

Особенности трофобиотических отношений муравья-рабовладельца *Formica sanguinea* Latreille, 1798 (Hymenoptera, Formicidae) с тлями

Peculiarities of trophobiotic interactions with aphids in slave-maker ant *Formica sanguinea* Latreille, 1798 (Hymenoptera, Formicidae)

Т.А. Новгородова
Т.А. Novgorodova

Институт систематики и экологии животных, Сибирское отделение Российской Академии Наук, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: tanovg@yandex.ru.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: муравьи, тли, факультативное рабовладение, трофобиоз, сбор пади, стратегия фуражировки

Key words: ants, aphids, facultative slavery, trophobiosis, honeydew collection, foraging strategy

Резюме. Исследование трофобиотических отношений факультативного муравья-рабовладельца *Formica sanguinea* Latreille, 1798 с тлями проведено в Новосибирской области (Западная Сибирь) в 2000–2003, 2008 гг. На исследованной территории *F. sanguinea* посещает колонии тлей десяти видов. В сборе пади принимают участие, как рабовладельцы, так и рабы, в разном соотношении представленные в колониях тлей. Функциональная дифференциация среди фуражиров не выявлена. Каждый муравей собирает и относит падь в гнездо самостоятельно. Охрана симбионтов обеспечивается главным образом за счёт постоянного присутствия муравьёв в колонии тлей (более 95 % времени). В целом, при сборе пади для *F. sanguinea* характерна работа неспециализированных фуражиров (рабов и рабовладельцев) в охраняемых колониях тлей. Обсуждается возможность использования более сложной организации сбора пади с элементами «профессиональной» специализации.

Abstract. The investigations of trophobiotic relationships between facultative slave-maker ant *Formica sanguinea* Latreille, 1798 and aphids were carried out in the Novosibirsk Region (Western Siberia) in 2000–2003, 2008. *F. sanguinea* attend aphid colonies of 10 species on the territory explored. Both slave-makers and slaves presented in aphid colonies in various ratios take part in honeydew collection. Functional differentiation among these foragers is not revealed. Each ant collects and transports honeydew. Protection of aphid-symbionts is mainly due to the constant presence of ants in aphid colony (> 95 % of time). On the whole, the work of unspecialized foragers (slave-makers and slaves) in protected aphid colonies is typical for *F. sanguinea*. The possible use of the more complex honeydew collection type with some degree of «professional» specialization is discussed.

Введение

Рабовладение у муравьёв является одной из крайних форм социального паразитизма, когда одни муравьи используют в качестве рабочей силы представителей другого вида [Hölldobler, Wilson, 1990; D’Ettorre, Heinze, 2001; Czechowski, Godzińska, 2015]. Муравьи-рабовладельцы совершают набеги на соседние гнёзда других видов с целью захватить их расплод, а затем использовать вышедших из коконов муравьёв в качестве помощников (рабов) для выполнения различных функций в гнезде. Виды, для которых характерна облигатная форма рабовладения (например, *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798) и *Harpagoxenus sublaevis* (Nylander, 1848)) полностью зависят от своих рабов, т.к. обладают саблевидными жвалами, приспособленными лишь для сражений. Что касается факультативных рабовладельцев (например, *Formica sanguinea* Latreille, 1798 и *F. wheeleri* Creighton, 1935), они способны выполнять любые функции самостоятельно, т.е. могут обходиться и без рабов [Длусский, 1967 (Dlusskiy, 1967)]. Если с разделением труда в семьях облигатных рабовладельцев ситуация однозначна — рабы выполняют все жизненно важные для семьи функции, то в случае факультативного рабовладения все не так просто.

До сих пор считалось, что между факультативными рабовладельцами и их рабами существует некое разделение труда: рабы главным образом выполняют внутренние гнездовые работы, а фуражировка осуществляется в основном рабовладельцами [Wilson, 1955, 1971]. Аналогичные результаты были получены В.А. Харьковским

при проведении диссертационного исследования под руководством Ж.И. Резниковой [Харьков, 1993 (Kharkiv, 1993)] и дальнейшем исследовании распределения функций в семьях *F. sanguinea* [Харьков, 1997а, б (Kharkiv, 1997a, b)], а также А. Мори с соавторами [Mori et al., 2000]. Однако основное внимание было сконцентрировано на добывании белковой пищи, а вопрос о том, кто и как в семьях муравьёв-рабовладельцев занимается сбором пади, до сих пор оставался неизученным.

Результаты недавних исследований показали, что организация сбора пади существенно различается у разных видов муравьёв по уровню специализации сборщиков пади, а также степени защиты колоний симбионтов и представляет собой пять основных вариантов разной сложности: от работы неспециализированных фуражиров в неохраемых и охраемых колониях тлей до высокой «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади [Novgorodova, 2015a; Novgorodova, 2015b (Novgorodova, 2015b)]. Цель данной работы — изучить особенности организации сбора пади у факультативного муравья-рабовладельца *Formica sanguinea*. При этом планировалось выявить трофобиотические связи представителей семей *F. sanguinea* с тлями и другими насекомыми на исследованной территории и ответить на ряд вопросов. Участвуют ли рабы в сборе пади? Свойственна ли сборщикам пади «профессиональная» специализация? Какова степень защиты колоний тлей муравьями от афидофагов?

