

УДК 591.553:595.796

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МУРАВЬЕВ *FORMICA AQUILONIA* В МОНИТОРИНГЕ ИХ ПОСЕЛЕНИЙ

© 2010 г. Е. Б. Федосеева

Зоологический музей МГУ, Москва 125009, Россия

e-mail: elfedoseeva@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.07.2010 г.

Исследована изменчивость размеров, хетотаксии, петиолярного сегмента и мандибул у рабочих муравьев *F. aquilonia* из мирмекологического заказника “Верхняя Клязьма” в Московской обл., где с 1966 г. ведется мониторинг поселений рыжих лесных муравьев (*F. aquilonia*, *F. lugubris* и *F. polyctena*). В сравнительном анализе выборок рабочих 1986 г. из двух комплексов муравейников *F. aquilonia* A1 и A2IS, установлено, что рабочие A1 выделялись меньшими размерами и повышенной хетотаксией. Изменчивость молярного края мандибул у рабочих обоих поселений была единообразной, но имелись отличия в разнообразии петиолярного сегмента брюшка. При сопоставлении трех поколений рабочих из A1 за 1969, 1986 и 1992 гг. выявлены значимые изменения фенотипа (снижение размеров, увеличение хетотаксии и асимметрии), совпавшие с деградацией комплекса, которая возникла после массовых поломок муравейников браконьерами, кабанам и дятлами в 1977–1985 гг.

Ключевые слова: рыжие лесные муравьи, *Formica aquilonia*, *F. lugubris*, морфометрия, мониторинг.

Цель мониторинга популяций рыжих лесных муравьев состоит в выявлении факторов, определяющих расцвет и угасание поселений. Разовые обследования не улавливают процессы, которые развиваются постепенно, но в итоге приводят к необратимым, иногда катастрофическим последствиям. Признаки расцвета и деградации внешне могут выглядеть одинаково, и установить, что происходит на самом деле, подъем или спад, без тщательных повторных обследований невозможно. Так, в ходе многолетних наблюдений была развешена убежденность в том, что увеличение количества гнезд на территории однозначно указывает на ростовые потенции муравейников. Оказалось, альтернативные состояния семей — почкование и фрагментация — при поверхностной оценке выглядят сходно (Захаров, Калинин, 1998, 2007).

Среди показателей, используемых в оценках статуса семей и поселений, доминируют признаки гнезд: размеры, степень зарастания куполов, повреждения и др. Для характеристики населения используют преимущественно количественные показатели: интенсивность движения муравьев на дорогах, динамическую плотность на территории, количество самок и расплода в гнездах. Реже находят применение сведения о качественном, фенотипическом составе рабочего населения.

Анализ изменчивости особей, применяемый в систематике, генетике, экологии, пока не получил должного распространения в оценках благополучия популяций муравьев. Действительно, ес-

ли указанные выше характеристики отражают общую дееспособность семей, то связь между обликом рабочего населения и статусом муравейника (стабильный, растущий, вымирающий) менее очевидна. На фенотип муравьев влияют наследственность, условия развития и миграции населения. Поэтому при выборе признаков, пригодных для оценки семей и поселений, следует учитывать, маркерами каких изменений они могут быть.

Обилие волосков (хетотаксия) у рыжих лесных муравьев мало подвержено модифицирующему влиянию среды и в основном зависит от разнообразия генофонда, свойственного виду и его популяциям. Об известной стабильности признаков опушения, на первый взгляд, говорит сам факт построения диагностики видов группы *Formica rufa* на хетотаксии головы и грудного отдела. Тем не менее, вариабельность опушения даже у рабочих из одной семьи рыжих лесных муравьев бывает столь значительна, что по пробам в 5–10 экз. не всегда удается дать однозначное заключение. Проблеме таксономического статуса муравьев этой группы в последние десятилетия уделяется все больше внимания. Проводится генетический анализ популяций (Pamilo et al., 1992; Mäki-Petäys et al., 2005). Сопоставляются показатели хетотаксии рабочих, взятых из разных биотопов и географических точек, обсуждаются гибридизация и наличие смешанных по видовому составу семей (Seifert, 1991; Chechovski, Douwes, 1996; Sorvari, 2006). Получено свидетельство успешного сосуществования самок, самцов и рабочих трех видов

в одной из семей в течение 4 лет (Czechovski, Radchenko, 2006). Многие авторы указывают на возможную связь между антропогенным разрушением лесных биотопов и появлением гибридных и смешанных семей видов группы *Formica rufa*. Однако насколько масштабны и устойчивы эти явления — остается неизвестным.

Главной причиной размерной вариабельности муравьев являются условия развития, в первую очередь, режим питания личинок. Пища доставляется и распределяется рабочими, и, чем выше в семье отношение количества рабочих к количеству личинок, тем больше нужного ресурса получают особи в периоды роста. На режиме кормления сказываются обилие добычи на территории, а также факторы, подавляющие фуражировочную активность либо вызывающие повышенную смертность рабочих. Установлено, что спустя год после масштабных вырубок леса размеры рабочих *F. aquilonia* из муравейников, оказавшихся на лишенных леса территориях, уменьшаются (Sorvari, Hakkarainen, 2009). В зонах некоторых техногенных загрязнений муравьи отличаются меньшими размерами, хотя внешние признаки угнетения муравейников при этом могут и отсутствовать (Гилев, 2002).

С условиями развития связана и симметрия организма. У многих парных признаков наследственная основа общая, и отклонения в симметрии характеризуют стабильность онтогенеза. Как показали исследования, выполненные на популяциях самых разных видов животных, в нестабильных и критических для онтогенеза условиях асимметрия по отдельным характеристикам и их группам возрастает (Захаров, 1987; Müller, Swaddle, 1997). К факторам, способным существенно влиять на симметрию, относится температура. Для ящериц *Lacerta agilis* экспериментально показано, что развитие яиц при неоптимальной температуре ведет к усилению асимметрии (Захаров, 1987). Для рыжих лесных муравьев принципиальное значение имеет внутригнездовая температура, поскольку от нее зависят темпы развития и жизнеспособность семей (Захаров, Саблин-Яворский, 1998). В крупных муравейниках температура свыше +20°C поддерживается весной даже при похолодании до +5°C (Длусский, 1980). Поломки неизбежно нарушают температурный режим, но отражается ли это на симметрии особей, неизвестно. Изучение флуктуирующей асимметрии муравьев началось сравнительно недавно, и немаловажной задачей является поиск пригодных для этой цели морфологических структур.

Установлены случаи асимметрии молярного края мандибул и брюшного стебелькового сегмента (петиоля) у рабочих *F. aquilonia* (Орлова, 1991). Однако без информации о разнообразии структур в популяциях и его изменении во времени сложно выбрать способ оценки их асимметрии.

Сведений об изменчивости петиоля муравьев данного вида в литературе нет. Изучение вариаций мандибулярных зубцов у видов из группы *Formica rufa* выполнено Висьневским (Wisniewski, 1975). Им описаны удвоения и утраты зубцов, продемонстрированы случаи асимметрии молярного края жвал, указано на отсутствие различий в вариабельности зубцов на правых и левых мандибулах, отмечена связь утрат зубцов с активной деятельностью муравьев. Тем не менее, в его работе нет статистических данных, позволяющих судить о сравнительной встречаемости молярных вариаций и их распространенности в различных популяциях.

Необходимо признать, что разнообразие фенотипа рыжих лесных муравьев все еще недостаточно изучено, а исторические флуктуации большинства его характеристик на уровне популяций не прослежены. Исключением являются фены окраски, сезонная и многолетняя динамика которых исследована Гилёвым (2003). Поэтому представлялось целесообразным следующее.

1. Статистически охарактеризовать спектры изменчивости петиолярного сегмента и молярного края мандибул рабочих *F. aquilonia*.
2. Сравнить рабочих двух локальных поселений вида по размерам и хетотаксии, а также по асимметрии петиоля, молярного края мандибул и опушения затылочного края головы.
3. Оценить значимость различий в характеристиках фенотипа между разными поколениями муравьев одного комплекса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на материале, собранном в 1969–1992 гг. в Верхне-Клязьминском лесничестве (Солнечногорский лесхоз Московской обл.), где в 1981 г. создан мирмекологический заказник “Верхняя Клязьма”. Начиная с 1966 г. здесь ведется мониторинг поселений рыжих лесных муравьев *F. aquilonia*, *F. lugubris* и *F. polystena*, который наряду с картированием, индексацией и описанием гнезд по стандартной методике (Захаров, 2003), включает регулярный сбор проб рабочих с муравейников.

Взятие проб осуществляли вручную летом в дневные часы. С вершины гнездового купола брали по 100 экз. Муравьев помещали в 70° спирт. Перед началом обработки материал каждой пробы делили на две приблизительно равные части (одна из них оставалась на последующее хранение), так что для биометрии использовано по 44–58 экземпляров рабочих. В отдельных пробах выявлены экземпляры с аномальной формой грудного отдела (псевдоэргаты), вызванной заболеванием, которые из последующего анализа были исключены.

