравнивать их без проведения процедуры выравнивания [10].

Обработка материала выполнена с помощью программы Excel из пакета MS Office 2003.

Результаты и обсуждение

Частоты встречаемости вариантов окраски переднегруди рабочих особей северного лесного муравья в изученных выборках приведены в таблице. У этого вида наблюдается существенная фенотипическая дифференциация. В частности, следует отметить, что в разных выборках доминируют разные варианты. Это вполне согласуется с результатами, полученными ранее для выборок с Урала [11].

На рис. 2 приведены частоты наиболее массовых вариантов окраски передне- и среднегруди северного лесного муравья. Выборки упорядочены в направлении с запада на восток. Выделяются три большие группы выборок, различающиеся по окраске переднегруди. В двух из них (западной и восточной) преобладает вариант Pn 3, второй по частоте встречаемости – вариант Pn 4, на третьем месте – вариант Pn 5. В центральной же группе происходит смена доминирующих вариантов, преобладает вариант Pn 4, вторым по частоте встречаемости оказывается вариант Pn 5, а вариант Pn 3, доминировавший в первых двух группах, оказывается лишь третьим (см. рис. 2, а). В этой группе исключением являются выборки из окрестностей озера Гусиное и с. Ермаки, в которых преобладает светлый вариант Pn 3 (см. рис. 2, а).

Таким образом, муравьи центральной группы оказываются окрашены в основном существенно темнее, чем муравьи западной и восточной групп. Такая резкая смена доминирующих вариантов окраски свидетельствует о существенной фенотипической дифференциации северного лесного муравья на изученной территории. Если на карте региона обозначить условными знаками доминирующие в выборках варианты окраски переднегруди, то картина станет ещё нагляднее (рис. 3). Можно с большой уверенностью предполагать, что в Байкальском регионе существует группа популяций северного лесного муравья, хорошо отличающаяся фенотипически (по признакам окраски) от соседних западной и восточной группировок. Причём, по всей видимости, эта группа распространена как в Предбайкалье, так и в Забайкалье.

Границы между этими группами популяций отчётливо маркируются сменой доминирующих вариантов окраски. Обращает на себя внимание, что в северном Предбайкалье граница между этими группами популяций резко выражена: смена доминирующих вариантов окраски происходит на расстоянии нескольких десятков километров. Это также согласуется с результатами, полученными для выборок с Урала [11].

Таблица

Частота встречаемости окраски груди рабочих особей *F. aquilonia* в Байкальском регионе и прилегающих территориях

Пункт, год сбора	Число экз.	Длина груди, ед. ок.-микро.	Варианты окраски										
			Переднегрудь						Среднегрудь				
			1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
Окр. пос. Мал. Кеть (Красноярский край), 1999	287	8,91±0,056	0,02	0,07	0,55	0,31	0,05	–	0,17	0,07	0,64	0,09	0,02
Окр. с. Хову-Аксы (Республика Тыва), 2002	36	8,61±0,146	–	0,17	0,36	0,36	0,11	–	0,25	0,06	0,69	–	–
Окр. пос. Аршан (Республика Бурятия), 2010	1282	8,44±0,908	–	0,01	0,41	0,37	0,19	0,02	0,04	0,01	0,72	0,16	0,08
Окр. г. Усть-Кут (Иркутская область), 2010	365	8,04±0,951	–	–	0,16	0,43	0,33	0,07	0,01	0,02	0,68	0,19	0,09
Окр. оз. Гусиное (Республика Бурятия), 2002	224	8,48±0,047	0,02	0,04	0,58	0,26	0,09	–	0,25	0,01	0,67	0,04	0,02
Окр. дер. Ключи (Иркутская область), 2010	298	7,63±0,969	–	–	0,20	0,35	0,33	0,12	0,04	0,06	0,62	0,19	0,09
Окр. с. Ермаки (Иркутская область), 2010	192	8,17±1,138	0,01	0,05	0,44	0,25	0,20	0,05	0,09	0,04	0,65	0,14	0,08
Окр. дер. Талая (Иркутская область), 2010	983	8,25±1,011	–	0,01	0,22	0,40	0,33	0,04	0,01	0,01	0,58	0,22	0,17
Окр. с. Урлук (Забайкальский край), 1999	58	8,86±0,145	–	–	0,07	0,59	0,34	–	–	0,02	0,62	0,36	–
Окр. г. Северобайкальск (Республика Бурятия), 2010	463	8,54±0,922	–	0,06	0,50	0,33	0,11	0,01	0,10	0,03	0,71	0,12	0,03
Окр. г. Бодайбо (Иркутская область), 1997	28	8,10±0,193	–	0,04	0,39	0,29	0,18	0,11	0,07	–	0,75	0,14	0,04

