

УДК 595.796:591.5

## ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МУРАВЬЯ *FORMICA PRATENSIS* С ТЛЯМИ

© 2007 г. Т. А. Новгородова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

Экологические и этологические аспекты трофобиотических взаимодействий с тлями у лугового муравья, *Formica pratensis*, исследовали в смешанных лесах новосибирского Академгородка и в степных ландшафтах в окрестностях г. Карасук. В лесных местообитаниях выявлено 9, а в степных – 20 мирмекофильных видов тлей, связанных с луговым муравьем. За отдельными колониями тлей ухаживают постоянные по составу группы трофобионтов. Выделены две “профессиональные” группы муравьев: “пастухи”, собирающие падь, и “сторожа”, главным образом охраняющие колонию тлей. Функцию транспортировки пади выполняют как те, так и другие. Экспериментально показано, что “сторожа” обладают более гибким поведением, что позволяет им решать различные задачи, в частности по преодолению препятствия на пути к колонии тлей. Многофункциональное поведение “сторожей” по пластичности и способности к решению сложных задач сходно с поведением “координаторов” [21] и “разведчиков” [23] у *F. polyctena* Foerst.

### ВВЕДЕНИЕ

Трофобиоз муравьев и тлей является классическим примером симбиотических отношений животных. К настоящему времени достаточно полно описаны морфологические и анатомические адаптации симбионтов к взаимодействию: наличие слабозвитых трубочек, редуцированного хвостика и тонкого слоя выделений воска у мирмекофильных тлей; специфическое строение провентрикулярного клапана у муравьев, необходимое для переноса жидкости в зобиках [1, 8, 31, 32, 45]. Взаимоотношения муравьев с тлями длительное время характеризовали как мутуалистические. В обмен на сладкие выделения тлей (падь) муравьи защищают их от хищников, паразитов [38, 42, 46, 47], строят для них укрытия [7, 49], переносят в более приемлемые микростанции [9], зимой сохраняют яйца тлей, а иногда и взрослых особей, в своих гнездах [3, 50] и т.п. Подробно эти вопросы рассмотрены в обзорах [12, 32, 45, 49].

В то же время накоплены данные, свидетельствующие о различной степени эффективности трофобиотических отношений для тлей и широком спектре переходных форм взаимодействий от мутуализма до эксплуатации [35]. Так, процветание популяций тлей-симбионтов зависит от вида муравьев [26, 28, 32], более того, некоторые могут не только ухаживать за тлями, но и охотиться на них [29, 40]. Это проявляется при недостатке добычи [38], появлении альтернативных источников углеводной пищи, более привлекательных для муравьев [34], а также при избытке пади, производимой тлями [39, 48].

По-видимому, это тесно связано с проблемой соотношения выигрыша и затрат насекомых при

взаимодействии, так называемом “балансе инвестиций” [20]. Возникает вопрос о том, какова роль разных членов многовидового сообщества муравьев в формировании общих трофобиотических связей с тлями. На наш взгляд, изучение поведения симбионтов – один из наиболее перспективных путей решения этой проблемы.

Комплексное экспериментальное исследование взаимоотношений муравьев и тлей в естественных условиях показало, что в многовидовой ассоциации степень специализации муравьев разных видов в рабочих группах трофобионтов, ухаживающих за конкретными колониями тлей, значительно отличается [10, 15, 17]. Наиболее сложная по структуре схема поведения наблюдалась у доминирующих в лесных сообществах рыжих лесных муравьев (*Formica polyctena* Foerst.) с наиболее высоким уровнем территориальной организации, обладающих обширными охраняемыми территориями [21, 22]. Экспериментальным путем установлено, что разделение функций в группах трофобионтов значительно повышает эффективность ухода за тлями, оказывая положительное влияние на их выживаемость [14]. Эти данные позволили предположить, что именно доминирующие в сообществах виды вносят наибольший вклад в потенциал численности общих симбионтов, в то время как остальные муравьи в определенной степени используют результаты их мутуалистических связей. Для проверки этой гипотезы необходимо проведение широкого сравнительного анализа трофобиотических отношений с тлями разных видов муравьев, в том числе детальное изучение организации работы трофобионтов доминирующих в различных сообществах видов.

Луговой муравей, *Formica pratensis* Retz., является одним из перспективных объектов исследования. Падь тлей занимает значительное место в питании этих муравьев [3]. В то время как рыжие лесные муравьи доминируют в лесных сообществах, луговой муравей доминирует в степных ассоциациях. Кроме того, этот вид встречается на интразональных участках ранее исследованной территории, что позволяет провести сравнительный анализ его трофобиотических связей в разных местообитаниях, а также прогнозировать влияние этого вида на формирование афидофауны, по крайней мере, мирмекофильных видов.

Задача исследования – изучение этологических и экологических аспектов взаимодействия с тлями лугового муравья *F. pratensis* в лесных и степных сообществах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*Районы исследований.* Исследования проводили в 2000–2003 гг. в рекреационных смешанных лесах новосибирского Академгородка (54°57'N 83°06'E) и в окрестностях г. Карасук Новосибирской обл. (53°44'N 78°02'E). Для детальных наблюдений в этих местообитаниях выбрали по два участка: на злаково-разнотравной опушке сосново-березового леса и в злаково-полевой-разнотравной степной ассоциации соответственно.

*Характеристика исследованных видов.* Луговой муравей *F. pratensis* широко распространен, встречается в Западной Европе, в Европейской части территории бывшего СССР и Западной Сибири. Северная граница ареала совпадает с северной границей зоны смешанных лесов, а южная – с южной границей степной зоны; на юге Восточной Сибири – до Комсомольска-на-Амуре, к востоку от Енисея встречается редко; отмечен в горах Средней Азии, но иногда поселения можно обнаружить и на равнине, в тугаях рек. В лесной зоне обитает на полянах и просеках сосновых и смешанных лесов, в лесостепной зоне – преимущественно на остепненных участках и в редких молодых лиственных и сосновых лесах. В сибирских лесостепях луговой муравей является эвритопным видом. Строит гнезда-капсулы, которые обычно имеют плоский купол из частичек почвы и крупного растительного материала, и широкий земляной вал диаметром до 3 м [3, 4]. Большинство семей монокалические с населением в среднем до 10 тыс. особей, при большей численности семьи формируются поликалические поселения. Использует обширные охраняемые территории с сетью заглубленных в почву дорог. Характерно четкое вторичное деление территории [30]: каждая дорога посещается постоянной по составу группой фуражиров [24], более того, все дороги поделены на зоны, где имеется постоянный контингент активных и пассивных фуражиров. Для

монокалических моногинных семей лугового муравья со средней численностью характерна мобилизация разведчиками пассивных фуражиров с соответствующих секторов дорог [19].