Таблица 1. Характеристики муравейников и объемы исследованных проб рабочих *F. aquilonia* комплексов *A1* и *A2IS*

Ком-плекс	Год	Индекс гнезда	<i>d</i>	<i>n</i>	<i>N</i>
<i>A1</i>	1969	A226*	65	1	53
		A151	75	2	52
		A21	85	3	53
		A20a	105	4	52
		A46	120	5	55
		A48	125	5	54
		A29	150	7	52
	1986	A206	75	2	52
		A156a	75	2	55
		A1566	80	3	55
		A105	80	3	54
		A21*	80	3	52
		A308	85	3	55
		A287	90	3	53
		A154	100	3	54
		A101	105	4	52
		A178	105	4	55
		A45	125	6	52
		A32*	130	5	54
		A217	190	9	53
	1992	A33	25	1	50
		A37	45	1	55
		A151	65	2	53
		A32*	70	5	54
		A382	80	3	55
		A154a*	90	4	44
		A156	105	5	45
		A278	120	6	58
<i>A2IS</i>	1986	Ф218пк	45	1	53
		Ф228	80	3	56
		Ф188	100	4	52
		Ф203	110	5	55
		Ф276	110	5	54
		Ф218	115	5	54
		Ф187	120	5	54
		Ф204	145	6	55
		Ф227	160	6	55
		Ф193	170	7	57
		Ф197	195	7	54

Обозначения: * — гнезда, в которых обнаружены псевдоэргаты; *d* — диаметр купола, см; *n* — число колонн; *N* — размер пробы, экз.

В настоящее исследование вошли в основном данные морфометрии муравьев *F. aquilonia* гнезд 1969, 1986 и 1992 гг. комплекса “Квили” (*A1* — 7, 13 и 8 гнезд, соответственно) и муравьев гнезд 1986 г. комплекса *A2IS* (11 гнезд). Дополнительно, для оценки различий в хетотаксии рабочих, в анализ были включены пробы двух гнезд 1986 г. *F. lugubris* (52 и 56 экз.). Всего использованы результаты морфометрии более 2 тыс. экземпляров.

Комплекс *A1* состоит из одиночных гнезд и колоний. В 1966—1992 гг. здесь регистрировали от 122 до 252 муравейников (Захаров, Калинин, 2007). Ежегодные обследования показали, что комплекс *A1* граничил с поселением *F. lugubris*, и за более чем 30-летний период прошел периоды роста, депопуляции и деградации (Захаров, Калинин, 1998, 2007). Главным дестабилизирующим фактором были регулярные массовые полонки муравейников 1977—1985 гг. браконьерами, кабанами, дятлами. Параллельно шло общее ухудшение лесорастительных условий (усыхание древостоя, ветровалы, химические загрязнения), которое усугубило депопуляцию. К 1996 г. *A1* насчитывал лишь 47 жилых гнезд.

Комплекс *A2IS* расположен в 1.5 км от *A1* и представляет собой федерацию муравейников, общее число которых достигает 67 и характеризуется высоким уровнем обменов населением (Захаров с соавт., 1983). В 1986 г. поселение находилось на стадии роста и не испытывало столь сильного отрицательного влияния экологической обстановки, как *A1*, хотя полонки гнезд имели место и в этом комплексе.

Параметры муравейников *F. aquilonia*, из которых были взяты пробы, представлены в табл. 1. Морфометрическая обработка столь обширного материала была бы невозможна без метода изготовления массовых препаратов, разработанного ранее для исследования изменчивости муравьев (Длусский с соавт., 1998; Гилев с соавт., 2009). Его достоинствами являются стандартизация, высокая скорость измерений и возможность осуществлять повторные и дополнительные измерения на одних и тех же экземплярах.

Каждый экземпляр расчленили и помещали на липкую этикетку предметного стекла следующие фрагменты: головная капсула, обе мандибулы, рукоять (скапус) антенны, петиолярный сегмент брюшка и грудь. Части экземпляра размещали совместно, чтобы в ходе измерений последовательно регистрировать: число волосков на затылке головы справа и слева, состояние мандибулярных зубцов на обеих мандибулах, длину скапуса, форму чешуйки и хетотаксию левой стороны груди особи. Биометрия состояла из предварительного и основного этапов. На первом, необходимом для объективности измерений, определены градации изменчивости формы петиолярного сегмента и молярного края мандибул.

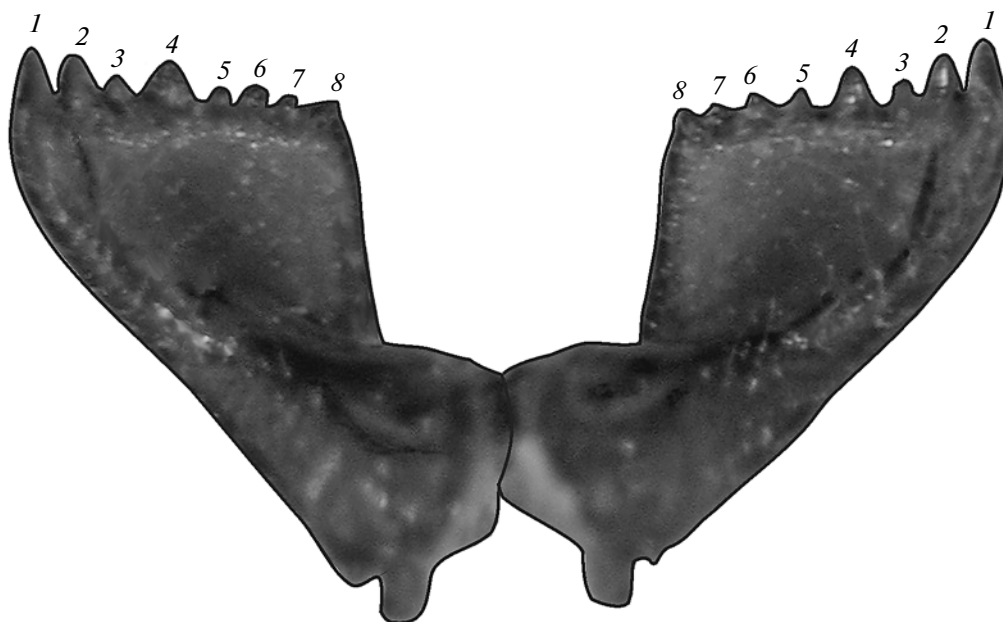


Рис. 1. Зубцы правой и левой мандибул.

У рабочих *F. aquilonia* (возможно, и всех *Formica* s.str.) существует множество разновидностей петиоля: с округлым верхним краем, коническим и трапециевидным, есть варианты петиоля с вырезками и без них. Выраженность формы петиолярного тергита (чешуйки) у рабочих неодинакова. Были выделены и зарисованы наиболее характерные, а затем с помощью программы CorelDraw X3 построена серия переходных рядов между ними, служившая эталоном для сравнения. Чешуйка муравьев часто асимметрична. В гнездовых пробах от 11 до 50% рабочих характеризовались асимметрией правой и левой стороны петиолярного тергита. Обе части могут отличаться по размерам (ширине и/или высоте), а также форме верхнего края, в котором одна сторона резко отличается от другой (например, одна округлая, другая угловатая или с вырезкой). В дальнейшем, при анализе частот асимметрии петиоля размерные отличия правой и левой части не принимались во внимание, и чешуйка считалась асимметричной в случае комбинативной формы верхнего края.

Изменчивость молярного края мандибулы определяется варьированием ее зубцов. Нормой для рыжих лесных муравьев считается 8 зубцов, и соответствующая ей молярная вариация может быть описана как 11111111. 1-й зубец — самый крупный из восьми, заметно отличается от соседних зубцов и 4-й (рис. 1). Зубцы могут утрачиваться, некоторые из них — удваиваться. Выявленные Висьневским (Wisniewski, 1975) среди 5 тыс. экз. редкие случаи утроения зубцов у исследованных нами *F. aquilonia* не встречались. Поэтому число

вершин n -го по порядку зубца правой и левой мандибулы (r_n и l_n , соответственно) оценивали по шкале 0-1-2, где 0 означал утрату и регистрировался по наличию диастемы, 1 — отсутствие отклонений (1 вершина), 2 — полное удвоение (2 вершины). Итоговая сумма значений (зубчатость) в этом случае соответствовала числу зубных вершин на правой и левой мандибулах (Rm и Lm , соответственно). По состоянию каждого из зубцов были описаны молярные вариации мандибул особи, а по сочетаниям вариаций правой и левой — соответствующие им зубные формулы. Наиболее сильные отклонения от симметрии жвал возникают при утратах и/или удвоениях зубцов. Возможны и размерные отличия между парными зубцами обеих мандибул, но в настоящем исследовании они во внимание не принимались.

На основном этапе под биноклем МБС-9 регистрировали: длину скапуса (Sc) по шкале окуляр-микрометра, число волосков на правой и левой сторонах затылочного края головной капсулы (Rh и Lh , соответственно), число волосков с левой стороны тела на передне-, средне- и заднегруди, асимметрию чешуйки (0 — нет, 1 — есть), форму чешуйки (по эталонным переходным рядам), состояние каждого из зубцов на правой и левой мандибулах. В последнем случае отмечались и случаи слабого раздвоения вершины, однако в дальнейшем анализе такая вариация зубца принималась за 1.

