

## Анализ изменений морфологии головной капсулы муравьев *Formica letani* Bondroit, 1917 в Западной Сибири за последнюю тысячу лет методами геометрической морфометрии

А. В. ГИЛЕВ, Е. В. ЗИНОВЬЕВ, А. Г. ВАСИЛЬЕВ

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

### АННОТАЦИЯ

Методами геометрической морфометрии при сравнении рецентных и субфоссильных муравьев *Formica letani* в Западной Сибири выявлены отчетливые морфологические изменения в строении головной капсулы, которые произошли за последние несколько сотен лет и связаны не с тафономическими, а морфогенетическими перестройками. Скорость микроэволюционных изменений при этом оказалась неожиданно высокой, поскольку всего за несколько сотен лет степень дивергенции рецентных и субфоссильных муравьев приблизилась к подвидовому уровню.

**Ключевые слова:** лесные муравьи, геометрическая морфометрия, микроэволюция.

Муравьи группы *Formica fusca* – виды, широко распространенные в лесных биоценозах Евразии. Это обширная группа близких, трудноразличимых видов, имеющих однотонную черную или бурую окраску тела [1]. Морфология этих видов с нижнего олигоцена, когда группа впервые появляется в палеонтологической летописи, изменилась сравнительно мало. Из балтийского янтаря известен вид *F. flori* Maug., практически неотличимый от современных *F. fusca* и *F. letani* и, по-видимому, являющийся предком всей группы [1]. Можно предполагать, что в течение данного отрезка времени определенные морфологические изменения должны были проявиться, так как происходила адаптивная радиация видов группы при их приспособлении к лесным, болотным,

лугово-степным и даже тундровым биоценозам.

В аллювиальных отложениях и торфяниках Урала и Западной Сибири, имеющих возраст в несколько тысяч лет, сохраняются местами довольно многочисленные остатки муравьев, представителей родов *Catantopus*, *Formica*, *Lasius*, *Leptothorax*, *Myrmica* [2, 3]. В этих отложениях муравьи сохраняются в виде разрозненных фрагментов тел, поскольку после смерти мягкие ткани муравьев разлагаются и тело насекомого распадается на отдельные хитиновые фрагменты. Чаще всего сохраняются и могут быть опознаны как принадлежащие муравьям головные капсулы, фрагменты груди, скапусы (рукояти усиков). Для более детальной идентификации лучше всего подходят головные капсулы, по которым представителей рода *Formica* удастся опознать до подрода и даже группы видов. Дальнейшая строгая

Гилев Алексей Валерьевич  
Зиновьев Евгений Витальевич  
Васильев Алексей Геннадьевич

идентификация оказывается обычно невозможной, поскольку современная систематика формик строится в основном на признаках опушения разных частей тела, а в ископаемом состоянии волоски и щетинки у муравьев не сохраняются.

Вместе с тем можно предположить, что в течение последних нескольких тысяч лет фауна муравьев существенно не изменялась и в ископаемом состоянии мы встречаем те же виды, что обитают в этих местах и в настоящее время. Это дает уникальную возможность сравнить ископаемых и ныне живущих муравьев и проследить возможные изменения морфологии отдельных структур в течение этого времени.

В настоящей работе предпринята попытка сравнения морфологии головных капсул ископаемых черных формик, живших сравнительно недавно, не более 1–2 тыс. лет назад, на территории Западной Сибири, и современных *F. lemami* Bondroit, широко распространенных на этой территории. Мы можем с большой долей уверенности предполагать, что и ископаемые (субфоссильные) муравьи относятся к этому же виду. Поскольку срок, разделяющий данные выборки, сравнительно невелик, можно было предположить, что и морфологические изменения в этом случае окажутся незначительными. Для того чтобы зафиксировать самые незначительные, но устойчивые изменения формы головной капсулы муравьев, использованы методы геометрической морфометрии [4–7]. Хорошо известно, что геометрическая морфометрия позволяет избавиться от размерной компоненты и рассматривать изменчивость собственно формы биологических объектов [6]. Ранее эти методы у данной группы животных применяли для изучения морфологии крыльев половых особей муравьев, в том числе на палеонтологическом материале [8, 9].

