

## ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МОДЕЛЕЙ ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ *Formica cunicularia glauca* ПРИ ТРОФОБИОЗЕ

© 2003 г. Т. А. Новгородова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск*

Полевые и лабораторные исследования показали, что модели взаимодействия с тлями не являются неизменными и видоспецифичными, по крайней мере, для муравьев, обладающих пластичными территориальным и фуражировочным поведением. На примере *Formica cunicularia glauca* показано, что поведение муравьев–трофобионтов довольно пластично. Недостаточное обеспечение семьи углеводной пищей как в условиях дефицита пищевых ресурсов, так и в результате роста численности семьи приводит к значительной перестройке в организации работы трофобионтов. Происходит усложнение модели взаимодействия муравьев с тлями от не координированной работы одиночных трофобионтов до появления профессиональной специализации в малых группах, обслуживающих отдельные колонии тлей, т.е. общая схема взаимодействия с тлями муравьев *F. cunicularia glauca* включает в себя небольшой ряд из вариантов различной сложности.

### ВВЕДЕНИЕ

Многие виды муравьев решают задачу обеспечения семьи углеводной пищей путем получения сладких выделений тлей и других равнокрылых (пади). Сбором пади занимаются члены постоянной по составу функциональной группы (трофобионты), при этом они ухаживают за тлями и охраняют их от неблагоприятных воздействий [2, 4, 16].

В ходе многолетних исследований мы выяснили, что разные виды муравьев используют различные схемы взаимодействия с тлями: от одиночной фуражировки до профессиональной специализации [5, 10, 11]. В исследованном многовидовом сообществе для доминирующих рыжих лесных муравьев с многочисленными семьями (сотни тысяч особей) характерна наиболее сложная схема взаимодействия с тлями, которую можно назвать профессиональной специализацией в группах трофобионтов. Были выделены следующие “профессии”: “пастухи”, собирающие падь, “сторожа”, охраняющие колонию тлей, “транзитные”, транспортирующие падь в гнездо, и “координаторы”, занятые поиском новых колоний. Остальные члены сообщества используют более простые схемы взаимодействия с тлями, базирующиеся либо на частичном разделении ролей в группах, либо на деятельности не связанных между собой фуражиров. Возникает вопрос: являются ли эти схемы специфичными для вида, или существует некий диапазон изменений. Этот вопрос обусловлен тем, что пластичность форм территориальной организации и стратегий фуражировки – явление, довольно широко распространенное среди муравьев. Использование нескольких (как

минимум двух) стратегий фуражировки характерно для многих видов [14]. Например, *Paraponera clavata* (Ponerinae) и *Polyrhachis laboriosa* F. (Formicinae) в зависимости от объема получаемой углеводной пищи используют либо одиночную фуражировку, либо массовую мобилизацию рабочих [13, 15]. Для *Cataglyphis setipes turcomanica* For. в полевых экспериментах был выявлен переход от одиночной к групповой фуражировке при возрастании динамической плотности особей на участке [3]. Многие виды муравьев рода *Formica* характеризуются переходами на более высокие уровни пространственно-этологической структуры популяции при увеличении численности семьи [7, 8]. Например, *F. pratensis* переходят от монокалических семей, использующих специфичную систему мобилизации фуражиров из разделенных на зоны дорог, к поликалическим поселениям и колониям, перестраивая полностью мобилизационное и территориальное поведение [6]. Для *F. cunicularia glauca* Ruzs. и *F. picea* Nyl. характерны семьи с различной численностью рабочих: от нескольких сотен до нескольких тысяч. Как правило, они строят секционные гнезда с численностью особей в каждой секции от одной до нескольких сотен. При значительном увеличении численности семьи муравьи этих видов могут переходить к строительству гнезд-капсул. При этом у обоих видов появляются охрана кормовых участков и вторичное деление территории [12].