Некоторые особенности распространения и биологии исследованных видов тлей приведены по Ивановской [5, 6]. *Chaitophorus populeti* Panz. встречаются в Западной Европе, Марокко, Египте, Израиле, Турции, Иране, Украине, Закавказье, Казахстане, Средней Азии и Сибири. В Западной Сибири тли отмечены от северной тайги до остепненных участков лесостепи, а также на Салаире и в Саянах. Обитают тли на молодых побегах осины (*Populus tremula* L.) и тополя (*Populus*).

*Aphis jacobaeae* Schrk. широко распространены в Западной Европе; европейской части бывшего СССР, Западной Сибири. В Западной Сибири тли отмечены в степных районах Кулунды, в Горном Алтае и Туве. Живут достаточно большими колониями на стеблях, цветоножках и на нижней стороне листьев крестовика суходольного (*Senecio jacobaea* L.), осота полевого (*Sonchus arvensis* L.) и других растений. Тли откладывают яйца в основании стебля.

*Изучение видового состава мирмекофильных тлей.* Проводили маршрутные учеты гнезд муравьев и колоний тлей на кормовых древесных и травянистых растениях по несколько раз в течение сезона при смене растительных аспектов. Тлей фиксировали в 70%-ном спирте. Собрано 273 пробы.

*Организация работы трофобионтов.* В каждом местообитании исследовано по две монокалические семьи численностью порядка десятка тысяч особей (табл. 1). Детальные наблюдения за поведением насекомых проводили в полевых условиях непосредственно на колониях тлей при взаимодействии с тлями: *Chaitophorus populeti* Panz. на осине, *Populus tremula* L. (15 колоний) в Академгородке и *Aphis jacobaeae* Schrk. на крестовике суходольном, *Senecio jacobaea* L. (11 колоний) в окрестностях г. Карасук. Помимо групповых меток, индивидуально в разных местообитаниях были помечены 95 и 120 муравьев соответственно. Проводили хронометрирование поведенческих реакций насекомых. Этограммы получены для 31 (Академгородок) и 36 (г. Карасук) особей. Наблюдения проводили в периоды высокой активности муравьев, а также в ночное время – по 5–6 учетов трофобионтов на колониях тлей. Время наблюдений за отдельными колониями тлей составляло от 15 до 50 ч, всего – около 350 ч.

Выделено 13 основных элементов поведения муравьев-трофобионтов. 1. *Сбор пади* – постукивание антеннами по бокам и брюшку тли, сбор выделяемых капель пади. 2. *“Отдых”* (положение покоя) – неподвижная поза с периодическими

**Таблица 1.** Характеристика модельных гнезд *Formica pratensis*

№ гнезда	$D_{\text{куп}}/D_{\text{вал}}$ , см	$H$ , см	Количество дорог	Количество кормовых растений		
				деревья	подрост, кустарник	травянистые растения
1	79/120	22	3	1	14	11
2	62/105	20	4	1	9	18
3	65/110	18	4	1	4	26
4	70/117	21	3	1	2	32

Примечание. Гнезда: 1, 2 – Академгородок, 3, 4 – г. Карасук.  $D_{\text{куп}}$  – диаметр купола,  $D_{\text{вал}}$  – диаметр вала,  $H$  – высота.

**Таблица 2.** Степень агрессивности трофобионтов *Formica pratensis*

Реакция на раздражитель	Баллы
Нейтральная (не реагирует)	0
Поза “настороже” (стоит спокойно, голова приподнята, антенны направлены в сторону раздражителя)	1
“Поза агрессии” (стойка с подогнутым брюшком, поза готовности брызнуть кислотой)	2
Цепляется за иглу только передними ногами	3
“Мертвая хватка” (муравей перелезает на иглу, обхватывает ее ногами и жвалами)	4

Примечание. Раздражитель – препаровальная игла, поднесенная к муравью на расстояние около 1 см.

движениями антенн из стороны в сторону. 3. *Чистка* антенн с помощью жвал и ног и т.п. 4. *Трофаллаксия* – передача жидкой пищи от одного муравья к другому. 5. *Контакт муравьев* – антеннальный контакт особей между собой. 6. *Поза “настороже”* – неподвижная поза, голова приподнята, антенны направлены в сторону раздражителя. 7. *Поза агрессии* – стойка с подогнутым брюшком, поза готовности брызнуть кислотой. 8. *Наскоки на раздражающие объекты* – резкие выпады в сторону опасности или других муравьев. 9. *Исследовательская активность* – изучение разных частей кормового растения (стебель,

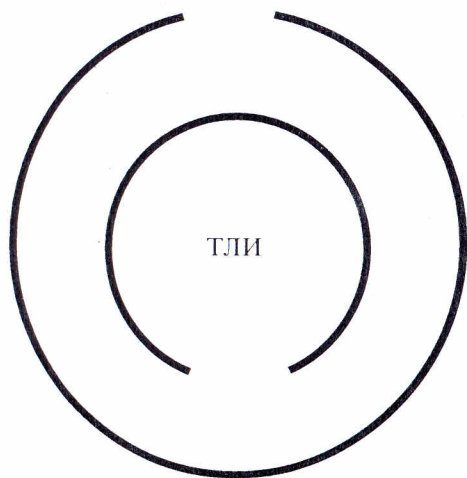
листья и т.п.) с помощью антенн. 10. *Переход на другие колонии тлей* в пределах кормового растения. 11. *Резкие пробежки* вдоль колонии. 12. *Потряхивание и (или) вибрирование брюшком*. 13. *Транспортировка пади* в гнездо.

**Определение агрессивности муравьев.** Реакцию на раздражитель (препаровальная игла, поднесенная к муравью на расстояние около 1 см) фиксировали в природных условиях в спокойной обстановке (8–10 раз для каждой особи). Ответные реакции расположили в порядке возрастания агрессии, направленной на раздражитель, и присвоили соответствующее количество баллов (табл. 2).