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ископаемый материал собран в августе 1988 г. А. В. Бородиным на правом берегу р. Кульеган (левый приток Оби в ее среднем течении). Координаты точки сбора – 60°25' с. ш., 75°50' в. д. Всего из данного разреза отобрано 8 об-

разцов, в основном из его средней и нижней частей. Для пробы, взятой из его середины (образец 2 с глубины 3,90–4,10 м), получена радиоуглеродная дата  $21\,815 \pm 225$  лет (СО АН-6837).

Проба (№ 1), откуда извлечены фрагменты тел муравьев, взята в верхней части 7,5-метрового разреза, в 10 см от поверхности из слоя торфа, лежащего непосредственно под моховой дерниной. Из рассматриваемого образца всего извлечено 365 особей насекомых, из которых 122 отнесены к Formicoidea (33 % – общее число муравьев в пробе по отношению к другим группам), из которых преобладают виды рода *Myrmica*. Видовой состав насекомых, обнаруженных в данной пробе, полностью соответствует современному состоянию энтомокомплексов, населяющих эту территорию. Анализ видового состава позволяет реконструировать пойменные сообщества с развитой древесно-кустарниковой растительностью и сильно увлажненной почвой (возможно, наличием небольших водоемов типа речных стариц). Об этом может говорить значительное число фрагментов мелких плавунов рода *Hydroporus*. Относительное обилие радужниц *Plateumaris sericea* указывает на развитую околводную растительность, листоеды подсемейства Alticinae связаны с ивами, а долгоносики *Notaris aethiops* – с околводными видами осок. О наличии в месте захоронения древесной растительности говорят находки жужелицы *Dromius quadraticollis*, долгоносиков *Pissodes pini* и *Anthonus varians*.

Можно предполагать, что слой, откуда взята проба, формировался в последние несколько сотен лет, когда климат был полностью идентичен современному. Изменения могли носить лишь сукцессионный характер, связанный с изменением русла реки и соответствующего этому виду поймы (прирусловая, притеррасная и т. д.).

При этом видовой состав группировок насекомых из средней и нижней частей разреза (пробы 2–8) коренным образом отличается от энтомокомплекса, представленного в рассматриваемом образце. В них преобладают арктические (жужелицы *Curtonotus alpinus*, *Pterostichus sublaevis*, *P. vermiculosus*, стафилин *Tachinus* cf. *arcticus*) и арк-

тобореальные (жужелицы *Pterostichus* (*Cryobius*) cf. *pinguedineus*, *P. tareumiut*, долгоносик *Hemitrichapion tscernovi*, пилюльщик *Morychus* cf. *viridis*) виды, указывающие на суровый климат, аналогичный природной обстановке современных южных тундр или лесотундр.

Для сравнения использована выборка муравьев *F. lemani*, взятая в 2007 г. в окрестностях г. Ханты-Мансийска, в природном парке “Самаровский Чугас”, на острове Б. Чухтинский в пойме Оби. Данная выборка – наиболее близкая из имеющихся в нашем распоряжении как по географическому положению, так и по природным условиям местообитания муравьев. Муравьи собраны в почвенные ловушки на вторичном лугу на опушке смешанного березово-соснового леса с кедром.

Всего измерено 8 головных капсул ископаемых муравьев рода *Formica* достаточной степени сохранности и 21 головная капсула современных муравьев *Formica lemani* Bondroit, 1917. Головные капсулы муравьев монтировали на предметном стекле затылочной плоскостью вниз. Такой способ фиксации позволяет унифицировать все последующие измерения головы. Фотографии голов муравьев сделаны при помощи цифрового фотоаппарата Panasonic Lumix FZ7 (режим макросъемки, увеличение  $\times 7$ ), установленного на бинокулярном микроскопе МБС-10 (увеличение  $\times 4$ ). Полученные изображения обрабатывали и оцифровывали с помощью компьютерной программы экранного дигитайзера TPSdig [10]. Маркерные точки – ландмарки (landmarks) размещали в гомологичных узлах отчетливо выделенных морфологических структур и частей головной капсулы муравьев, включая клипеус, лобную площадку, глаза и простые глазки. Расстановку ландмарок проводили на левой половине изображения головной капсулы в двух повторностях. На горизонтально развернутых копиях изображений вновь расставляли ландмарки на их левых сторонах, т. е. для характеристики изменчивости правой стороны в ее зеркальном отображении. Процедуру расстановки ландмарок на каждой из сторон головной капсулы выполняли дважды для оценки величины систематической ошиб-