Материалы и методы

Районы исследований. Исследования проводили в 2000–2003, 2008 гг. в Новосибирской области (юго-восток Западной Сибири) в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка (54°57' N, 83°06' E) и в Карасукском районе в окрестностях с. Троицкое (53°44' N, 78°02' E).

Выявление трофобиотических связей. Трофические связи *Formica sanguinea* с тлями и другими насекомыми исследовали на маршрутах и рабочих участках. Осмотр надземных и корневых частей растений проводился несколько раз в течение сезона при смене растительных аспектов. В колониях тлей отмечали число тлей, муравьёв-рабовладельцев и рабов, а также афидофагов. Насекомых фиксировали в 70 % этаноле. Всего собрано 119 проб.

Организация сбора пади. В обоих регионах исследовано по одной семье *F. sanguinea*. Гнёзда модельных семей располагались: в Академгородке — на опушке смешанного леса (в качестве рабов выступали представители *Formica (Serviformica) fusca* Linnaeus, 1758), в окрестностях с. Троицкое — в разнотравно-типчачково-ковыльной степи (рабы — *Formica (S.) cunicularia* Latreille, 1798). По литературным данным размер таких семей не превышает 7–8 тысяч рабочих особей (размерный класс — 10³) [Захаров, Длусский, 2013 (Zakharov, Dlusskij, 2013)].

Детальные наблюдения за поведением насекомых проводили в полевых условиях непосредствен-

но в колониях тлей: *Chaitophorus populeti* (Panzer, 1801) на осине, *Populus tremula* L. (14 колоний) в Академгородке в июле 2000 г. и *Aphis franzi* Holman, 1975 на жабрице, *Seseli libanotis* (L.) Koch (11 колоний) в окрестностях с. Троицкое в августе 2008 г. Наблюдение сопровождалось индивидуальным мечением муравьёв и хронометрированием их поведенческих реакций. Мечение проводили с помощью нитрокрасок. На брюшко, грудь и голову муравьёв наносили краску, используя всевозможные комбинации точек различных цветов. Всего помечено 186 муравьёв: в Академгородке — 112 (55 — *F. sanguinea*, 57 — *F. fusca*), в окр. с. Троицкое — 74 (*F. sanguinea* — 32, *F. cunicularia* — 42). Этограммы проанализированы для 94 особей: в Академгородке — 44 (*F. sanguinea* — 21, *F. fusca* — 23), в окр. с. Троицкое — 50 (*F. sanguinea* — 20, *F. cunicularia* — 30). Наблюдения проводили с 9.30 до 18.00 с перерывом 2–3 часа в период спада активности муравьёв (обычно 12.00–15.00). Время наблюдений за сборщиками пади в отдельных колониях тлей составило от 18 до 30 часов.

Отмечали девять наиболее легко выделяемых и в то же время отражающих разные аспекты взаимодействия муравьёв друг с другом и с трофобионтами элементов поведения, состоящих из блоков локомотив и поз:

1. Сбор пади;
2. Положение покоя (готовность муравья к атаке);
3. Трофаллаксис — передача жидкой пищи от одного муравья к другому;
4. Чистка;
5. Агрессивное поведение (включая агрессивные позы, принимаемые перед атакой, а также наскоки, выпадения и укусы разной продолжительности);
6. Исследовательская активность — изучение разных частей кормового растения с помощью антенн.
7. Антеннальные контакты муравьёв (с *F. sanguinea*, с представителями *F. (Serviformica)*);
8. Быстрые пробежки, включая переходы в соседние колонии;
9. Соскребание пади с растения.

Кроме того, отмечали время ухода в гнездо гружённого падью муравья и его возвращения на растение с тлями. Время между уходом муравья в гнездо с падью и его возвращением на растение с тлями относили к затратам на транспортировку.

Для всех муравьёв, за которыми проводили длительные наблюдения, оценивали уровень агрессивности по стандартной 9-балльной шкале [Новгородова, 2009 (Novgorodova, 2009)], которая отражает порядок возрастания агрессии, направленной на раздражитель. Реакцию муравьёв на раздражитель (препаровальная игла, поднесённая к муравью на расстоянии около 1 см) фиксировали в естественных условиях в спокойной обстановке (4–5 раз для каждой особи). В случаях, когда муравей демонстрировал несколько быстро меняющихся реакций, в анализе учитывалась наиболее агрессивная из них.

Характеристика исследованных видов муравьёв. Некоторые особенности распространения и

биологии исследованных видов приведены по А.А. Захарову и Г.М. Длусскому [2013 (Zakharov, Dlusskij, 2013)].

