

На правах рукописи

**Бирюкова
Ольга Борисовна**

**ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ
С ЛИЧИНКАМИ ПАПОРОТНИКОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА
BLASTICOTOMA FILICETI KLUG, 1834
(HYMENOPTERA, BLASTICOTOMIDAE)**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2011

Работа выполнена в лаборатории поведенческой экологии сообществ
Учреждения РАН Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Резникова Жанна Ильинична

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Гохман Владимир Евсеевич
(Ботанический сад МГУ, г. Москва)

кандидат биологических наук
Василенко Сергей Владимирович
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

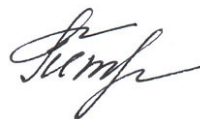
Ведущее учреждение: Палеонтологический институт РАН, г. Москва

Защита диссертации состоится 25 января 2011 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.
Факс. (383)2170-973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан «___» декабря 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

Актуальность темы

Трофобиотические отношения с разными насекомыми широко распространены среди муравьев. Муравьи потребляют сладкие выделения насекомых-трофобионтов, в свою очередь, обеспечивая им определенную степень защиты от врагов. До недавнего времени были известны трофобиотические отношения муравьев с представителями только трех отрядов насекомых: равнокрылых (Homoptera: Aphididae, Coccidae, Pseudococcidae, Membracidae, Cicadellidae, Aleyrodidae и др.), бабочек (Lepidoptera: Lycaenidae, Riodinidae, Tortricidae) и клопов (Heteroptera: Plataspidae, Coreidae, Pentatomidae). Недавно обнаружен трофобиоз муравьев с представителями отряда перепончатокрылых – личинками пилильщиков *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 (Hymenoptera: Blasticotomidae) (Бирюкова, Расницын, Новгородова, 2006; Shcherbakov, 2006). Уникальность этого явления заключается в том, что в отличие от других трофобионтов, личинки пилильщика *B. filiceti* практически все время скрыты от муравьев в вайях папоротника. Случаи взаимодействия муравьев с личинками пилильщиков данного вида отмечены в Германии (Liston, 2007), в Европейской части России в Подмосковье (Shcherbakov, 2006), а также в Западной Сибири на территории Республики Алтай и в Новосибирской области (Бирюкова и др., 2006).

Мировая фауна пилильщиков насчитывает около 8500 видов из 12 семейств подотряда Symphyta (Taeger et al., 2010). У большинства видов (более 80% мировой фауны) личинки обитают открыто (все Cimbicidae, Diprionidae, большинство из Argidae, Pergidae, Tentredinidae и некоторые из Xyelidae), менее 1% приходится на паразитоидов (Orussidae). Приблизительно у 1300 видов (Blasticotomidae, Cephidae, Pamphiliidae, Megalodontesidae, большинство из Xyelidae, некоторые Argidae, Pergidae, Tenthredinidae) личинки ведут более или менее скрытый образ жизни, то есть, обитают в ходах внутри стеблей и плодов растений, в галлах, скрученных листьях, паутинных гнездах и т.п. Открытоживущие личинки пилильщиков служат для муравьев объектами охоты (Длусский, 1967; Вержуцкий, 1981a). Отношения муравьев со скрытоживущими личинками пилильщиков до сих пор оставались неизвестными. Данная работа посвящена трофобиозу муравьев со скрытоживущими личинками одного из представителей семейства Blasticotomidae (папоротниковые пилильщики).

Цель и задачи исследования. Цель работы – исследовать особенности биологии и экологии папоротникового пилильщика, лежащие в основе его трофобиотических отношений с муравьями, и изучить экологические и этологические аспекты взаимодействия этих насекомых.

Были поставлены следующие задачи:

1. Изучить особенности биологии *B. filiceti* на разных стадиях развития и исследовать связь этих насекомых с разными видами папоротников в Западной Сибири (Новосибирская область и Северо-Восточный Алтай).
2. Выявить трофобиотические связи личинок пилильщиков с разными видами муравьев.
3. Исследовать этологические аспекты взаимодействия муравьев разных видов с личинками пилильщиков *B. filiceti*.
4. Выявить комплекс естественных врагов личинок пилильщиков *B. filiceti* и исследовать возможное влияние доминирующих в сообществе рыжих лесных муравьев на выживаемость личинок.

Научная новизна и значение полученных результатов. Впервые детально исследован недавно открытый тип трофобиоза, связывающий муравьев разных видов со

скрытоживущими личинками папоротникового пилильщика. Разработана и апробирована щадящая методика оценки численности личинок пилильщиков *B. filiceti* без вскрытия вай папоротников. Выявлены виды папоротников, в вайях которых развиваются личинки на территории Западной Сибири, и показано, что предпочтения имаго при откладывании яиц возрастают в ряду: страусник (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.) - кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.)) - щитовник шартрский (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P.). На территории Сибири в щитовнике личинки *B. filiceti* отмечены впервые. У личинок *B. filiceti* впервые отмечены жидкие выделения. Выяснено, что из трех типов выделений личинок (жидкие, твердые и пенистые) муравьи собирают только жидкие выделения. Показано, что выделения личинок *B. filiceti* являются важным источником углеводной пищи для муравьев с конца июля до середины августа. Впервые исследовано поведение личинок, уходящих на зимовку: они выходят из вай поэтапно, что, возможно, снижает вероятность хищничества со стороны муравьев *Formica* s. str. Установлен факультативный характер взаимодействия папоротникового пилильщика с муравьями и получены данные о более высокой выживаемости личинок на участках, контролируемых доминирующими в сообществе рыжими лесными муравьями.

Организация сбора выделений личинок муравьями исследована на примере *Formica polycтена* Först. и *Myrmica rubra* L. Установлено, что у обоих видов группы фуражиров, посещающих личинок пилильщиков, относительно постоянны по составу, но организация сбора выделений у них различна. Доминирующие в сообществах рыжие лесные муравьи *F. polycтена* демонстрируют частичное разделение функций с элементами «профессиональной специализации». У *M. rubra* специализация фуражиров не выражена.

Практическая ценность. Полученные результаты существенно дополняют знания о биологии перепончатокрылых и о межвидовых связях внутри этого отряда. Трофобиоз муравьев с личинками *B. filiceti* оказывает существенное влияние на структуру и функционирование многовидовых сообществ муравьев, являющихся значительным компонентом наземных экосистем. Результаты работы используются в курсах общей энтомологии, физиологии насекомых и поведенческой экологии, читаемых в Новосибирском государственном университете.

Положения, выносимые на защиту. Трофобиотические связи папоротникового пилильщика с муравьями на территории Западной Сибири (Новосибирская область и Северо-Восточный Алтай) выявлены для 14 видов муравьев из двух подсемейств: Formicinae (*Formica* – 7 видов, *Camponotus* – 2, *Lasius* – 2) и Myrmicinae (*Myrmica* – 3 вида). Особенности взаимодействия личинок папоротникового пилильщика с муравьями определяются скрытым образом жизни личинок: во время трофобиоза непосредственных взаимодействий партнеров не происходит, и организация работы по сбору капель пади не требует от муравьев ни сложных поведенческих стереотипов, ни специфических навыков. Взаимодействие личинок *B. filiceti* с муравьями носит факультативный характер: личинки могут существовать и без муравьев. Более того, имаго для откладки яиц предпочитает один вид папоротника, а муравьи собирают падь преимущественно у личинок, обитающих на другом виде. Выживаемость личинок выше на участках, контролируемых рыжими лесными муравьями. Это максимизирует вклад доминирующих видов муравьев в обеспечение потенциала численности общих для многовидового сообщества трофобионтов.

Публикация результатов исследований. По результатам исследований опубликовано 15 печатных работ, 2 из которых – в журналах из списка ВАК; 1 статья будет опубликована в рецензируемом зарубежном журнале в 2011 г.