**Экспериментальные исследования.** Эксперименты проведены на колониях тлей *A. jacobaeae* (9 колоний) и *Ch. populeti* (14).

**Эксперимент 1.** Переключение трофобионтов на сбор белковой пищи. Мертвых насекомых (комары, мухи, пауки) помещали у основания растения, на котором находились наблюдаемые колонии тлей (по 5 объектов в каждом случае). Отмечали реакцию и дальнейшие действия муравьев-трофобионтов.

**Эксперимент 2.** Преодоление препятствия на пути к колонии тлей. Муравьев аккуратно удаляли с колоний тлей и относили в сторону гнезда. В это время у основания кормового растения устанавливали круговой лабиринт из двух колец, вставленных одно в другое, при этом входы в них располагались с разных сторон (рис. 1). Подобные лабиринты были ранее использованы в поле-



**Рис. 1.** Круговой пластиковый лабиринт вокруг растения с тлями.

вых экспериментах Резниковой [18]. Фиксировали поведение возвращавшихся на рабочее место трофобионтов и измеряли время, затрачиваемое муравьями на решение задачи (от столкновения с лабиринтом до попадания на колонию тлей).

*Статистическая обработка.* Для выяснения сходства между бюджетами времени муравьев применяли метод иерархического кластерного анализа, для чего вычисляли коэффициенты корреляции Пирсона ( $r_p$ ) между всеми парами исходных данных. Для оценки изменчивости индивидуально поведения муравьев подсчитывали средние величины, стандартное отклонение и коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ ) [25]. Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

*Изучение видового состава мирмекофильных тлей.* В рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка гнезда лугового муравья встречаются достаточно редко, отмечены только на хорошо прогреваемых участках на полянах, просеках и опушках. В злаково-полянных степях в окрестностях г. Карасук этот вид распространен повсеместно.

В лесопарковой зоне Академгородка количество мирмекофильных видов тлей, связанных с луговым муравьем, оказалось в 2 раза меньше, чем в степных ассоциациях в окрестностях г. Карасук, 9 и 20 видов соответственно (табл. 3). Наибольшее количество трофобиотических связей отмечено с тлями рода *Aphis*. По-видимому, это связано с тем, что род *Aphis* наиболее многочисленный по сравнению с другими. По данным Ивановской [5, 6], на территории Западной Сибири выявлено 66 видов тлей рода *Aphis*, 18 – *Cinara*, 13 – *Chaitophorus*, 4 – *Sipha* (subsp. *Rungisia*).

Мирмекофильные комплексы, связанные с *F. pratensis* в разных местообитаниях, отличаются не только в количественном, но и в качественном плане. Так, значительное количество мирмекофильных тлей родов *Cinara* и *Chaitophorus* в Академгородке и *Sipha* (subsp. *Rungisia*) – в окрестностях г. Карасук, по-видимому, определяется характером растительности в данных районах. Тли родов *Chaitophorus* и *Cinara* поселяются на деревьях, на ивоцветных (осина, тополь) и на хвойных породах (сосна, пихта, лиственница) соответственно, широко распространенных в рекреационных смешанных лесах Академгородка. Тли рода *Sipha* (subsp. *Rungisia*) заселяют травянистые растения, обитают на злаках, которые являются типичными представителями степных ассоциаций в окрестностях г. Карасук.

*Организация работы трофобионтов.* Наблюдения за отдельными колониями тлей показа-

ли, что за ними ухаживают относительно постоянные по составу группы из 8–14 трофобионтов. Кластерный анализ этограмм муравьев *F. pratensis* из разных местообитаний позволил построить дендрограммы, на которых четко отражено объединение трофобионтов в две группы, у которых наблюдается наибольшее сходство бюджетов времени отдельных особей (рис. 2). Мы подсчитали усредненные доли времени, затрачиваемого членами каждой группы на отдельные элементы поведения, от времени наблюдений за муравьями непосредственно на колониях тлей. Методом ранговой корреляции Спирмена выявлены значимые различия между усредненными бюджетами времени муравьев из разных “профессиональных” групп независимо от местообитания ( $r_s = 0.17$  – Академгородок и  $0.38$  – г. Карасук), при этом одноименные группы (“пастухи” и “сторожа”) из разных местообитаний достоверно сходны между собой ( $r_s = 0.99$  и  $0.93$  соответственно).

