

УДК 595.796:591.5

## СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ В РАБОЧИХ ГРУППАХ МУРАВЬЕВ ПРИ ТРОФОБИОЗЕ С ТЛЯМИ

© 2008 г. Т. А. Новгородова

Институт систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ)

630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

e-mail: tanovg@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.01.2007 г.

Исследованы особенности поведения и организации работы ухаживающих за тлями рабочих-трофобионтов доминирующих в многовидовых сообществах муравьев *Formica polyctena* Foerst., *F. aquilonia* Yag. и *F. pratensis* Retz. В постоянных по составу рабочих группах муравьев, посещающих определенные колонии тлей, выявлена и описана “профессиональная” специализация с четким разграничением функций охраны и сбора пади. Показано, что рабочие группы трофобионтов включают пассивных и активных фуражиров. Функции первых обычно ограничиваются сбором и транспортировкой пади. Активные фуражиры мультифункциональны: они помимо основных функций могут защищать симбионтов, заниматься поиском новых колоний тлей и координировать действия группы. Ранее было установлено, что муравьи используют различные схемы взаимодействия с тлями: от одиночной фуражировки до “профессиональной” специализации. К основным факторам, влияющим на появление узкой специализации в рабочих группах трофобионтов, относятся численность семьи муравьев и состояние ресурсной базы (количество и продуктивность симбионтов). С увеличением численности семей и в условиях дефицита пищевых ресурсов наблюдается тенденция к углублению дифференциации функций в рабочих группах трофобионтов, при этом узкая специализация рабочих особей носит факультативный характер.

Муравьи (Formicidae, Hymenoptera) – эусоциальные насекомые, живущие семьями численностью от сотен до миллионов особей. Процветание муравьев во многом зависит от четкого разграничения функций в семье (Захаров, 1981, 1995, 2005; Hölldobler, Wilson, 1990). Специализация позволяет наиболее эффективно решать различные жизненно важные для семьи задачи при наименьших энергетических затратах. Термин “полиэтизм” (фиксированные различия в выполнении разными рабочими определенного круга функций) был введен Уиром (Weir, 1958), а само явление полиэтизма у *Formica* впервые описал Леббок (Леббок, 1884). Дальнейшие исследования в этом направлении позволили выявить в семьях муравьев несколько функциональных групп, ответственных за сбор пади и уход за тлями, охоту и сбор строительного материала, обмен особями между гнездами и др. В последнее время вопросы разделения функций у муравьев активно исследуются как на уровне семьи, так и небольших рабочих групп (“команд”), когда несколько особей объединены выполнением общей задачи (Jeanne, 1986, 1991; Anderson, Franks, 2000). Именно такие группы оказались удобным модельным объектом для изучения принципов и механизмов индивидуального взаимодействия. Примером могут служить “команды” у *Ectophasma burchelli* Westw., транспортирующие крупную добычу (Franks, 1986). В целом разделение функ-

ций довольно часто проявляется у фуражиров при сборе и транспортировке пищи и других материалов (Rissing, 1981; Robson, Traniello, 1998, 2002; Anderson et al., 2001), однако обычно даже наиболее успешно действующие “команды” недолговечны и распадаются по окончании работы (Franks et al., 2001).

Одним из ярких примеров “команд”, существующих длительное время, являются группы муравьев, ухаживающих за тлями (трофобионтов). В данной работе под “трофобионтами” мы подразумеваем всех муравьев, ухаживающих за тлями и обеспечивающих поступление в муравейник пади. Известно, что трофобионты составляют относительно постоянные рабочие группы, которые сохраняют верность своим колониям тлей (Rosengren, 1971a, b, c; Horstmann, 1975; Новгородова, Резникова, 1996). Несмотря на большое количество работ, посвященных симбиотическим отношениям муравьев и тлей (см. обзор: Nixon, 1951; Sudd, 1987; Hölldobler, Wilson, 1990; Новгородова, 2004), поведение трофобионтов долгое время оставалось слабо изученным. Обычно их описывали как пассивных фуражиров (“сборщиков пади”), обеспечивающих исключительно сбор и перенос пади в гнездо, которые не способны к самостоятельному поиску добычи и мобилизуются на источник пищи активными фуражирами (Захаров, 1972, 1991). Однако круг задач, связанных с трофобиозом мура-

вьев и тлей (поиск колоний тлей, уход за тлями и их охрана, строительство убежищ и т.д.), столь разнообразен, что функции хотя бы части рабочих-трофобионтов должны быть значительно шире, чем простая транспортировка углеводной пищи.

Предварительные исследования на разных видах муравьев показали, что схемы взаимодействия с тлями в значительной мере зависят от размеров семьи муравьев и уровня ее организации (Новгородова, Резникова, 1996). Наиболее сложная организация работы групп с четким разделением ролей, в частности функций сбора пади и охраны колонии, была обнаружена у *Formica polyctena* Foerst. (Резникова, Новгородова, 1998а, б). Мы предположили, что “профессиональная” специализация характерна для видов с многочисленными семьями, обладающих сложным социальным поведением и обширными охраняемыми территориями, и поэтому доминирующих в многовидовых сообществах муравьев.

Цель данной работы – детальное исследование особенностей поведения при взаимодействии с тлями муравьев *Formica s. str.*, доминирующих в однотипных по структуре, но различных по видовому составу многовидовых ассоциациях, а также сравнительный анализ дифференциации функций в рабочих группах трофобионтов у муравьев разных видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Район исследований

Исследования проводили в 1995–1996, 1999–2003 гг. в рекреационных смешанных лесах новосибирского Академгородка (54° 57'N 83° 06'E). Для детальных наблюдений были выбраны 8 площадок в разнотравных сосново-березовых лесах: 6 – на осветленных участках внутри лесного массива и 2 – на опушке леса, хорошо прогреваемой солнцем.