Примечание: Выборки упорядочены в направлении с запада на восток.

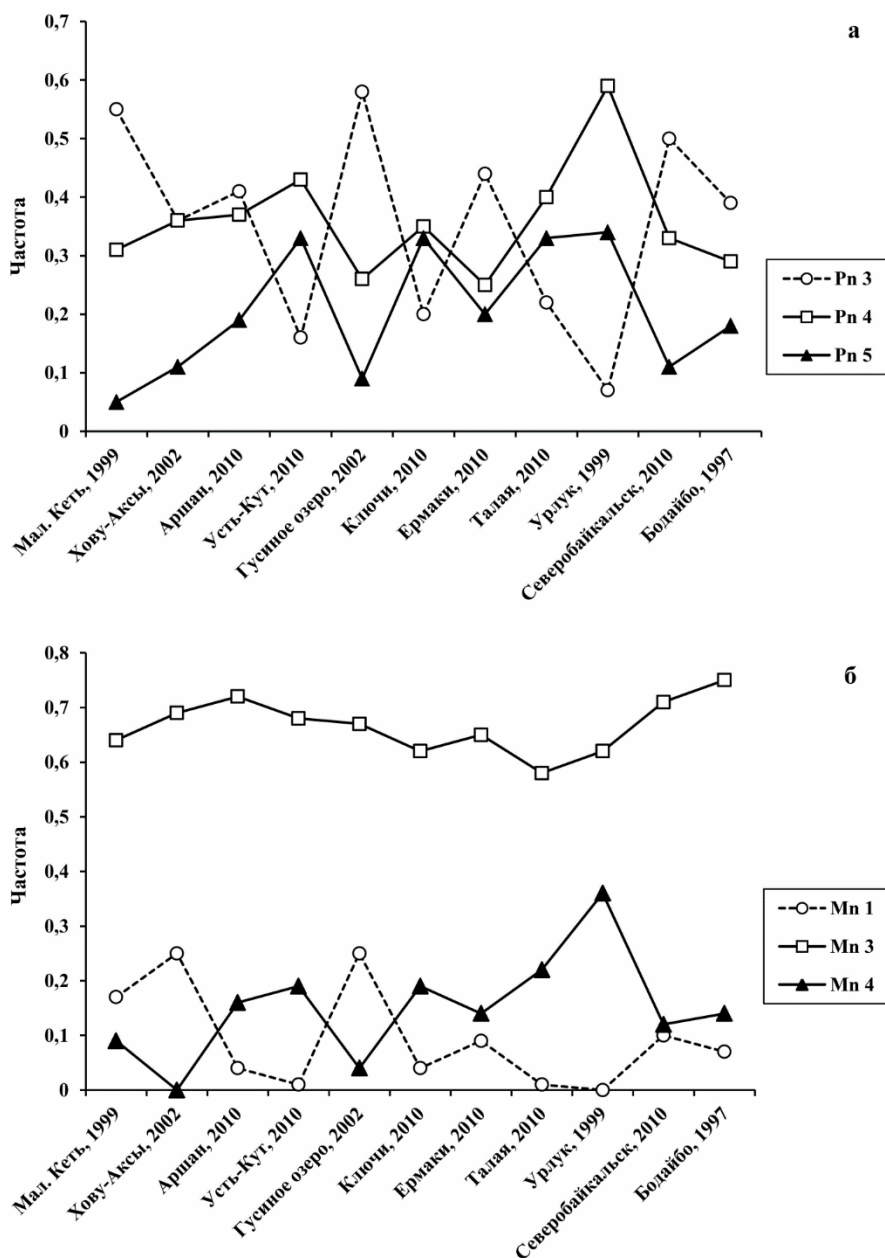
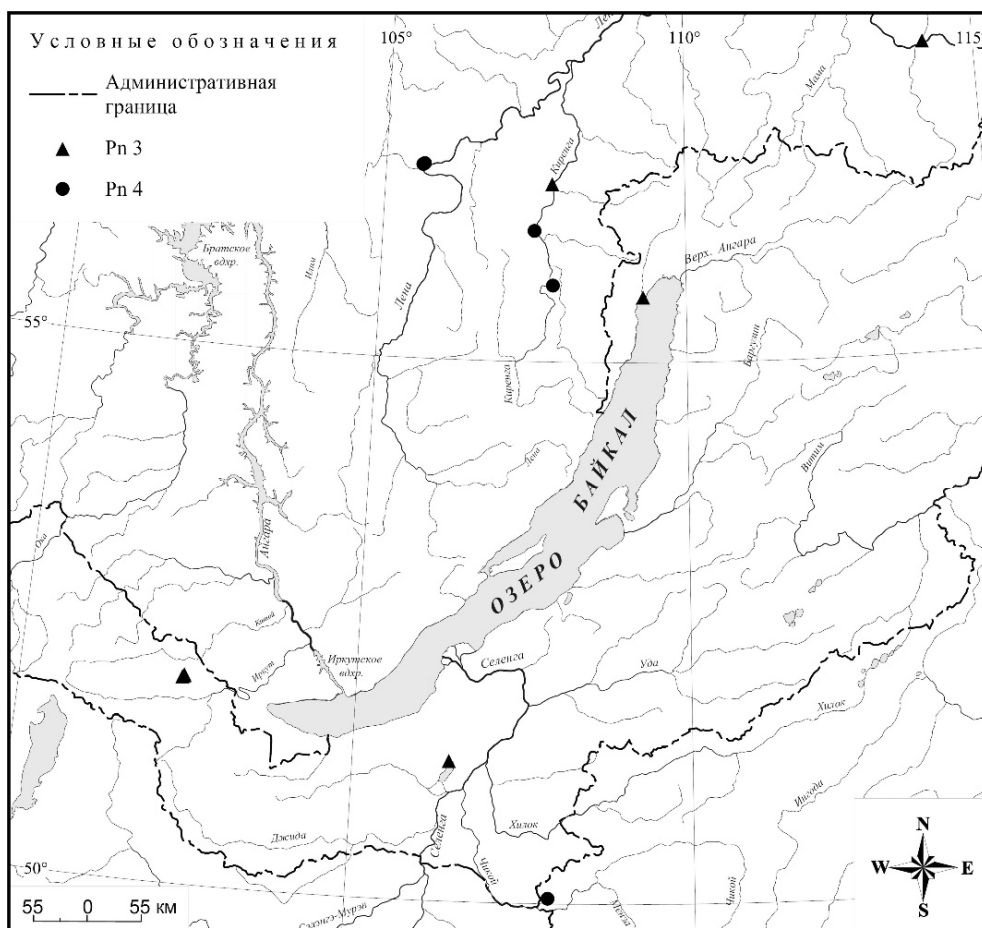


Рис. 2. Фенотипические различия по признакам окраски переднегруди (а) и среднегруди (б) у северного лесного муравья *F. aquilonia* в Байкальском регионе