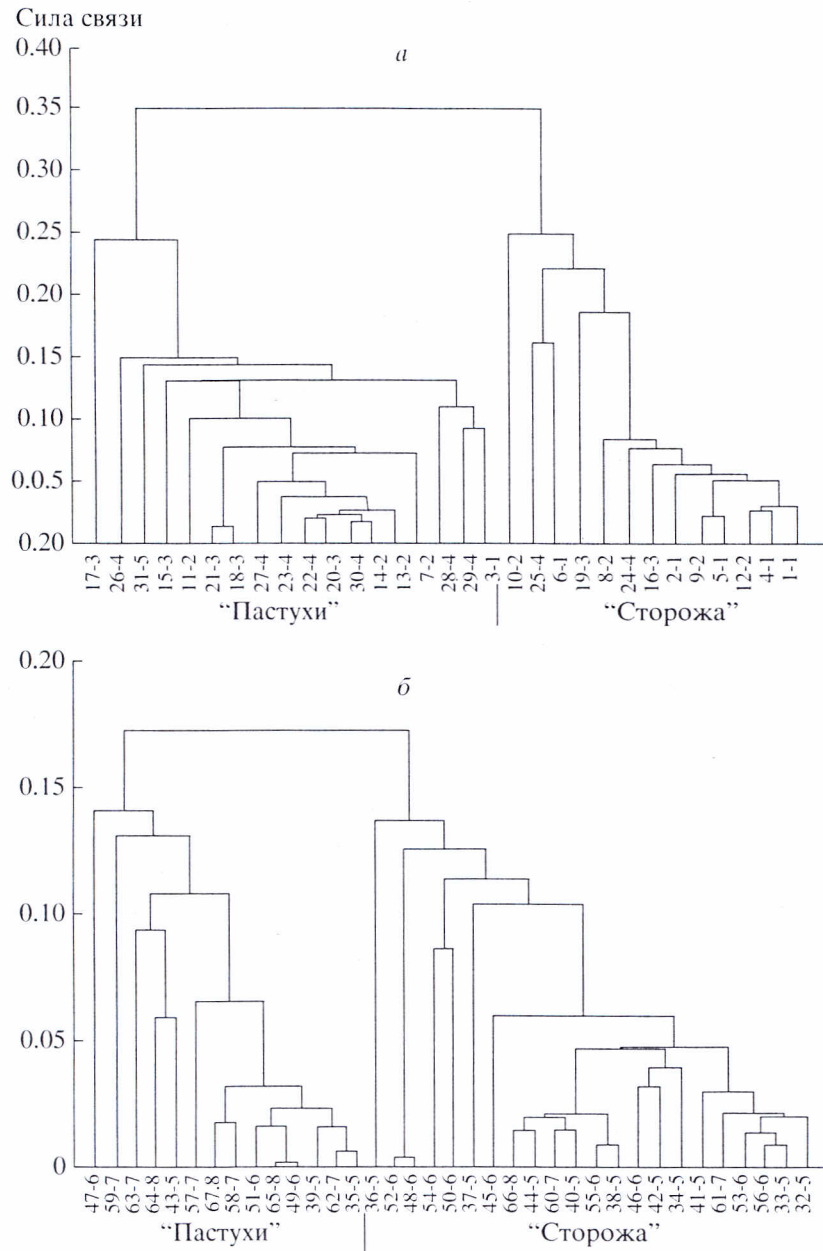
Этологическая структура групп трофобионтов *F. pratensis* оказалась однотипной в обоих местообитаниях. По количественному соотношению долей времени, затраченного на различные элементы поведения (рис. 3), и агрессивности поведения (рис. 4) довольно четко вырисовываются их функции, которые в значительной степени перекликаются с функциями “пастухов” и “сторожей” рыжих лесных муравьев [21, 22]. “Пастухи” менее агрессивны, большую часть времени ухаживают за тлями, постукивая их антеннами и собирая капли пади. Агрессивность “сторожей” значительно выше и составляет 3–4 балла независимо от местообитания (рис. 4). Именно эти особи охраняют колонию тлей, немедленно реагируя на любое вмешательство в их жизнь. В отличие от *F. polyctena*, в спокойной обстановке “сторожа” *F. pratensis* могут собирать падь, затрачивая на это достаточно много времени, но все же меньше, чем “пастухи”. Транспортировку пади выполняют как те, так и другие функционеры. Обычно муравей, который собирается идти в гнездо, забирает падь у других трофобионтов, находящихся на колонии тлей. Учеты показали, что муравьи находят на колонии тлей как днем, так и ночью. “Пастухи” и “сторожа” проводят на растении с тлями около 80% от времени наблюдений.

*Экспериментальные исследования. Эксперимент 1:* Переключение трофобионтов на сбор белковой пищи. Зафиксировано два типа реакций трофобионтов при обнаружении белковой пищи. “Пастухи” вели себя нейтрально, они не обращали внимания на мертвых насекомых и не меняли своего поведения (100% случаев: г. Карасук –  $n = 14$ , Академгородок –  $n = 13$ ). “Сторожа”, напротив, редко демонстрировали нейтральную реакцию, значительно чаще они переносили мертвых насекомых в прикорневую пещерку, которая располагалась в основании каждого исследуемого расте-

**Таблица 3.** Биоценотические связи муравьев с тлями и их кормовыми растениями в рекреационных смешанных лесах Академгородка (1) и в окрестностях г. Карасук (2)

Тли	Кормовые растения	1	2
<b>Aphidinae</b>			
<b>Aphidini</b>			
Aphis (Aphis) brohmeri C.B.	Carum carvi L., Anthriscus silvestris (L.) Hoffm.	-	+
A. (Aphis) craccivora Koch	Vicia cracoa L., Melilotus albus Desr.	+	+
A. (Aphis) eryngiiglomerata Bozh.	Eryngium planum L.	-	+
A. (Aphis) fabae Scop.	Viburnum opulus L., Seseli ledebouri G. Don.	-	+
A. (Aphis) farinosa Gmel.	Salix sibirica Pall.	-	+
A. (Aphis) jacobaeae Schrk.	Senecio jacobaeae L., Sonchus arvensis L., Tragopogon orientalis L., Solidago virgaurea L.	-	+
A. (Aphis) plantaginis Goetze.	Plantago media L., P. lanceolata L., P. major L.	-	+
A. (Aphis) urticata F.	Urtica urens L.	-	+
Aphis (Protaphis) artemisiae (Narz.)	Artemisia sp.	-	+
Aphis (Protaphis) elongata (Nevsk.)	Artemisia annua L.	-	+
Rhopalosiphum insertum (Walk.)	Malus sp.	-	+
<b>Macrosiphini</b>			
Metopeurum fuscoviride Stroy.	Tanacetum vulgare L.	-	+
Microsiphum jazykovi Nevs.	Artemisia glauca Pall., Art. absinthium L.	-	+
Titanosiphon dracunculi Nevs.	Art. absinthium L., Art. glauca Pall.	-	+
<b>Chaitophorinae</b>			
<b>Atheroidini</b>			
Sipha (Rungisia) arenarii Mordv.	Agropyrum repens (L.) Beauv.	-	+
S. (Rungisia) elegans Guerc.	Agr. repens (L.) Beauv.	-	+
S. (Rungisia) maydis Pass.	Agr. repens (L.) Beauv., Festuca ovina L.	-	+
<b>Chaitophorini</b>			
Chaitophorus nassonowi Mordv.	Populus alba L., P. tremula L.	+	-
Ch. populeti Panz.	P. tremula L.	+	-
Ch. populialbae B.d.F.	P. tremula L.	+	+
<b>Lachninae</b>			
<b>Cinarini</b>			
Cinara cuneomaculata Guerc.	Larix sibirica Ledeb.	+	-
C. laricis Walk.	L. sibirica Ledeb.	+	-
C. pinea Mordv.	Pinus silvestris L.	+	-
C. pini L.	P. sibirica (Rupr.) Mayr., P. silvestris L.	+	-
<b>Myzocallidinae</b>			
<b>Calaphidini</b>			
Symydobius oblongus (Heyd.)	Betula pubescens Ehrn.	+	+
<b>Pterocommatinae</b>			
Pterocomma populeum (Kalt.)	Populus tremula L.	-	+

Примечание. Расположение таксонов приведено по каталогу Ремодьер и Ремодьер [37].