### Исследованные виды

Было выбрано три модельных вида муравьев *Formica s. str.*: рыжие лесные муравьи (*Formica polyctena* Foerst., *F. aquilonia* Yarr.) и луговой муравей (*F. pratensis* Retz.). Муравьи всех видов широко распространены: *F. polyctena* – в бореальной зоне Палеарктики до Байкала; *F. aquilonia* – борео-транспалеарктический вид; *F. pratensis* – южно-палеарктический вид, доходит до Якутии, на Дальнем Востоке отсутствует (Длусский, 1967; Czechowski et al., 2002). Рыжие лесные муравьи обитают в хвойных и смешанных лесах, причем *F. aquilonia* более холодолюбивый вид. В одних и тех же районах он встречается в более тенистых и влажных лесах, где образует, как правило, большие комплексы муравейников. Луговой муравей является эвритопным видом в лесостепной зоне,

обитает на остепненных участках, полянах, просеках и лесных опушках (Длусский, 1967; Дмитриенко Петренко, 1976).

По характеру питания, строению гнезд, организации кормового участка исследованные виды относительно сходны между собой. Все они являются активными хищниками, используют обширные охраняемые территории с постоянными границами и сетью фуражировочных дорог. У лугового муравья дороги заглублены в почву. Муравьи строят гнезда с куполами из растительных остатков, у лугового муравья – обычно плоскими. Исследованные виды значительно различаются по размеру семьи, – обычно это десятки тысяч (редко свыше 100 тыс.) особей у *F. pratensis* (Резникова, 1983), у *F. polyctena* и *F. aquilonia* может превышать миллион особей (Длусский, 1967).

Некоторые особенности распространения и биологии исследованных видов тлей приведены по О.И. Ивановской (1977а, б). Все тли, выбранные для исследований, широко распространены: *Chaitophorus populeti* Panz. и *Aphis jacobaeae* Schrk. – в Палеарктике до Байкала, *Symydobius oblongus* Heyd. – в Голарктике. Не деформируют побеги, обитают открыто на различных частях растений: *S. oblongus* – на коре побегов берез (*Betula alba*, *B. verrucosa*, *Betula* sp.), *Chaitophorus populeti* Panz. – на молодых побегах осины (*Populus tremula* L.), *Aphis jacobaeae* Schrk. – на стеблях, цветоножках и на нижней стороне листьев крестовика суходольного (*Senecio jacobaeae*), осота полевого (*Sonchus arvensis*) и других растений (Ивановская, 1977а, б). Тли всех трех видов посещаются различными муравьями (Новгородова, 2005в).

### Организация работы муравьев при трофобиозе с тлями

Исследовано по три семьи рыжих лесных муравьев: *F. polyctena* и *F. aquilonia*, и две семьи *F. pratensis* (табл. 1). Одна семья в каждом случае служила модельной, остальные – контролем.

Детальные наблюдения за поведением муравьев проводили в полевых условиях непосредственно на колониях тлей, расположенных на разных травянистых растениях (*A. jacobaeae*) или ветвях деревьев (*Ch. populeti*, *S. oblongus*). Муравьев метили групповыми и индивидуальными метками. Индивидуальными метками были помечены 350 особей *F. polyctena*, 178 – *F. aquilonia*, 215 – *F. pratensis*. Проведено хронометрирование поведения помеченных муравьев из модельных гнезд, и получены этограммы для 164 рабочих *F. polyctena*, 62 – *F. aquilonia* и 31 – *F. pratensis*. Наблюдения проводили в периоды высокой активности муравьев, а также в ночное время – по 5–6 учетов на колонии тлей. Время наблюдений за отдельными колониями составило от 15 до 115 ч, всего ~1000 ч.

**Таблица 1.** Исследованные гнезда муравьев и колонии тлей, на которых проводили детальные наблюдения

Вид	Характеристика гнезд				Количество колоний тлей		
	№	$D_{\text{куп}}/D_{\text{вал}}$ , см	$H$ , см	дороги	<i>S. oblongus</i>	<i>A. jacobaeae</i>	<i>Ch. populeti</i>
<i>F. polystena</i>	1	100/135	56	3	6	2	5
	2	112/145	57	3	4	5	6
	3	120/160	64	4	5	2	5
<i>F. aquilonia</i>	4	110/140	55	3	5	–	10
	5	115/145	58	3	4	–	7
	6	118/150	62	4	5	–	10
<i>F. pratensis</i>	7	79/120	22	3	3	–	9
	8	62/105	20	4	4	–	7

**Примечание.** Гнезда 2, 5, 7 – модельные, 1, 3, 6, 8 – контрольные.  $D_{\text{куп}}$  – диаметр купола,  $D_{\text{вал}}$  – диаметр вала,  $H$  – общая высота.

**Таблица 2.** Степень агрессивности собирающих падь муравьев исследованных видов

№ п.п.	Реакция на раздражитель	Баллы
1	Убегает	0
2	Нейтральная (не реагирует)	1
3	Поза “настороже” (стоит спокойно, голова приподнята, антенны направлены в сторону раздражителя)	2
4	Поза агрессии (стойка с подогнутым брюшком, поза готовности брызнуть кислотой)	3
5	Цепляется за иглу только передними ногами	4
6	“Мертвая хватка” (муравей атакует иглу, вцепляется жвалами и обхватывает ногами)	5

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

Для анализа поведения из всего разнообразия признаков мы выбрали 13 наиболее легко выделяемых и в то же время отражающих разные аспекты взаимодействия муравьев друг с другом и с тлями на эксплуатируемой колонии: 1) *сбор пади* – постукивание антеннами по бокам и брюшку тли, сбор выделяемых капель пади; 2) *“отдых”* (положение покоя) – неподвижная поза с периодическими движениями антенн из стороны в сторону; 3) *чистка* 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* – уход грузеного падь муравья с колонии в гнездо.

**Определение агрессивности муравьев.** Реакцию на раздражитель (препаративная игла, поднесенная к муравью на расстояние около 1 см) фиксировали в природных условиях в спокойной обстановке (8–10 раз для каждой особи). Расположив ответные реакции в порядке возрастания агрессии, направленной на раздражитель, получили шкалу агрессивности в баллах (табл. 2).

