

УДК 595.796(292.471):591.157

Изменчивость окраски муравьев *Formica pratensis* (Hymenoptera, Formicidae) Крымского полуострова и Юго-востока Украины

Гилев А. В.^{1,2}, Иванов С. П.³, Русина Л. Ю.⁴

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

²Уральский федеральный университет

Екатеринбург, Россия

gilev@ipae.uran.ru

³Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

spi2006@list.ru

⁴Московский зоопарк

Москва, Россия

lirusina@yandex.ru

Изучали изменчивость окраски лугового муравья *Formica pratensis* в локальных поселениях Крымского полуострова, Херсонской и Луганской областей. Муравьи Крыма и юго-востока Украины сходны по набору вариантов окраски, но значительно различаются по частотам их встречаемости. У муравьев Крыма повышена частота темных вариантов окраски на всех частях тела, на пронотуме и мезонотуме более темные варианты являются доминирующими. У муравьев юго-востока доминируют более светлые варианты окраски. Предполагается, что усиленная меланизация крымских муравьев может быть связана с защитной функцией в условиях повышенной инсоляции и более открытых местообитаний.

Ключевые слова: луговой муравей *Formica pratensis*, изменчивость окраски, Крым.

Луговой муравей *Formica pratensis* Retz., 1783 широко распространен в лесных и степных биоценозах Европы и Западной Сибири, местами проникая далеко на север, в зону тайги по антропогенно нарушенным местообитаниям (Длусский, 1967). Как и всякий широкоареальный вид, луговой муравей сталкивается с огромным разнообразием условий внешней среды и, адаптируясь к ним, неизбежно проявляет высокий уровень изменчивости различных признаков. Этот вид интересен тем, что в его составе выделяются две экологические расы (экоморфы), *pratensis* и *nigricans*, которые ранее даже считались разными видами (Длусский, 1967; Seifert, 1992; и др.). Эти расы достаточно хорошо различаются по хетотаксии самок, но очень слабо – по морфологии рабочих (Длусский, 1967). При этом степень дифференциации этих рас существенно различается на западе и востоке ареала (Гилев, Новгородова, 2009). Предполагается также наличие лесостепной и лесной рас, различающихся особенностями биологии, в частности, степенью полигинности (Мальшев, 2005). При этом широкого изучения изменчивости лугового муравья не проводилось, имеются лишь указания на различия морфометрических характеристик рабочих особей (Длусский, 1967), и ряд работ, посвященных изменчивости окраски лугового муравья в различных частях ареала (Гилев, 2012, Гилев и др., 2006, Гилев, Чеснокова, 2008).

Цель настоящей работы – изучить изменчивость окраски рабочих особей *F. pratensis* в локальных поселениях Крымского полуострова, а также на территориях Черноморского биосферного и Луганского природного заповедников, географически удаленных и отличающихся условиями внешней среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В Крыму муравьи были собраны в 2018 году и среднем плато Чатыр-Дага (рис. 1) и на Караби-яйле (рис. 2). Для сравнения были использованы опубликованные ранее данные по



Рис. 1. Общий вид среднего плато Чатыр-Дага (a), муравейник *Formica pratensis* на склоне карстовой воронки плато (b) и среди зарослей можжевельника казацкого (c) (фото С. П. Иванова)

изменчивости окраски и рисунков *F. pratensis* в луговинах и степных ценозах вдоль Ягорлыцкого залива Соленоозерного участка Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) (2003 и 2005 гг.) и в степных биоценозах Грушевского участка Луганского природного



Рис. 2. Общий вид Караби-яйлы (а), муравейник *Formica pratensis* в посадках сосны крымской на Караби яйле (b) и муравьи на куполе муравейника (c) (фото С. П. Иванова)

заповедника (ЛПЗ) а также в прилегающих к заповеднику пастбищах (ЛПЗ, 2005 г.) (Гилев и др., 2006). В ЧБЗ выборки муравьев были взяты из одного и того же поселения муравьев. Это поселение отличалось динамичностью, часть старых гнёзд исчезла, появились новые, поэтому не удалось проследить динамику окраски муравьев из одних и тех же семей. Данные выборки можно рассматривать как характеризующие фенотипические различия внутри одного и того же поселения муравьев в разные годы.