Статистическая обработка данных была выполнена с использованием программ Microsoft Excel 2007, Microsoft Access 2007 и Statistica 8 (StatSoft Inc., 1984–2008). В ходе анализа опреде-

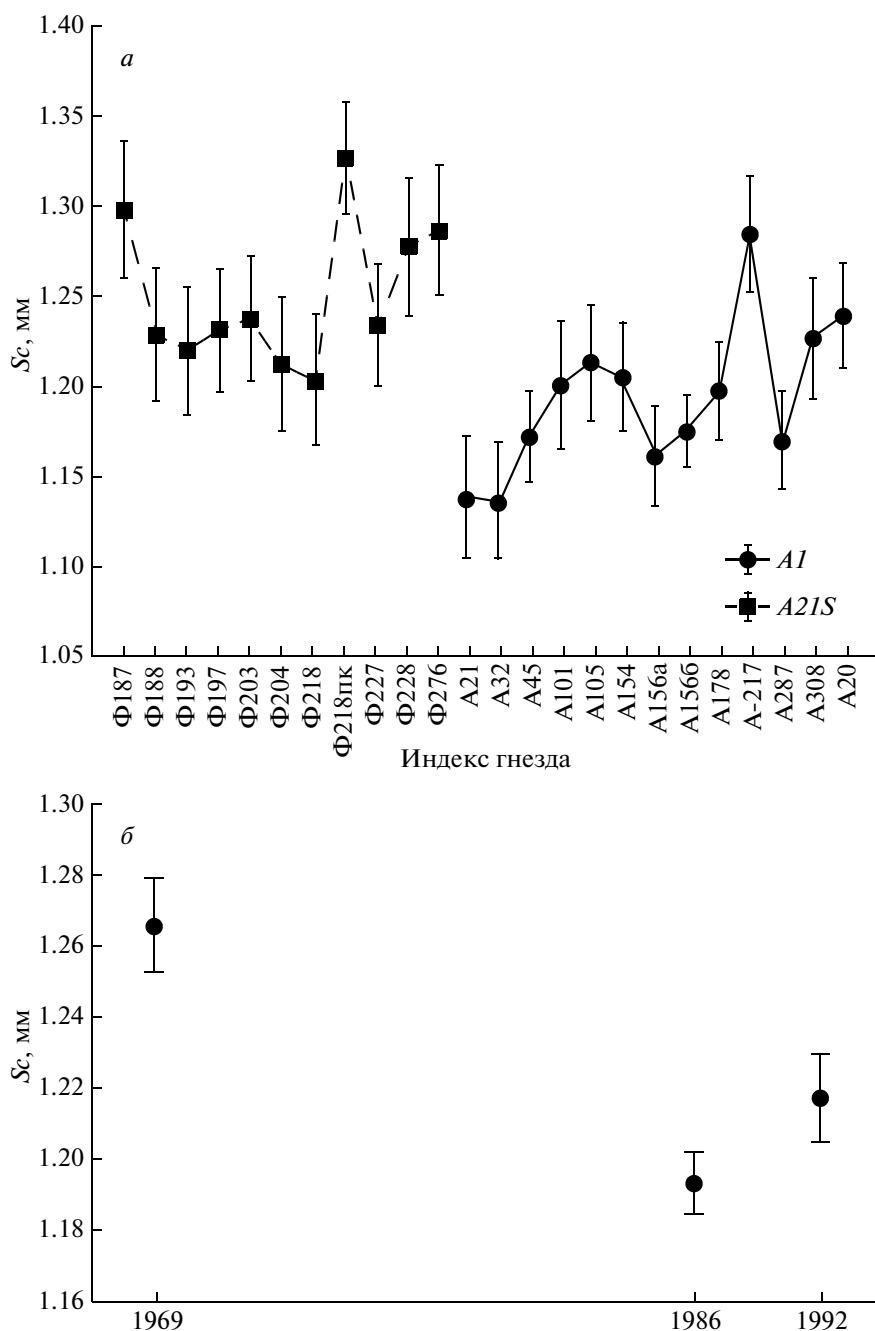


Рис. 2. Размерная вариабельность рабочих *F. aquilonia*: *a* — средние значения и 95% доверительные интервалы длины скапуса рабочих (*Sc*) из муравейников комплексов *A1* и *A21S* в сезоне 1986 г., *б* — то же у поколений 1969, 1986 и 1992 гг. комплекса *A1*.

лили статистические параметры распределений признаков рабочих муравьев. Для выбора критериев сравнения была оценена нормальность распределений исходных параметров как на уровне проб гнезд, так и выборки поселений в целом. Затем оценили нормальность расчетных показателей: суммарной хетотаксии затылка (X_z), суммарной хетотаксии отделов левой стороны груди (X_{gp}), суммарного индекса хетотаксии ($X_z + X_{gp}$) и суммарной зубчатости мандибул ($Rm + Lm$). Рас-

пределения всех характеристик, включая и размерный показатель (Sc), были достоверно отличны от нормального (тест Колмогорова-Смирнова, $p < 0.01$). Поэтому последующие сравнения проводили, используя непараметрические критерии (тесты Манна-Уитни, Уилкоксона и Крускала-Уоллиса). Оценка корреляций между признаками выполнена по непараметрическому критерию Спирмана.

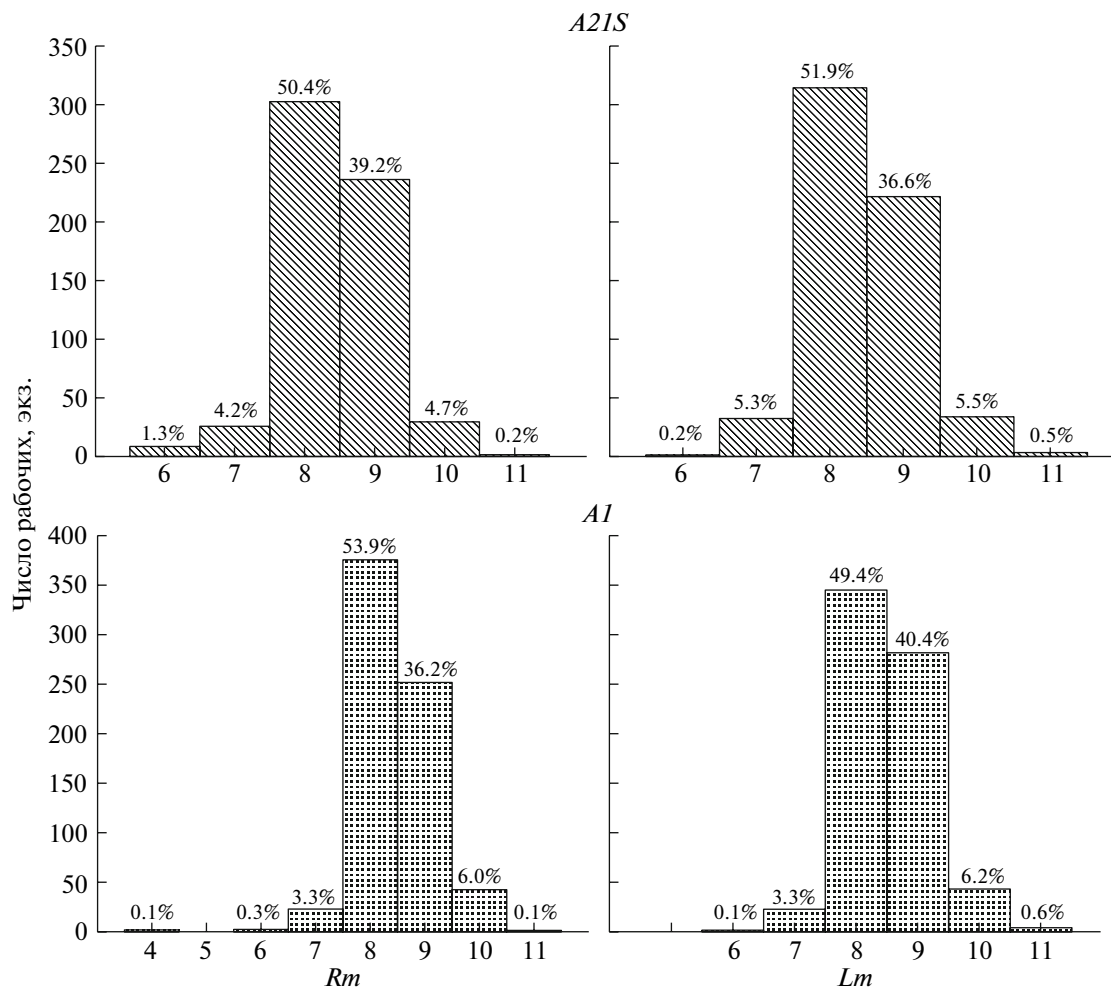


Рис. 3. Распределение рабочих комплексов *AI* и *A2IS* по зубчатости правой (*Rm*) и левой (*Lm*) мандибул. Приведены абсолютные и относительные (%) частоты.

Поскольку в оценках асимметрии, как показателя стабильности развития, желательно избегать случаев антисимметрии и направленной асимметрии (Гелашвили и др., 2004), то в отношении показателей, характеризующих хетотаксию обеих сторон головы, число вершин зубцов (зубчатость) и форму молярного края пары мандибул, а также форму сторон чешуйки, была проведена соответствующая проверка. Она показала, что *Rh* значительно меньше *Lh* как на уровне выборок, так и подавляющего большинства проб рабочих, что могло быть свидетельством направленной асимметрии, поэтому из оценок асимметрии хетотаксия затылка была исключена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дисперсионный анализ показал, что по исследованным признакам различия между семьями значительно выше отличий между выборками из разных комплексов либо разных поколений одного

комплекса. Иными словами, если судить по ограниченному числу и размерам проб муравьев, фактор семьи (муравейник) оказывал более значимое влияние на облик рабочих, чем их принадлежность к определенному поколению или популяции. Но, поскольку главная задача состояла в поиске показателей, пригодных для оценки общего состояния поселений, то основное внимание уделено результатам анализа выборок, образованных пробами определенного года и комплекса.

Размеры рабочих

По размерам рабочие *A2IS* превосходили муравьев из *AI* (рис. 2а). Различия достоверны (тест Манна-Уитни, $p < 0.05$) даже при исключении из выборки *A2IS* гнездовых проб с наиболее высокими для комплекса показателями ($\Phi 187$ и $\Phi 218$ пк).