Formica sanguinea Latreille, 1798 — транспалеарктический вид, распространённый от Западной Европы до Японии и Северной Кореи. Северная граница ареала проходит немного южнее полярного круга (60 с.ш.). Теплолюбивый вид, заселяющий места без густого травостоя, хорошо освещённые и прогреваемые солнцем (опушки, прогалины и т.п.). Герпетобионт-зоофаг. Активный энтомофаг, для которого характерна одиночная и групповая форма охоты. Собирает также трупы насекомых и падь грудоботных (*Sternorrhyncha*) и цикадовых (*Auchenorrhyncha*) насекомых. Обладает охраняемой кормовой территорией без постоянных дорог, но с постоянными маршрутами к колониям тлей. Является факультативным рабовладельцем. В качестве рабов обычно использует представителей *F. (Serviformica) (F. fusca, F. lemani, F. japonica, F. picea, F. rufibarbis, F. cunicularia)*, но могут с той же целью совершать набеги на ослабленные семьи рыжих лесных муравьёв и представителей *F. (Coptoformica)*. Размер семьи с помощниками обычно не превышает 7–8 тысяч особей. Зрелая семья, обитающая уже без помощников, может достигать 20 тысяч рабочих особей.

Formica (Serviformica) cunicularia Latreille, 1798 — селится на хорошо прогреваемых участках (полянах, опушках, вырубках, склонах южной экспозиции). Герпетобионт-зоонекрофаг. Активно охотится на живых насекомых. Собирает падь тлей. Характерна одиночная фуражировка. Тип гнезда зависит от размера семьи. Моногинные семьи численностью 500–1000 рабочих особей обитают в секционных гнёздах и не имеют охраняемой территории. При дальнейшем увеличении размера семьи муравьи начинают строить гнёзда-капсулы, в которых число рабочих может достигать 5–7 тысяч рабочих особей. У таких семей появляется охраняемая территория.

Formica (S.) fusca Linnaeus, 1758 — голарктический лесной вид, широко распространённый от Западной Европы до Приамурья. Обычен в различных лесных насаждениях (хвойных, смешанных, берёзовых колках, посадках разного типа и т.п.), а также на вырубках, опушках и полянах. Герпетобионт-зоонекрофаг. Значительное место в рационе занимают различные группы беспозвоночных. Малоактивный хищник, в питании преобладают мёртвые насекомые. Собирает падь тлей. Характерна одиночная фуражировка. Живёт небольшими семьями в секционных гнёздах. Не имеет охраняемой территории.

Статистическая обработка. Для выявления наличия специализаций среди сборщиков пади в семьях муравья-рабовладельца *F. sanguinea* (в частности, разделения функций между *F. sanguinea* и его рабами) и выявления группы фуражиров с наиболее похожими бюджетами времени был использован метод иерархического кластерного анализа, для чего вы-

числяли коэффициенты корреляции Пирсона (r_p) между всеми парами исходных данных. Усреднённые бюджеты времени *F. sanguinea* и муравьёв-рабов сравнивали методом ранговой корреляции Спирмена: положительная корреляция ($r_{s\text{ real}} > r_{s\text{ critical}}$, $0,05 = 0,68$, $n = 9$) между данными фуражиров из разных групп означает высокую степень сходства их бюджетов времени и функций, соответственно [Урбах, 1964 (Urbakh, 1964)]. Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили с помощью критерия Шапиро-Уилка. Потенциальную агрессивность муравьёв сравнивали с помощью критерия Манна-Уитни. Для сравнения доли колоний тлей с афидофагами среди колоний, посещаемых представителями семей *F. sanguinea* в разных регионах, использован критерий Хи-квадрат (χ^2) с поправкой Йейтса.

Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Excel.

Результаты

Трофобиотические связи. На исследованной территории представители семей факультативного муравья-рабовладельца *F. sanguinea* посещали колонии тлей десяти видов (табл. 1). Число мирмекофильных видов тлей, связанных с *F. sanguinea* в Академгородке и окрестностях с. Троицкое, отличалось незначительно и составило 7 и 9 видов, соответственно. Кроме тлей на юге области муравьи также активно посещали колонии цикадок на корнях растений в так называемых «кормовых пещерках».

Организация сбора пади. Наблюдения показали, что группы сборщиков пади, посещающие колонии тлей и цикадок, достаточно постоянны. В их состав входят как *F. sanguinea*, так и рабы (*F. cunicularia, F. fusca*). Соотношение представителей вида рабовладельца и рабов в этих группах может существенно различаться. Так, на юге Новосибирской области из модельной семьи в окрестностях с. Троицкое в колониях тлей работали в основном рабы (около 80 % от группы), в то время как «кормовые пещерки» с цикадками, расположенные в непосредственной близости от растений с колониями тлей, наоборот, посещали главным образом рабовладельцы (доля рабов составляла менее 17 %). При этом по предварительным данным строительством и восстановлением «кормовых пещерок» для цикадок и корневых тлей занимаются главным образом муравьи-рабовладельцы *F. sanguinea*. В колониях тлей *Ch. populeti* в лесах Новосибирского Академгородка доля рабов среди сборщиков пади варьировала от 30 % до 60 %.