**Численное соотношение муравьев и тлей-симбионтов.** Отмечали количество тлей и муравьев, одновременно находящихся на колониях, для следующих пар видов: *F. polystena/S. oblongus*, *F. aquilonia/Ch. populeti*, *F. pratensis/Ch. populeti*. Учеты проводили 1 раз в 2–3 дня на протяжении 6 нед (июнь–июль).

### 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 индивидуального поведения муравьев подсчитывали средние величины, стандартное отклонение и коэффициенты ранговой корреляции Спирмена

( $r_s$ ) (Урбах, 1964). Для сравнения степени агрессивности муравьев использовали критерий Вилкоксона (Wilcoxon). Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов Statistica 5.5 и Microsoft Excel 2000.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Организация работы муравьев при трофобиозе с тлями

**Численное соотношение муравьев и тлей-симбионтов.** Наблюдения за помеченными муравьями показали, что отдельные колонии тлей обслуживают относительно постоянные по составу рабочие группы трофобионтов. Путем учетов насекомых-симбионтов, одновременно находящихся на колониях, выявлена значимая корреляция между количеством муравьев и тлей в колониях: *F. polystena*/*S. oblongus* ( $r = 0.91$ ,  $p < 0.05$ ;  $n = 35$ ), *F. aquilonia*/*Ch. populeti* ( $r = 0.88$ ,  $p < 0.05$ ;  $n = 27$ ) и *F. pratensis*/*Ch. populeti* ( $r = 0.80$ ,  $p < 0.05$ ;  $n = 20$ ). Следует отметить, что соотношение числа рабочих-трофобионтов и обслуживаемых ими тлей оказалось практически постоянным: для *F. polystena* и *F. aquilonia* приблизительно 1:3 независимо от вида тлей, а для *F. pratensis* – 1:9. Из этого следует, что по сравнению с *F. aquilonia*, связанных с тем же видом тлей, что и луговой муравей, на одного рабочего *F. pratensis* приходится в три раза больше тлей.

Из 13 единиц поведения, выделенных в процессе наблюдений, 12 оказались общими для всех исследованных видов. Вибрирование брюшком отмечено только у лугового муравья.

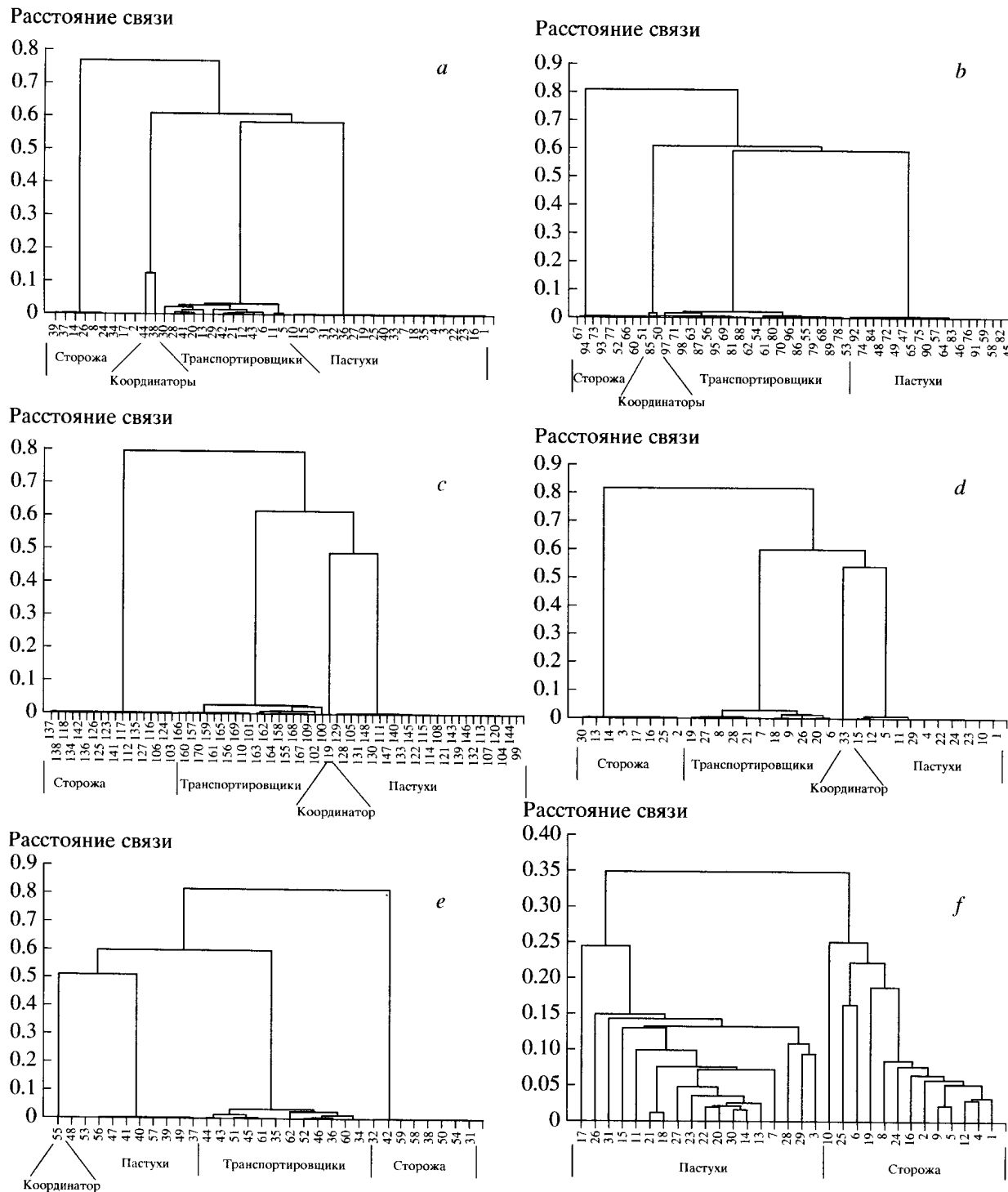
**Рыжие лесные муравьи (*F. polystena*, *F. aquilonia*).** Применение кластерного анализа к бюджетам времени отдельных трофобионтов позволило построить дендрограммы, на которых ясно отражено объединение муравьев с наиболее похожими бюджетами времени в четыре функциональные группы. Сходные результаты получены для всех исследованных семей. На рис. 1 приведены дендрограммы для модельных гнезд. Мы подсчитали усредненные доли времени, затрачиваемого членами каждой группы на отдельные элементы поведения (1–12), от времени наблюдений за муравьями непосредственно на колониях тлей (рис. 2). Методом ранговой корреляции Спирмена выявлены значимые различия между усредненными бюджетами времени муравьев из разных “профессиональных” групп внутри каждого вида, коэффициенты корреляции Спирмена ( $r_s$ ) варьировали от 0.47 до 0.62. Этологическая структура групп рабочих-трофобионтов у *F. polystena*, *F. aquilonia* оказалась сходной. “Профессиональные” группы получили названия исходя из основных функций, выполняемых ими. Так, “пастухи” ухаживают за тлями, “сторожа” охраняют колонию, “транспорт-