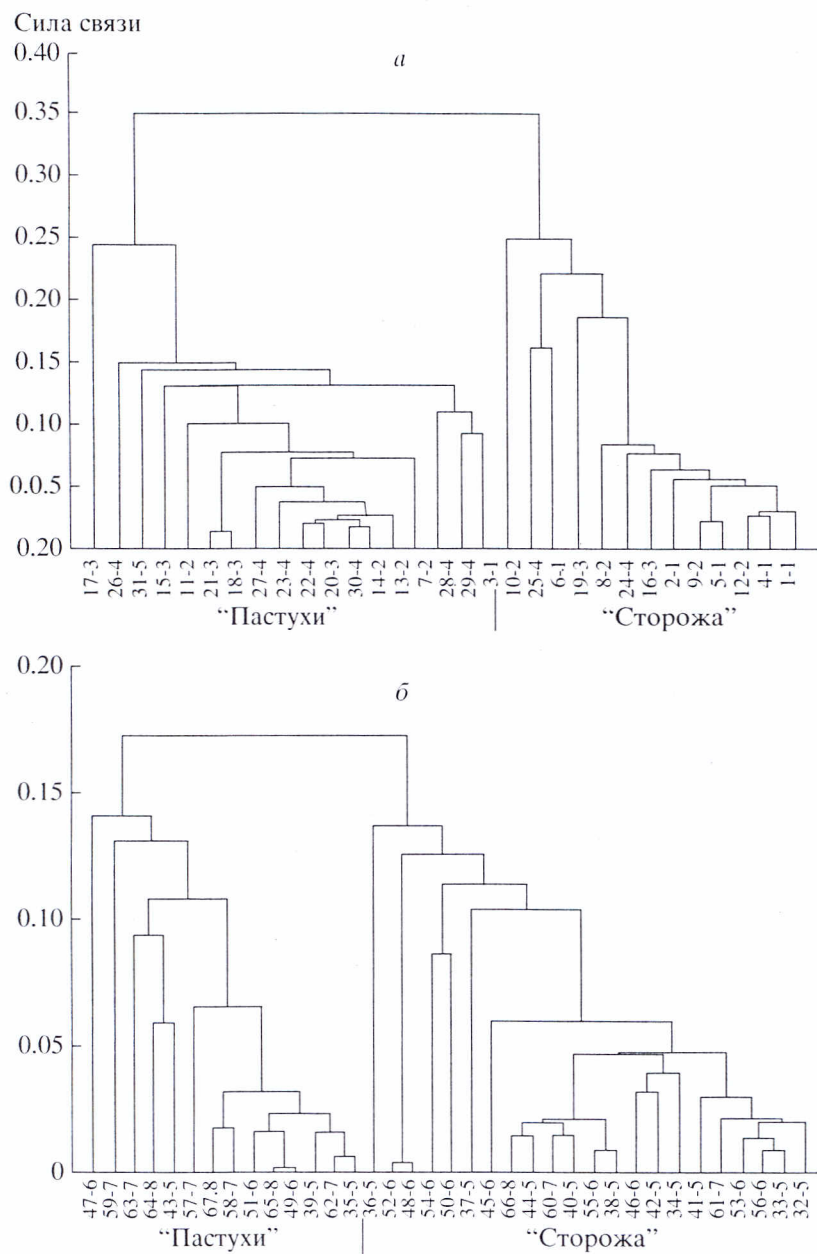


**Рис. 2.** Дендрограмма для отдельных особей муравьев *Formica pratensis* Retz. согласно их коэффициентам корреляции Пирсона ( $r_p$ ): *а* – на колониях тлей *Chaitorphorus ropuleti* Panz. в Академгородке (31 особь); *б* – на колониях тлей *Aphis jacobaeae* Schrk. В окрестностях г. Карасук (36 особей). Номера отдельных особей: номер трофобионта – номер колонии, на которой он постоянно работает (если посещает разные колонии, то вторая цифра отсутствует). “Пастухи” ухаживают за тлями, собирают падь, сторожа охраняют колонии.

ния. После этого “сторожа” привлекали с ближайшего сектора дороги пассивных фуражиров, которые уносили добычу в гнездо (рис. 5).

**Эксперимент 2:** Преодоление препятствия на пути к колонии тлей. Поведение муравьев разных профессий при столкновении с преградой, устроенной в виде лабиринта, значительно отличалось. “Пастухи” либо поворачивали к гнезду, возвращаясь через некоторое время, чтобы повторить попытку, либо курсировали вокруг огороженно-

го растения с тлями. Самостоятельно решить поставленную задачу и попасть на колонию удалось только “сторожам”. При встрече с преградой они сразу пытались преодолеть лабиринт и быстро достигали цели. В среднем “сторожам” требовалось  $8.51 \pm 2.9$  ( $n = 14$ ; Академгородок) и  $7.68 \pm 2.18$  мин ( $n = 9$ ; г. Карасук) при первом прохождении лабиринта, а при повторном –  $6.36 \pm 1.15$  и  $5.44 \pm 0.73$  мин соответственно. Примечательно, что “пастухи” попадали на колонию только после