В каждом пункте были взяты выборки из 5–7 гнезд муравьев, по 30–40 рабочих особей с купола гнезда. У собранных муравьев изучалась изменчивость окраски головы и груди. Описание окраски и последующее сравнение выборок проводили по предложенной ранее схеме, с учетом размерных характеристик рабочих муравьев (Гилев, 2002).

Степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски оценивалась при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Животовский, 1991). Этот показатель традиционно используется в популяционных исследованиях. Матрицы расстояний по отдельным признакам затем обрабатывались при помощи кластерного анализа (метод UPGMA). Результаты анализа приведены в таблицах 1–2 и на рисунках 3–5. Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel, 2010 и Statistica, v. 8.0 (StatSoft, Ink., 1984-2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По всем изученным признакам окраски наблюдаются отчетливые различия между муравьями из разных географических пунктов (табл. 1). Однако следует отметить, что разные признаки дают несколько различную картину фенотипической дифференциации изученных популяций.

Во всех изученных выборках преобладает вариант Н3 окраски головы, наиболее типичный для всех *Formica* s. str. (табл. 1). Однако в ЧБЗ его доля достигает 99 %, и популяция выглядит практически мономорфной, тогда как в Крыму заметную долю составляет более темный вариант Н4 (табл. 1). Муравьи ЛПЗ занимают промежуточное положение. Кластерный анализ показывает большее сходство муравьев Крыма и ЛПЗ и обособление кластера ЧБЗ (табл. 2, рис. 3).

По окраске пронотума картина получается несколько иной (рис. 4). Муравьи Крыма далеко отстоят от таковых из ЧБЗ и ЛПЗ, образующих компактный кластер (табл. 2, рис. 4). Для них также характерна высокая частота встречаемости темных вариантов окраски (табл. 1). Если в выборках муравьев ЧБЗ и ЛПЗ абсолютно преобладает вариант Pn3, а остальные оказываются редки, то в выборках крымских *F. pratensis* доля варианта Pn3 почти втрое меньше. Массовыми вариантами являются Pn3, Pn4 и Pn5, причем последний несколько преобладает (табл. 1). Муравьи из ЧБЗ вновь оказываются наиболее близки.

По изменчивости окраски мезонотума также наблюдаются некоторые отличия (рис. 5). Во-первых, вновь обособляются муравьи Крыма. Для них характерно преобладание более темного варианта окраски Mn4, тогда как для украинских муравьев – преобладание варианта Mn3 (табл. 1). У крымских *F. pratensis* также заметно выше доля самого темного варианта Pn5. Муравьи ЧБЗ и ЛПЗ вновь формируют достаточно компактный кластер, однако наибольшее сходство по этому признаку демонстрируют не выборки ЧБЗ разных лет, а синхронные выборки ЧБЗ 2005 г. и ЛПЗ 2005 г. (табл. 2, рис. 5). У них оказывается высока доля варианта Mn5.

По окраске пропodeума детальный анализ не проводился, поскольку абсолютное большинство особей во всех изученных популяциях имеет вариант окраски En1, наиболее светлый, без меланинового рисунка. Редкие варианты окраски часто оказываются представлены единственной особью. Некоторые варианты могли просто в силу случайных причин не попасть в выборку, а это может сильно повлиять на результаты анализа. Следует отметить, однако, что некоторые различия между выборками все же имеются. Так, муравьи из ЧБЗ по окраске пропodeума выглядят наиболее мономорфными – в выборке 2003 года вариант Pp1 составляет 100%, в выборке 2005 – почти 99 % (табл. 1). У муравьев ЛПЗ шлейф более темных вариантов Pp2-Pp4 составляет около 4 %. Наиболее темными снова оказываются муравьи Крыма – у них суммарная частота темных вариантов достигает почти 20 % (табл. 1)

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования показывают, что локальные поселения лугового муравья *F. pratensis* отчетливо дифференцированы по признакам окраски головы и груди. Крымские муравьи оказываются заметно темнее по всем признакам окраски.