тировщики пади” переносят падь в гнездо, а “координаторы” заняты поиском новых колоний. Значимых различий бюджетов времени муравьев одноименных профессий *F. polystena* и *F. aquilonia* не выявлено, коэффициенты корреляции Спирмена ( $r_s$ ) были достаточно высокими (0.74–0.98). В стабильных условиях смена “профессий” среди трофобионтов *F. polystena* и *F. aquilonia* не отмечена. Функционеры отличаются по степени агрессивности, у сторожей она значительно выше, чем у других (рис. 3).

“Транспортировщики пади” совершают до девяти рейсов в день. Находясь на колонии (3–12 мин), они контактируют со всеми присутствующими муравьями, получают от них пищу, которую впоследствии относят в гнездо, иногда постукивают антеннами тлей (2–3 мин).

“Пастухи” и “сторожа” находятся в колонии днем и ночью (80 и 87% от времени наблюдений соответственно), лишь изредка уходя в гнездо. “Пастухи” почти непрерывно ухаживают за тлями: постукивают антеннами и собирают выделенные капли пади. “Сторожа” большую часть времени неподвижно сидят рядом с колонией и почти не контактируют с тлями. При этом они быстрее и значительно активнее реагируют на любые внешние воздействия, чем другие функционеры, прогона с колонии хищников и муравьев других видов.

Группа “координаторов” малочисленна. Они обладают многофункциональным поведением, при этом ведут себя осторожно по сравнению с остальными функционерами, часто избегают опасности (рис. 3). Они обследуют листья и ветви, переходят не только на соседние, но и на далеко расположенные колонии в пределах кормового растения. Могут некоторое время заменять “пастухов” и “сторожей” во время их отсутствия, что иногда случается в периоды спада активности муравьев. Ранее нами были описаны случаи, когда “координатор” *F. polystena* обнаруживал временно покинутую колонию тлей и собирал падь до возвращения “пастухов” и “сторожей” либо находил крылатую тлю, ухаживал за ней до появления личинок, а затем привлекал “пастухов” с соседних колоний для работы на новом месте (Резникова, Новгородова, 1998а). Следует отметить, что “координаторы” в группах трофобионтов и типичные “разведчики” во многом сходны. “Разведчики” также обладают многофункциональным поведением, занимаются самостоятельным поиском добычи, мобилизуют пассивных фуражиров и играют ключевую роль при транспортировке добычи в гнездо, координируя действия членов рабочей группы (Robson, Traniello, 1998, 2002; Franks et al., 2001; Захаров, 1972, 2005), а также способны решать сложные задачи (Резникова, 1983; Резникова, Новгородова, 1998а). В связи с этим в дальнейшем, по-видимому, целесообразно использовать



**Рис. 1.** Дендрограмма для отдельных особей муравьев согласно их коэффициентам корреляции Пирсона ( $r_p$ ): a – *Formica polyctena* Foerst. (44 муравья; на колониях тлей *Aphis jacobaeae* Schrk.); b – *F. polyctena* (54 муравья; тли *Chaitophorus populei* Panz.); c – *F. polyctena* (66 муравьев; *Symydobius oblongus* Heyd.); d – *Formica aquilonia* Yarg. (31 муравей; *S. oblongus*); e – *F. aquilonia* (31 особь; *Ch. populei*); f – *Formica pratensis* Retz. (31 муравей; *Ch. populei*). По оси X – номера трофобионтов.

термин “разведчик” по отношению к профессиональной группе трофобионтов, ранее получившей не совсем удачное название “координаторы” (Резникова, Новгородова, 1998а).

**Луговой муравей (*F. pratensis*).** В отличие от рыжих лесных муравьев у *F. pratensis* выделено только две “профессиональные” группы: “пастухи” и мультифункциональные “сторожа” (рис. 1).