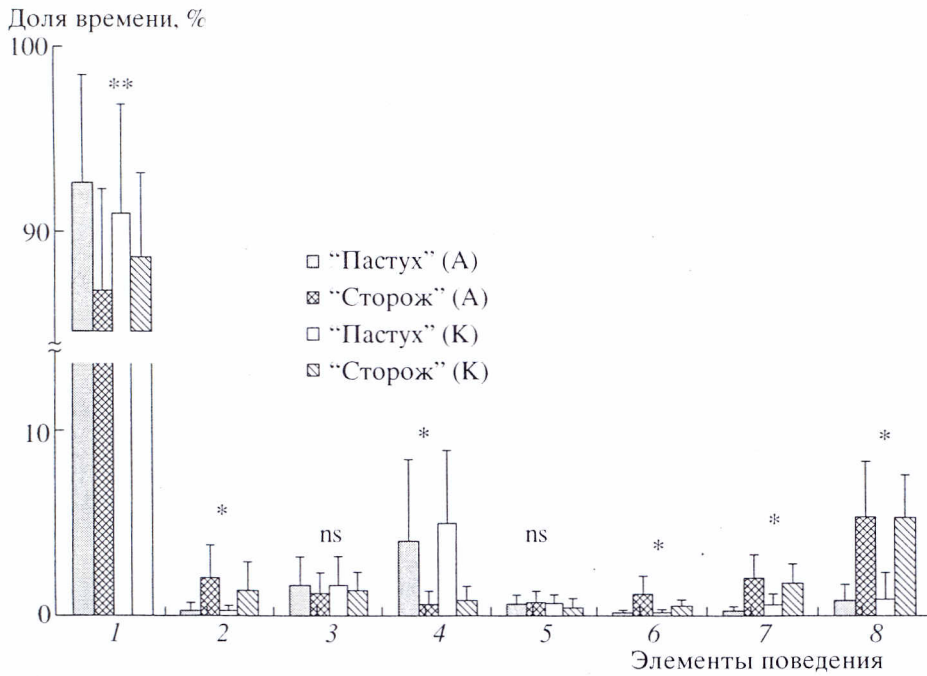


**Рис. 2.** Дендрограмма для отдельных особей муравьев *Formica pratensis* Retz. согласно их коэффициентам корреляции Пирсона ( $r_p$ ): *а* – на колониях тлей *Chaetophorus ropuleti* Panz. в Академгородке (31 особь); *б* – на колониях тлей *Aphis jacobaeae* Schrk. В окрестностях г. Карасук (36 особей). Номера отдельных особей: номер трофобионта – номер колонии, на которой он постоянно работает (если посещает разные колонии, то вторая цифра отсутствует). “Пастухи” ухаживают за тлями, собирают падь, сторожа охраняют колонии.

ния. После этого “сторожа” привлекали с ближайшего сектора дороги пассивных фуражиров, которые уносили добычу в гнездо (рис. 5).

**Эксперимент 2:** Преодоление препятствия на пути к колонии тлей. Поведение муравьев разных профессий при столкновении с преградой, устроенной в виде лабиринта, значительно отличалось. “Пастухи” либо поворачивали к гнезду, возвращаясь через некоторое время, чтобы повторить попытку, либо курсировали вокруг огороженно-

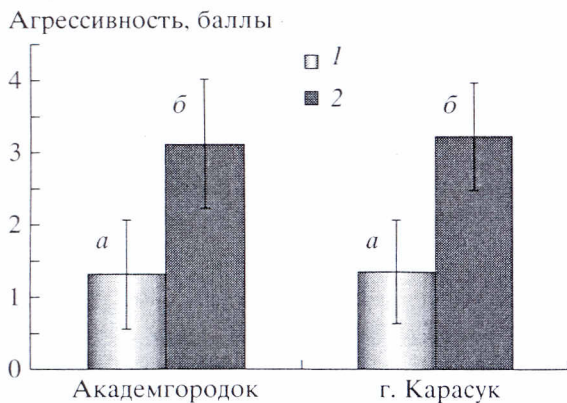
го растения с тлями. Самостоятельно решить поставленную задачу и попасть на колонию удалось только “сторожам”. При встрече с преградой они сразу пытались преодолеть лабиринт и быстро достигали цели. В среднем “сторожам” требовалось  $8.51 \pm 2.9$  ( $n = 14$ ; Академгородок) и  $7.68 \pm 2.18$  мин ( $n = 9$ ; г. Карасук) при первом прохождении лабиринта, а при повторном –  $6.36 \pm 1.15$  и  $5.44 \pm 0.73$  мин соответственно. Примечательно, что “пастухи” попадали на колонию только после



**Рис. 3.** Доли времени, затраченного на различные элементы поведения трофобионтами *F. pratensis* различных профессий. Элементы поведения: 1 – взаимодействие с тлями, 2 – “отдых”, 3 – чистка, 4 – трофаллаксис, 5 – контакты с муравьями, 6 – насочки, 7 – агрессивные реакции (поза “настороже” и поза агрессии), 8 – исследовательская активность. Усреднение произведено для 18 “пастухов” и 13 “сторожей” в Академгородке (А) и соответственно для 14 и 22 особей в окрестностях г. Карасук (К). Значимость отличий между “пастухами” и “сторожами” из одного местообитания (Wilcoxon): \* –  $p < 0.05$ , ns –  $p > 0.05$ .

антеннального контакта (5–12 с) с одним из “сторожей”, которые после успешного решения поставленной задачи обходили территорию вокруг растения с тлями. Продолжительность этих, предположительно информационных, контактов не зависела от местообитания муравьев ( $t = 0.7547$ ,

$p = 0.4614$ ). В среднем она составила:  $7.58 \pm 2.35$  с ( $n = 12$ ) в Академгородке и  $8.5 \pm 2.59$  с ( $n = 6$ ) – в окрестностях г. Карасук. После контакта “пастух” сразу направлялся в сторону лабиринта, внутри которого двигался очень уверенно, по-видимому, обнаружив пахучий след. В результате



**Рис. 4.** Степень агрессивности трофобионтов разных профессий: “пастухов” (1) и “сторожей” (2) в различных местообитаниях. Пары данных каждого местообитания, отмеченные буквами а и б, значительно отличаются друг от друга (Wilcoxon,  $p < 0.05$ ).



**Рис. 5.** Реакции трофобионтов разных профессий: “пастухов” (П) и “сторожей” (С) на предложенную белковую пищу. 1 – нейтральная: не обращают внимания на потенциальную добычу; 2 – переносят мертвых насекомых в прикорневую пещерку, мобилизуют с дороги пассивных фуражиров для транспортировки добычи в гнездо. Пары данных каждого местообитания значительно отличаются друг от друга ( $p < 0.001$ ,  $2 \times 2$  таблицы сопряженности,  $\chi^2$ ,  $df = 1$ ).