Сопоставление выборок рабочих *AI* за 1969, 1986 и 1992 гг. выявило значимые размерные

Таблица 2. Частоты утрат и удвоений восьми зубцов правой и левой мандибул рабочих *F. aquilonia*, в % от числа мандибул (*Nm*)

Зубец	Комплекс							
	<i>A1</i>				<i>A2IS</i>			
	Мандибула							
	Правая (<i>Nm</i> = 696)		Левая (<i>Nm</i> = 696)		Правая (<i>Nm</i> = 599)		Левая (<i>Nm</i> = 599)	
	Утрата	Удвоение	Утрата	Удвоение	Утрата	Удвоение	Утрата	Удвоение
1-й	0	0	0	0	0.17	0	0.17	0
2-й	0.71	0	0.29	0	0.33	0.17	0.17	0
3-й	2.3	2.3	2.59	1.58	1.67	1.17	3.34	2.34
4-й	0.43	0.43	0.14	0.57	0.83	0.17	0.17	0.17
5-й	0.57	37.07	0.72	41.38	1.00	38.73	1.50	35.06
6-й	1.72	7.61	0.57	8.76	2.34	9.18	0.83	10.02
7-й	1.29	4.31	0.57	4.02	1.67	3.50	0.67	4.51
8-й	1.01	0.57	1.01	0.43	3.17	0.50	1.84	0

флуктуации населения (тест Крускала-Уоллиса, $p < 0.01$). Самый низкий размерный показатель зафиксирован в 1986 г. (рис. 2б).

Изменчивость молярного края мандибул

Зубчатость и индивидуальные вариации восьми зубцов

Значимой корреляции между размерами муравьев и зубчатостью мандибул нет. В обоих комплексах мода и медиана зубчатости правой (*Rm*) и левой мандибул (*Lm*) рабочих соответствовали 8. Близки к 8 и средние значения: $Rm = 8.42 \pm 0.71$ и $Lm = 8.43 \pm 0.71$ (*A2IS*); $Rm = 8.44 \pm 0.70$ и $Lm = 8.51 \pm 0.70$ (*A1*). В обеих выборках диапазон изменения зубчатости мандибул рабочих довольно значителен и составил 6–11 и 4–11, соответственно (рис. 3). В пределах выборок значимых различий между левой и правой мандибулами по зубчатости не было. Достоверно отличались между собой *Rm* рабочих *A1* и *Lm* рабочих *A2IS*.

Распространенными явлениями оказались удвоения и утраты зубцов. Выражена дифференциация зубцов по изменчивости, о чем свидетельствует табл. 2, где для правой и левой мандибул муравьев *A1* и *A2IS* приведены частоты отклонений от 1 каждого из восьми зубцов.

Наименее изменчив 1-й зубец. Ни у одного из рабочих обоих поселений не было удвоений зубца, выявлена единственная особь с отсутствием зубца на обеих мандибулах.

Несколько выше изменчивость 2-го зубца и распространенность его уклонений. Удвоения зубца редки: в *A2IS* найден 1 рабочий, а в *A1* — 4 особи из разных гнезд. Более распространены случаи утраты зубца, которые зарегистрированы у 3 особей из 3 гнезд *A2IS* и 7 особей из 5 гнезд *A1*.

3-й зубец из первых четырех наиболее изменчив. Рабочие с удвоением или утратой зубца по

крайней мере в одной из мандибул имелись во всех гнездовых пробах обоих поселений (по 1–10 экз.).

Изменчивость 4-го зубца почти такая же, как у 2-го и заметно ниже, чем у 3-го. Удвоение либо утрата зубца хотя бы в одной из мандибул отмечены у 8 особей из 6 гнезд *A2IS* и 11 особей из 5 гнезд *A1*.

Самый изменчивый из восьми зубцов — 5-й. Причем его удвоение явно доминирует над утратой (см. табл. 2). Отклонения по нему зарегистрированы у 344 муравьев из *A2IS* и 427 — из *A1*. Экземпляры с отклонениями зубца от 1 найдены во всех пробах обоих поселений (по 4–16 экз.).

Менее изменчив 6-й зубец. Его удвоение также встречается чаще, чем утрата. Отклонения обнаружены у 121 и 122 муравьев из *A2IS* и *A1*, соответственно. Рабочие с отклонениями 6-го зубца найдены во всех пробах *A2IS* (по 7–15 экз.) и в 12 из 13 проб *A1* (по 1–16 экз.).

Еще ниже изменчивость 7-го зубца. Преобладает удвоение над утратой. Отклонения отмечены лишь у 60 и 67 муравьев из *A2IS* и *A1*, соответственно. Тем не менее, рабочие с отклонениями зубца встречались во всех пробах обоих поселений: *A2IS* (по 2–9 экз.), *A1* (по 1–11 экз.).

Наименее изменчив из последних четырех зубцов — 8-й. Его утрата встречается чаще, чем удвоение. Отклонения отмечены у 33 рабочих из *A2IS* и 20 рабочих из *A1*. Но, если в *A2IS* рабочие с видоизменениями имелись во всех пробах (по 1–7 экз.), то в *A1* они были представлены лишь в пробах 10 из 13 гнезд.

Достоверных корреляций между варьированием зубцов, относящихся к одной жвале, как и корреляций между их состоянием на правой и левой жвалах не выявлено.

Общее представление о сравнительной изменчивости восьми мандибулярных зубцов у рабочих *F. aquilonia* из комплексов *A1* и *A2IS* дает график

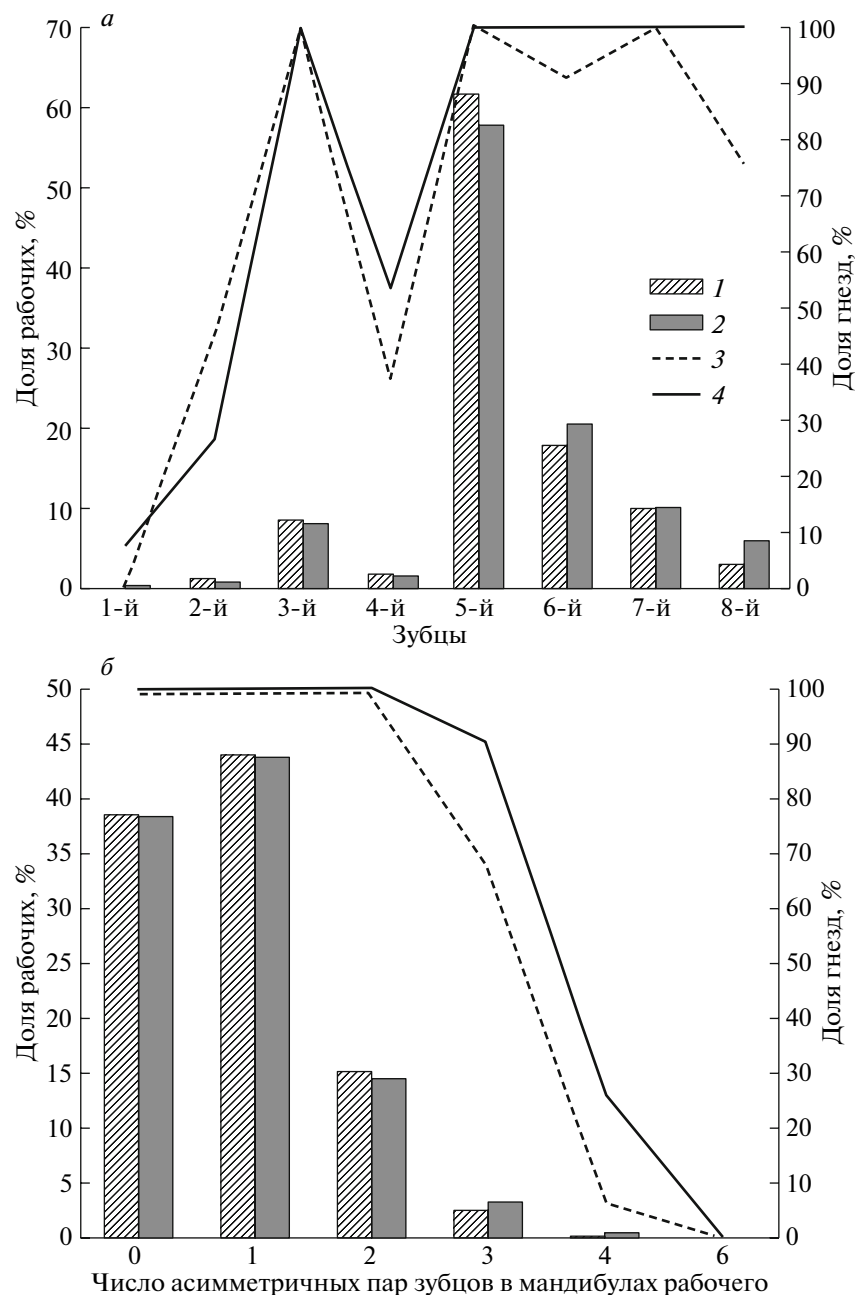


Рис. 4. Изменчивость мандибулярных зубцов у рабочих *F. aquilonia* комплексов *A1* и *A2IS* в 1986 г.: *a* — сравнительная изменчивость 1–8-го зубцов мандибилы и доля гнезд, в которых были особи с удвоением либо утратой зубца в любой из мандибил; *б* — распределение рабочих по количеству асимметричных пар зубцов в мандибулах и доля гнезд, в которых встречались рабочие с асимметрией 0–6 пар мандибулярных зубцов; 1 — доля рабочих *A1*; 2 — то же *A2IS*; 3, 4 — доля гнезд *A1* и *A2IS*, соответственно.

на рис. 4а, где каждый зубец охарактеризован долей особей, у которых он утрачен либо удвоен, а также процентом гнезд, в которых были рабочие с отклонениями зубца от нормы. За исключением 1-го и 2-го, различия в частотах варьирования остальных смежных зубцов достоверны ($p < 0.05$). В свою очередь, различия между выборками *A1* и *A2IS* в частотах варьирования зубцов недостовер-

ны, и в целом их сравнительная изменчивость в обоих поселениях единообразна.