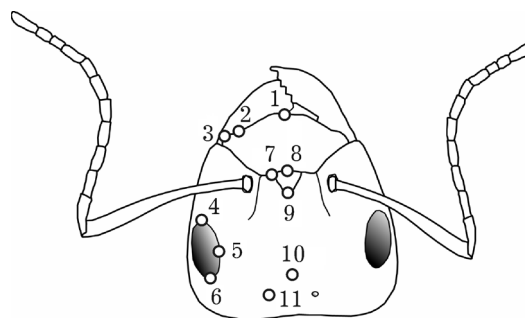


Рис. 1. Схема расположения гомологичных точек – ландмарок (1–11) на головной капсуле муравьев *Formica lemani*

ки. Схема расположения 11 гомологичных точек на голове муравьев приведена на рис. 1. Предварительное сравнение изменчивости формы головной капсулы на ее левой и правой сторонах не выявило существенных различий между ними, поэтому материал по обеим сторонам головной капсулы в дальнейшем был объединен. Размер центроида (centroid size), характеризующий размеры объекта, вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от ландмарок до геометрического центра изображения.

Процедуру Прокрустова анализа и вычисления индивидуальных относительных деформаций (relative warps – RW) провели при помощи пакетов прикладных программ TPS [10–12] и PAST 1.90 [13]. Канонический анализ выполнили в программном модуле CVA Gen60, а двухфакторный многомерный дисперсионный анализ MANOVA – в модуле Manovaboard, входящих в состав прикладных программ Integrated Morphometrics Package – IMP [14]. При статистической оценке использовали метод бутстрепа на основе 100 повторных реплик.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно проведен двухфакторный многомерный дисперсионный анализ (MANOVA II) частных деформаций (partial warps – PW) формы головной капсулы муравьев с учетом фактора “время сбора” с двумя градациями: субфоссильные и рецентные особи и фактора “повторная расстановка меток” – в каждой выборке по две расстановки. Про-

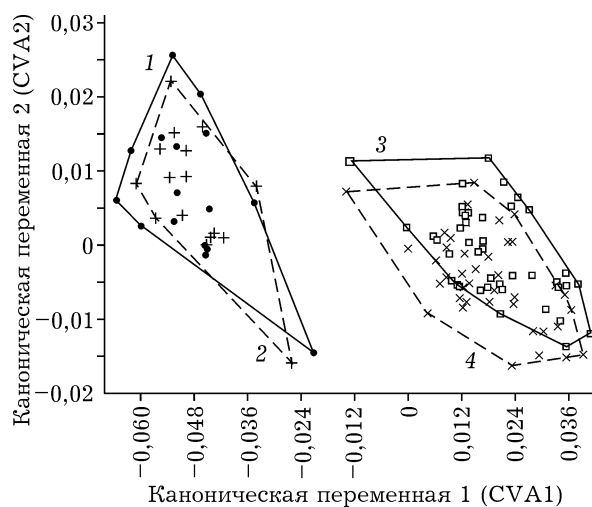


Рис. 2. Результаты канонического анализа относительных деформаций (RW) головной капсулы субфоссильных (1, 2) и современных (3, 4) муравьев *F. letani* (аллохронные выборки с повторной расстановкой меток обведены штриховой линией)

веденный анализ с использованием процедуры бутстрепа выявил значимые межгрупповые различия по первому фактору “время сбора” ( $F = 115,94$ ;  $d.f.1 = 18$ ;  $d.f.2 = 2070$ ;  $p < 0,01$ ) и отсутствие значимых различий по второму фактору ( $F = 0,19$ ;  $d.f.1 = 18$ ;  $d.f.2 = 2070$ ;  $p = 0,95$ ), а также взаимодействию этих факторов ( $F = 0,10$ ;  $d.f.1 = 18$ ;  $d.f.2 = 2070$ ;  $p = 1,00$ ). На долю межгрупповых различий по первому фактору приходится 50,26 % объясненной дисперсии, а по второму – 0,12 %. Таким образом, между ископаемой и современной выборками муравьев выявлены существенные различия по форме головной капсулы, которые многократно превышают случайные различия, обусловленные повторной расстановкой ландмарков.