Апробация работы. Материалы диссертации обсуждались на VII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2006), на Симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006), на региональных молодежных конференциях (Новосибирск, 2006), на Европейском мирмекологическом симпозиуме (Венгрия, Сегед, 2007), XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008), Всероссийской конференции «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях» (Нижний Новгород, 2009), XIII Всероссийском мирмекологическом симпозиуме «Муравьи и защита леса» (Нижний Новгород, 2009), на первой Центрально-европейской конференции международного союза по изучению общественных насекомых (IUSSI) (Мюнхен, 2009), VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2010).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав и выводов, списка литературы и приложения. Общий объем рукописи составил 170 страниц машинописного текста. Диссертация содержит 43 рисунка, 15 таблиц, 26 фотографий. Список литературы включает 271 наименование работ, из них 69 русских и 202 зарубежных.

Благодарности. Исследования были проведены при финансовой поддержке РФФИ (проекты 05-04-48104, 06-04-48288, 09-04-00152), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2006.4), Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы», Интеграционному проекту РАН (№ 11.10) и Совета научной молодежи ИСиЭЖ СО РАН.

Особую благодарность автор выражает научному руководителю д.б.н., проф. Ж.И.Резниковой, а также к.б.н. Т.А. Новгородовой и д.б.н. А.П. Расницыну за всестороннюю помощь и критические замечания. За помощь в определении материала автор сердечно благодарит: Н.Н. Веснину (НГПУ, г. Новосибирск, папоротники), д.б.н. С.А. Белокобыльского, (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург, паразитоиды). Искренне признательна сотрудникам Телецкого научного стационара ИСиЭЖ СО РАН – С.М. Буйволу и В.В. Шутову за помощь в проведении полевых работ. Благодарна родителям за терпение, понимание и поддержку - Л.Г.Бирюковой и Б.Г. Бирюкову.

ГЛАВА 1. ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ С РАЗЛИЧНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

Проанализирована мировая литература о трофобиотических отношениях муравьев с различными насекомыми. Освещено многообразие групп трофобионтов среди равнокрылых (Homoptera), бабочек (Lepidoptera) и клопов (Heteroptera). К настоящему времени подробно изучены морфологические и поведенческие особенности равнокрылых и чешуекрылых, вступающих в трофобиоз с муравьями, а также степень их мирмекофилии (Delabie, 2001; Pierce et al., 2002). Проведена оценка преимуществ и затрат на взаимодействие как трофобионтов, так и муравьев (Flatt et al., 2000; Stadler et al., 2001; Phillips, 2005). Изучены особенности поведения разных видов муравьев, ухаживающих за тлями (Резникова, Новгородова, 1998а, б; Новгородова, 2002, 2005, 2007, 2008). Исследована конкуренция тлей за заботу муравьев (Cushman, Addicott, 1989). До сих пор остается спорным вопрос о влиянии муравьев на численность

трофобионтов. С одной стороны, муравьи, собирая выделения насекомых, способствуют их выживанию и расселению, с другой стороны, в определенных ситуациях муравьи могут охотиться на трофобионтов (Cherix, 1987; Sakata, 1995; Offenberg, 2001). Вопрос о том, что является причиной подобного переключения, до сих пор остается слабо исследованным. Все эти многообразные аспекты трофобиоза изучены, главным образом, для равнокрылых (тлей и кокцид). Исследование трофобиотического взаимодействия муравьев с личинками пилильщиков ранее не проводилось.

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования были проведены в мае-сентябре 2005-2010 гг. в пихтово-кедровых лесах в окрестностях п. Артыбаш (Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; далее, для краткости, Алтай), и в рекреационных березово-сосновых разнотравных лесах г. Новосибирска).

Поиск личинок *B. filiceti* и оценка их численности. Разработана и апробирована щадящая методика приблизительной оценки численности личинок пилильщиков *B. filiceti* без вскрытия вай папоротников. В ходе предварительного исследования выявлены характерные признаки обитания личинок *B. filiceti*: изменения вайи (потемнения, насечки, отверстия, увядание доли вайи первого порядка), выделения личинок, а также присутствие муравьев (рис. 1). Потемнения и насечки являются одновременно признаками места откладки яиц и в дальнейшем обитания личинки пилильщика. Начиная со второй декады июля, при вскрытии участков вай с потемнениями яйца внутри вай папоротника отмечены не были. В этот период соотношение найденных ходов, сформировавшихся в результате обитания личинок пилильщиков и количества вскрытых участков вай с признаками обитания личинок (предполагаемых мест расположения личинок пилильщиков) составило: у кочедыжника (на 1840 вскрытий) – 0.99, у страусника (86) и щитовника шартрского (106) – по 1. Таким образом, со второй декады июля выявленные признаки можно использовать для приблизительной оценки численности личинок пилильщиков *B. filiceti* в ваях папоротника.

Трофобиотические связи муравьев с личинками *B. filiceti*. Выявление мест произрастания папоротников осуществляли с помощью рекогносцировочных маршрутов (общая протяженность – около 65 км). Для выявления личинок на участках леса, где были обнаружены папоротники, прокладывали короткие маршруты (длиной 50-150м, шириной 2м). Для выявления фоновых видов муравьев на маршрутах и рабочих участках осматривали все подходящие для поселения муравьев места (пни, поваленные деревья, ветки, почвенные выбросы и др.). Кроме того, осматривали все папоротники, подсчитывали количество участков вай с признаками обитания личинок пилильщика. Отмечали количество присутствующих муравьев. Для определения видовой принадлежности муравьев собирали в 70% спирт. Чтобы определить состояние личинок внутри вай, проводили вскрытие некоторых участков вай с признаками обитания личинок, при этом отмечали наличие яйца *B. filiceti* или хода личинки, наличие живой или мертвой личинки, а также коконов и личинок паразитоидов. Для детальных исследований в местах с достаточной численностью личинок *B. filiceti* выбрали 16 рабочих участков: 3 – на Алтае и 13 – в Новосибирске.

Лёт и яйцекладка. Для выявления сроков лета имаго *B. filiceti* и периода яйцекладки в 2008-2009 гг. с мая по июнь на рабочих участках и прилегающей к ним территории были проведены регулярные учеты насекомых с периодичностью в 1-3 дня разными способами: в 2007-2008гг. проводили кошение сачком папоротников и различных зонтичных растений, в 2008-2009г. – с помощью ловушки Малеза, в 2009г. –

осмотр папоротников (особенно нижней части вай) с последующим отловом имаго *B. filiceti* (ручной сбор или с помощью сачка). Осмотрено 970 папоротников. Всего отловлена 31 самка *B. filiceti* (в Новосибирске – 2, на Алтае – 29). Оптимальным способом учета оказался осмотр папоротников. С его помощью отловлено 19 имаго в течение 4 дней. Кошение сачком (6000 взмахов) в тот же период и в том же месте результатов не дало. Кроме того, проследили за поведением *B. filiceti* в процессе яйцекладки на кочедыжнике женском (2 случая) и щитовнике шартрском (1).



Рис. 1. Признаки обитания личинок пилильщика *Blasticotoma filiceti* в ваях папоротника. А – увядание доли вайи первого порядка (только для страусника). Б – группа муравьев *M. rubra* вокруг отверстия, проделанного личинками; видны жидкие и твердые выделения личинок. В – пена, выделяемая личинкой (фото автора).

Выявление периода наибольшей численности личинок *B. filiceti*. Для выявления пика численности личинок пилильщика в период с начала июля по конец августа применили шадящую методику оценки численности личинок. В Новосибирске на 5 участках провели по 3 учета количества участков вай с признаками обитания личинок пилильщика на квадратный метр (начало и конец июля, конец августа). На Алтае подобные сезонные учеты не проводились.

Заселенность папоротников. Этот показатель оценивали как отношение количества обнаруженных участков вай с признаками обитания личинок к количеству осмотренных вай. Всего осмотрено: на Алтае – около 40500 вай папоротников, в Новосибирске – около 11000 вай. Сравнительный анализ заселенности пилильщиком папоротников разных видов проводили в конце июля-начале августа.