Специализация в группах сборщиков пади не выявлена (рис. 1). Бюджеты времени всех исследованных фуражиров оказались достаточно сходны (табл. 2). Каждый муравей самостоятельно собирает падь и относит её в гнездо. Тем не менее, за время наблюдений тли-симбионты оставались без присмотра не более 5 % времени. В их колониях практически постоянно присутствуют от 1 до 3 неспециализиро-

Таблица 1. Трофобиотические связи муравьёв *F. sanguinea* с тлями и их кормовыми растениями на территории Новосибирской области: в смешанных лесах Новосибирского Академгородка (1) и Карасукском районе в окрестностях с. Троицкое (2)

Table 1. Trophobiotic interactions of *F. sanguinea* with aphids and their host-plants in the Novosibirsk Region: in mixed forests of the Novosibirsk Akademgorodok (1) and in Karasuk district in the vicinity of Troitskoe village (2)

	Тли	Кормовые растения	1	2
Lachnidae				
1	<i>Cinara pini</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	–
Drepanosiphidae				
2	<i>Callipterinella tuberculata</i> (Heyden, 1837)	<i>Betula pendula</i> Roth., <i>Betula krylovii</i> G.V.Krylov, <i>Betula</i> sp.	+	+
3	<i>Symydobius oblongus</i> (Heyden, 1837)	<i>Betula pendula</i> Roth.	+	+
Chaitophoridae				
4	<i>Chaitophorus populeti</i> (Panzer, 1801)	<i>Populus tremulae</i> L.	+	+
5	<i>Sipha (Rungisia) maydis</i> Passerini, 1860	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski., Poaceae	–	+
Aphididae				
6	<i>Aphis esulae</i> (Börner, 1940)	<i>Euphorbia virgata</i> Waldst., <i>Euphorbia</i> sp.	–	+
7	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Viburnum opulus</i> L., <i>Arctium</i> sp., <i>Rhinanthus</i> sp.	+	+
8	<i>Aphis franzi</i> Holman, 1975	<i>Seseli libanotis</i> (L.) C. Koch	–	+
9	<i>Aphis jacobaeae</i> Schrank, 1801	<i>Sonchus</i> sp.	+	+
10	<i>Aphis plantaginis</i> Goeze, 1778	<i>Plantago major</i> L.	+	+

ванных фуражиров, тем самым, обеспечивая тлям определенную степень защиты от муравьёв других видов и афидофагов. Незначительные отличия бюджетов времени обусловлены разным уровнем исследовательской активности фуражиров. В состав небольших кластеров попали как рабы, так и рабовладельцы с более высокой исследовательской активностью, которая составила 9–19 % от времени наблюдений (рис. 1). Тем не менее, сравнительный анализ усреднённых бюджетов времени представителей мелких кластеров и всех остальных фуражиров достоверных отличий не выявил (с. Троицкое, рис. 1 А: $r_s = 0,867$; Академгородок, рис. 1 Б: $r_s = 0,866$).

На растениях с тлями сборщики пади почти не контактируют. Антеннальные контакты наблюдались лишь при непосредственном столкновении фуражиров и составили 0,9–1,4 %. Трофаллакис также отмечался крайне редко и только непродолжительный (1–3 с), в усреднённых бюджетах времени рабов и рабовладельцев каждой из исследованных семей он не превышал 0,05 % от времени, проведённого на растении с тлями.

Существенных отличий в поведении рабов и рабовладельцев в обоих местообитаниях не выявлено: усреднённые бюджеты времени этих муравьёв довольно сходны (табл. 2). Однако следует отметить, что потенциальная агрессивность оказалась значительно выше у *F. sanguinea* как в Академгородке, так и в окр. с Троицкое (критерий Манна-Уитни, $U = 0, p < 0,0001$ и $U = 12,5, p < 0,0001$, соответственно). Поведение сборщиков пади из разных местообитаний не различалось, бюджеты времени как рабовладельцев, так и рабов достоверно сходны между собой (табл. 2).

В колониях тлей, посещаемых представителями семей *F. sanguinea*, отмечены различные афидофа-

ги: божьи коровки (имаго и личинки), личинки златоглазок и сирфид. Доля колоний тлей с афидофагами не превышала 30 %, при этом в смешанных лесах Новосибирского Академгородка она оказалась ниже, чем в степных сообществах в окрестностях с. Троицкое (18,2 % и 30 %, соответственно), однако сравнительный анализ значимых отличий не выявил ($\chi^2 = 0,65, p = 0,42$).