Стоит отметить, что утраты зубцов в отличие от удвоений всегда имеют непарный характер, и асимметрия молярного края мандибил возникает даже при потере одного зубца. Доля муравьев с утратами одного и более зубцов составила 11% в комплексе *A1* и 16% в *A2IS*. Семьи внутри поселе-

Таблица 3. Частоты зубных формул, общих для мандибул рабочих из *A1* и *A2IS* (выборки 1986 г.), “зеркальные” формулы объединены

№	Зубная формула		Число особей		Доля особей, %	
	П	Л	<i>A1</i>	<i>A2IS</i>	<i>A1</i>	<i>A2IS</i>
1	11111111	11111111	191	159	27.44	26.54
2	11111111	11112111	189	149	27.16	24.87
3	11112111	11112111	71	67	10.20	11.19
4	11111111	11112211	23	17	3.30	2.84
5	11112111	11112211	23	14	3.30	2.34
6	11111111	11111211	17	27	2.44	4.51
7	11111211	11112111	16	11	2.30	1.84
8	11111121	11111111	15	10	2.16	1.67
9	11111111	11011111	11	10	1.58	1.67
10	11112111	11112121	8	4	1.15	0.67
11	11112111	11111121	5	3	0.72	0.50
12	11112121	11111111	5	5	0.72	0.83
13	11111111	11211111	5	7	0.72	1.17
14	11211111	11112111	5	3	0.72	0.50
15	11111211	11111211	4	4	0.57	0.67
16	11212111	11112111	4	3	0.57	0.50
17	11112011	11112111	4	1	0.57	0.17
18	11111111	11110111	4	1	0.57	0.17
19	11112211	11111211	3	1	0.43	0.17
20	11012111	11111111	3	2	0.43	0.33
21	11111011	11111111	3	3	0.43	0.50
22	11112111	11012111	2	2	0.29	0.33
23	11112111	11011111	2	3	0.29	0.50
24	11112110	11111111	2	4	0.29	0.67
25	11111111	11111110	2	6	0.29	1.00
26	11112101	11112111	2	3	0.29	0.50
27	<i>11112111</i>	<i>11111221</i>	1	1	0.14	0.17
28	<i>11112111</i>	<i>11110211</i>	1	1	0.14	0.17
29	11112111	11110111	1	3	0.14	0.50
30	<i>11112111</i>	<i>11012110</i>	1	1	0.14	0.17
31	11111221	11111111	1	1	0.14	0.17
32	<i>11111211</i>	<i>11011111</i>	1	1	0.14	0.17
33	<i>11111122</i>	<i>11111111</i>	1	1	0.14	0.17
34	<i>11111121</i>	<i>11112211</i>	1	1	0.14	0.17
35	<i>11111111</i>	<i>11111101</i>	1	3	0.14	0.50
36	<i>11111011</i>	<i>11112111</i>	1	1	0.14	0.17
37	<i>11111011</i>	<i>11111211</i>	1	1	0.14	0.17
38	11211111	11111211	1	1	0.14	0.17
39	11112221	11112111	1	1	0.14	0.17
40	11111110	11112111	1	1	0.14	0.17
41	11112111	11111101	1	2	0.14	0.33
Всего	17	15	634	539	91.09	89.98

Примечание. П и Л — молярные вариации на правой и левой мандибулах; жирным шрифтом выделены симметричные комбинации, курсивом — комбинации, не имевшие “зеркальных” аналогов.

Таблица 4. Численность и долевое распределение групп рабочих *A1* и *A2IS*, отличающихся по состоянию молярного края пары мандибул

Состояние мандибул	<i>Rm + Lm</i>	Симметрия зубцов	Отклонения зубцов	Число особей		Доля особей, %	
				<i>A1</i>	<i>A2IS</i>	<i>A1</i>	<i>A2IS</i>
1	>16	Нет	+	347	272	49.86	45.41
2	=16	Да	Нет	191	159	27.44	26.54
3	>16	Да	+	77	71	11.06	11.85
4	<16	Нет	—	27	32	3.88	5.34
5	=16	Нет	±	26	31	3.74	5.18
6	>16	Нет	±	23	29	3.30	4.84
7	<16	Нет	±	5	5	0.72	0.83
Всего				696	599	100.00	100.00

Примечание. *Rm + Lm* — общее число зубцов в мандибулах особи, “+” — удвоение зубцов, “—” — утрата, “±” — удвоение и утрата.

ний могут весьма значительно различаться по содержанию таких рабочих: в пробах из *A1* их доля варьировала от 4 до 21%, а в пробах из *A2IS* от 7 до 30%. По наблюдениям Висьневского (Wisniewski, 1975) утраты зубцов у молодых рабочих отсутствуют, и информация по встречаемости особей с утратами мандибулярных зубцов может стать полезной в исследовании динамики возрастного состава рабочего населения.

Вариации молярного края и зубные формулы

Вариации молярного края мандибул в силу удвоений и утрат зубцов чрезвычайно разнообразны. В общей сложности в выборках *A1* и *A2IS* 1986 г. у 1295 муравьев был обнаружен 101 вариант, из которых 52 встречались и на левой, и на правой жвале. Однако лишь три из них обычны для случаев мандибулярной симметрии (табл. 3). Вариация 11111111 (норма — зубцы обеих мандибул без отклонений) отмечена у 27% рабочих; 11112111 (с парным удвоением 5-го зубца) — у 10–11%, а вариация 11111211 (с парным удвоением 6-го) — у 0.6–0.7% рабочих. Вариации с симметричным удвоением 3-го зубца (11211111) и 7-го (11111121) уже единичны. Первая зарегистрирована у единственного рабочего из *A1*, вторая — у рабочего из *A2IS*. Еще реже встречаются муравьи, мандибулы которых симметричны, если какие-то зубцы утрачены — в пробах обоих поселений за 1986 г. подобных случаев симметрии не выявлено. Не отличались оба поселения и по соотношению рабочих с разным числом асимметричных пар зубцов в мандибулах (рис. 4б).

В результате комбинирования молярных вариаций правой и левой жвалы возникает сочетание, которое может быть определено как зубная формула особи (выявлено 176 комбинаций, подавляющее большинство которых “зеркальны”). При

сравнении частот всех формул по критерию Уилкоксона различия между муравьями поселений оказались значимы ($p < 0.05\%$). Они обусловлены несовпадением спектров по единично встречающимся типам. Около 10% муравьев в каждом поселении имели уникальные комбинации. При их исключении из анализа отличия оказались недостоверными.

В табл. 3 представлены только те формулы, которые зарегистрированы у муравьев обоих поселений. “Зеркальные” варианты здесь объединены как однотипные, для каждой формулы приведены абсолютные и относительные частоты в выборках *A1* и *A2IS*. Выделены формулы симметричных мандибул и тех асимметричных, у которых не зарегистрированы “зеркальные” варианты.

Сходной в поселениях оказалось и долевое распределение семи групп рабочих, выделенных по общему состоянию мандибул. Состояние охарактеризовано по суммарной зубчатости обеих жвал, наличию симметрии между всеми зубцами, а также типу отклонений (табл. 4).

Существенно, что перекрестное сравнение всех гнездовых проб 1986 г. между собой по критерию Уилкоксона (13 из *A1* и 11 из *A2IS*) не выявило достоверных различий между ними по соотношению групп рабочих с разным состоянием мандибул. Близкой в обоих комплексах в 1986 г. была и доля рабочих с врожденной асимметрией мандибул, которую оценили, исключив из анализа экземпляры с утратами 1 и более зубцов в любой из жвал. В *A1* она составила 56.4%, в *A2IS* — 54.2%.

Сопоставление трех поколений *A1* выявило определенные различия между ними. Поколение 1992 г. выделялось повышенной долей рабочих с утратами зубцов (17.4%), что значимо отличалось от показателей 1969 и 1986 гг. (10.5 и 11.6%, соответственно). Обращает на себя внимание и увеличение доли рабочих с врожденной асимметрией

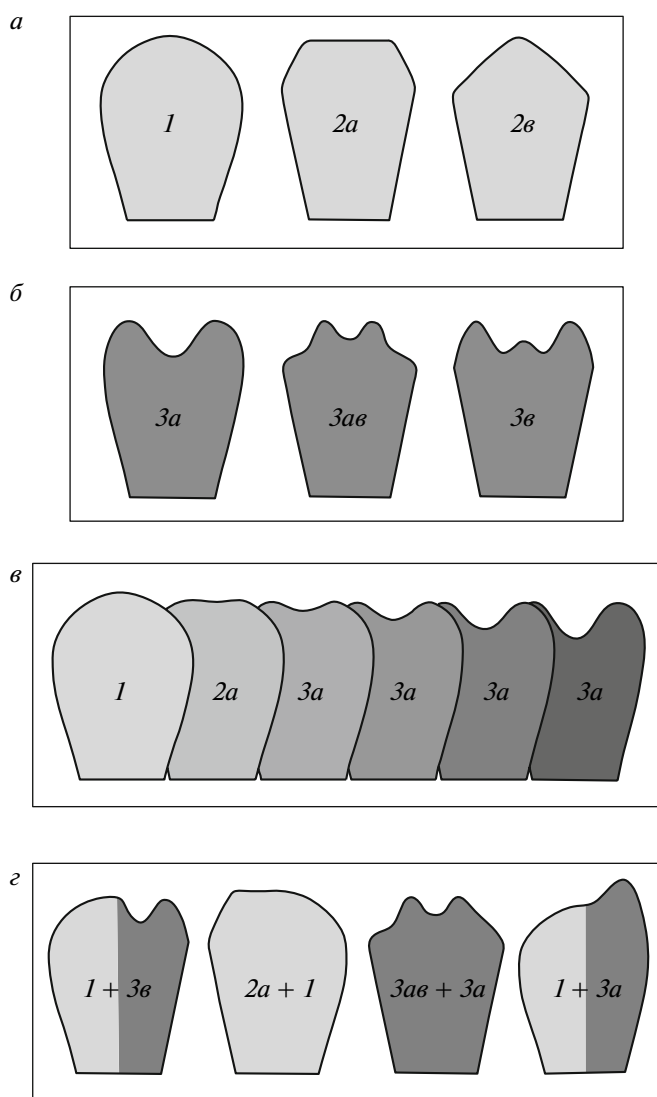


Рис. 5. Разнообразие чешуйки у рабочих *F. aquilonia*: а — простые типы, б — сложные типы, в — один из вариантов переходного ряда между типами, г — некоторые комбинативные типы чешуйки. Пояснения в тексте.