Посещаемость личинок *B. filiceti* муравьями оценивали как долю личинок, посещаемых муравьями, от общего количества обнаруженных участков вай с личинками пилильщиков в %. Участки вай с потемнениями и насечками без отверстий в расчет не принимали, поскольку муравьи способны посещать только тех личинок, которые проделали отверстие в вайе папоротника. Чтобы определить состояние личинок внутри вай, проводили выборочное вскрытие отдельных участков вай с признаками обитания личинок на маршрутах и рабочих участках

Исследование этологических аспектов взаимодействия муравьев и пилильщиков *B. filiceti*.

Взаимодействие с имаго пилильщика. Для того чтобы проверить реакцию муравьев *F. polyctena* на имаго пилильщика, отловленных особей *B. filiceti* (7 особей) подсаживали по одному в нескольких см от дороги муравьев на расстоянии 18 м от гнезда, предварительно крылья насекомых смачивали водой, чтобы они не улетали.

Взаимодействие с личинками пилильщика. Ряд наблюдений за поведением муравьев и личинок во время взаимодействия сделан в ходе выявления их трофобиотических связей. В частности, проведены наблюдения за поведением личинок

старших возрастов, посещаемых муравьями *Formica truncorum* F., *F. polystena*, перед выходом личинки из вайи для ухода в почву на зимовку.

Детальные наблюдения за поведением насекомых при взаимодействии проведены на примере личинок, посещаемых доминирующими в сообществах рыжими лесными муравьями *F. polystena* (1 семья) с обширной охраняемой территорией и *M. rubra* (1 семья) с неохраняемым кормовым участком. Исследование сопровождалось индивидуальным мечением насекомых. Помечено около 500 особей *F. polystena* (на 5 папоротниках кочедыжника женского, располагавшихся на расстоянии 2-20 м друг от друга) и около 250 особей *M. rubra* (на одном папоротнике кочедыжника женского).

Для выявления постоянства групп муравьев на исследуемых папоротниках (кочедыжника женского) проводили регулярные учеты (3 раза в день) меченых муравьев, а также в ходе наблюдений за поведением отдельных особей параллельно отмечали появление меченых муравьев на папоротнике и метили вновь прибывших. Общее время наблюдений за муравьями составило в сумме около 235 часов: 200 – для муравьев *F. polystena*, 35 – для *M. rubra*.

Для анализа поведения муравьев при трофобиозе мы выбрали 13 наиболее легко выделяемых и в то же время отражающих разные аспекты взаимодействия муравьев друг с другом и с трофобионтами поведенческих последовательностей и характерных поз. 1. **Сбор пади** – собирает выделения личинки пилильщика. 2. **Положение покоя** – длительное нахождение в неподвижной позе с периодическими движениями антенн из стороны в сторону. 3. **Аутогруминг** – чистка тела с помощью антенн и мандибул. 4. **Аллогруминг** – с помощью антенн и мандибул очищает другого муравья. 5. **Трофаллаксия** – передача жидкой пищи от одного муравья к другому. 6. **Антеннальный контакт** муравьев между собой. 7. **Исследовательское поведение** – обследование разных частей папоротника с помощью почти выпрямленных антенн, в том числе во время переходов на другие вайи с личинками в пределах одного куста. 8. **Поза «настороже»** – длительное нахождение в неподвижной позе с раскрытыми жвалами, антенны направлены в сторону раздражителя. 9. **Поза агрессии** – принятие стойки перед броском (*M. rubra*), принятие стойки с подогнутым брюшком – поза готовности брызнуть кислотой (*F. polystena*). 10. **Выпады и наскоки** на раздражающие объекты – резкие движения муравья с раскрытыми жвалами в сторону раздражителя. 11. **Резкие пробежки** вдоль колонии или вайи папоротника. 12. **Уход грузеного падью муравья** с папоротника. 13. **Возвращение муравья** на папоротник с личинками.

При сравнительном анализе бюджетов времени сборщиков пади из разных «профессиональных» групп элементы 8-11 были объединены в блок «агрессивное поведение». Наблюдения за отдельными муравьями, уходившими с растения с падью, показали, что все они направлялись в гнездо, откуда возвращались уже без груза (28 особей *F. polystena* – 48 раз и 19 особей *M. rubra* – 76 раз). В связи с этим, время между уходом муравья в гнездо с падью и его возвращением на растение с трофобионтами относили к затратам на транспортировку. Хронометрирование поведенческих реакций муравьев проводили с помощью секундомера. Наблюдения за муравьями на отдельных папоротниках составили от 20 до 45 часов (по 4-5 часов в течение дня без перерыва, от 3 до 9 дней).

Для определения агрессивности муравьев в спокойной обстановке исследовали их реакцию на искусственный раздражитель (препаровальная игла, поднесенная к муравью на расстояние около 1 см). Для оценки агрессивности муравьев использовали стандартную 9-балльную шкалу (Новгородова, 2009).

Исследование возможных преимуществ, получаемых личинками *B. filiceti* на территории, контролируемой рыжими лесными муравьями. Влияние муравьев на выживаемость и зараженность паразитоидами личинок пилильщика исследовали на двух рабочих участках: модельном (кормовая территория семьи рыжих лесных муравьев *F. polystena* с гнездом в центре; характеристики гнезда муравьев: D=230, d=170, H=100, h=80; 10 дорог; 0.5 га) и контрольном (территория, не контролируемая рыжими лесными муравьями, 0.1 га).

Чтобы определить состояние личинок пилильщика в ваях папоротника, проведено вскрытие участков вай с признаками обитания личинок, при этом отмечали наличие хода, наличие в нем живой или мертвой личинки, а также коконов и личинок паразитоидов. Проведено 321 вскрытие участков вай с признаками обитания личинок: материал с модельного рабочего участка – 204 участка вай (без муравьев – 133, с муравьями *Myrmica* – 2, с *F. polystena* – 69); с контрольного – 127 (без муравьев – 114, с *Myrmica* – 13). Выживаемость и зараженность личинок паразитоидами мы оценивали для каждого участка в целом, не разделяя вайи на посещаемые и непосещаемые муравьями.

Для анализа влияния рыжих лесных муравьев оценили выживаемость личинок *B. filiceti* на модельном и контрольном участках. Для этого сравнили смертность личинок (доля погибших личинок от количества осмотренных ходов личинок в %). К погибшим личинкам относили случаи нахождения в ходах мертвых личинок и их головных капсул (отметим, что с погибшими личинками иногда находили коконы паразитоидов: 17.6% от 142 погибших личинок). Кроме того, провели анализ зараженности личинок *B. filiceti* экто- и эндопаразитоидами (доля зараженных личинок в % от найденных в ходах и от вскрытых личинок, соответственно). Для сравнительного анализа зараженности личинок *B. filiceti*, посещаемых разными муравьями, использовали материал, собранный на рабочих участках и прилегающих к ним территориях – 211 личинок *B. filiceti*: 81 – без муравьев, 61 – с муравьями *Myrmica*, 69 – с *F. polystena*. Для анализа зараженности личинок эндопаразитоидами проведено вскрытие 97 личинок, 74 из которых взаимодействовали с муравьями: 40 – с *F. polystena*, 34 – с *Myrmica*.

Дополнительно оценили поражение вай сапрофитными грибами (отношение количества ходов личинок с грибами к количеству осмотренных ходов с личинками в %). Для анализа использовано 146 личинок пилильщика, из которых с муравьями взаимодействовали 50 особей (32 – с *F. polystena*, 18 – с *Myrmica*).

Статистическая обработка данных. Обработку данных проводили в программе Microsoft Excel и в Statistica 6.0. С помощью непараметрического критерия Манна-Уитни сравнили заселенность вай личинками пилильщиков у разных видов папоротников, а также доли времени, которые приходится на отдельные элементы поведения у муравьев из разных профессиональных групп, взаимодействующих с личинками *B. filiceti*.