Наибольшие различия отмечены для окраски пронотума и мезонотума (табл. 1–2). При этом по окраске пронотума крымские муравьи демонстрируют большую изменчивость по сравнению с таковыми из ЧБЗ и ЛПЗ, у них варианты Pn3-5 представлены практически в равных долях, тогда как у украинских вариант Pn3 заметно преобладает, а остальные оказываются редки. На мезонотуме же происходит явная смена доминирующего варианта окраски – у крымских муравьев доминирует более темный Mn4, а в выборках ЧБЗ И ЛПЗ – более светлый Mn3 (табл. 1).

Таблица 1

Частота встречаемости вариантов окраски у муравьев *Formica pratensis* на Крымском полуострове, в Херсонской и Луганской областях (Черноморском биосферном и Луганском природном заповедниках)

Часть тела	Частота встречаемости по пунктам, %				
	Вариант окраски	Крым, 2018	Луганск, 2005	ЧБЗ, 2003	ЧБЗ, 2005
Голова (H)	1				0,4
	2	0,4	0,6	0,7	
	3	85,3	94,9	98,6	99,6
	4	14,3	4,2	0,7	
	5		0,3		
Пронотум (Pn)	1				
	2		0,3		
	3	32,5	85,3	91,1	79,4
	4	22,9	4,8	0,7	1,2
	5	37,2	8,1	4,1	7,4
	6	7,4	0,5	4,1	11,9
Мезонотум (Mn)	1	0,9	0,3	1,4	0,4
	2		0,9	2,1	
	3	15,2	64,8	76,7	69,1
	4	55,8	13,1	15,1	9,1
	5	28,1	20,9	4,8	21,4
Проподеум (Pp)	1	81,4	96,7	100,0	98,8
	2	7,4	0,9		0,4
	3	8,7	1,8		0,4
	4	2,6	0,6		0,4
Всего гнезд		6	8	7	3
Всего		231	335	146	243

Такая картина несколько противоречит представлениям об усилении меланизации покровов насекомых в направлении от жарких и сухих к более холодным и влажным местообитаниям (Dobzhansky, 1933; и др.). Крым расположен южнее, и климат его жарче и суше. Однако в случае с *F. pratensis* картина оказывается достаточно сложной. Зачастую близко расположенные поселения этого вида различаются сильнее, чем географически удаленные (Гилев, 2012). Кроме того, муравьи, обитающие на открытых, подверженных действию прямых солнечных лучей местах, оказываются пигментированы заметно сильнее, чем обитатели затененных участков (Гилев, 2012). Возможно, в данном случае усиленная меланизация кутикулы выполняет роль защиты от избытка УФ-излучения (Чернышев, 1996).

Таблица 2

Фенотипические дистанции (расстояния Кавалли-Сфорца) по признакам окраски отдельных частей тела между выборками муравьев *Formica pratensis* из Крыма, Херсонской (ЧБЗ) и Луганской (ЛПЗ) областей

Признак	Место сбора	Крым, 2018	Луганск, 2005	ЧБЗ, 2003	ЧБЗ, 2005
Голова (H)	Крым, 2018	-	0,19	0,30	0,40
	Луганск, 2005		-	0,14	0,24
	ЧБЗ, 2003			-	0,13
	ЧБЗ, 2005				-
Пронотум (Pn)	Крым, 2018	-	0,57	0,69	0,60
	Луганск, 2005		-	0,19	0,26
	ЧБЗ, 2003			-	0,17
	ЧБЗ, 2005				-
Мезонотум (Mn)	Крым, 2018	-	0,58	0,70	0,63
	Луганск, 2005		-	0,26	0,12
	ЧБЗ, 2003			-	0,30
	ЧБЗ, 2005				-