мандибул. Если в 1969 г. их доля составляла 50.0%, то в 1986 и 1992 — 56.4 и 54.1%.

Форма петиолярного сегмента

Разнообразие петиоля, точнее петиолярного тергита (чешуйки) у рыжих лесных муравьев достаточно велико. Тем не менее, оно сводимо к шести основным типам, изображенным на рис. 5. Три типа чешуйки без выемок по верхнему краю, но различные геометрически (1, 2а и 2в), можно назвать простыми (рис. 5а); три других, с вырезками (3а, 3в и 3ав) — сложными (рис. 5б). Выраженность любого типа у рабочих может варьировать. Но построение переходных рядов позволило сравнительно легко проводить типизацию по хо-

ду биометрии (рис. 5в). Крайне редки чешуйки с пятью и более вырезками: всего у 5 рабочих из 2832, собранных в разные годы, зарегистрированы столь необычные варианты петиоля. Но распространена асимметрия, при которой правая и левая сторона чешуйки неодинаковы по форме, так что чешуйка выглядит комбинацией двух типов (рис. 5г).

У экземпляров из выборок 1986 г. было выявлено 26 типов чешуйки (рис. 6), из которых 6 — основных, 2 — редких и 18 — комбинативных (“зеркальные” варианты были объединены как однотипные). Спектр разнообразия чешуйки был шире у рабочих *A2IS*: 25 типов (6 основных, 2 редких и 17 комбинативных), тогда как у рабочих из *A1* встречалось лишь 17 типов (6 основных и 11 комбинативных); общими для муравьев обоих поселений оказались 16. По долевого распределению 6 основных типов чешуйки, значимые различия между выборками отсутствовали, но по распределению 10 комбинативных типов, которые встречались у рабочих обоих поселений, выборки достоверно отличались (тест Уилкоксона, $p = 0.028$). В общей сложности доля рабочих с комбинативной чешуйкой составила в *A2IS* 32%, тогда как в *A1* — 15%.

Как и в случае мандибул, на выборках *A1* 1969, 1986 и 1992 гг. прослеживается увеличение доли рабочих с асимметрией формы чешуйки. Если в 1969 и 1986 гг. она составляла 12.1 и 15.4%, соответственно, то к 1992 г. достигла уже 19.6% (различия между 1969 и 1992 гг. достоверны при $p < 0.05$).

Индексы асимметрии

По результатам изучения асимметрии петиоля и мандибул муравьев *F. aquilonia* были рассчитаны индексы асимметрии мандибул, чешуйки и интегральный индекс, характеризующий асимметрию рабочих *A1* и *A2IS* по двум признакам. Кроме того, оценена достоверность изменений интегрального показателя асимметрии у рабочих трех поколений *A1*. Рабочие с утратами зубцов были исключены из анализа, поскольку утрата зубцов возникает уже на имагинальной стадии и не связана с условиями развития расплода.

B_{md} — индекс асимметрии мандибул. При любых способах оценки асимметрии мандибул нельзя использовать абсолютную разность в зубчатости правой и левой ($|Rm - Lm|$), но только сумму отклонений в каждой из восьми пар зубцов. Как показало настоящее исследование, разница в зубчатости двух мандибул $|Rm - Lm|$ может быть равной 0 даже при явной асимметрии молярного края, когда на правой и левой мандибулах удваиваются разные зубцы. Поэтому B_{md} определялся на основании расчета суммы отклонений от симметрии в 8 парах зубцов. B_{md} особи принимался

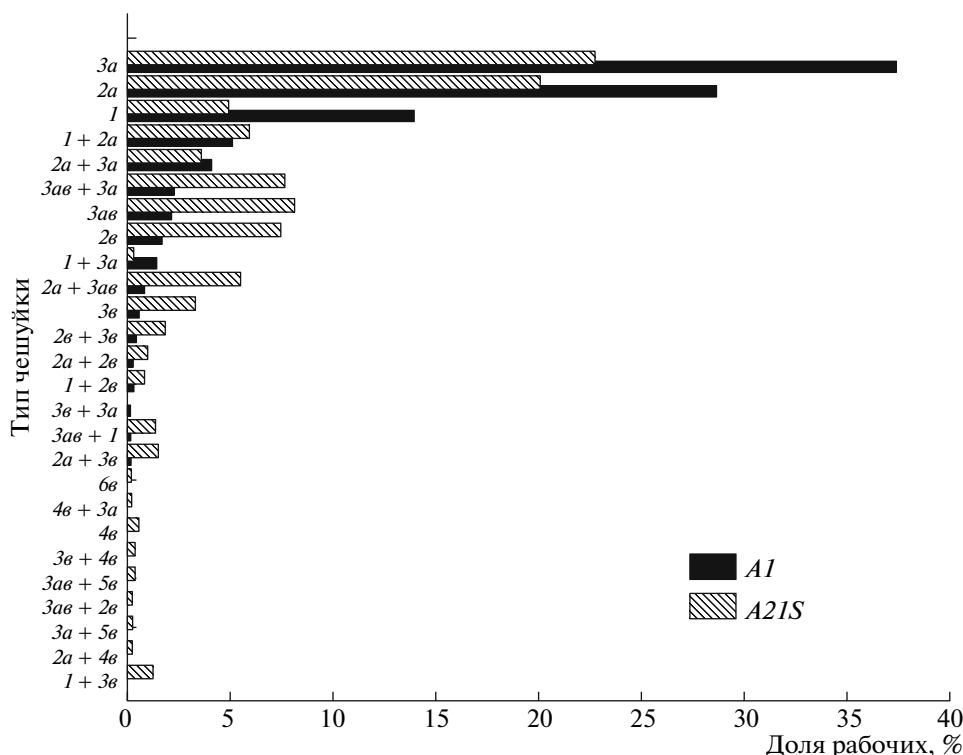


Рис. 6. Встречаемость типов чешуйки у рабочих *F. aquilonia* из комплексов A1 и A2IS в 1986 г.

равным 0, если сумма отклонений в 8 парах зубцов мандибул — $\sum d_n = 0$, где $d_n = |r_n - l_n|$ — абсолютная разность значений (числа вершин) правого и левого зубцов n -ой пары. B_{md} принимался за 1, если $\sum d_n > 0$, т.е. отклонения от симметрии имелись, по меньшей мере, в одной из пар зубцов.

B_{pt} — индекс асимметрии чешуйки, принимался равным 0, если левая и правая стороны чешуйки были одинаковы по форме (разница в размерах сторон не учитывалась). В противном случае, если форма чешуйки оказывалась комбинативной (например, 1 + 2a), B_{pt} принимался за 1.

Достоверная корреляция между B_{md} и B_{pt} отсутствовала. Оба индекса не обнаружили явной зависимости от $\mathcal{S}_c$, поэтому их последующая нормировка по размерам особей не проводилась, и интегральный индекс, характеризующий асимметрию особи по двум признакам, рассчитывался как $B = (B_{md} + B_{pt})/2$.

У муравьев A1 индекс B составил в среднем 0.36, а у рабочих A2IS — 0.44, и различия высоко достоверны по критерию Манна-Уитни ($p < 0.01$).

Сопоставление между собой выборок A1 1969, 1986 и 1992 гг. по тесту Манна-Уитни показало, что индекс асимметрии рабочих значительно вырос уже к 1986 г. ($p < 0.05$). Если в 1969 г. его среднее значение соответствовало 0.32, то в 1986 и 1992 гг. оно составляло в обоих случаях 0.36 (рис. 7).

Хетотаксия

По хетотаксии муравьи из A1 значительно превосходили рабочих из A2IS. Ниже приведены параметры распределений рабочих по опушению головы, левой стороны грудного отдела, а также общему показателю, рассчитанному как сумма двух первых (табл. 5).

Различия между муравьями двух поселений высоко достоверны по непараметрическому кри-

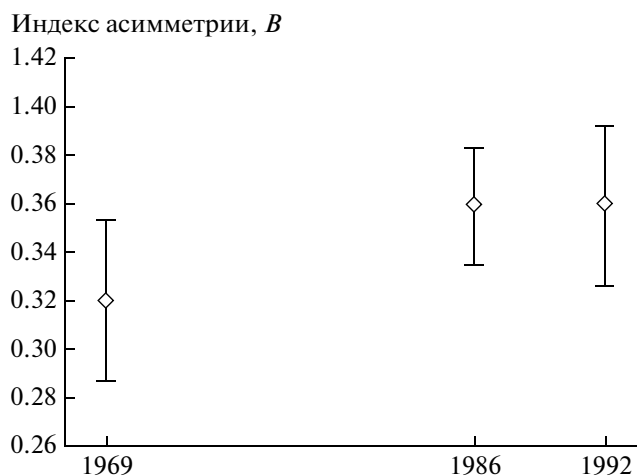


Рис. 7. Индекс асимметрии B у трех поколений рабочих *F. aquilonia* комплекса A1. Приведены средние и 95% доверительные интервалы.