Исходя из гибкости территориального и фуражировочного поведения муравьев, можно ожидать наличие некоторой пластичности и в организации работы трофобионтов. Мы предположили, что фактором, инициирующим изменение модели

взаимодействия муравьев с тлями, может быть, в частности, недостаток углеводной пищи. Такая ситуация возникает при изменении потребностей семьи в результате роста ее численности или в противоположном случае, когда при неизменной численности семьи сокращается количество доступных пищевых ресурсов.

Задачей данной работы является исследование внутривидового разнообразия моделей взаимодействия муравьев с тлями-симбионтами путем сравнительного анализа организации работы трофобионтов у семей с различной численностью, а также в условиях с разной доступностью пищевых ресурсов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельного вида выбран прыткий степной муравей *Formica cunicularia glauca* Ruzs., широко распространенный в степных и остепненных ландшафтах. Встречаются семьи численностью от нескольких сотен до нескольких тысяч особей. Муравьи данного вида могут использовать разные формы территориального и фуражировочного поведения [9]. Для семей, живущих в секционных гнездах, характерно отсутствие специализации среди трофобионтов. Они не охраняют колонии тлей, более того, часто “воруют” падь у муравьев других видов [5].

Для изучения поведения муравьев использовали групповое и индивидуальное мечение разноцветными нитрокрасками, что позволяло наблюдать за отдельными особями повторно в течение нескольких недель. Кроме того, было проведено тестирование агрессивности муравьев. В спокойной обстановке к муравью подносили препаративную иглу на расстояние около 1 см (8–10 повторностей для каждой особи). Эмпирически была составлена следующая шкала агрессии: –1 (убегает), 0 (не реагирует), 1 (“настороже” – быстро бежит вдоль колонии), 2 (делает резкие выпады в сторону опасности), 3 (цепляется за иглу передними ногами и жвалами), 4 (вцепляется в иглу, обхватив ее ногами и жвалами).

*Лабораторные эксперименты.* Исследования поведения трофобионтов в условиях дефицита пищевых ресурсов проводились в лабораторных условиях в июне–августе 1996 г. Семью *F. cunicularia glauca* (около 600 особей) поместили на арену 150 × 100 см. Муравьи получали углеводную пищу только на колониях тлей *Aphis grossulariae* Kalt. на побегах смородины, помещенных на арену в емкостях с водой. В ходе эксперимента количество предлагаемых муравьям растений с колониями тлей сокращали от 10 до 1. Трофобионтов, появлявшихся на колониях, метили индивидуальными метками (всего 256 муравьев). Индивидуальное хронометрирование поведения проведено для 47 муравьев.

*Полевые исследования.* Исследования проводились в лесопарковой зоне Новосибирского ака-

демгородка в 1994–1996, 1998–2000 гг. В ходе работы было изучено десять семей *F. cunicularia glauca*: шесть с секционными гнездами с приблизительной численностью 800–1200, и четыре семьи с гнездами-капсулами численностью около 2.5–3.5 тыс. Поскольку наблюдение за поведением муравьев исключает возможность выкапывания гнезда и прямого подсчета рабочих особей, при оценке численности семьи использованы данные по численности гнезд *F. cunicularia glauca*, полученные Богатыревой [1] в сходных ассоциациях путем прямого пересчета количества рабочих. Для этого определяли тип гнезда, для секционных гнезд подсчитывали количество секций, для гнезд-капсул проводили измерение купола.