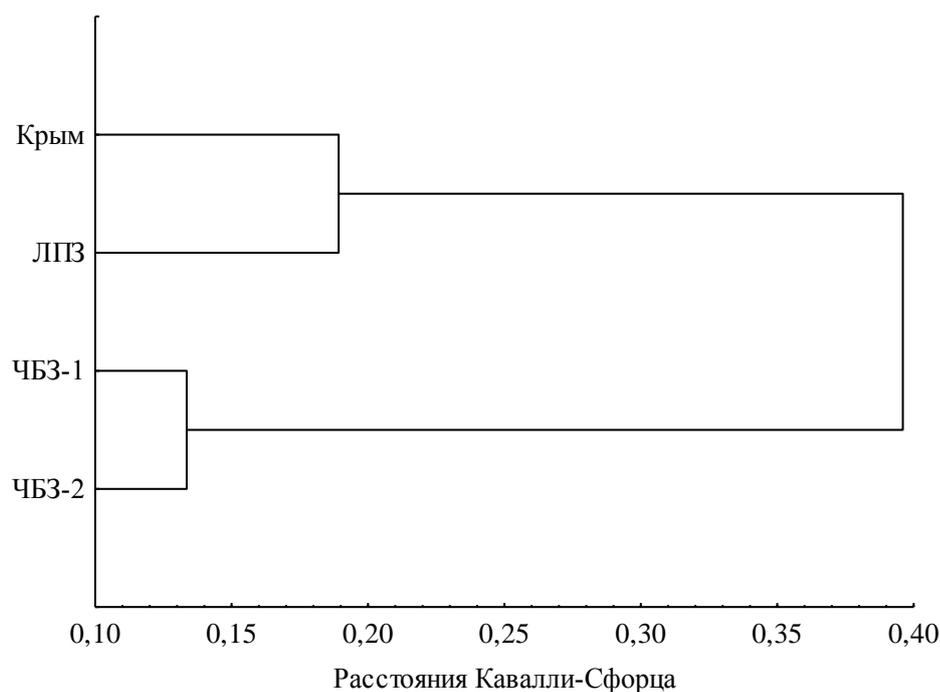


Рис. 3. Кластерный анализ (метод агрегации – UPGMA) сходства локальных поселений *Formica pratensis* Крымского полуострова, Херсонской и Луганской областей по частотам окраски головы

Крым – Крымский полуостров, Караби-яйла, 2018; ЛПЗ – Луганский природный заповедник, 2005; ЧБЗ-1 – Черноморский биосферный заповедник, 2003; ЧБЗ-2 – Черноморский биосферный заповедник, 2005.

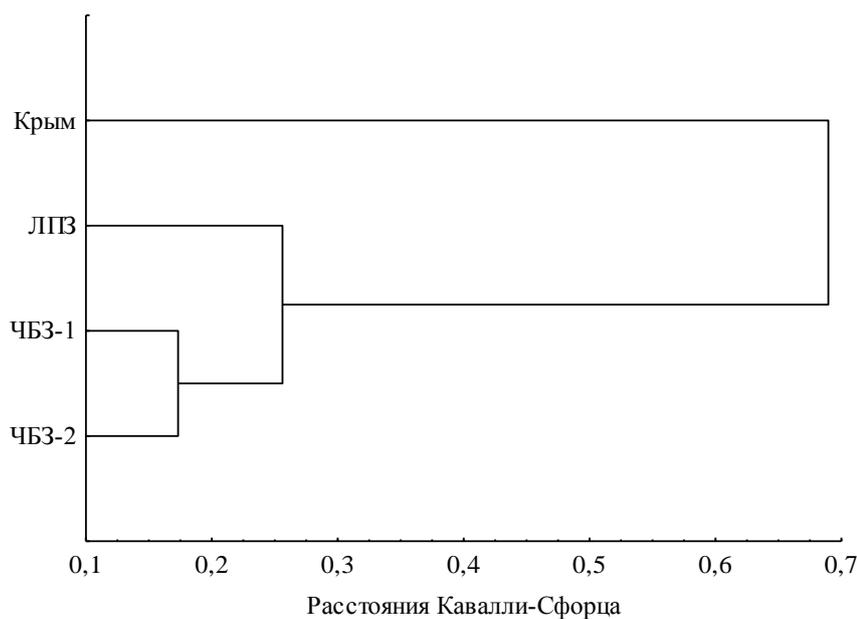


Рис. 4. Кластерный анализ (метод агрегации – UPGMA) сходства популяций *Formica pratensis* Крымского полуострова, Херсонской и Луганской областей по частотам окраски переднегруди