Таблица 5. Индексы хетотаксии затылочного края головы (X_z), левой стороны грудного отдела (X_{gp}) и суммарный ($X_z + X_{gp}$) у рабочих *F. aquilonia* (*A1* и *A2IS*) и рабочих двух семей *F. lugubris*, по данным 1986 г.

Выборка	N рабочих	Индексы	Среднее $\pm$ ст. отклонение	Медиана	min—max
<i>A1</i>	696	X_z	10.9 ± 7.02	10	0—35
		X_{gp}	8.8 ± 5.45	8	0—30
		$X_z + X_{gp}$	19.7 ± 11.09	18	0—64
<i>A2IS</i>	599	X_z	7.2 ± 4.82	7	0—28
		X_{gp}	6.1 ± 3.70	6	0—20
		$X_z + X_{gp}$	13.3 ± 7.19	13	0—38
<i>F. lugubris</i>	108	X_z	25.7 ± 5.97	26	10—44
		X_{gp}	32.9 ± 7.12	33	17—52
		$X_z + X_{gp}$	58.6 ± 11.30	59	30—87

терию Манна-Уитни ($p < 0.01$). Причем в комплексе *A1* по сравнению с *A2IS* выше уровень меж- и внутрисемейных различий муравьев (рис. 8а). Существует слабая, но достоверная положительная корреляция между опушением и размерами рабочих *F. aquilonia*. Коэффициенты корреляции Спирмана между длиной скапуса антенны (Sc) и суммарным индексом хетотаксии особи ($X_z + X_{gp}$) положительны и составили 0.31 у муравьев *A1* и 0.21 у рабочих *A2IS* ($p < 0.05$ в обоих случаях). Но, как ясно из сопоставления графиков на рис. 2а и 8а, при меньших в среднем размерах рабочие *A1* характеризовались более высокой хетотаксией, чем муравьи *A2IS*.

Сравнение выборок *A1* за 1969, 1986 и 1992 гг. показало, что за более чем два десятилетия характер опушения рабочих достоверно изменился, причем значимое увеличение хетотаксии ($p < 0.05$) было достигнуто, как показало сравнение выборок по критерию Крускала-Уоллиса, уже к 1986 г. (рис. 8б).

Несмотря на безусловную разницу в опушении *F. aquilonia* и *F. lugubris*, распределения рабочих двух видов по хетотаксии заметно перекрываются (табл. 5). Анализ проб 1986 г. из *A1* и *A2IS* в соответствии с предельными значениями хетотаксии головы и груди двух видов *Formica* показал следующее. В *A1* рабочие с опушением, которое встречается у трети муравьев из семей *F. lugubris*, присутствовали в пробах всех 13 гнезд (от 2 до 15% рабочих в пробе, в среднем 4%), тогда как в *A2IS* лишь в 3 из 11 гнезд имелось не более 2% таких особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты говорят о том, что по показателям хетотаксии поколения муравьев из одного и того же поселения *F. aquilonia*, разделенные большими временными интервалами, отличались не меньше, чем население двух локальных

популяций одного сезона. Так, в комплексе *A1* среднее значение индекса хетотаксии груди рабочего (X_{gp}) составило в 1969, 1986 и 1992 гг. 5.79 ± 5.58 , 8.82 ± 5.45 и 9.24 ± 5.75 волосков, соответственно, тогда как у муравьев из комплекса *A2IS* тот же показатель в 1986 г. не превысил 6.14 ± 3.70 . Общей для трех поколений поселения *A1* была неизменно высокая по сравнению с населением *A2IS* дисперсия значений признака. Дополнительным свидетельством неоднородности семей *A1* по составу населения является наличие в пробах всех обследованных муравейников 1986 г. от 2 до 15% особей с опушением, обычным для *F. lugubris*. Поскольку в окрестностях комплекса *A1* вплоть до 1992 г. сохранялись гнезда этого вида (личное сообщение А.А. Захарова), увеличение хетотаксии населения комплекса *A1*, видимо, вызвано ослаблением межвидовой изоляции в годы массовых разрушений муравейников обоих видов. Насколько устойчивым стало изменение данного признака у муравьев *A1*, покажут исследования морфометрии более отдаленных поколений комплекса.

На фоне увеличения хетотаксии размеры рабочих поселения *A1* уменьшились с 1969 г. ($Sc = 1.27 \pm 0.13$ мм) к 1986 г. ($Sc = 1.19 \pm 0.12$ мм), что говорит об изменении режима питания личинок. Последнее особенно заметно при сравнении населения *A1* с рабочими из федеративного комплекса *A2IS* сезона 1986 г., у которых размерный показатель составлял 1.25 ± 0.14 мм. Взятые сами по себе, размерные отличия малоинформативны без показателей, отражающих колебания численности населения муравейников. Изменение размеров особей от одного к другому поколению зависит от флуктуации соотношения численностей рабочих и личинок и может быть проявлением противоположных по смыслу тенденций: роста количества расплода или убыли рабочих в семьях. Но отчетливое снижение валовых характеристик комплекса *A1* (числа жилых муравейников, зани-

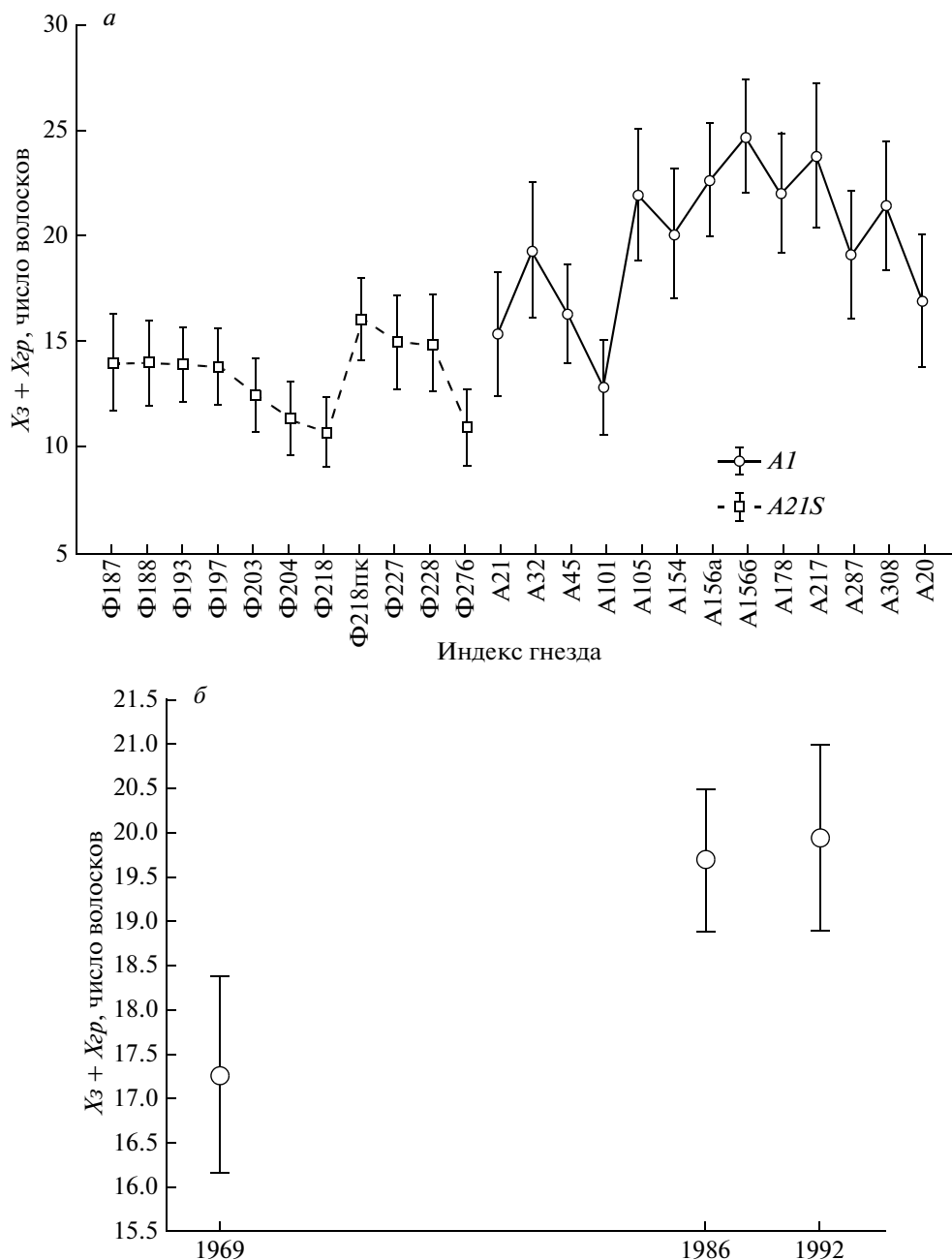


Рис. 8. Изменчивость рабочих *F. aquilonia* по суммарному индексу хетотаксии ($X_z + X_{zp}$): *а* — средние и 95% доверительные интервалы индекса у рабочих из муравейников комплексов *A1* и *A21S* в сезоне 1986 г., *б* — то же у поколений 1969, 1986 и 1992 гг. комплекса *A1*.