“осведомленные” особи затрачивали на достижение колонии тлей  $6.6 \pm 2.3$  мин ( $n = 12$ ) и  $5.61 \pm 2.28$  мин ( $n = 6$ ) соответственно.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Несмотря на то, что с начала XX в. взаимоотношения муравьев и тлей посвящено значительное количество работ (см., в частности, [2, 7, 8, 32, 41, 43–45]), этологические механизмы их взаимодействия до сих пор недостаточно изучены.

До недавнего времени трофобионтов, составляющих особую функциональную группу в семье муравьев, описывали как пассивных фуражиров, занимающихся только сбором и транспортировкой пади. Наши исследования показали, что организация работы трофобионтов отличается у разных видов муравьев. Выявлены разнообразные схемы взаимодействия муравьев с тлями от работы неспециализированных трофобионтов у *F. cupicularia glauca* Ruzs. [10] и муравьев рода *Lasius* [13] до наличия профессиональной специализации в постоянных по составу группах трофобионтов рыжих лесных муравьев *F. polystena* [21, 22]. Последние состоят из муравьев, выполняющих различные функции. “Пастухи” ухаживают за тлями, “сторожа” охраняют колонию, “транспортеры” (“транзитные”) переносят падь в гнездо, а разведчики (“координаторы”) заняты поиском новых колоний и, по-видимому, в известной степени координируют действия группы.

Оказалось, что для лугового муравья, доминирующего в степных ассоциациях, также характерна профессиональная специализация (“пастухи” и “сторожа”) в группах трофобионтов, ухаживающих за отдельными колониями тлей, причем поведение *F. pratensis* при уходе за тлями не зависит от характера местообитания. Несмотря на различия в глубине профессиональной специализации, т.е. на разное количество профессиональных групп (4 – у *F. polystena* и 2 – у *F. pratensis*), у обоих видов наблюдается отчетливое разделение двух основных функций: сбора пади и охраны колонии. Можно полагать, что именно это деление является базовым для профессиональной специализации трофобионтов. В отличие от большинства муравьев трофобионты этих видов не покидают колонии тлей даже в ночное время. Транспортировку пади в гнездо у лугового муравья “пастухи” и “сторожа” осуществляют самостоятельно. Функции разведчиков (“координаторов”), составляющих отдельную группу у *F. polystena*, у лугового муравья, по-видимому, выполняют “сторожа”. Для муравьев этих профессий характерно многофункциональное поведение, сходное с поведением “разведчиков” [23] своей пластичностью и способностью к решению сложных задач. В эксперименте с кольцевым лабиринтом именно “сторожа” достаточно легко преодолевали пре-

пятствие. Более того, после антеннального контакта с осведомленными “сторожами” (уже решившими поставленную задачу) “пастухи” тоже смогли достичь цели и попасть на огороженную колонию тлей. В данном случае антеннальный контакт, вероятно, стимулировал “пастухов” возобновить попытки по преодолению препятствия. Это согласуется с экспериментальными данными о способности лугового муравья передавать информацию путем дистантного наведения [16], при этом быстрое передвижение внутри лабиринта, по-видимому, обусловлено использованием пахучего следа.

Районы исследований охватывают разные части ареалов лугового муравья и рыжих лесных муравьев. Так, смешанные леса Академгородка представляют собой область центральной части ареала рыжих лесных муравьев. Для них характерно широкое ландшафтное распределение, в то время как луговой муравей встречается здесь значительно реже, заселяя только хорошо прогреваемые и дренированные биотопы. В злаково-полюнной степи в окрестностях г. Карасук ситуация обратная: *F. pratensis* встречается повсеместно (район относится к центральной части ареала вида), а распространение муравьев *F. polystena* и *F. aquilonia* Yarr. – тесно связанных с залесенностью территории видов – ограничивается колками. По нашим данным, в степной зоне количество видов тлей, связанных с луговым муравьем, в 2 раза выше, чем в лесной, где он встречается на интразональных участках, в то время как для *F. polystena* и *F. aquilonia* наблюдается обратная ситуация [11]. По-видимому, именно в оптимальных областях, близких к центральной части своего ареала, муравьи связаны с наиболее широким спектром мирмекофильных тлей. Есть основания полагать, что такая тенденция характерна для всех доминирующих видов. Однако этот вопрос нуждается в подробном исследовании.

В ходе экспериментов, проведенных в полевых условиях на восьми видах муравьев, было показано, что поведение трофобионтов разных видов значительно отличается, при этом эффективную защиту колоний тлей от хищников и неблагоприятных погодных условий обеспечивают только доминирующие в многовидовых сообществах муравьи (*F. polystena* и *F. aquilonia* – в лесных и *F. pratensis* – в степных) с развитым социальным и территориальным поведением [33]. Трофобионты этих муравьев строго специализированы и не переключаются на сбор белковой пищи. Они активно защищают колонии тлей от взрослых божьих коровок и их личинок, кроме того, они легко отличают “своих” тлей (за которыми ухаживают члены их семей) от “чужих”. Эти особенности поведения, по-видимому, предопределяют ведущую роль доминирующих видов в формировании афидофауны, по крайней мере, мирмекофильных

видов тлей. Так, при переселении семей рыжих лесных муравьев на новые участки взаимодействие именно с этими муравьями с профессиональной специализацией в группах трофобионтов способствует выживанию и долговременному существованию мирмекофильных тлей, оказавшихся на данной территории [15]. В противном случае тли гибнут. Подобные взаимодействия приводят к повышению численности тлей до того уровня, когда становится возможным совместное их использование разными муравьями, в том числе "аборигенными" видами с более простой организацией работы трофобионтов.

В целом, независимо от местообитания характерной особенностью лугового муравья является наличие "профессиональной" специализации в постоянных группах трофобионтов с четким разграничением функций сбора пади и охраны тлей, при этом "сторожа" обладают многофункциональным поведением, занимаясь также поиском новых колоний и координируя действия группы. Можно предположить, что *F. pratensis*, так же как и рыжие лесные муравьи, доминирующие в соответствующих многовидовых сообществах, оказывают наиболее значимое влияние на распространение и потенциал численности тлей благодаря взаимодействию с наибольшим количеством видов тлей (по крайней мере, в центральных областях своих ареалов), а также благодаря использованию наиболее сложных схем организации работы трофобионтов, основанных на профессиональной специализации в группах.