Крымский полуостров, Караби-яйла, 2018; ЛПЗ – Луганский природный заповедник, 2005; ЧБЗ-1 – Черноморский биосферный заповедник, 2003; ЧБЗ-2 – Черноморский биосферный заповедник, 2005.

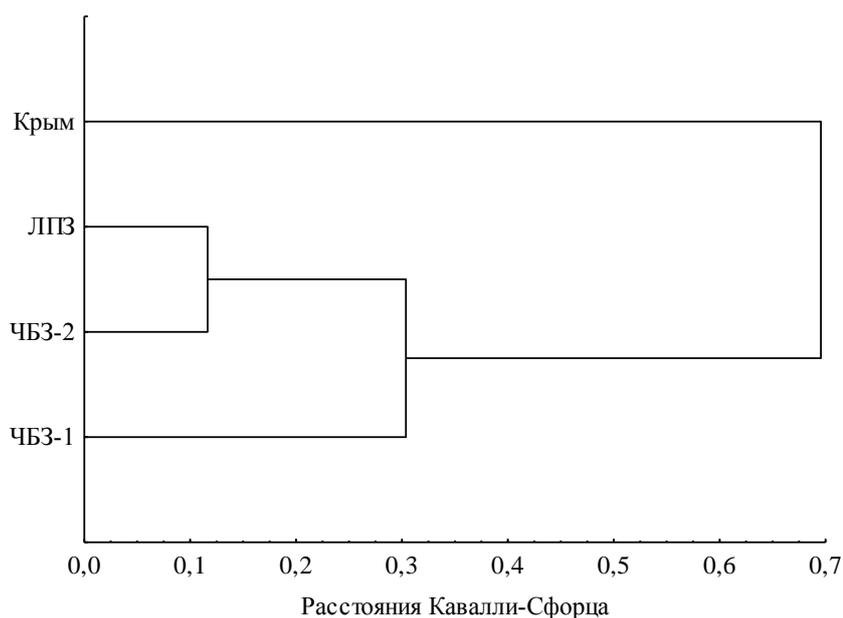


Рис. 5. Кластерный анализ (метод агрегации – UPGMA) сходства популяций *Formica pratensis* Крымского полуострова, Херсонской и Луганской областей по частотам окраски среднегруди

Крым – Караби-яйла, 2018; ЛПЗ – Луганский природный заповедник, 2005; ЧБЗ-1 – Черноморский биосферный заповедник, 2003; ЧБЗ-2 – Черноморский биосферный заповедник, 2005.

В целом же наблюдаемая картина дифференциации вполне соответствует картине географического расположения выборок. Фактически мы можем говорить о трех уровнях различий, о трех уровнях дифференциации. Эти уровни особенно отчетливо прослеживаются по окраске пронотума и мезонотума. Первый уровень – это различия между аллохронными выборками из одной популяции (ЧБЗ 2003 и 2005). Эти различия задают нам своеобразную точку отсчета, уровень внутривидовой изменчивости.

Различия между выборками ЧБЗ и ЛПЗ – это второй уровень, фенотипическая дифференциация соседних популяций. Эти различия примерно вдвое выше, и могут быть выражены не по всем признакам. Так, по мезонотуму наибольшее сходство продемонстрировали синхронные выборки ЧБЗ и ЛПЗ (табл. 2, рис. 5). Это очень интересный момент, требующий дополнительных исследований в рамках хроно-географического подхода (Васильев и др., 2000).