маемой ими площади, среднего диаметра, доли гнезд высоких размерных классов) в интервале 1969–1992 гг. (Захаров, Калинин, 2007), указывает на отрицательный прирост численности населения семей. В таком случае уменьшение средних размеров рабочих особей поселения *A1* следует рассматривать в качестве дополнительного маркера идущих в популяции негативных процессов.

Результаты изучения и сравнительного анализа изменчивости правой и левой мандибул рабо-

чих по таким характеристикам, как зубчатость, относительная частота удвоений и утрат 1–8-го зубцов, частотные спектры молярных вариаций, согласуются с мнением Висьневского об отсутствии различий между правыми и левыми жвалами у видов группы *Formica rufa* (Wisniewski, 1975). Между рабочими двух поселений не было значимых отличий по перечисленным выше характеристикам, а также по суммарной зубчатости мандибул и частотам зубных формул. Достоверно отли-

чались зубчатость правых мандибул муравьев *A1* и левых мандибул рабочих *A2IS*. Но в целом изменчивость молярного края жвал у муравьев обоих поселений достаточно единообразна. Очевидно, она отвечает размерно-функциональной дифференциации мандибулярных зубцов и является общей для всех видов из группы *Formica rufa*. Но, если между муравьями *A1* и *A2IS* сезона 1986 г. по множеству характеристик мандибул наблюдалось сходство, то между поколениями *A1* 1969, 1986 и 1992 гг. — определенные различия. Поколение 1969 г. отличалось от поколений 1986 и 1992 гг. меньшей долей рабочих с врожденной асимметрией мандибул (50.0% против 56.4 и 54.1%, соответственно). В свою очередь, поколение 1992 г. выделялось повышенным содержанием особей с утратами зубцов в мандибулах (17.4%,) тогда как в 1969 и 1986 гг. их доля составляла 10.5 и 11.6%.

При сходстве в мандибулярной изменчивости рабочие *A1* и *A2IS* сезона 1986 г. отличались по разнообразию петиолярного сегмента. Диапазон изменчивости у муравьев *A2IS* был шире и включал почти весь набор вариантов, выявленных у рабочих *A1*. Из 26 типов чешуйки, среди которых 6 основных, 2 — редких и 18 — комбинативных, общими для муравьев обоих поселений оказались только 16. Значимые различия проявились в первую очередь в частотном спектре комбинативных типов, представленных у 32% особей *A2IS*. Вместе с тем, сравнение поколений 1969, 1986 и 1992 гг. поселения *A1* показало, что доля особей с комбинативной чешуйкой в этом временном ряду достоверно увеличилась с 12.1 и 15.4% (в 1969 и 1986 гг.) до 19.6% (в 1992 г.).

Индекс асимметрии *B*, использованный в определении различий между тремя поколениями рабочих поселения *A1*, а также — между муравьями комплексов *A1* и *A2IS* сезона 1986 г., имеет во многом ориентировочный характер. Пока не совсем ясно, является ли его увеличение результатом гибридизации близких видов или он отражает дестабилизацию условий развития в муравейниках. Но его значимое увеличение у поколений рабочих *A1*, разделенных двумя десятилетиями, может служить еще одним указанием на изменение качественного состава населения муравейников комплекса.

Ранее А.А. Захаровым по результатам мониторинга было выделено несколько различных периодов в жизни поселения *A1*: интенсивного роста и расселения (1966–1977 гг.), депопуляции (1977–1988), общей депрессии (1989–1996) и стабилизации (1997–2005) (Захаров, Калинин, 2007). Полученные в настоящем исследовании результаты говорят о том, что значимые изменения (снижение размеров рабочих, увеличение хетотаксии и асимметрии) совпали с периодом депопуляции, который характеризуется частыми вынужденными переселениями семей, массовой фрагментацией

и измельчением гнезд. В дальнейшем, на стадии общей депрессии, показатели асимметрии и хетотаксии населения *A1* оставались повышенными, отмечалось лишь некоторое увеличение размеров рабочих. Последнее может объясняться падением продуктивности семей. Косвенно это подтверждает не только сокращение числа гнезд с 204 в 1987 г. до 135 в 1992 г., но и увеличение доли муравейников с диаметром купола не более 60 см (Захаров, Калинин, 2007).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна д.б.н. А.А. Захарову за идею, предоставление проб муравьев и регулярные консультации по истории комплексов *F. aquilonia* заказника; Н.В. Лавровой, изготовившей все препараты.

Работа поддержана РФФИ (06-04-48958).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В., 2004. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Вып. 7. Тольятти. С. 45–59.
- Гилев А.В., 2002. Эколого-морфологический анализ популяционной структуры и изменчивости рыжих лесных муравьев (*Formica s.str.*) на Среднем Урале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с. — 2003. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале // Успехи соврем. биол. Т. 123. № 3. С. 223–228.
- Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., 2009. Методы сбора, хранения и морфометрии муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы 13 Всерос. мирмекол. симпозиума. Нижний Новгород. С. 263–271.
- Длусский Г.М., 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica* // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузовский науч. сб. Саратов. Вып. 6 (8). С. 13–36.
- 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.
- Захаров А.А., 2003. Видовая специфика внутривидовых структур у рыжих лесных муравьев // Успехи соврем. биол. Т. 123. № 3. С. 257–266.
- Захаров А.А., Калинин Д.А., 1998. Деградация комплекса муравейников *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) и сопутствующие структурные изменения // Успехи соврем. биол. Т. 118. Вып. 3. С. 361–372. — 2007. Реструктуризация и сохранение жизнеспособности комплекса муравейников *Formica aquilonia* в критических условиях // Успехи соврем. биол. Т. 127. Вып. 3. С. 190–202.

- Захаров А.А., Орлова Т.А., Суворов А.А., Демченко А.В., 1983. Структура федерации у муравьев *Formica aquilonia* // Зоол. журн. Т. 62. № 12. С. 1807–1817.
- Захаров А.А., Саблин-Яворский А.Д., 1998. Муравьи в изучении биологического разнообразия // Успехи соврем. биол. Т. 118. Вып. 3. С. 246–264.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 216 с.
- Орлова Т.А., 1991. Использование морфометрических признаков для анализа структуры комплексов рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы 9 Всесоюзн. мирмекол. симпозиума. М. С. 101–103.
- Czechowski W., 1996. Colonies of hybrids and mixed colonies; interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae) // Memorabilia Zoologica. V. 50. P. 1–16.
- Czechowski W., Douwes P., 1996. Morphometric characteristics of *Formica polycтена* Foerst. and *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae) from the Gorce Mts; interspecific and intraspecific variations // Ann. Zool. V. 46. P. 125–141.
- Czechowski W., Radchenko A., 2006. Do permanently mixed colonies of wood ants (Hymenoptera, Formicidae) really exist? // Annales Zoologici. V. 56. № 4. P. 667–673.
- Mäki-Petäys H., Zakharov A., Viljakainen L., Corander J., Pamilo P., 2005. Genetic changes associated to declining populations of *Formica* ants in fragmented forest landscape // Molecular Ecology. V. 14. P. 733–742.
- Pamilo P., Chautems D., Cherix D., 1992. Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe // Insectes soc. V. 39. P. 15–29.
- Seifert B., 1991. The fenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany // Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz. Bd. 65. № 1. S. 1–27.
- Sorvari J., 2006. Two distinct morphs in the wood ant *Formica polycтена* in Finland: a result of hybridization? // Entomol. Fennica. V. 17. P. 1–7.
- Sorvari J., Hakkarainen H., 2009. Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant *Formica aquilonia* // Ann. Zool. Fennici. V. 46. P. 431–438.
- Møller A.P., Swaddle J.P., 1997. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxf.; N.Y.; Tokyo: Oxford University Press. 291 p.
- Wisniewski J., 1975. Zmienność ocobnicza ząbkowania żuwaczek robotnic niektórych gatunków mrówek z rodzaju *Formica* L. (Hym., Formicidae) // Prace z zakresu nauk lesnych. T. 40. S. 143–148.

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF *FORMICA AQUILONIA* ANTS IN MONITORING OF THEIR SETTLEMENTS

E. B. Fedoseeva

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia

e-mail: elfedoseeva@rambler.ru

Populations of red wood ants (*F. aquilonia*, *F. polycтена*, and *F. lugubris*) have been monitored at the Myrmecological Reserve (Moscow oblast, Russia) since 1966. Mass destruction of ant hills by poachers, wild boars, and woodpeckers became the main destabilizing factor in 1977–1985. The variability of several traits (scapus length, hairiness of head and thorax, petiolus form, and mandible dentition) in workers was compared in the same season of 1986 at two different *F. aquilonia* settlements (*A1* and *A2IS*). In addition, workers of 1969, 1986 and 1992 generations in *A1* were studied. The *A1* complex consists of solitary ant hills and polydomous colonies of *F. aquilonia*, but before 1992, this settlement bordered on *F. lugubris* nests. The *A2IS* complex remote from *A1* at 1.5 km presents a federation with an intensive population exchange between the ant hills. Unlike *A1*, it did not suffer from destruction and had no adjacent *F. lugubris* settlements. As compared to *A2IS* (599 specimens from 13 nests), the workers of *A1* (696 specimens from 11 nests) were significantly smaller but with more abundant hairiness. Being uniform in the mandible variability, the populations of both settlements differed in the number of workers with an asymmetric petiolus form (15% in *A1*, 32% in *A2IS*). The comparative analysis of the samplings belonging to three generations of *A1* detected a significant decrease in the worker size and increase in hairiness after 1969. In addition, the portion of workers with asymmetric petiolus and mandibles also increased. The changes in the worker phenotype coincided with the degradation of the *A1* settlement after the nest destruction. The weakening of interspecific isolation between *F. aquilonia* and *F. lugubris* upon the reduction in the number of the former is the most probable explanation of this phenomenon.