С помощью критерия χ^2 сравнили посещаемость муравьями личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов; смертность личинок и их зараженность паразитоидами на участках с муравьями *F. polystena* и без них; а также зараженность экто- и эндопаразитоидами личинок пилильщиков, не посещаемых и посещаемых муравьями и зараженность личинок, посещаемых муравьями разных видов.

Для выяснения сходства между бюджетами времени муравьев мы применяли метод иерархического кластерного анализа. В данном случае вычисляли коэффициенты корреляции Пирсона (R_p) между всеми парами исходных данных. На основании полученных коэффициентов сходства построены дендрограммы методом дальнего

соседа. Для сравнения поведения муравьев из разных групп подсчитывали коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (R_s) между усредненными бюджетами времени муравьев из отдельных групп.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ПАПОРОТНИКОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА *B. FILICETI*: СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ (ФЕНОЛОГИЯ, ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, МОРФОЛОГИЯ)

Blasticotoma filiceti Klug, 1834 относится к семейству Blasticotomidae (папоротниковые пилильщики), которое является самой архаичной группой надсемейства Tenthredinoidea (Расницын, 1969, 1980). Семейство Blasticotomidae немногочисленно и включает 13 видов: 12 современных и 1 вымерший из олигоцена (Taeger et al., 2010). Представители семейства Blasticotomidae распространены в Палеарктической и Ориентальной областях (Shinohara, 1983; Togashi, 1989; Wei, Nie, 1999; Taeger et al., 2010), хотя в палеогене они были отмечены и в Северной Америке (Zhelochovtsev, Rasnitsyn, 1972; Meyer, 2003). Наиболее широкое распространение среди современных видов имеет *B. filiceti* – от Западной Европы до Японии (транспалеарктический вид). Исследованы некоторые особенности биологии этого вида: описано имаго (Klug, 1834), а также личинка и ее образ жизни (Вержущий, 1981a; Meijere, 1911). Исследовано строение кишечника личинки *B. filiceti* (Maxwell, 1955). Известны виды папоротников, в вайях которых развиваются личинки *B. filiceti* на Дальнем Востоке и в Сибири (Вержущий, 1981b; Shcherbakov, 2006), а также на территории Европы (Taeger et al., 1998). Вопросы, касающиеся трофобиотических отношений этих насекомых с муравьями, до сих пор не были изучены.

Жизненный цикл и размножение пилильщика *B. filiceti*. В Западной Сибири на исследованной нами территории лет имаго *B. filiceti* отмечен в конце мая – июне. В Новосибирске две самки были отловлены в последних числах мая. На Алтае лет происходит позднее: в 2008 имаго собраны с 15 по 23 июня, в 2009г. с 19 по 21 июня удалось пронаблюдать за массовым летом этих насекомых. На исследуемой территории были пойманы только самки. Самцы *B. filiceti* были отловлены только в Японии (Togashi, 1989), а также на Дальнем Востоке (неопубликованные данные А.П. Расницына). Э.Д. Листон (Liston, 2009) предполагает наличие партеногенеза у пилильщиков этого вида на территории Европы.

Яйца. В результате вскрытия вай папоротников обнаружено 101 яйцо пилильщика. На Алтае яйца *B. filiceti* отмечены в вайях кочедыжника и щитовника в третьей декаде июня, в Новосибирске – в вайях кочедыжника и страусника в начале июля. 19-21 июня 2009г. нам удалось проследить за процессом яйцекладки трех особей пилильщика на разных папоротниках: кочедыжник женский (2 случая) и щитовник шартрский (1). В ходе поиска места для откладки яйца самка пилильщика перемещается по папоротнику, периодически останавливаясь на несколько секунд и делая неглубокие надрезы вайи яйцекладом. Выбрав место, пилильщик глубоко прорезает вайю яйцекладом и откладывает яйцо. Это занимает 6-10 минут. Последующие наблюдения показали, что в местах неглубоких надрезов никаких изменений вайи не происходит, в то время как в местах, где самка затрачивала на прорезание вайи 6-10 минут, впоследствии были отмечены характерные изменения вайи – потемнения и отверстия (результат жизнедеятельности личинок). Внешние изменения вайи после откладки самкой яиц происходят у разных видов папоротника с разной скоростью. На щитовнике шартрском потемнения появляются в течение 2 дней после откладки яйца, на кочедыжнике женском – через неделю.

Личинки. Первые единичные находки личинок пилильщиков были сделаны в первой декаде июля, как на Алтае, так и в Новосибирске. Личинки *B. filiceti* обитают внутри коротких ходов, которые лишь немного превышают длину личинки. Эти данные согласуются с другими исследованиями (Вержущкий, 1973; Meijere, 1911). Личинки младших возрастов проделывают отверстия в вайе, которые служат для дыхания и выделения экскрементов. Отверстия в вайях папоротника появляются через 10-14 дней после яйцекладки.

Учеты вай с характерными изменениями, проведенные в июле-августе на рабочих участках в Новосибирске, позволили проследить за изменением численности личинок пилильщиков и выявить период их наибольшей численности. К 15 июля количество участков вай с признаками обитания личинок составило 0.76 ± 0.99 особей/м² ($n_{\text{площадок}}=5$), при этом заселенность папоротника личинками (отношение количества участков вай с признаками обитания личинок к числу обследованных вай) – 0.18 ± 0.26 ($n=5$). Наибольшее количество участков вай с признаками обитания личинок на тех же рабочих участках отмечено во второй половине июля (2.34 ± 3.03 особей/м²; $n=5$), заселенность папоротника при этом составила 0.30 ± 0.28 ($n=5$). На Алтае путем вскрытия вай показано, что в этот период наблюдается наибольшее количество ходов с живыми личинками (рис. 2). В 857 обследованных вайях папоротника обнаружено 67 ходов: 2 пустых (3%), 63 – с живыми личинками (94%), 2 – с мертвыми (3%). Поскольку по нашим данным яйцекладка пилильщика заканчивается в июне, и появление новых личинок в конце июля уже не наблюдается, можно сделать вывод, что пик численности личинок приходится на вторую половину июля. Начиная с середины августа, личинки начинают покидать свои ходы для перехода в почву на зимовку. В первых числах сентября 2009г. доля живых личинок в ходах составила 39% (рис. 2), в середине сентября (10-15.09.2005) при осмотре 650 вай кочедыжника женского было найдено всего 2 живые личинки.



Рис. 2. Результаты вскрытия участков вай кочедыжника женского с признаками обитания личинок пилильщика (вай с характерными изменениями (потемнения, насечки, отверстия) и выделениями личинок): А – посещаемых муравьями (Алтаï, 2006г.), Б – непосещаемых муравьями.

Предкуколка. После того, как личинка последнего возраста покидает папоротник, она быстро зарывается в почву (Вержущкий, 1973; Meijere, 1911). Мы наблюдали этот процесс 17 раз. Зимует пилильщик на стадии предкуколки (эонимфы), которая не формирует кокон (Вержущкий, 1973; Meijere, 1911). Для того чтобы выяснить, как и на какой глубине зимует *B. filiceti*, в сентябре нами был проведен послойный разбор почвы

под папоротниками (9 кустов, в радиусе 50 см от основания, на глубину 6 см), которые ранее были наиболее заселены личинками пилильщика. В результате на глубине около 2 см было найдено 2 эонимфы пилильщика на расстоянии около 40 см от основания папоротника. В то же самое время из вай папоротников для выведения имаго были взяты личинки последнего возраста (37 особей), 3 из которых впоследствии сформировали предкуколки. К сожалению, вывести из них имаго не удалось.