Наконец, третий уровень – это уровень различий географически удаленных, «хороших» популяций. Различия между муравьями Крымского полуострова, ЧБЗ и ЛПЗ максимальны (табл. 2, рис. 3–5). Следует отметить, что здесь могут сказаться и условия обитания на полуострове с высокой степенью изоляции от материковых популяций. Известно, что краевые, изолированные от основного ареала популяции могут резко отличаться по набору и частотам морф от центральных (Новожинов, Михайлов, 1997; и др.). Этот вопрос также требует дополнительного изучения.

Таким образом, изучение изменчивости окраски *F. pratensis* показало высокую степень фенотипической дифференциации его популяций на достаточно небольшом участке ареала вида. Данный вид представляется весьма перспективным для дальнейших популяционно-экологических исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Окраска лугового муравья *Formica pratensis* в локальных популяциях Крымского полуострова, Херсонской и Луганской областей сходны по набору вариантов окраски, но значительно различаются по частотам их встречаемости. У муравьев Крыма повышена частота темных вариантов окраски на всех частях тела, на пронотуме и мезонотуме более темные варианты являются доминирующими. У муравьев из Луганского природного и Черноморского биосферного заповедников доминируют более светлые варианты окраски. Можно предположить, что усиленная меланизация крымских муравьев выполняет защитную функцию в условиях повышенной инсоляции.

Список литературы

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). – Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. – 132 с.

Гилев А. В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 3. – С. 336–341.

Гилев А. В. Эколого-географические закономерности изменчивости муравьев *Formica* s. str. (Hymenoptera, Formicidae). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2012. – 40 с.

Гилев А. В., Новгородова Т. А. Изменчивость хетотаксии самок *F. pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera: Formicidae) // Евразийский энтомологический журнал – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 81–83.

Гилев А. В., Русина Л. Ю., Глотов С. В., Скороход О. В., Фирман Л. А. Изменчивость окраски муравьев *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) в лесных и лесостепных биоценозах Южной и Восточной Украины, и Среднего Урала // Известия Харьковского энтомологического общества. 2006 (2007). – Т. 14, вып. 1–2. – С. 103–109.

Гилев А. В., Чеснокова С. В. Сравнительный анализ изменчивости окраски муравьев *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале и Алтае // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Горно-Алтайск, ГАГУ, 2008. – Ч. 1. – С. 63–66.

Длусский Г. М. Муравьи рода *Formica*. – М.: Наука, 1967. – 236 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.

Мальшев Д. С. Места обитания лугового муравья *Formica pratensis* Retz. в таежной лесной зоне Карельского перешейка // Муравьи и защита леса. – Новосибирск, 2005. – С. 241–243.

Новоженков Ю. И., Михайлов Ю. Е. Фенетика периферических популяций некоторых насекомых. – В кн. Популяционная фенетика. – М., 1997. – С. 89–100.

Чернышев В. Б. Экология насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.

Dobzhansky Th. Geographical variation in lady-beetles // American Naturalist – 1933. – Vol. 67, N 2. – P. 97–126.

Seifert B. *Formica nigricans* Emery, 1909 – an ecomorph of *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae) // Entomologicae Fennicae. – 1992. – Vol. 2. – P. 217–226.

Gilev A. V., Ivanov S. P., Rusina L. Yu. Variation in coloration of ants *Formica pratensis* (Hymenoptera, Formicidae) in the Crimean peninsula and in South-East of Ukraine // Ekosistemy. 2021. Iss. 27. P. 85–93.

The variability of the color of the black-backed meadow ant *Formica pratensis* in local settlements of the Crimean Peninsula, Kherson and Lugansk regions was studied. The ants of Crimea and South-Eastern Ukraine are similar in a set of color variations, but differ significantly in the frequency of occurrence. The Crimean ants have higher frequency of dark colorings on all parts of their body, moreover, darker variants are dominant on pronotums and mesonotums. The ants from South-Eastern Ukraine are characterized by lighter color. It is assumed that higher melanization of Crimean ants may be result from a protective function in conditions of increased insolation and more open habitats.

Key words: black-backed meadow ant *Formica pratensis*, color variability, Crimea.

Поступила в редакцию 04.06.21

Принята к печати 05.07.21