Для детальных исследований были выбраны три семьи *F. cunicularia glauca* с двух- и трехсекционными гнездами. Мы наблюдали за их развитием в течение нескольких лет (1994–1996 гг., 1998–2000 гг.). Для одной семьи был отмечен значительный рост численности рабочих особей, что привело к преобразованию многосекционного гнезда в гнездо-капсулу (1998 г.). В 1999 г. численность семьи снизилась, что привело к строительству секционного гнезда. Детальные наблюдения за поведением трофобионтов из семей высокой численности, живущих в гнездах-капсулах, проводились на четырех семьях. Остальные гнезда *F. cunicularia glauca* использовались для получения сравнительного материала. Помечено 230 муравьев. Индивидуальное хронометрирование проведено для 67 муравьев. Время наблюдений составило около 350 ч.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оказалось, что поведение муравьев-трофобионтов *F. cunicularia glauca* довольно пластично. Оно может изменяться от стратегии одиночной фуражировки до создания некоего подобия постоянных групп трофобионтов с элементами разделения ролей, т.е. общая схема взаимодействия с тлями муравьев *F. cunicularia glauca*, по-видимому, включает в себя небольшой ряд из вариантов различной сложности.

*Количество доступных пищевых ресурсов как фактор, определяющий стратегию поведения муравьев-трофобионтов.* В лабораторных условиях была исследована семья *F. cunicularia glauca* численностью около 600 особей. Ранее было показано, что в естественных условиях для семей данного вида такой численности характерно отсутствие специализации в малых группах трофобионтов [5].

Первое проявление 10 побегов смородины с колониями тлей, спустя 3 дня после поселения муравьев на арену, вызвало массовую мобилизацию фуражиров, постоянно сменявших друг друга. В течение первых 3 ч на колониях тлей побывало

около 250 муравьев, каждый из которых контактировал с тлями 6–20 сек. В последующие 7 дней колонии с тлями практически пустовали. За 35 ч наблюдений было зарегистрировано 41 посещение, из них лишь в 13 случаях муравьи вступали с тлями в кратковременный (от 6 до 90 сек) контакт. Из 17 муравьев, появившихся на растениях с тлями, сбором пади занимались 4 особи. В дальнейшем (6 дней) установился режим регулярного посещения колоний одиночными трофобионтами. Их число достигло 8, причем каждый совершал от 1 до 3 походов за 1 ч. Длительность контактов с тлями у регулярно приходящих фуражиров увеличилась до 5–13 мин (почти в 10 раз). В течение дня из этой группы работали 4–5 особей, имевшие различные уровни индивидуальной активности. При повторном эксперименте наблюдалась аналогичная ситуация: массовая мобилизация на предьявленные 10 колоний после 4 дней голодания, 6 дней редких посещений и 6 дней регулярной работы одиночных трофобионтов. При этом из муравьев, помеченных в течение первого цикла, остались 5, к которым подключились 2 новых. Агрессивность особей в обоих случаях составила  $-0.63 \pm 0.51$  ( $n = 8$ ) и  $-0.57 \pm 0.53$  ( $n = 7$ ). Трофобионты не обращали внимания на подсаженных муравьев *L. niger* и личинок божьих коровок.

Начиная с 32-го дня, мы убирали по 2 растения с тлями в день. Муравьи сохраняли неизменной модель поведения при трофобиозе до тех пор, пока на арене не осталось всего 2 растения с тлями, после чего ситуация несколько изменилась. Трофобионты работали в обычном режиме, однако на одной из колоний появился постоянный “пост”, который состоял из 2 новых муравьев, ранее не собиравших падь. Они не покидали ее в течение всего дня, собирали падь довольно редко 1–4 раза за 1 ч (длительность контактов с тлями 5–10 сек). Остальное время эти муравьи прятались в складках листьев, деформированных под воздействием жизнедеятельности тлей. Тесты показали значительное увеличение агрессивности (0–1 балл); все подсаженные на растение с тлями насекомые (муравьи *L. niger* и личинки божьих коровок) были атакованы. Группа трофобионтов на данном этапе состояла из 9 муравьев. Впервые за время эксперимента появились элементы, напоминающие частичное разделение ролей.