Обсуждение

В рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка гнёзда теплолюбивого вида *F. sanguinea* встречаются реже (главным образом на хорошо прогреваемых полянах, просеках, опушках и т.п.), чем на юге Новосибирской области в злаково-полынных степях в окрестностях с. Троицкое. Незначительные отличия видового состава мирмекофильных тлей, связанных с *F. sanguinea* в этих районах, объясняются характером растительности. Так, на юге области типичными представителями степных ассоциаций в окрестностях с. Троицкое являются тли рода *Sipha (Rungisia)*, колонии которых располагаются на злаках, при этом на данной территории по объективным причинам отсутствуют обитатели хвойных пород деревьев — мирмекофильные тли рода *Cinara*, обычные для смешанных лесов Новосибирского Академгородка. В целом, в многовидовых сообществах муравьёв, обитающих в исследованных районах, по числу видов тлей-симбионтов *F. sanguinea* занимает среднее положение, в обоих случаях уступая облигатным доминантам *Formica* s.str. и экологически пластичному *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) [Новгородова, 2015b (Novgorodova, 2015b)].

Как известно, факультативные муравьи-рабовладельцы, в частности *F. sanguinea*, способны выпол-

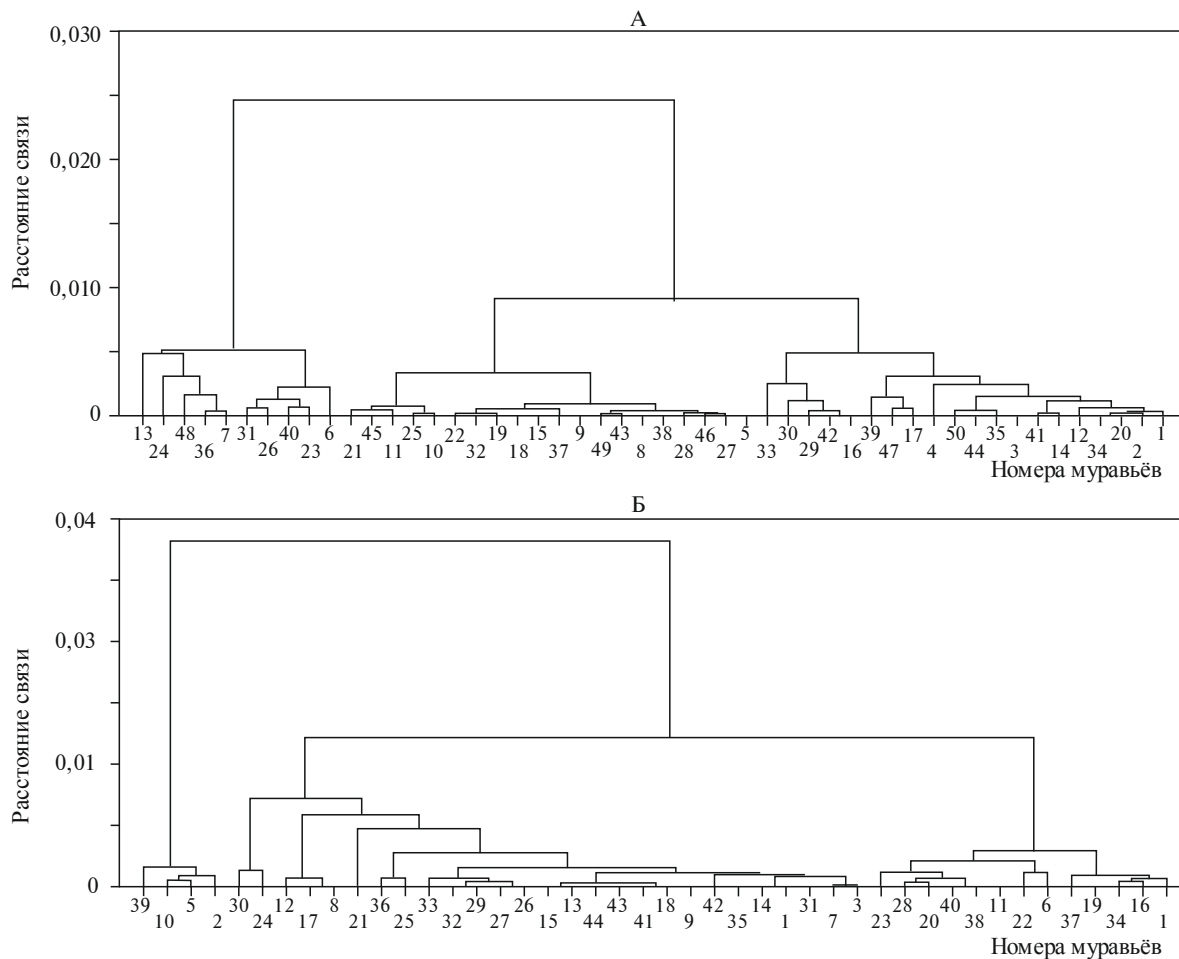


Рис. 1. Сходство бюджетов времени сборщиков пади из семей факультативного рабовладельца *F. sanguinea* согласно их коэффициентам корреляции Пирсона (1-Pearson r ; метод полной связи). А — в колониях тлей *Aphis franzi* Holm. в окрестностях с. Троицкое (50 особей: 1–30 — *F. cunicularia*, 31–50 — *F. sanguinea*); Б — в колониях тлей *Chaitophorus populeti* (Panz.) в Академгородке (44 особи: 1–23 — *F. fusca*, 24–44 — *F. sanguinea*).