На рис. 2 представлены результаты канонического дискриминантного анализа относительных деформаций (relative warps – RW), характеризующих изменчивость формы головной капсулы у муравьев. Из рисунка хорошо видно, что полигоны выборок субфоссильных и современных муравьев отчетливо различаются. Заметим, что смещение полигонов при повторных классификациях в обеих группах крайне невелико и носит случайный характер. Надежность дискриминации

субфоссильных и рецентных муравьев составила 100 %. При выполнении процедуры перекрестной проверки (cross-validation) доля безошибочно определенных объектов составила 98,28 % (лишь одна из сторон головной капсулы в выборке субфоссильных муравьев приблизилась по своим характеристикам к рецентным особям). Примечательно также, что при оценке связи между индивидуальными размерами центроида (пропорционального общему размеру объектов) и значениями первых двух канонических переменных не выявлено значимых коэффициентов корреляции. Не выявлена и значимая корреляция между размерами центроида и прокрустовыми дистанциями (Procrustes distance) от референтной (reference) точки (коэффициент корреляции Пирсона  $r = -0,087$ ;  $Z = -0,647$ ;  $p = 0,741$ ). Последнее указывает на то, что обнаруженные морфологические изменения не связаны с размерами муравьев, а отражают изменение пропорций и формы головной капсулы, т. е. связаны с морфогенетическими перестройками.

Полученный результат представляется неожиданным, поскольку выборки разделены сравнительно небольшим промежутком времени, возможно, составляющим всего несколько сотен лет. Очевидно, что этот срок все же является существенным для муравьев и за это время могут происходить некоторые, в том числе направленные, морфогенетические изменения. Возможно также, что эти изменения связаны с произошедшими перестройками в природно-климатических условиях. Как уже упоминалось, в нижележащих слоях этого разреза обнаружен энтомокомплекс, характерный для тундровых биоценозов. Потепление климата и связанное с ним формирование лесной растительности повлекло за собой, во-первых, вселение лесных видов муравьев и, во-вторых, их адаптацию к новым, более суровым условиям среды. Данная адаптация могла включать в себя и морфологические изменения, которые мы обнаружили.

Представляется интересным подробнее рассмотреть, какие изменения происходили с головной капсулой муравьев. На рис. 3 приведены усредненные конфигурации левой половины головной капсулы субфоссильных

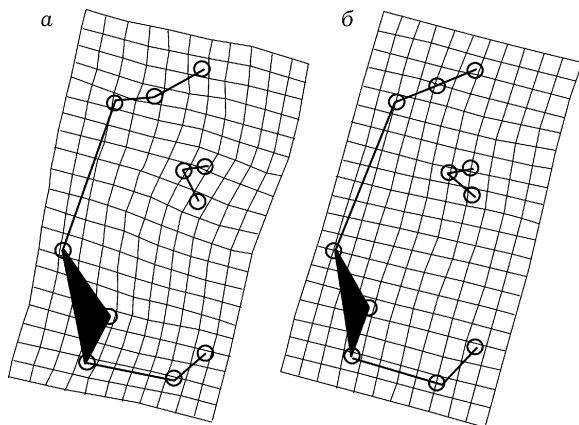


Рис. 3. Сравнение конфигурации головной капсулы у субфоссильных (а) и рецентных (б) муравьев *F. lemni* относительно первых двух канонических переменных

(а) и рецентных (б) муравьев, на которых видны отчетливые различия.