Поведение муравьев изменилось более существенно, когда на арене осталась лишь 1 растение с единственной небольшой колонией тлей (13 особей *A. grossulariae*). Группа трофобионтов достигла 47 муравьев, что почти в пять раз превысило прежнюю численность. Количество муравьев, одновременно присутствующих на колонии, возросло до 5–7 особей. Проявилось некое подобие разделения функций трофобионтов на колонии тлей, аналогичное тому, что мы наблюдали на колониях, принадлежащих семьям *F. polyctena* [10,

**Таблица 1.** Влияние численности семьи и доступности ресурсов углеводной пищи на поведение муравьев-трофобионтов *F. cunicularia glauca* (лабораторный эксперимент)

Количество доступных колоний тлей	Модель взаимодействия с тлями
10	Независимая работа одиночных муравьев-трофобионтов
2	Формирование малых групп трофобионтов с частичным разделением ролей; появление охраняемых муравьями колоний тлей
1	Формирование малых групп с элементами профессиональной специализации

11]. “Пастухи” (3–4) непрерывно ухаживали за тлями в течение 20–70 мин. каждый. “Сторожа” (1–2) открыто (не прячась, как ранее) находились рядом с колонией. Кроме того, на колонии появились особи, поведение которых напоминало действия “координаторов”: они были наиболее подвижны, регулярно обследовали растение, изредка собирали падь (менее 1 мин.).

Следует отметить, что в отличие от *F. polyctena* муравьи работали независимо и не вступали в контакт друг с другом. Состав группы *F. cunicularia glauca* был мобилен и полностью менялся за 90–120 мин. За 5 ч колонию посещало до 20 особей. Все трофобионты уносили падь в гнездо самостоятельно. В течение 12 дней мы наблюдали регулярную работу 47 муравьев: 29 “пастухов”, 11 “сторожей” и 7 “аналогов координаторов”. При этом трофобионты, ранее помеченные на колонии, выполняли функции “пастухов” (7 особей) и “сторожей” (2 особи). За время наших наблюдений смен функций зафиксировано не было. Уровень агрессии, в целом, существенно повысился: у 35 из 47 протестированных муравьев наблюдалась реакция “настороже” (1 балл), 3 – убежали (–1), 9 – не реагировали на поднесенную иглу (0 баллов).

Таким образом, дефицит пищевых ресурсов приводит к значительным изменениям в поведении трофобионтов (табл. 1). Индивидуально работающие фуражиры сменяются группами трофобионтов с частичным разделением ролей или даже с элементами профессиональной специализации.

*Влияние численности семьи на стратегию поведения трофобионтов на колониях тлей.* Семьи *F. cunicularia glauca* численностью около 800–1200 особей, живущие в секционных гнездах, не имеют охраняемых колоний тлей. Для всех шести исследованных семей такой численности было отмечено отсутствие специализации среди трофобионтов. Каждый муравей при этом действует самостоятельно, выполняя все функции, начиная

**Таблица 2.** Влияние численности семьи *F. cunicularia glauca* на поведение муравьев-трофобионтов (природная ситуация)

Численность семьи муравьев	Модель взаимодействия с тлями
>1500 особей	Независимая работа одиночных муравьев-трофобионтов
2500–3000 особей	Формирование малых групп трофобионтов с частичным разделением ролей или с элементами профессиональной специализации

от сбора пади и заканчивая ее транспортировкой в гнездо. Трофобионты не координируют свою деятельность, и колонии тлей часто остаются без присмотра (пустуют).

В отличие от семей из секционных гнезд, для четырех семей *F. cunicularia glauca* с высокой численностью (2.5–3.5 тыс.), живущих в гнездах-капсулах, нами отмечено 11 охраняемых колоний тлей на различных травянистых растениях (2–4 колонии для каждой семьи), на которых постоянно присутствовало несколько муравьев (2–5 особей).

При этом прослеживаются три типа поведения трофобионтов, соответствующие профессиям “пастуха”, “сторожа” и “координатора”, которые были описаны нами ранее для *F. rolyctena*. Профессия “транзитных” в группах трофобионтов не представлена: каждый муравей относит падь в гнездо самостоятельно.