Папоротники, в которых обитают личинки *B. filiceti*. В ходе наших исследований на рабочих участках были отмечены папоротники 5 видов кочедыжник женский, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. (щитовник шартрский), *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod (страусник), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (орляк), *Thelypteris palustris* Schott (телиптерис болотный): на Алтае – 5, в Новосибирске – 4 (щитовник шартрский в Новосибирске не отмечен). Далее для краткости папоротники мы будем называть по русскому названию рода. Личинки пилильщиков были найдены: на Алтае в папоротниках трех видов (кочедыжник, щитовник, страусник), в Новосибирске только в кочедыжнике и страуснике. Ранее на территории Западной Сибири личинок *B. filiceti* находили в кочедыжнике (горные леса Алтая) (Строганова, 1980) и в кочедыжнике женском и страуснике (Кемеровская область) (Shcherbakov, 2006). В щитовнике на территории Сибири личинки *B. filiceti* найдены впервые. Известно, что в Европейской части ареала *B. filiceti* их личинки встречаются в орляке (Ермоленко, 1972; Taeger et al., 1998), однако на исследованной территории в ваях орляка личинки не были найдены ни на Алтае, ни в Новосибирске.

Для того чтобы понять, в каких именно папоротниках имаго *B. filiceti* предпочитает откладывать яйца, мы оценили заселенность разных видов папоротников (отношение количества участков вай с признаками обитания личинок к количеству осмотренных вай). Заселенность папоротников на исследованных участках на Алтае в 2006–2007г. составила: кочедыжник женский – 0.07 ± 0.04 (n=18 участков), щитовник – 0.08 (n=1), страусник – 0.003 (n=1); в Новосибирске заселенность кочедыжника – 0.23 ± 0.22 (n=10), страусника – 0.04 ± 0.05 (n=7). В Новосибирске заселенность личинками кочедыжника достоверно выше, чем страусника (тест Манна-Уитни, $p < 0.01$). Данных для сравнения заселенности разных папоротников на Алтае оказалось недостаточно. В связи с этим в 2008 г. на Алтае был проведен более детальный учет участков вай с признаками обитания пилильщика. Заселенность папоротников оценивали не на отдельных маршрутах и площадках как в 2006–2007 г., а для каждого осмотренного куста папоротника, что позволило получить выборку большего размера. Анализ показал, что на Алтае заселенность папоротников личинками возрастает в ряду страусник, кочедыжник, щитовник (рис. 3). На исследованной территории около 80 % от площади, занятой папоротниками, занимает кочедыжник женский. Другие папоротники представлены вкраплениями в массиве кочедыжника: щитовник растет группами по 3–5 кустов и страусник – по 10–30 кустов. На модельном участке исследование заселенности папоротников личинками в местах, где щитовник есть (4 площадки) и где он отсутствует (4) показало, что на тех площадках, где растет щитовник, заселенность вай кочедыжника и страусника достоверно ниже (тест Манна-Уитни, $p < 0.01$). Заселенность вай кочедыжника и страусника на площадках со щитовником составила 0.11 ± 0.19 (n=428) и 0.01 ± 0.05 (153), соответственно, а на площадках без щитовника 0.17 ± 0.22 (88) и 0.09 ± 0.18 (180), соответственно.

Таким образом, предпочитаемым папоротником для откладки яиц *B. filiceti* является: на Алтае – щитовник (его заселенность в 9.6 и 4 раза превышала заселенность

страусника и кочедыжника, соответственно), в Новосибирске (где нет щитовника) – кочедыжник (заселенность кочедыжника здесь в 5.8 раз выше, чем страусника).



Рис. 3. Заселенность папоротников разных видов личинками пилильщика *B. filiceti*, Алтай 2008 г. * – все данные, достоверно отличаются (тест Манна-Уитни, $p < 0.01$).

Особенности обитания, питания и морфологии личинок пилильщика *B. filiceti*.

Личинки пилильщика обитают в стержне вайи папоротника внутри коротких ходов. Вскрытие заселенных личинками вай папоротника показало, что личинка обычно располагается к отверстию в папоротнике задним концом (965 личинок из 995 осмотренных) и лишь в редких случаях (30 личинок) они располагаются головой к отверстию в вайе (рис. 4). Вероятно, личинки могут переворачиваться внутри хода.

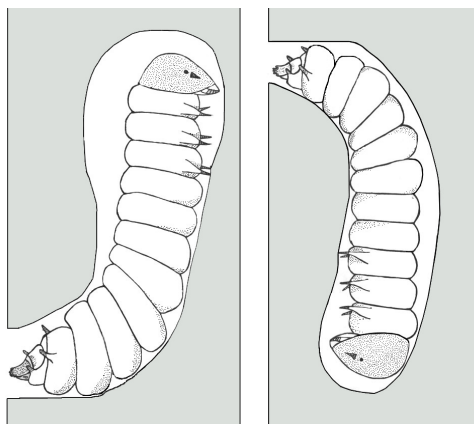


Рис. 4. Особенности строения ходов личинок *B. filiceti* и расположения в них личинок (рисунок автора).

До сих пор считалось, что личинки пилильщиков *B. filiceti* выделяют только пену (Вержуцкий, 1973) и твердые экскременты в виде трубки (Расницын, 1969). Мы выяснили, что для личинок характерно три типа выделений – жидкие, твердые и пенистые. На исследованной территории жидкие выделения встречаются повсеместно: на Алтае отмечено 90.19% от 581 обследованных личинок с выделениями, в Новосибирске – 98.78% от 492. Твердые выделения были отмечены только на Алтае (43.52% от 581). Пенистые выделения на исследованной территории встречаются крайне редко. Наличие таких выделений было отмечено лишь для 11 личинок, обитавших в кочедыжнике (по 5 личинок на Алтае и в Новосибирске) и в страуснике (1 личинка в Новосибирске), что в обоих случаях составило около 1% от исследованных личинок с выделениями. Для одной личинки характерно не более двух типов выделений. Жидкая и пенистая фракции выделений ни разу не были зафиксированы одновременно. Твердые

выделения были отмечены как в сочетании с жидкой фракцией – 202 из 248 личинок, имеющих твердые выделения, так и с пеной: 1 из 248 личинок.

Различия в типах выделений у личинок пилильщика, по-видимому, объясняется их питанием. Основную часть рациона личинки составляет сок растения. Появление твердой фракции выделений, вероятно, связано с тем, что по мере роста личинка подгрызает ткани растения, формируя свой ход. Вскрытие кишечника у 100 личинок *B. filiceti*, показало, что у 63-х особей кишечник был полностью заполнен прозрачной жидкостью, растительные остатки были найдены в переднем и среднем отделе кишечника 37-ми личинок. Причины формирования пенистой фракции пока не выяснены. Однако, известно, что насекомые, формирующие пену (например, пенницы и цикады) обычно питаются соком ксилемы (Ракитов, 2002; Weiss, 2005). В связи с тем, что жидкие и твердые выделения никогда не встречаются у личинок одновременно, можно предположить, что, питаясь соком флоэмы, личинка выделяет жидкость, а при питании соком ксилемы – пену.

Морфологические особенности личинок *B. filiceti*. Для *B. filiceti* характерна личинка олигоподиального типа, которая имеет нормально развитые шестичлениковые грудные ноги (на 3-х грудных сегментах), при этом брюшные ноги отсутствуют, на их месте имеются лишь желваки (Ермоленко, 1972). Последние сегменты брюшка личинки имеют некоторые морфологические особенности на 8-м и 9-м брюшных сегментах с дорзальной стороны имеются мягкие заостренные выросты (Вержущий, 1973; Meijere, 1911), которые, по-видимому, способствуют формированию и удалению экскретов. Ранее для разных групп скрытоживущих Symphyta (Nematinae, Pamphiliidae и Megalodontidae, Siricidae, Xiphydriidae и Cephidae) было отмечено наличие разнообразных придатков заднего конца тела, которые служат приспособлением к скрытому образу жизни (Зиновьев, 1981). Последний сегмент брюшка окаймлен склеротизированными зубцами и имеет слегка вогнутую форму (Расницын, 1969; Вержущий, 1973). Такое вдавление на заднем конце тела личинки свойственно не только *B. filiceti*, но и другим видам пилильщиков, ведущих скрытый образ жизни: стеблевым пилильщикам рода *Janus* Steph. (Cephidae) и паутинным пилильщикам (Pamphiliidae) (Вержущий, 1973). Ранее было показано, что у *B. filiceti* форма последних сегментов брюшка напоминает «тачку» на скате надкрылий скрытоживущих жуков (Расницын, 1969; Вержущий, 1973). Благодаря такому подобию «тачки», личинка *B. filiceti*, по-видимому, может не только удалять экскременты из хода, но и некоторое время удерживать жидкие выделения, что заметно по появлению жидкости внутри хода. Эта особенность важна для взаимодействия с муравьями, так как она облегчает процесс трофобиоза.