Fig. 1 Time budgets similarity of honeydew collectors from the colonies of facultative slave-maker *F. sanguinea* according to their Spearman's Rank correlation coefficients (1-Pearson r ; complete linkage). А — in aphid colonies of *Aphis franzi* Holm. in the vicinity of Troitskoe village (50 individuals: 1–30 — *F. cunicularia*, 31–50 — *F. sanguinea*); Б — in aphid colonies of *Chaitophorus populeti* (Panz.) in Akademgorodok (44 individuals: 1–23 — *F. fusca*, 24–44 — *F. sanguinea*).

нять все жизненно важные для семьи функции и вполне могут обходиться без помощников [Длусский, 1967 (Dlusskiy, 1967)]. В связи с этим возникает вопрос о том, чем в их семьях занимаются рабы. Предположение о том, что они распределены по функциональным группам равномерно, т.е. так же,

как в своих естественных семьях, не оправдалось. Оказалось, что в семьях факультативных рабовладельцев (*Formica sanguinea*, *F. wheeleri*) рабы отвечают главным образом за выполнение внутринездовых работ, в то время как фуражировкой занимаются представители вида-рабовладельца

Таблица 2. Сравнительный анализ усреднённых бюджетов времени муравьёв рабовладельцев и рабов, занимающихся сбором пади в разных местообитаниях. * — сходство достоверно (Коэффициент корреляции Спирмена $r_{s, \text{real}} \geq r_{s, \text{critical}}$, 0,05 = 0,68, n = 9)

Table 2. The comparative analysis of the mean time budgets of slave-makers and their slaves collecting honeydew in the different localities. * — Similarity is significant (Spearman's Rank correlation coefficient $r_{s, \text{real}} \geq r_{s, \text{critical}}$, 0.05 = 0.68, n = 9)

Сравниваемые пары видов	r_s	p
<i>F. sanguinea</i> — <i>F. cunicularia</i> (с. Троицкое)	0,912 *	0,001
<i>F. sanguinea</i> — <i>F. fusca</i> (Академгородок)	0,817 *	0,007
<i>F. sanguinea</i> (с. Троицкое) — <i>F. sanguinea</i> (Академгородок)	0,720 *	0,029
<i>F. cunicularia</i> (с. Троицкое) — <i>F. fusca</i> (Академгородок)	0,917 *	0,001

[Wilson, 1955, 1971]. В экспериментальных исследованиях по искусственному перераспределению функций в семье *F. sanguinea* были получены сходные результаты [Харькив, 1997а (Kharkiv, 1997a)].

Вильсон [Wilson, 1955] предполагал, что подобная функциональная дифференциация может быть обусловлена различиями в эффективности деятельности рабов и рабовладельцев. Однако исследования В.А. Харькива [1997б (Kharkiv, 1997b)] показали, что такое разделение функций не соответствует производительности труда муравьев *F. sanguinea* и *F. (Serviformica)*. Так, при строительстве гнезда и транспортировке расплода деятельность рабовладельцев была более эффективна, чем у рабов, а при уходе за расплодом и фуражировке достоверно не отличалась. Однако, как оказалось, при выполнении всех этих функций рабовладельцы превосходят своих рабов по конкурентным качествам, что позволяет им быстрее включаться в фуражировочный процесс и даже вытеснять рабов из данной сферы деятельности [Харькив, 1997а (Kharkiv, 1997a)].

Однако, как показали наши исследования, проведенные на примере *F. sanguinea* в естественных условиях, это не касается добывания углеводной пищи. Установлено, что в сборе пади принимают участие как представители вида-рабовладельца, так и их рабы, причём их соотношение в колониях тлей может быть разным, с преобладанием как тех, так и других, что, по всей видимости, как раз определяется производительностью их труда. Так, высокая доля рабовладельцев (около 83 % от всей группы) среди фуражиров, посещающих колонии цикадок на корнях растений, может иметь разные объяснения. С одной стороны, для *F. sanguinea* характерна более высокая производительность труда при строительных работах [Харькив, 1997б (Kharkiv, 1997b)], которые периодически требуются для поддержания «кормовых пещерок» в нормальном состоянии. С другой стороны, превосходя тлей *Aphis franzi* по размеру, цикадки выделяют значительно больше пади, для сбора и транспортировки которой требуются более крупные особи *F. sanguinea*.