Эксперимент по подсаживанию различных насекомых на колонии показал, что именно “сторожа” первыми реагируют на опасность и атакуют посторонние объекты. Было подсажено 10 муравьев (*L. niger*) и все они были атакованы и сброшены “сторожами” с растения. На личинок божьих коровок (8 экз.) муравьи реагировали менее агрессивно: совершали предупредительные наскоки и быстро бегали вдоль колонии тлей. В результате все 8 личинок упали с растения на землю.

Следует отметить, что муравьи на колонии очень редко контактировали между собой. Обычно они работали на разных участках колонии и практически не взаимодействовали. При появлении на колонии новых муравьев общение ограничивалось опознавательными антеннальными контактами (1–2 сек). Состав группы *F. cunicularia glauca* был мобилен и полностью менялся за 45–60 мин. По-видимому, это связано с тем, что каждый трофобионт относил падь в гнездо самостоятельно. За 1 ч колонию посещало до 8 особей, за 5 ч – до 35.

На двух колониях тлей *Aphis craccivora* Koch. в течение 12 дней мы наблюдали регулярную работу 72 муравьев: 42 “пастуха”, 19 “сторожей” и 11 аналогов “координаторов”. Важно отметить,

что смен функций отмечено не было. Уровень агрессии муравьев разных профессий в среднем составил: для “пастухов” –  $(1.1 \pm 0.76; n = 42)$ , для “сторожей” –  $(2 \pm 0.81; n = 19)$ , для аналогов “координаторов” –  $(-0.64 \pm 0.51; n = 11)$ .

В целом, для семей высокой численности, живущих в гнездах-капсулах, характерно наличие собственных охраняемых колоний тлей (2–3 колонии вблизи гнезда, в радиусе <1 м), посещаемых постоянными по составу группами трофобионтов. На каждой из таких колоний тлей постоянно присутствуют муравьи. В малых группах трофобионтов муравьи демонстрируют три типа поведения: аналоги “пастухов”, “сторожей” и “координаторов”. Профессия “транзитных” не представлена, каждый из муравьев самостоятельно относит падь в гнездо. По-видимому, в данном случае в группах трофобионтов *F. cunicularia glauca* из семей высокой численности проявляется профессиональная специализация трофобионтов, подобная стратегии поведения рыжих лесных муравьев. Однако усложненная стратегия трофобиоза используется лишь на колониях, расположенных в непосредственной близости от гнезд (в радиусе до 1 м), а на остальной территории на колониях тлей наблюдается отсутствие специализации среди трофобионтов. Более того, некоторые муравьи-трофобионты продолжают воровать падь на чужих колониях, посещаемых другими видами муравьев (*C. saxatilis* и *L. niger*).

Наблюдения за отдельными семьями муравьев из секционных гнезд велись на протяжении нескольких лет (1994–1996 г., 1998–2001 г.). Для одной из семей в июле 1998 г. было отмечено строительство гнезда-капсулы (высота земляного холмика 5 см, диаметр 25 см) и появление охраняемой территории, вследствие значительного роста численности семьи, которая достигла приблизительно 2500–3000 особей. Весной 1999 г. эта семья перешла к обитанию в трехсекционном гнезде, которое оставалось неизменным до конца полевого сезона. По сравнению с 1998 г. численность семьи снизилась и составила приблизительно 1500 особей. По-видимому, это было связано с недостаточным обеспечением семьи углеводной пищей. В отличие от летнего периода 1998 г., когда колонии тлей на травянистых растениях в радиусе 5 м от гнезда посещались только муравьями данного вида, в 1999 г. на исследованном участке отмечена конкуренция за колонии тлей между муравьями *F. cunicularia glauca*, *C. saxatilis* и *L. niger*.