Таким образом, скрытоживущие личинки папоротникового пилильщика, благодаря таким особенностям образа жизни как питание соком растений, удаление жидких экскрементов из хода и, вероятно, способность их некоторое время удерживать, предоставляют муравьям легкодоступный и долговременный источник углеводной пищи.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ТРОФОБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ МУРАВЬЕВ С ЛИЧИНКАМИ ПИЛИЛЬЩИКОВ *B. FILICETI*

Трофобиотические отношения муравьев и личинок *B. filiceti* становятся возможными сразу после того, как личинка проделывает отверстия в вайе, и у муравьев появляется возможность собирать выделения личинок. Муравьи посещают личинок папоротникового пилильщика *B. filiceti* с июля по конец августа. Наибольшая

численность личинок (и, соответственно, возможность для сбора выделений муравьями) наблюдалась в конце июля.

Муравьи взаимодействуют с личинками разного размера (длина тела 1-11.5 мм), а, соответственно, и возраста. Установлено, что муравьи собирают только жидкие выделения личинок. Это происходит либо непосредственно в момент экскреции личинки, либо позднее муравьи соскребают подсохшие капли с растения. Твердые выделения и пену муравьи не собирают, у фуражиров по отношению к ним проявляется только исследовательская активность (7 наблюдений). На вайях, где одновременно присутствовали личинки с пеной и личинки с жидкими выделениями (2 случая), муравьи посещали только личинок, выделяющих жидкость. Муравьи не посещали вайи, где отмечены личинки только с пеной (6 вай, 9 личинок).

Видовой состав муравьев, посещающих личинок пилильщика. Установлено, что взаимодействие с личинками пилильщика – достаточно обычное явление для муравьев. Выявлено 14 видов муравьев 4 родов из подсемейств Formicinae и Myrmicinae, посещающих личинок: *Myrmica* (*M. rubra* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. scabrinodis* Nyl.), *Formica* (*F. (Formica) truncorum* F., *F. (F.) polycтена* Först., *F. (F.) rufa* L., *F. (F.) lugubris* Zett., *F. (F.) aquilonia* Yarr., *F. (Serviformica) fusca* L. *F. (Coptoformica) exsecta* Nyl.), *Camponotus* (*C. saxatilis* Ruzs., *C. herculeanus* Ruzs.), *Lasius* (*L. niger* L., *L. platythorax* Seif.). Среди обнаруженных видов муравьев, трофобиотические отношения личинками пилильщиков не были отмечены для *Tetramorium caespitum* L. и скрытоживущего *L. flavus* Fabr.

Муравьи разных видов обычно не встречаются на одних и тех же вайях. Исключение составляют *F. fusca* и *Myrmica*. Для *F. fusca* отмечены случаи «воровства» (стратегия клептопаразитизма): муравьи дежурят на соседних вайях, и, когда личинки остаются без присмотра, собирают их выделения. *F. fusca* отмечены на растениях с личинками, которых посещали муравьи *M. rubra*, *F. polycтена*, *L. niger*. Подобное поведение муравьев подрода *Serviformica* отмечалось и ранее, когда они «воровали» падь тлей, обслуживаемых муравьями других видов (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2002б). Для муравьев *Myrmica* отмечено три случая, когда муравьи разных видов (*M. rubra* и *M. ruginodis*) одновременно находились на вайях и собирали выделения одних и тех же личинок.

Трофобиоз с личинками пилильщиков является важной составляющей жизни доминирующих в сообществе рыжих лесных муравьев на исследованной территории, по крайней мере, в период пика численности личинок (конец июля – начало августа). Муравьи собирают значительное количество пади, и при этом без особых энергетических затрат (короткие маршруты, крайне простое взаимодействие с трофобионтами). Так, по нашим наблюдениям, количество фуражиров *F. polycтена*, спускающихся с полным брюшком с вайи папоротника, в которой обитали две личинки *B. filiceti*, составляло 14 ± 5.81 особей/час ($n=6$; 2 дня по три учета по 1 ч).

Посещаемость муравьями личинок, обитающих в разных папоротниках. Муравьи посещают личинок, обитающих в кочедыжнике, щитовнике и страуснике. Значимые отличия в посещаемости муравьями личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов, были выявлены только на Алтае (2007, 2008г.). Муравьи всех видов значительно реже посещают личинок, обитающих в щитовнике (рис. 5), несмотря на высокую заселенность личинками именно этого папоротника (см. главу 3). Видимо, выделения личинок, обитающих в щитовнике, для муравьев менее привлекательны. Достоверных отличий в посещаемости муравьями личинок *B. filiceti*, обитающих в кочедыжнике и страуснике, не выявлено, ни на Алтае, ни в Новосибирске.

Установлено, что далеко не все личинки посещаются муравьями. Доля непосещаемых муравьями участков вай с признаками обитания личинок для всех папоротников в целом составила: в Новосибирске в 2007г. – 73.71% (от исследованных 350), на Алтае в 2006 и 2007гг. – 64.89% (n=319) и 54.60% (n=1044), соответственно. Вскрытие подобных участков вай показало, что в ходах часто встречаются живые личинки: на Алтае в 2006 и 2007гг. они составили 54.11% (или 112 особей) и 39.75% (219 особей) от проведенных вскрытий (n=207 и 551), соответственно; в Новосибирске в 2007г. – 18.07% (30 личинок) (рис. 2Б). Среди непосещаемых личинок для всех папоротников в целом (n=508), для 447 (88%) были отмечены жидкие выделения, тем не менее, муравьев они не привлекли. Таким образом, личинки *B. filiceti* достаточно успешно могут существовать и без муравьев, а взаимодействие с муравьями носит у них факультативный характер. Ранее Д.Е. Щербаков также отмечал факультативный характер этих отношений (Shcherbakov, 2006), однако это не было подкреплено количественными данными.

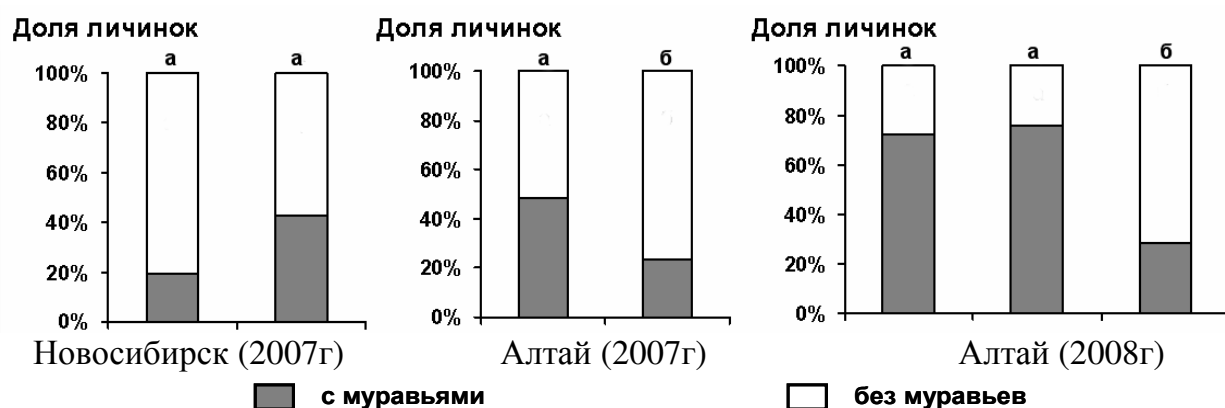


Рис. 5. Посещаемость муравьями личинок пилильщиков, обитающих в разных папоротниках: кж – кочедыжнике женском, стр – страуснике, щш – щитовнике шартрском. Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются (критерий χ^2 , $p < 0.01$).