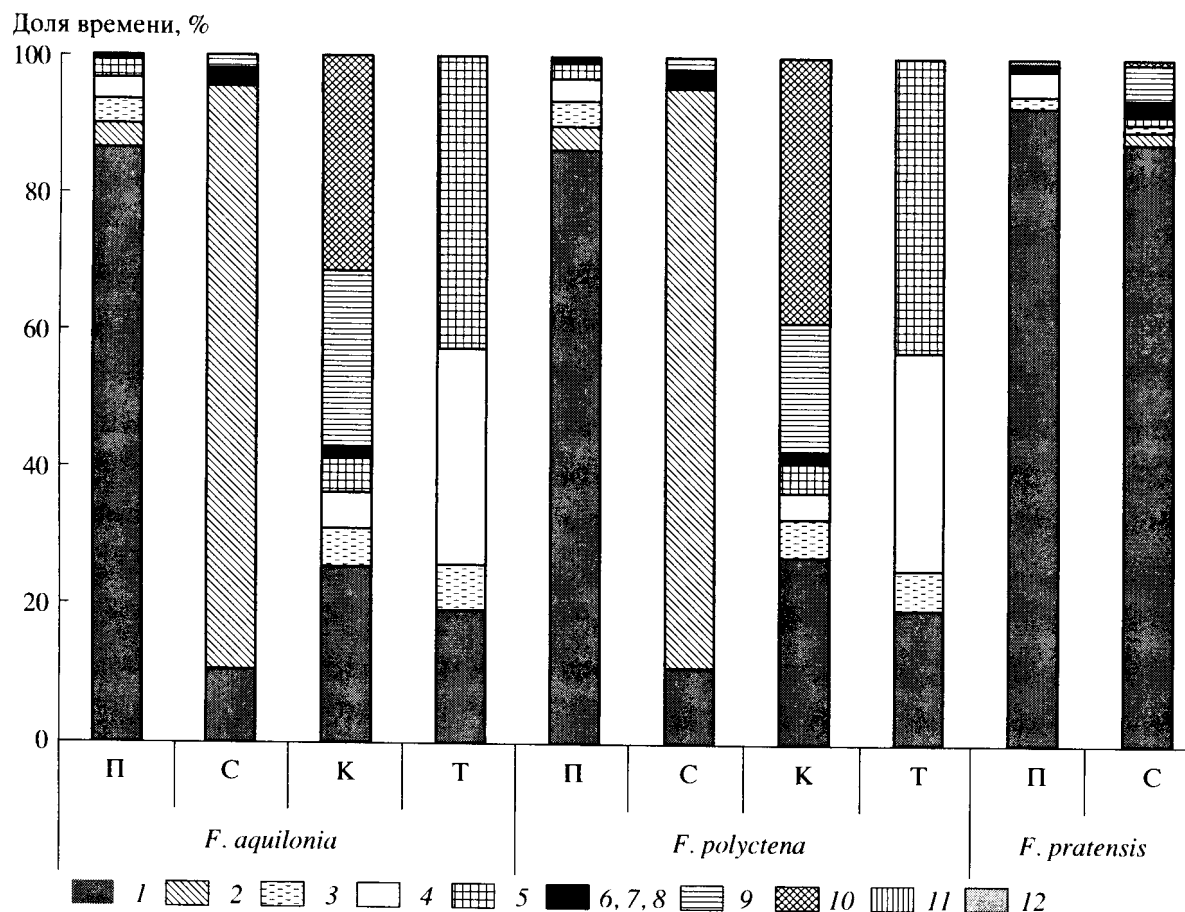


Рис. 2. Доли времени, затраченного на различные элементы поведения трофиобионтами исследованных видов из разных профессиональных групп: П – “пастухи”, С – “сторожа”, К – “координаторы”, Т – “транспортёрщики пади”. Элементы поведения: 1 – сбор пади; 2 – “отдых”; 3 – чистка; 4 – трофаллаксис; 5 – контакт муравьев; 6 – поза “настороже”; 7 – поза агрессии; 8 – наскоки на раздражающие объекты; 9 – исследовательская активность; 10 – переход на другие колонии тлей в пределах кормового растения; 11 – резкие пробежки вдоль колонии; 12 – вибрирование брюшком. Согласно критерию ранговой корреляции Спирмена, данные муравьев из одноименных профессиональных групп достоверно сходны (Spearman,  $p < 0.01$ ), из разноименных – имеют значительные отличия.

По своим основным функциям муравьи из выделенных групп сходны с муравьями из одноименных профессиональных групп рыжих лесных муравьев: “пастухи” собирают капли пади, “сторожа” охраняют тлей (рис. 2). Муравьи всех трех модельных видов, выполняющие сходные функции, не различаются по степени агрессивности, при этом агрессивность “сторожей” значительно выше, чем “пастухов” (Wilcoxon,  $p < 0.05$ ) и составляет 4–5 баллов (рис. 3). Вместе с тем есть и существенные отличия. Во-первых, “сторожа” *F. pratensis* уделяют взаимодействию с тлями (сбору пади) значительно больше времени, чем их “коллеги” *F. polyctena* и *F. aquilonia* (рис. 2), – в среднем  $87.37 \pm 5.59$ ,  $10.99 \pm 3.28$  и  $13.05 \pm 4.78$  соответственно (*F. polyctena* vs. *F. pratensis*:  $t = -60.046$ ,  $df = 48$ ,  $p < 0.001$ ; *F. aquilonia* vs. *F. pratensis*:  $t = -39.27$ ,  $df = 28$ ,  $p < 0.001$ ). Во-вторых, “пастухи” и “сторожа” *F. pratensis* относят падь в гнездо самостоятельно, а группа “транспортёрщиков пади” у данного ви-

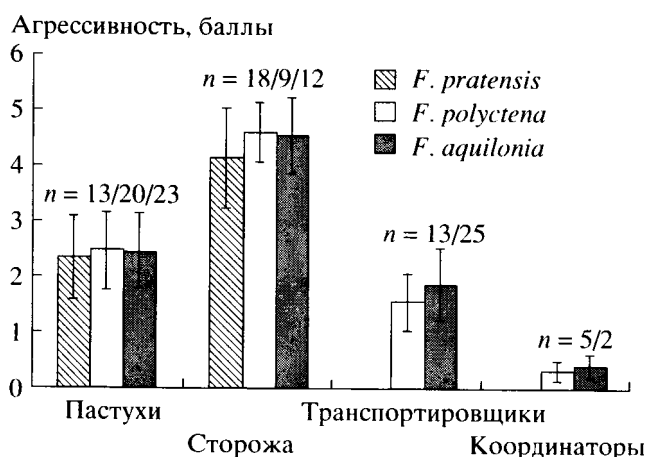


Рис. 3. Степень агрессивности трофиобионтов из разных профессиональных групп. Пары данных, муравьев из разных профессиональных групп каждого вида, значительно отличаются друг от друга (Wilcoxon,  $p < 0.05$ ).

да отсутствует. Обычно муравей, который собирается идти в гнездо, забирает собранную падь и у других рабочих, находящихся на колонии тлей. Что касается поиска новых колоний тлей, то, к сожалению, пронаблюдать этот процесс нам не удалось. Однако проявление “сторожами” высокой исследовательской активности (рис. 2) дает основания полагать, что, обладая мультифункциональным поведением, именно они играют главную роль в поиске тлей и организации работы трофобионтов.