В связи с этим возникает вопрос: почему рабовладельцы, несмотря на свое превосходство по конкурентным качествам, всё-таки делят с рабами сферу деятельности, связанную с добыванием жизненно важного для семьи энергетического ресурса? Одним из возможных объяснений может служить относительно невысокий размер семьи (несколько тысяч особей), а соответственно и потребностей муравьёв в углеводной пище. Это отчасти подтверждается тем, что разделение основных функций (сбор и транспортировка пади, поиск и охрана симбионтов) среди сборщиков пади не выявлено. Для муравьёв характерна работа неспециализированных фуражиров в «охраняемых» колониях тлей (довольно типичный вариант для семей такой численности [Novgorodova, 2015a; Новгородова, 2015b (Novgorodova, 2015b)]), когда каждый из них выпол-

няет сбор и транспортировку пади в гнездо самостоятельно, при этом охрана симбионтов обеспечивается за счёт практически постоянного (более 95 % времени) присутствия фуражиров в колонии тлей.

Кроме того, в данном случае привлечение рабов *F. (Serviformica)*, по всей видимости, даже выгодно для рабовладельцев. Экспериментальные исследования в природе показали, что рабы значительно быстрее обнаруживают кормушки с сахарным сиропом, чем фуражиры *F. sanguinea* [Харькив, 1997б (Kharkiv, 1997b)]. Более высокая скорость обнаружения приманок представителями *F. (Serviformica)* по сравнению с представителями доминирующих видов рода *Formica* ранее была показана И.В. Стебаевым и Ж.И. Резниковой в экспериментах с использованием белковых приманок [Стебаев, 1971 (Stebaev, 1971); Резникова, 1971, 1975 (Reznikova, 1971, 1975); Stebaev, Reznikova, 1972; Reznikova, 1982]. Более того, в ходе отдельных экспериментов было установлено, что проворные представители *F. (Serviformica)* способны быстро решать поставленные перед ними задачи и находить приманку в лабиринтах разной сложности, превосходя в этом даже облигатных доминантов *Formica pratensis* Retzius, 1783 [Резникова, 1971, 1975 (Reznikova, 1971, 1975); Reznikova, 1982].

Таким образом, есть все основания полагать, что представители *F. (Serviformica)* более эффективны при поиске колоний тлей. Кроме того, привлечение рабов к сбору пади позволяет увеличить число фуражиров, посещающих отдельные колонии тлей, и тем самым повысить эффективность защиты колоний тлей от конкурентов за счёт постоянного присутствия муравьёв и, как минимум, пассивного отпугивания хотя бы части афидофагов. Доля колоний тлей с афидофагами в смешанных лесах Новосибирского Академгородка оказалась почти в 2 раза ниже, чем в степных сообществах в окрестностях с. Троицкое. Это, вероятно, объясняется тем, что в степных сообществах сбором пади тлей занимались преимущественно рабы, менее агрессивные, чем представители *F. sanguinea*. Ранее было показано, что в многовидовых сообществах муравьёв для видов *F. (Serviformica)* отмечена наиболее высокая встречаемость афидофагов в колониях тлей, т.е. самая низкая степень защиты партнеров-симбионтов (Novgorodova, Gavriluk, 2012).

В целом, в семьях *Formica sanguinea* в сборе пади принимают участие, как представители вида рабовладельца, так и их рабы, в разном соотношении представленные в группах сборщиков пади, посещающих отдельные колонии тлей. Специализация среди сборщиков пади не выявлена. Для муравьёв характерна работа неспециализированных фуражиров в «охраняемых» колониях тлей — достаточно обычный тип организации сбора пади для семей, размер которых не превышает нескольких тысяч особей [Novgorodova, 2015a]. Однако потенциальные способности как рабовладельцев, так и рабов значительно шире.

F. sanguinea обладает довольно сложным фуражировочным поведением: помимо одиночной может демонстрировать групповую форму охоты [Захаров, Длусский, 2013 (Zakharov, Dlusskij, 2013)], а также использовать дистантное наведение на источник пищи — передавать информацию о последовательности поворотов на пути к кормушке [Reznikova, Ryabko, 1994]. Это сближает их с облигатными доминантами *Formica* s.str., для которых характерна «профессиональная» специализация при сборе пади [Резникова, Новгородова, 1998 (Reznikova, Novgorodova, 1998); Novgorodova, 2015a]. Представители *F. (Serviformica)* также способны при необходимости демонстрировать элементы «профессиональной» специализации на растениях с тлями, расположенных близко к гнезду, например, в условиях дефицита углеводных ресурсов или при увеличении численности семьи [Novgorodova, 2015a; Новгородова, 2015b (Novgorodova, 2015b)]. Таким образом, есть все основания полагать, что в определённых условиях (например, при дефиците углеводной пищи) сборщики пади *F. sanguinea* могут демонстрировать и более сложное поведение, включая элементы «профессиональной» специализации. Однако это предположение требует специального исследования.