ГЛАВА 5. ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МУРАВЬЕВ И ПИЛИЛЬЩИКА *B. FILICETI*

Взаимодействие муравьев с имаго пилильщика *B. filiceti*. Имаго пилильщика *B. filiceti* представляет для муравьев интерес как добыча. Эксперименты с подсаживанием имаго *B. filiceti* рядом с дорогой муравьев *F. polystena* показали, что муравьи немедленно атакуют пилильщика при встрече, убивают и уносят его в гнездо (100% случаев, n=7).

Взаимодействие муравьев с личинками пилильщика *B. filiceti*. На протяжении всего периода исследований (2006-2010гг.) первые в течение сезона случаи трофобиоза муравьев с личинками пилильщиков были отмечены в середине июля. Характер взаимодействия муравьев с личинкой определяется ее образом жизни: личинки скрыты от муравьев внутри вайи папоротника. Момент выделения личинкой экскрементов заметен по появлению жидкости внутри хода. В это время муравьи окружают отверстие в вайе со всех сторон. Поведение муравьев при трофобиозе с личинкой пилильщика сходно у всех видов и напоминает посещение любого открытого источника углеводной пищи (например, капля сока растений). Сбор выделений личинок *B. filiceti* не требует от муравьев ни наличия специальных поведенческих адаптаций, ни навыков для повышения эффективности сбора пади. Фуражиры наполняют зобики падью, не

демонстрируя каких-либо действий, которые обычно служат для стимулирования открытоживущих трофобионтов к выделению жидкости – как, например, при сборе пади тлей и гусениц бабочек (Мордвилко, 1901; Way, 1963, Malicky, 1970).

Непосредственные контакты муравьев с личинками происходят лишь при уходе личинок на зимовку (рис. 6). Наблюдения за этим процессом у 17 личинок *B. filiceti* и за их взаимодействием с муравьями *F. polyctena* (15) и *F. truncorum* (2) показали, что личинки старшего возраста за сутки до ухода в почву начинают периодически высовываться из хода. Именно в этот период происходят непосредственные контакты личинок с муравьями. Сначала в отверстии с периодичностью в 20, а затем в 10 минут начинает появляться последний сегмент тела личинки. Спустя около 1.5 часов личинка начинает выставлять наружу 1-2 последних сегмента тела на короткое время (3-5 сек). В это время личинка прячется от любого прикосновения к ее телу, в том числе от прикосновения антенн муравьев (до 10 раз). Спустя еще два часа личинка выходит из хода значительно дальше (выдвигает наружу 3-4 сегмента, а затем до 6 сегментов) и на более длительное время (60-120с). В итоге, совершая быстрые вращательные движения, личинка покидает вайю, падает на землю и сразу зарывается в почву. Все 17 наблюдаемых личинок успешно покинули вайю и зарылись в подстилку.



Рис. 6. Контакты муравьев *F. polyctena* с личинками пилильщика *B. filiceti*, перед уходом личинок в почву на зимовку (фото Новгородовой Т.А.).

Муравьи после первого прикосновения к брюшку личинки обычно чистятся. При последующих контактах они активно ощупывают личинку антеннами и соскребают с нее остатки жидких выделений. Известно, что выделения трофобионтов снижают агрессивность муравьев (Kloft, 1959; Chue, Rust, 2006). Выделения, собранные муравьями с тела личинки, по-видимому, также снижают агрессивность муравьев, что позволяет личинкам избежать нападения муравьев во время перехода из вайи в почву. Это крайне важно для личинок, т.к. муравьи могут использовать их не только для сбора их выделений, но и в качестве добычи. Так, мы отметили, что муравьи *F. polyctena* в начале сентября несли 4 мертвых личинок старшего возраста *B. filiceti* в гнездо. Кроме того, вскрытие вайи в месте положения личинок *B. filiceti* (не повреждающее их) приводило к тому, что муравьи сначала активно очищали личинок от выделений, однако впоследствии, когда все выделения были собраны, всегда убивали *B. filiceti* (*M. rubra* – 3 случая, *F. polyctena* – 4 случая). Во всех случаях нападение на личинку начинали вновь прибывшие муравьи, не участвовавшие в вылизывании личинки.

Организация сбора выделений личинок муравьями *F. polyctena* и *M. rubra*. Наблюдения за помеченными муравьями показали, что отдельные кусты папоротника с личинками *B. filiceti* обслуживают относительно постоянные по составу группы муравьев *F. polyctena* и *M. rubra*. Группы *F. polyctena*, посещающие отдельные кусты папоротника, состояли из 35–80 особей (54 ± 17 , $n=5$), которые регулярно посещали личинок на протяжении нескольких дней (время наблюдений за отдельными кустами папоротника – от 5 до 10 дней). В одном случае после ухода личинок *B. filiceti* в почву

из вай папоротника, 19 из 46 сборщиков пади *F. polyctena*, в течение 5 дней регулярно посещавших этих личинок, перешли на соседний куст папоротника с личинками, который располагался на расстоянии одного метра от прежнего вдоль той же фуражировочной дороги муравьев. Учеты, проведенные на протяжении последующих двух дней (по 3 в день), показали, что меченые муравьи составляют $30.84 \pm 5.45\%$ ($n=6$) от фуражиров, присутствующих на папоротнике на момент учета.

Из 250 помеченных фуражиров *Myrmica* 63 муравья регулярно собирали выделения личинок пилильщика в течение 4-7 дней, для остальных 187 отмечены лишь разовые посещения личинок (1-5 раз в день). Есть основания полагать, что группа состоит из большего числа постоянно работающих фуражиров, а наличие на папоротнике с личинками большого количества немеченых муравьев *Myrmica* от числа присутствующих ($56.99 \pm 21.48\%$, $n_{\text{учетов}}=18$) объясняется потерей метки муравьями.

Установлено, что размер группы сборщиков пади у муравьев зависит от количества личинок *B. filiceti* в ваях папоротника. Путем учетов насекомых, одновременно находящихся на ваях папоротника, выявлена значимая корреляция между количеством муравьев и личинок *B. filiceti*, посещаемых муравьями *Myrmica* ($r_{\text{Pearson}}=0.48$, $n=45$, $p<0.001$) и *F. polyctena* ($r_{\text{Pearson}}=0.48$, $n=353$, $p<0.00001$).

Кластерный анализ показал, что бюджеты времени муравьев *M. rubra*, посещающих личинок пилильщика, сходны (рис. 7А). Установлено, что группа состоит только из неагрессивных «неспециализированных» фуражиров (0.11 ± 0.22 балла; $n=19$), которые собирают падь независимо друг от друга и самостоятельно относят ее в гнездо: на сбор пади у них уходит $41.63 \pm 7.58\%$ ($n=19$) от времени наблюдения за особью, а на транспортировку – $58.37 \pm 7.58\%$.