Несмотря на разное количество профессиональных групп, среди трофобионтов на колониях тлей у всех трех видов (*F. polycytena*, *F. aquilonia* и *F. pratensis*) наблюдается ярко выраженное разграничение функций сбора пади и охраны колонии. Таким образом, для муравьев *F. pratensis*, так же как и для рыжих лесных муравьев, характерна профессиональная специализация в группах рабочих-трофобионтов.

#### Некоторые особенности взаимодействия с тлями исследованных видов

**Защита от неблагоприятных погодных условий.** В отличие от представителей других видов в многовидовых ассоциациях муравьев *F. polycytena*, *F. aquilonia* и *F. pratensis* обеспечивают тлям определенную степень защиты от неблагоприятных погодных условий. Во время сильного ветра и дождя тли могут быть сбиты с растения. Рабочие *F. polycytena*, *F. aquilonia* и *F. pratensis*, выполняющие функции “пастухов” и “сторожей”, не покидают колонии тлей в непогоду. Во время дождя они цепляются ногами за стебель растения и прикрывают собой тлей, образуя подобие “защитной сети” на колонии. Зарегистрировано 74, 52 и 23 случая соответственно. Трофобионты других видов муравьев во время дождя обычно не активны, они уходят в гнездо или прячутся под листьями неподалеку от колонии.

**Изменчивость схем взаимодействия муравьев с тлями.** Установлено, что организация работы трофобионтов на наземных колониях тлей меняется в течение сезона. Так, в конце августа – октябре при снижении продуктивности тлей, по крайней мере на наземных частях растений, у муравьев всех исследованных видов наблюдается упрощенные схемы взаимодействия с тлями. Количество рабочих, одновременно находящихся на колонии тлей и ухаживающих за ними, значительно сокращается (до 1–2 особей независимо от размера колонии тлей). Соотношение числа муравьев и тлей меняется и становится непостоянным. В основном на колониях отмечены особи, ранее выполнявшие функции “пастухов”. Передачу пади в гнездо они осуществляют либо самостоятельно, либо через “транспортников”. Последнее характерно только для рыжих лесных муравьев. Таким образом, вместо “профессиональной” специализации наблюда-

ется лишь частичное разделение функций или работа неспециализированных трофобионтов. В обоих случаях разграничения функций сбора пади и охраны колонии не происходит.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Успешное выполнение различных задач в сообществах социальных животных зависит от согласованности действий членов рабочей группы. Одним из способов повышения эффективности действий является специализация особей. Речь идет о ситуациях, когда особи хотя бы временно выполняют определенные функции, строго распределенные между членами группы (Anderson, Franks, 2000). Работу “команд” удается наблюдать достаточно редко, при этом связи в группе часто носят лишь временный характер. Группы муравьев, собирающих падь, являются уникальным модельным объектом для детального исследования механизмов взаимодействия особей в устойчивой группе. Изучение поведения трофобионтов, связанных с определенными колониями тлей, позволяет наблюдать долговременные отношения муравьев в относительно постоянных по составу группах рабочих.

В ходе многолетних полевых исследований установлено, что муравьи используют различные схемы взаимодействия с тлями: от одиночной фуражировки до “профессиональной” специализации с четким разделением функций сбора пади и охраны симбионтов (Новгородова, Резникова, 1996; Резникова, Новгородова, 1998а, б; Новгородова, 2003, 2005а). В исследованных многовидовых сообществах наиболее сложная схема взаимодействия с тлями – узкая профессиональная специализация в группах трофобионтов – характерна только для муравьев *Formica s. str.* с многочисленными семьями. Остальные члены многовидового сообщества используют более простые схемы, базирующиеся либо на частичном разделении функций в группах, либо на деятельности не связанных между собой фуражиров (Новгородова, 2002).

Муравьев, занимающихся фуражировкой, принято разделять на активных и пассивных (Захаров, 1972). Первые ведут самостоятельный поиск добычи и мобилизуют на нее пассивных особей. Ранее считалось, что группа сборщиков пади состоит исключительно из пассивных фуражиров с закрепленными функциями сбора и транспортировки пади в гнездо (Захаров, 1972). Нами показано, что рабочие группы трофобионтов, посещающих определенные колонии тлей, включают как пассивных, так и активных фуражиров. Функции первых сводятся в основном к сбору и транспортировке пади. Активные фуражиры мультифункциональны и могут помимо основных функций защищать тлей, заниматься поиском их новых колоний и в некото-

рой степени координировать действия остальных членов группы.

Есть основания полагать, что глубина функциональной дифференциации в рабочих группах в первую очередь связана с потребностями и/или обеспеченностью семьи углеводной пищей. Основными факторами, влияющими на появление узкой специализации в группах, по-видимому, являются численность семьи и состояние ресурсной базы (количество и продуктивность симбионтов). Так, тенденция к углублению дифференциации функций в рабочих группах трофобионтов наблюдается с увеличением численности семей муравьев. У видов с небольшими семьями (*Formica fusca* L., *F. cunicularia glauca* Ruzs., *Lasius niger* L.) отмечена одиночная фуражировка неспециализированных трофобионтов (Новгородова, 2002, 2003, 2005а). Обычно более инициативные фуражиры находят колонии тлей, мобилизуют пассивных особей, которые затем занимаются однообразной работой (совершают регулярные рейсы на растение с тлями, собирают падь и относят ее в гнездо). Муравьи этих видов не охраняют своих симбионтов от их естественных врагов, колонии тлей часто остаются без присмотра (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2002). Лишь при высокой плотности населения появляется относительно устойчивая защита тлей. По-видимому, это связано с обострением конкурентных отношений за пищевые ресурсы. Однако следует отметить, что муравьи охраняют лишь те колонии тлей, которые располагаются близко к гнезду (Новгородова, 2003). Значительно возрастает количество муравьев, посещающих эти колонии. Однако они почти не контактируют между собой, работают независимо, периодически сменяя друг друга (Новгородова, 2003, 2005а). Работа трофобионтов организована таким образом, что несколько муравьев постоянно находятся на колонии тлей, не оставляя ее без присмотра. Появление защиты, по-видимому, связано с увеличением динамической плотности муравьев, которая неизбежно приводит к изменению их поведения, в частности к повышению агрессивности и появлению охраняемой территории у семьи. Подобное явление не раз наблюдалось в полевых экспериментах, например, с муравьями *Cataglyphis setipes turcomanica* For. (Захаров, 1975), *F. cunicularia glauca* Ruzs. и *Formica rousea* Nyl. (Резникова, Шиллерова, 1978; Резникова, 1983; Новгородова, 2003).