Проекция прямая коническая равнопромежуточная, Байкальский регион

Рис. 3. Изменчивость окраски переднегруди и фенотипическая дифференциация северного лесного муравья *F. aquilonia* в Байкальском регионе. Условными знаками отображены преобладающие в выборках варианты окраски

По окраске среднегруди смены доминирующих вариантов не отмечено, во всех выборках абсолютно преобладает вариант Mn 3. Однако наблюдаются скачки частот у второго по значимости варианта (рис. 2, б). Если в западной группе выборок в основном второй по встречаемости – светлый вариант Mn 1, то в центральной – тёмный вариант Mn 4, исключая выборку из окрестностей оз. Гусиное, в которой на второй позиции находится вариант Mn 1, в восточной же оба эти варианта встречаются примерно с равной частотой. Следует подчеркнуть, что по окраске среднегруди выявляются те же самые границы фенотипических группировок, что и по окраске переднегруди.

Таким образом, в районе Байкала у северного лесного муравья наблюдается чётко выраженная фенотипическая дифференциация. Выделяются, по крайней мере, три большие группы, хорошо различающиеся по окраске передне- и среднегруди. Интересно отметить, что центральная группа оказы-

вается разделена оз. Байкал. Впрочем, возможно, муравьи Предбайкалья и Забайкалья образуют две обособленные группировки. На это указывает достаточно чётко выраженное отличие выборки из окрестностей с. Урлук от выборки из северного Предбайкалья: несмотря на то, что доминирующий вариант окраски переднегруди у них один и тот же (Pn 4), его частота у муравьёв из окрестностей с. Урлук существенно выше, чем у муравьёв из Предбайкалья (см. табл., рис. 2, а). Аналогичные различия наблюдаются и по окраске среднегруди (см. табл., рис. 2, б).

Следует отметить, что на изученной территории не выявлена картина изменчивости, связанная с популяционной структурой, подобно тому, как это было обнаружено на Среднем Урале [11]. Не удаётся выявить и какие-либо тренды изменчивости, которые можно было бы интерпретировать как вероятные пути расселения северного лесного муравья из ледниковых рефугиумов [13; 14]. Однако не исключено, что такие закономерности будут выявлены при дальнейших исследованиях. Во всяком случае, наличие трёх хорошо различимых фенотипически групп популяций муравьёв даёт основание предполагать, что они могли расселяться из трёх разных локальных рефугиумов. Хорошо известно, что на юге Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке располагались ледниковые рефугиумы, число и расположение которых точно пока не установлено [19; 22 и др.], поэтому картина изменчивости муравьёв в данной области может оказаться весьма сложной.

Авторы выражают искреннюю признательность В. К. Рябцеву, В. Л. Семерикову, Ю. Е. Михайлову, В. Н. Ольшвангу и П. Ю. Горбунову, любезно предоставившим сборы муравьёв для анализа.

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

Список литературы

1. Антонов И. А. Ландшафтно-экологические комплексы муравьёв Байкальской Сибири / И. А. Антонов, А. С. Плешанов // Сиб. экол. журн. – 2008. – № 1. – С. 53–57.
2. Блехман А. В. Изменчивость рисунка пронотума у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) / А. В. Блехман // Экологическая генетика. – 2007. – Т. 5, № 2. – С. 25–36.
3. Блехман А. В. Внутрипопуляционная и географическая изменчивость широкоареального вида *Harmonia axyridis* Pall. по комплексу полиморфных признаков : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. В. Блехман. – М., 2009. – 24 с.
4. Блинова С. В. Изменчивость окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yag. (Hymenoptera, Formicidae) на Урале и Кузнецко-Салаирской горной области / С. В. Блинова, А. В. Гилев // Биоразнообразии, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее : материалы Межд. конф. Ч. 1. – Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2008. – С. 42–46.
5. Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений / Н. И. Вавилов. – Л. : Тип. им. Гутенберга, 1926. – 248 с.