Наблюдаемые различия можно объединить в две группы. К первой группе, на наш взгляд, относятся более широкая голова и более дорсальное положение сложного глаза у ископаемых форм. Эту группу различий можно, по-видимому, отчасти связать с некоторой деформацией, обусловленной сплющиванием головы муравьев в результате захоронения. Головная капсула муравьев устроена так, что при сдавливании она скорее деформируется в ширину, чем в длину. Однако следует отметить, что толщина вышележащих слоев – около 10 см – невелика для того, чтобы вызвать существенную деформацию.

Вторая группа различий явно не связана с посмертными деформациями. Это касается иной формы клипеуса, относительно более широкой, с более выраженным краевым прогибом, более высокой лобной площадкой и меньшим расстоянием между центральным и боковыми простыми глазками. Если эти изменения коротко суммировать, то у современных муравьев удлиняется затылочная часть головы и несколько укорачивается и сужается лицевая. Причины, приводящие к таким изменениям, пока остаются неясными и требуют отдельного тщательного изучения.

Тем не менее можно заключить, что головная капсула *F. lemni* за последние не-

сколько сотен лет при изменении климата и биоты Западной Сибири приобрела не связанные с посмертными деформациями морфологические изменения, позволяющие четко диагностировать рецентных и субфоссильных муравьев. Наблюдаемые при этом масштабы вековой изменчивости показывают, что скорость морфогенетических перестроек при освоении данным видом северных широт оказалась неожиданно высокой, приведя всего за несколько сотен лет к подвидовому уровню дивергенции сравниваемых аллохронных групп муравьев.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07-04-00161, 07-04-96096-р\_урал), Президиума РАН (программа “Биологическое разнообразие”), программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программы Президиума УрО РАН по интеграционным и междисциплинарным проектам УрО, СО и ДВО РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Длусский Г. М. Муравьи рода *Формика*. М.: Наука, 1967. 236 с.
2. Зиновьев Е. В., Гилев А. В., Хантемиров Р. М. Изменения энтомофауны Южного Ямала в связи с динамикой северной границы леса в голоцене // Энтомол. обозрение. 2001. Т. 80, № 4. С. 843–852.
3. Бородин А. В., Зиновьев Е. В., Быкова Г. В., Корона О. М. Материалы к характеристике наземных экосистем бассейна реки Аган, Аганского и Сибирских увалов в позднечетвертичное время. Деп. в ВИНТИ 11.01.1994, № 83-В94. С. 1–198.
4. Rohlf F. J., Slice D. E. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Systematic Zool. 1990. Vol. 39. P. 40–59.
5. Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. 198 p.
6. Rohlf F. J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // J. Classification. 1999. Vol. 16. P. 197–223.
7. Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63, № 6. P. 473–493.
8. Перфильева К. С. Характеристика изменчивости количественных признаков крыльев на примере некоторых видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи совр. биологии. 2007. Т. 127, № 2. С. 147–156.
9. Перфильева К. С. Эволюция жилкования крыльев муравьев (Hymenoptera, Formicidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2007. 23 с.
10. Rohlf F. J. TpsDig. Version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook, 2008 (program).

11. Rohlf F. J. Relative warps. Version 1.45. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 2007 (program).
12. Rohlf F. J. TpsUtil. Version 1.43. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 2008 (program).
13. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST – Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4 (1). 9 p.
14. Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.

## **Analysis of the Changes of Morphology of the Head Capsule of *Formica lemani* Bondroit, 1917 Ants in West Siberia During the Last Millennium by Means of Geometric Morphometry**

A. V. GILEV, E. V. ZINOVYEV, A. G. VASILYEV

*Institute of Plant and Animal Ecology UrB RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202  
E-mail: gilev@ipae.uran.ru*

By means of geometric morphometry comparing recent and subfossil ants *Formica lemani* in West Siberia, clear morphological changes in the structure of head capsule were revealed. These changes occurred during the recent several hundred years; they are connected not with taphonomic rearrangements but with morphogenetic ones. The rate of microevolution changes turned out to be unexpectedly high because during only several hundred years the divergence degree of recent and subfossil ants has approached the subspecies level.

**Key words:** forest ants, geometric morphometry, microevolution.