В то же время у муравьев с многочисленными семьями происходит дальнейшая дифференциация функций особей в группах активных и пассивных фуражиров. У видов *Formica s. str.* наблюдается устойчивая защита колоний тлей-симбионтов. Активные фуражиры становятся неотъемлемой частью рабочих групп, обслуживающих отдельные колонии тлей. Более того, они практически постоянно находятся на растениях с тлями, охраняя сво-

их симбионтов от негативных внешних воздействий.

Однако глубина специализации может различаться у разных видов. Так, этологическая структура рабочих групп трофобионтов *F. polyctena* и *F. aquilonia* и лугового муравья существенно отличается. У рыжих лесных муравьев представлены четыре типа поведения, соответствующие функциям “пастухов”, “сторожей”, “транспортировщиков пади” и “координаторов”. У *F. pratensis* выявлены только два, “пастухи” и “сторожа”. Использование именно этих названий обусловлено преобладанием в поведении свойств одноименных “профессиональных групп”, несмотря на некоторые различия. Так, транспортировку пади представители обеих групп у *F. pratensis* осуществляют самостоятельно. Что касается функций “координаторов”, то у лугового муравья их выполняют “сторожа”, проявляющие высокую исследовательскую активность. Именно эти особи обладают мультифункциональным поведением, сходным с таковым муравьев *F. polyctena*, как “координаторов”, так и “разведчиков” действующих в лабораторных условиях при решении поисковых задач (Резникова, Новгородова, 1998а, Резникова, Рябко, 1995). Кроме того, экспериментальным путем установлено, что “сторожа” способны решать достаточно сложные задачи по преодолению препятствий на пути к колониям тлей, более того, путем антеннального контакта они передают “пастухам” информацию, необходимую для успешного попадания на растение с тлями, окруженное лабиринтом (Новгородова, 2007). В целом луговой муравей занимает промежуточное положение в ряду исследованных видов как по глубине функциональной дифференциации в рабочих группах, так и по численности семьи (на порядок ниже, чем у рыжих лесных муравьев).

Одним из факторов, влияющих на появление специализации, помимо численности семьи является состояние ресурсной базы. Экспериментальным путем было установлено, что в условиях дефицита пищевых ресурсов (сокращение доступных колоний тлей) недостаточное обеспечение семьи *F. cunicularia glauca* углеводной пищей приводит к значительной перестройке организации работы трофобионтов, резкому увеличению количества муравьев, посещающих оставшиеся колонии, появлению их устойчивой охраны, по-видимому, за счет привлечения активных фуражиров (Новгородова, 2003). В то же время снижение продуктивности симбионтов, в частности на надземных частях растений в осенний период, приводит к упрощению схемы работы и трофобионтов *Formica s. str.* Количество рабочих, занятых на колониях тлей, резко сокращается у всех исследованных видов муравьев, меняется и состав групп. Исчезает функциональная дифференциация в группах активных и пассивных фуражиров. Активные муравьи на растениях практически



не появляются. Из пассивных особей продолжают работать только “пастухи”, которые в этих условиях самостоятельно переносят падь в гнездо и у рыжих лесных муравьев. Эффективность защиты тлей от хищников при этом, по-видимому, значительно снижается.

Из всех функций, выполняемых трофобионтами, наиболее простой, по-видимому, является транспортировка пади в гнездо, так как ее могут выполнять практически все функционеры. Сбор пади, наоборот, требует определенных навыков при взаимодействии с тлями (Резникова, Новгорода, 1998а). Видимо, поэтому “пастухи” оказываются единственной “профессиональной” группой, остающейся на колониях тлей в осенний период.

В целом муравьи демонстрируют в многовидовых сообществах различное поведение при взаимодействии с тлями: от работы неспециализированных трофобионтов (Новгорода, Резникова, 1996; Новгорода, 2003а, 2005а) до “профессиональной” специализации в группах, характерной для доминирующих видов муравьев с более высоким уровнем социальной организации. Трофобионты именно этих видов не переключаются на сбор белковой пищи, узнают “своих” тлей (за которыми ухаживают члены семьи), а также наиболее эффективно защищают колонии тлей от божьих коровок, как взрослых особей, так и личинок (Novgorodova, 2005). Кроме того, экспериментальным путем было установлено, что разделение функций в группах трофобионтов значительно повышает эффективность ухода за тлями, оказывая положительное влияние на их выживаемость (Новгорода, 2005б).

Таким образом, узкая специализация в рабочих группах носит факультативный характер, при этом схемы взаимодействия с тлями лежат в небольшом диапазоне вариантов разной сложности, которые используются муравьями в определенных условиях в соответствии с потребностями семьи.

Автор выражает искреннюю признательность Ж.И. Резниковой за ценные советы при проведении исследований, А.А. Захарову и Е.Б. Федосеевой – за конструктивную критику при обсуждении представленных результатов.