Благодарности

Автор глубоко признателен Ж.И. Резниковой (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск) за ценные замечания и советы при подготовке рукописи, а также А.В. Стеколыщикову (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) за проверку определения тлей. Исследования проведены в рамках проекта, поддержанного Российским научным фондом (грант № 14-14-00603), при частичной поддержке Программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект VI.51.1.6).

Литература

- Czechowski W., Godzińska E.J. 2015. Enslaved ants: not as helpless as they were thought to be // *Insectes Sociaux*. Vol.62. P.9–22.
- D’Ettorre P., Heinze J. 2001. Sociobiology of slavemaking ants // *Acta Ethologica*. Vol.3. P.67–82.
- Dlusskij G.M. 1967. [Ants of genus *Formica*]. М.: Nauka, 236 p. [In Russian].
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. *The Ants*. Berlin: Springer-Verlag. 732 p.
- Kharkiv V.A. 1993. [Slavery in *Formica sanguinea* Latr. as an aspect of interspecies relations in ants]. Avtoreferat dissertatsii ... kand. biol. nauk. Novosibirsk. 24 p. [In Russian].
- Kharkiv V.A. 1997a. [Competition as a mechanism of distributing functions in colonies of *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae)] // *Zoologicheskii Zhurnal*. Vol.76. No.4. P.444–447. [In Russian].
- Kharkiv V.A. 1997b. [Effectiveness of activity and division of labour between slaves and slavemaker colonies of *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae)] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol.76. No.4. P.438–443. [In Russian].
- Kharkiv V.A. 1998. [Division of labour in colony of slavemakers *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae) using unusual slaves] // *Uspekhi sovremennoi biologii*. Vol.118. No.3. P.357–360. [In Russian].
- Mori A., Grasso D.A., Le Moli F. 2000. Raiding and Foraging Behavior of the Blood-Red Ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) // *Journal of Insect Behavior*. Vol.13. No.3. P.421–430.
- Novgorodova T.A. 2009. [Testing of ant aggressiveness] // *Materialy XIII Vserossijskogo mirmecologicheskogo simposiuma «Murav’i i zaschita lesa»*. Nizhnii Novgorod. P.274–275. [In Russian].
- Novgorodova T.A. 2015a. Organization of honeydew collection by foragers in different ant species (Hymenoptera, Formicidae): effect of colony size and species specificity // *European Journal of Entomology*. Vol.112. No.4. P. 688–697. DOI: 10.14411/eje.2015.077
- Novgorodova T.A. 2015b. [Ecological and ethological aspects of ants interaction with aphids and aphidophages on the different levels of social organisation]. *Dissertaciya... dokt. biol. nauk*. Novosibirsk. 306 p. [In Russian].
- Reznikova Zh.I. 1971. [Interaction of the different ant species inhabiting the same territory] // *Materialy Vsesoyuznogo myrmecologicheskogo simpoziuma «Murav’i i zaschita lesa»*. Moscow. P.62–65. [In Russian].
- Reznikova Zh.I. 1975. [The ways of mobilization and interaction of the dominant and subdominant ants] // *Materialy V Vsesoyuznogo myrmecologicheskogo simpoziuma «Murav’i i zaschita lesa»*. Moscow. P.160–166. [In Russian].
- Reznikova Zh.I. 1982. Interspecific communication among ants // *Behaviour*. Vol.80. P.84–95.
- Reznikova Zh. 1996. Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // *Complexity*. NY: John Wiley Sons, Inc. Vol.2. No.2. P.37–42.
- Reznikova Zh.I., Novgorodova T.A. 1998. [Division of labour and exchange of information within ant settlements] // *Uspekhi sovremennoj biologii*. Vol.118. No.3. P.345–357. [In Russian].
- Reznikova Zh.I., Ryabko B.Ya. 1994. Experimental study of the ants’ communication system with the application of the Information Theory approach // *Memorabilia Zoologica*. Vol.48. P.219–236.
- Stebaev I.V. 1971. [The structure of protected territory of *Formica pratensis* Retz. intra- and interspecies interaction] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol.50. No.10. P.1504–1519. [In Russian].
- Stebaev I.V., Reznikova Zh.I. 1972. Two interaction types of ants living in steppe ecosystems in South Siberia // *Ecologia Polska*. Vol.20. P.103–109.
- Urbakh V.Yu. 1964. [Biometrical Methods]. М.: Nauka. 415 p. [In Russian].
- Wilson E.O. 1955. Division of labour in a nest of the slave-making ant *Formica wheeleri* Creighton // *Psyche*. Vol.60. P.130–134.
- Wilson E.O. 1971. *Insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 548 p.
- Zakharov A.A., Dlusskij G.M. 2013. [Suppl.3. Brief essays on ant species of the genus *Formica*] // Zakharov A.A., Dlusskij G.M., Goryunov D.N., Gilev A.V., Zryanin V.A., Fedoseeva E.B., Gorokhovskaya E.A., Radtchenko A.G. (Eds): *Monitoring murav’ev Formica*. М.: KMK. P.61–79. [In Russian].