Работа выполнена под руководством Ж.И. Резниковой. Исследования поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований (№ 06-04-48288), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2006.4; МК-1231.2005.4), Президиума РАН по программе "Происхождение и эволюция биосферы".

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гринфельд Э.К.* // Вестн. ЛГУ. 1961. № 15. С. 73.
2. *Гринфельд Э.К.* // Мат-лы 4-го Всес. симп. "Муравьи и защита леса". М., 1971. С. 37.
3. *Длусский Г.М.* Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 1967. 236 с.
4. *Дмитриенко В.К., Петренко Е.С.* Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 220 с.
5. *Ивановская О.И.* Тли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. Ч. 1. 272 с.
6. *Ивановская О.И.* Тли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. Ч. 2. 328 с.
7. *Мордвило А.К.* // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 1901. Т. 33. С. 418.
8. *Мордвило А.К.* // Изв. Петрогр. обл. станции защиты растений от вредителей. 1921. Т. 3. С. 1.
9. *Мордвило А.К.* // Природа. 1936. № 4. С. 44.
10. *Новгородова Т.А.* // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 229.
11. *Новгородова Т.А.* // Евразийский энтомол. журн. 2003. Т. 2. Вып. 4. С. 243.
12. *Новгородова Т.А.* // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 152.
13. *Новгородова Т.А.* // Успехи соврем. биологии. 2005. Т. 125. № 2. С. 199.
14. *Новгородова Т.А.* // Докл. АН. Общая биология. 2005b. Т. 401. № 6. С. 848.
15. *Новгородова Т.А.* // Евразийский энтомол. журн. 2005. Т. 4. Вып. 2. С. 117.
16. *Новгородова Т.А.* // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 4. С. 493-499.
17. *Новгородова Т.А., Резникова Ж.И.* // Сиб. экол. журн. 1996. № 3-4. С. 239.
18. *Резникова Ж.И.* // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 7. С. 1020.
19. *Резникова Ж.И.* // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 10. С. 1490.
20. *Резникова Ж.И.* Популяции и виды на весах войны и мира: Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (конкуренция, паразитизм, симбиоз). Часть III. М.: Логос, 2001. 272 с.
21. *Резникова Ж.И., Новгородова Т.А.* // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345.
22. *Резникова Ж.И., Новгородова Т.А.* // Докл. РАН. Общая биология. 1998. Т. 359. № 4. С. 572.
23. *Резникова Ж.И., Рябко Б.Я.* // Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. Вып. 3. С. 500.
24. *Тарбинский Ю.С.* // Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 1. С. 68.
25. *Урбах В.Ю.* Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
26. *Addicott J.F.* // Can. J. Zool. 1978. V. 56. P. 2093.
27. *Bradley G.A., Hinks J.D.* // Can. Entomol. 1968. V. 100. P. 40.
28. *Bristow C.M.* // J. Anim. Ecol. 1984. V. 53. P. 715.
29. *Cherix D.* // Basel: Behavior in social Insects. 1987. V. 54. P. 93.
30. *Dobrzanska J.* // Acta Biol. 1958. V. 18. P. 56.
31. *Eisner T.* // Bull. Mus. Comp. Zool. 1957. V. 116. P. 439.
32. *Nixon G.E.J.* The association of ants with aphids and coccids. L: Commonwealth Institute of Entomology, L., 1951. 36 p.
33. *Novgorodova T.A.* // Eur. J. Entomol. 2005. V. 102. № 3. P. 495.
34. *Offenberg J.* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2001. V. 49. P. 304.
35. *Pålsson K.-J.* Department of Ecology and Crop Production Sciences. Swedish University of Agricultural Sciences. № 53. Uppsala, 2002. 12 p.
36. *Pontin A.J.* // Entomol. Monthly Mag. 1958. V. 94. P. 9.
37. *Remaudière G., Remaudière M.* Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphidoidea). Paris: INRA, 1997. 473 p.

38. Rosen D. // Beitr. Ent. Berlin, 1967. Bd. 17. H. 1/2. P. 281.
39. Rosengren R., Sundström L. // Ant-plant interactions / Eds. Huxley C.R., Culter D.F. NY: Oxford Univ. Press, 1991. P. 80.
40. Sakata H. // Rev. Popul. Ecol. 1995. V. 37. № 2. P. 159.
41. Shingleton A.W., Stern D.L., Foster W.A. // Evolution Int. J. Org. Evolution. 2005. V. 59. № 4. P. 921.
42. Skinner G.J., Wittaker J.B. // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. P. 313.
43. Stadler B., Fiedler K., Kawecki T.J., Weisser W.W. // Oikos. 2001. V. 92. P. 467.
44. Stadler B., Kindlmann P., Šmilauer P., Fiedler K. // Oecologia. 2003. V. 135. P. 422.
45. Sudd J.H. // Aphids. Their Biology Natural Enemies and Control. Amsterdam. Elsevier, 1987. V. A. P. 355.
46. Vepsäläinen K., Savolainen R. // Memorabilia Zool. 1994. V. 48. P. 251.
47. Vrieling K., Smit W., Meijden E. // Oecologia. 1991. V. 86. P. 177.
48. Way M.J. // Bull. Entomol. Res. 1954. V. 45. P. 113.
49. Way M.J. // Ann. Rev. Entomol. 1963. V. 8. P. 307.
50. Zwolfer H. // Z. Angew. Entomol. 1958. V. 42. P. 129.

## Trophobiotic Interactions of *Formica pratensis* with Aphids

T. A. Novgorodova

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

Some ecological and ethological aspects of interrelationships between *Formica pratensis* Retz. and aphids are described. The investigations were carried out in mixed forests (Akademgorodok, Novosibirsk oblast) and in steppe (nearby the town of Karasuk). Nine and twenty myrmecophilous aphid species related to ants were found in the mixed forests and the steppe areas, respectively. The constant trophobiont groups take care for separate aphid colonies. Two "professional" groups of ants were distinguished: "shepherds" collected honeydew and "guards" protected the aphid colonies. Ants of both groups transport honeydew. "Guards" were shown to demonstrate a flexible behavior that allows them to solve various problems, to surmount obstacles (to get over some difficulties) on the way to the aphid colonies, in particular. The multifunctional behavior of "guards" in meadow ants is similar to that of "coordinators" and "scouts" in *Formica polyctena* Foerst.