Исследования выполнены при финансовой поддержке грантов РФФИ (06-04-48288), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2006.4; МК-1231.2005.4), а также Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С., 1976. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А., 1975. Динамическая плотность и поведение муравьев // Журн. общ. биологии. Т. 36. № 2. С. 243.
- Захаров А.А., 1981. Поведенческая организация семьи у муравьев // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. С. 34–58.
- Захаров А.А., 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 278 с.
- Захаров А.А., 1995. Альянсы рабочих в семье муравьев рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 115. № 6. С. 459–469.
- Захаров А.А., 2005. Дифференциация функций и доминирование в развитии биосоциальности // Зоол. журн. Т. 84. № 1. С. 38–53.
- Ивановская О.И., 1977а. Тли Западной Сибири. Ч. 1. Новосибирск: Наука. 272 с.
- Ивановская О.И., 1977б. Тли Западной Сибири. Ч. 2. Новосибирск: Наука. 328 с.
- Леббок Д., 1884. Муравьи, пчелы, осы. Санкт-Петербург. 491 с.
- Новгорода Т.А., 2002. Этологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. 161 с.
- Новгорода Т.А., 2003. Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 3. С. 229–233.
- Новгорода Т.А., 2004. Симбиотические взаимоотношения муравьев и тлей // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 2. С. 152–165.
- Новгорода Т.А., 2005а. Особенности мутуалистических отношений с тлями двух видов муравьев рода *Lasius* (Formicidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 125. № 2. С. 199–205.
- Новгорода Т.А., 2005б. Долевой вклад членов многовидовой ассоциации муравьев в потенциал численности общих симбионтов-тлей // ДАН. Т. 401. № 6. С. 848–849.
- Новгорода Т.А., 2005в. Влияние рыжих лесных муравьев (Formicidae) на многовидовые комплексы тлей (Aphididae) в рекреационных лесах г. Новосибирска // Евразийский энтомологический журн. Т. 4. Вып. 2. С. 117–120.
- Новгорода Т.А., 2007. Трофобиотические отношения муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) с тлями // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 2. С. 180–189.
- Новгорода Т.А., Резникова Ж.И., 1996. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. № 3–4. С. 239–245.
- Резникова Ж.И., 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Резникова Ж.И., Шиллерова О.А., 1978. Организация кормового участка и особенности индивидуального поведения у прыткого степного муравья *Formica cunicularia glauca* (Hymenoptera, Formicidae) // Вопросы экологии. Новосибирск: Наука. С. 157–170.

- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я., 1995. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высш. нерв. деятельности. Т. 45. Вып. 3. С. 500–509.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998а. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 118. № 3. С. 345–357.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998б. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами // ДАН. Т. 359. № 4. С. 572–574.
- Урбах В.Ю., 1964. Биометрические методы. М.: Наука. 415 с.
- Anderson C., Franks N.R., 2000. Task partitioning in insect societies: novel situations // Ins. Soc. V. 47. P. 276–282.
- Anderson C., Franks N.R., McShea D.W., 2001. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies // Anim. Behav. V. 62. P. 643–651.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., 2002. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Warszawa: Studio1. 202 p.
- Franks N.R., 1986. Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 18. P. 425–429.
- Franks N.R., Sendova-Franks A.B., Anderson C., 2001. Division of labour within teams of New World and Old World army ants // Anim. Behav. V. 62. P. 635–642.
- Horstmann K., 1975. The behaviour of foraging wood ants *Formica polyctena* workers outside the nest // Waldhygiene. V. 11. P. 1–12.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. The ants. B.: Springer-Verlag. 732 p.
- Jeanne R.L., 1986. The evolution of the organization of work in social insects // Mon. Zool. Ital. V. 20. P. 119–133.
- Jeanne R.L., 1991. Polyethism // The Social Biology of Wasps/Eds Ross K.G., Matthews R.W. N.Y.: Cornell Univ. Press. P. 389–425.
- Nixon G.E.J., 1951. The Association of Ants with Aphids and Coccids. L.: Commonwealth Institute of Entomology. 36 p.
- Novgorodova T.A., 2005. Ant-aphid interactions in multispecies ant communities: Some ecological and ethological aspects // EJE. V.102 (3). P. 495–502.
- Rissing S.W., 1981. Foraging specialisation of individual seed-harvester ants // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 9. P. 149–152.
- Robson S.K., Traniello J.F.A., 1998. Resource assessment, recruitment behavior and the organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae) // J. Ins. Behav. V. 11. P. 1–22.
- Robson S.K., Traniello J.F.A., 2002. Transient division of labor and behavioral specialisation in the ant *Formica schaufussi* // Naturwissenschaften. B. 89. S. 128–131.
- Rosengren R., 1971a. Foraging strategy of wood ants, *Formica rufa* group. Pt 1. Age polyethism and topographic traditions // Acta Zool. Fenn. V. 149. P. 1–30.
- Rosengren R., 1971b. Foraging strategy of wood ants, *Formica rufa* group. Pt 2. Nocturnal orientation and diel periodicity // Acta Zool. Fenn. V. 150. P. 1–30.
- Rosengren R., 1971c. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Acta Zool. Fenn. V. 133. P. 1–105.
- Sudd J.H., 1987. Ant-aphid mutualism // Aphids: Biol., Natur. Enemies, and Contr. V. A./Eds Minks A.K., Harrewijn P. Amsterdam: Elsevier. P. 355–365.
- Weir J.S., 1958. Polyethism in workers of the ant *Myrmica* // Insectes Sociaux. V. 5. P. 97–128.

## The specialisation in ant working groups involved in trophobiosis with aphids

T. A. Novgorodova

*Institute for Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences  
ul. Frunze, 11, Novosibirsk 630091, Russia  
e-mail: tanovg@yandex.ru*

The peculiarities of behaviour and organization of taking care of aphids while trophobiosis were studied in ant species predominant in multi-species communities (*Formica polyctena* Forst., *F. aquilonia* Yarr., and *F. pratensis* Retz.). “Professional specialisation” with distinct division of segregation functions of aphid colony protection and honeydew collecting was revealed and described in working groups of ants, which are constant in composition. It is shown that trophobiont working groups include both passive and active foragers. The functions of the former are usually limited to honeydew collecting and transportation. Active foragers are multifunctional: in addition to their basic duties, they may defend symbionts, search for new aphid colonies, and, to some extent, coordinate group activities. It was shown earlier that ants employ different schemes of interactions with aphids, from individual foraging to “professional specialisation” in working groups. Comparative analysis of the schemes of interactions between ants of different species and aphids has shown that the degree of functional differentiation in trophobiont working groups is conditioned by carbohydrate food requirements of the colony. Ant colony size and the condition of available resources (abundance and productivity of symbionts) are the principal factors that determine the emergence of strict specialisation in groups. The trend to further differentiation of functions in trophobiont working groups is observed under increasing ant colony size and under food deficiency; such strict specialisation is facultative.