6. Валецкий А. В. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами: (на прим. прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. В. Валецкий. – Свердловск, 1987. – 23 с.
7. Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А. Г. Васильев. – Екатеринбург : Академкнига, 2005. – 640 с.
8. Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А. И. Видякин. – Екатеринбург, 2004. – 48 с.
9. Генетика кошки / отв. ред. П. М. Бородин, А. О. Рувинский. – Новосибирск : Наука, 1993. – 212 с.
10. Гилев А. В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) / А. В. Гилев // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 3. – С. 336–341.
11. Гилев А. В. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале / А. В. Гилев // Успехи соврем. биол. – 2003. – Т. 123, № 3. – С. 223–228.
12. Гилев А. В. Эколого-географические закономерности изменчивости муравьев *Formica s. str.* (Hymenoptera, Formicidae) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А. В. Гилев. – Екатеринбург, 2012. – 40 с.
13. Гилев А. В. Внутривидовая структура муравьев и вероятная история послеледникового расселения вида / А. В. Гилев // Муравьи и защита леса : материалы XIV Всеросс. Мирмеколог. симп. – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2013. – С. 131–135.
14. Гилев А. В. Изменчивость окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 (Hymenoptera, Formicidae) на юге Западной Сибири в свете возможной истории его послеледникового расселения / А. В. Гилев, С. В. Блинова, С. В. Чеснокова // Вестн. КемГУ. – 2012. – № 2. – С. 6–10.
15. Длусский Г. М. Муравьи рода Формика / Г. М. Длусский. – М. : Наука, 1967. – 236 с.
16. Залозная Л. М. Морфологическая изменчивость клеща *Varroa jacobsoni* Oud., 1904 в связи с расширением его ареала и распространением на территории СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л. М. Залозная. – Киев, 1988. – 26 с.
17. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1968. – 597 с.
18. Монахов В. Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале / В. Г. Монахов. – Екатеринбург : НИСО УРО РАН ; Банк культурной информации, 2006. – 202 с.
19. Семериков В. Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В. Л. Семериков. – Екатеринбург, 2007. – 42 с.
20. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – М. : Мысль, 1975. – 222 с.
21. Dobrzansky T. Genetics and the origin of species / T. Dobrzansky. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1951. – 446 p.
22. Goropashnaya A. V. Phylogeographic structure and genetic variation in *Formica* ants / A. V. Goropashnaya // Acta Universitatis Uppsaliensis. – Uppsala, 2003. – 36 p.

Color Variability and Phenotypic Differentiation of the Red Wood Ant *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 (Hymenoptera, Formicidae) in the Baikal Region

I. A. Antonov¹, A. V. Gilev²

¹*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk*

²*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg*

Abstract. The results of the study of the variability of *Formica aquilonia* in the Baikal region were shown. We found a phenotypic differentiation of populations of ants. There are three major groups of ant's populations differing on color patterns. The Pn3 morph prevails in the eastern and western groups and the darker Pn4 morph prevails in the central group. It is possible that these three groups of populations of ants colonized this region from different local postglacial refugia.

Keywords: red wood ants, variability, phenotypic differentiation, Baikal region.

*Антонов Игорь Алексеевич
кандидат биологических наук
научный сотрудник
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
тел.: (3952) 42–45–95
e-mail: patologi@sifibr.irk.ru*

*Antonov Igor Alekseevich
Candidate of Sciences (Biology)
Research Scientist
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132, Lermontov st., Irkutsk, 66403
tel.: (3952) 42–45–95
e-mail: patologi@sifibr.irk.ru*

*Гилев Алексей Валерьевич
доктор биологических наук, ведущий
научный сотрудник
Институт экологии растений
и животных УрО РАН
620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
тел.: (343) 210–38–58
e-mail: gilev@ipae.uran.ru*

*Gilev Aleksey Valeryevich
Doctor of Sciences (Biology), Leading
Research Scientist
Institute of Plant and Animal Ecology
UB RAS
202, 8 Marta st., Ekaterinburg, 620144
tel.: (343) 210–38–58
e-mail: gilev@ipae.uran.ru*