Изменения численности семьи и организации кормового участка сопровождались перестройкой поведения трофобионтов (табл. 2). При численности семьи до 1500 особей (1994–1996 г., 1999–2000 г.) и проживании в секционном гнезде для трофобионтов было характерно отсутствие специализации и сбор пади на неохраняемых ко-

лониях тлей. При возросшей численности семьи (до 2500–3000 особей) и переходе к жизни в гнезде-капсуле в группах трофобионтов на отдельных колониях тлей использовалась более сложная модель поведения с элементами профессиональной специализации. На двух колониях тлей, расположенных на расстоянии 0.3–0.4 м от гнезда, отмечен усложненный вариант поведения трофобионтов. За этими колониями были закреплены определенные группы муравьев, состоящие из 27 и 34 особей, среди которых выделялись три профессиональные группы: “пастухи”, “сторожа” и “координаторы”. “Транзитные” не были представлены.

Таким образом, можно говорить о наличии некоторого диапазона изменений схемы взаимодействия с тлями у муравьев *F. cunicularia glauca* и о возможности ее перестроения в различных условиях в соответствии с изменяющимися потребностями семьи.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что у муравьев *F. cunicularia glauca* недостаточное обеспечение семьи углеводной пищей приводит к значительным изменениям в организации работы трофобионтов. Модель взаимодействия муравьев с тлями усложняется от некоординированной работы одиночных трофобионтов до возникновения элементов профессиональной специализации в малых группах, обслуживающих отдельные колонии тлей.

Можно предположить, взаимодействия с тлями у видов, обладающих пластичным территориальным и фуражировочным поведением, укладываются в небольшой диапазон вариантов разной

сложности и могут перестраиваться в соответствии с потребностями семьи.

Работа выполнена под руководством Ж.И. Резниковой при финансовой поддержке РФФИ (№ 02–04–48386).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богатырева О.А. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке. Новосибирск. 1986. 216 с.
2. Гринфельд Э.К. // Вестн. ЛГУ 1961. № 15. С. 73.
3. Захаров А.А. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука, 1972. 216 с.
4. Мордвилко А.К. // Природа. 1936. № 4. С. 44.
5. Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. // Сибирский экологич. журн. 1996. № 3–4. С. 239.
6. Резникова Ж.И. // Зоол. журн. 1979. Т.58. В. 10. С. 1490.
7. Резникова Ж.И. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 207 с.
8. Резникова Ж.И. // Экология. 1999. Т. 3. С. 210.
9. Резникова Ж.И., Богатырева О.А. // Зоол. журн. 1984. № 10. С. 1494.
10. Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345.
11. Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // Докл. РАН. 1998. Т. 359. № 4. С. 572.
12. Резникова Ж.И., Шиллерова О.А. // Вопросы экологии. Новосибирск, 1978. С. 157.
13. Fewell J.H., Harrison J.F., Stiller T.M., Breed M.D. // Oecologia. 1992. V. 92. P. 542.
14. Holldobler B., Wilson E.O. The ants. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 1990. 732 p.
15. Mercier J.L., Lenoir A. // Insectes. sociaux. 1999. V. 46. P. 267.
16. Sudd J.H. // Aphids: Biology, Natural. Enemies and Control. Vol. A. Amsterdam e.a.: 1987. P. 355.

## Variety of Behavioral Models in the Ant *Formica cunicularia glauca* in Case of Trophobiosis

T. A. Novgorodova

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

The field observations and laboratory experiments showed that models of ant-aphid interaction changed and were not species-specific, at least for ants with plastic territorial and foraging behavior. The behavior of ant-trophobionts based on that of *Formica cunicularia glauca* is found to be rather plastic. The insufficient supply of a family with carbohydrate food due to a food deficit and the growth of the family results in a considerable reorganization of trophobionts' work. Models of interaction of ants with aphids become more complicated due to the non-coordinated work of individuals up to the development of professional specialization in small groups. These groups supply separate aphid colonies, i. e. the general scheme, describing the interaction between aphids and *Formica cunicularia glauca* ants, includes a small set of different variants.