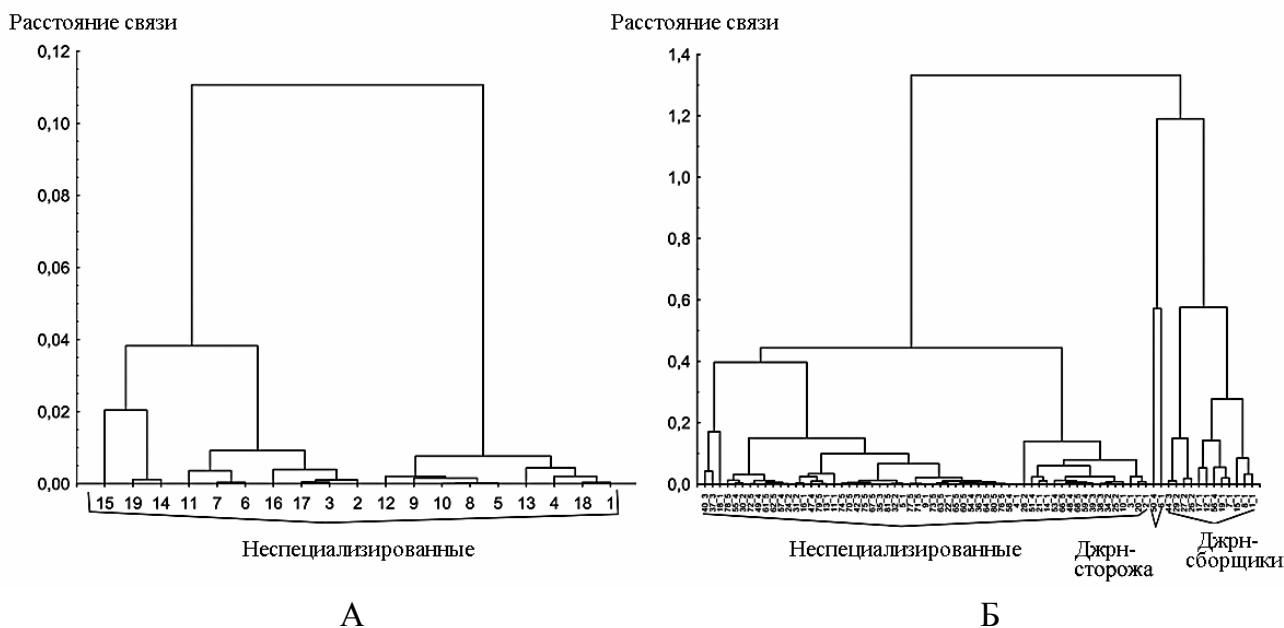


Рис. 7. Дендрограмма для отдельных муравьев (А – *M. rubra*, 19 особей; Б – *F. polyctena*, 73 особи), собирающих выделения личинок пилильщиков *B. filiceti* (согласно коэффициентам корреляции Пирсона (r_{pearson})). По оси X – номера фуражиров.

У *F. polyctena* сборщики выделений личинок пилильщиков четко разделились на три группы (рис. 7Б): «неспециализированные» фуражиры, «дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа». Усредненные бюджеты времени муравьев из выявленных групп значительно отличаются ($r_s > r_{s, 0.05} = 0.720$, $n=8$), коэффициенты корреляции Спирмена были достаточно низкими (0.071-0.524). «Неспециализированные» фуражиры составляют подавляющее большинство в группе ($96.85 \pm 3.74\%$, $n=5$). Эти муравьи

постоянно курсируют между папоротником с личинками и гнездом. Время, которое муравьи проводят на вайе, составляет 45.46 ± 11.43 ($n=53$). Каждый муравей из данной группы собирает и относит падь в гнездо самостоятельно. При этом они почти не контактируют ни между собой, ни с другими муравьями на папоротнике: антеннальные контакты и трофаллаксис составили соответственно около $0.05 \pm 0.09\%$ и $1.52 \pm 2.53\%$ от времени, проведенного на вайе. Наибольшая доля от времени, проведенного на вайе, (около $76.39 \pm 15.17\%$) приходится на сбор выделений личинок.

«Дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа» *F. polyclena* составляют около 5% группы: $3.13 \pm 3.70\%$ (5 групп) и $0.68 \pm 0.99\%$ ($n=5$), соответственно. Эти муравьи проводят на вайе с личинками почти все время: «дежурные-сборщики» – 98.13 ± 3.95 (12 муравьев), «дежурные-сторожа» – 98.98 ± 1.44 (2 муравья). Собранные выделения личинок «дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа» передают «неспециализированным» фуражирам (39 случаев наблюдений) и редко покидают свой пост (отмечено лишь 4 случая ухода муравьев в гнездо). «Дежурные-сборщики» основную часть времени, проведенного на вайе, тратят на сбор выделений личинок ($34.92 \pm 14.95\%$, $n=12$) и исследовательское поведение ($44.28\% \pm 13.72\%$), которое включает обход, и обследование отверстий с личинками на предмет появления жидкости. Возможно, их поведение при обнаружении пади, появляющейся в отверстии, привлекает других фуражиров, однако, это предположение требует дальнейшей проверки.

Несмотря на то, что значительные отличия в агрессивности «дежурных» («дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа») и «неспециализированных» фуражиров отсутствуют (4.51 ± 1.00 , $n=14$ и 3.02 ± 1.69 , $n=59$; тест Манна-Уитни, $p=0.09$), наблюдается тенденция к тому, что «дежурные» муравьи (14 особей) более агрессивны, чем «неспециализированные». По-видимому, именно «дежурные» охраняют источник углеводной пищи от всевозможных конкурентов. Наиболее агрессивное поведение на папоротнике проявляли «дежурные-сторожа». Так, доля времени, затраченного на агрессивное поведение (от времени проведенного муравьями на вайе), у этих муравьев в 5 раз выше по сравнению с «дежурными сборщиками» и в 38 раз выше, чем у «неспециализированных» муравьев. Доля времени, затраченного на сбор выделений личинок, у «дежурных-сторожей» в 2 раза ниже, чем у «дежурных сборщиков» и в 4 раза ниже, чем у «неспециализированных» муравьев *F. polyclena* (от времени проведенного муравьями на вайе). В отличие от муравьев из других групп «дежурные-сторожа» основную часть ($46.15 \pm 15.44\%$) времени спокойно стоят поблизости от мест расположения личинок, мгновенно реагируя на любые внешние воздействия (движение, ветер, другие насекомые и т.п.). Однако эта «профессиональная» группа оказалась самой малочисленной (2 муравья).

Усредненные бюджеты времени «неспециализированных» муравьев *M. rubra* и *F. polyclena* сходны ($r_s = 0.787 < r_{s, 0.05} = 0.680$, $n=9$). В целом же, организация сбора выделений муравьями *M. rubra* и *F. polyclena* значительно отличается. У рыжих лесных муравьев *F. polyclena* отмечено частичное разделение функций: выявлена группа «дежурных» муравьев, видимо, охраняющих пищевой ресурс от конкурентов. У *M. rubra* разделение функций между фуражирами не выражено.

ГЛАВА 6. ВОЗМОЖНЫЕ ПРЕИМУЩЕСТВА, ПОЛУЧАЕМЫЕ ЛИЧИНКАМИ *V. FILICETI* ОТ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С МУРАВЬЯМИ

На примере взаимодействия муравьев с тлями в бореальной зоне было показано, что наиболее существенное влияние на выживаемость трофобионтов оказывают доминирующие в сообществе рыжие лесные муравьи (Новгородова, Резникова, 1996;

Новгородова, 2005; Novgorodova, 2005): эффективность защиты тлей от естественных врагов этими муравьями значительно выше, чем другими членами многовидовых ассоциаций муравьев (Гаврилюк, Новгородова, 2007). В связи с этим мы исследовали связь *B. filiceti* именно с рыжими лесными муравьями.

Влияние муравьев на выживаемость личинок пилильщика *B. filiceti*. Исследование проводили в 2008г. на участке с рыжими лесными муравьями *F. polyctena* (модельный) и без них (контроль). В результате осмотра папоротников в начале августа на модельном участке обнаружены 2254 участка вай с признаками обитания личинок пилильщиков, с муравьями отмечено 973 участка вай (43.17%), из которых: 38.78% – с *F. polyctena*, 2.92% – с *Myrmica ruginodis*, 1.38 – с *M. rubra*, 0.09% – с *F. fusca*. На контрольном участке обнаружено 127 участков вай с признаками обитания личинок пилильщиков, из них 10.24% посещали муравьи *M. rubra*.

Установлено, что *F. polyctena* посещают только живых личинок (100%: n=69). Для *Myrmica* отмечено 3 случая (4.7% от 64), когда они продолжали посещать ход и соскребать остатки выделений *B. filiceti* со стенок после того, как личинка покидала вайю. Доля погибших личинок на контрольном участке оказалась значительно выше, чем на участке, контролируемом муравьями *F. polyctena* – 63.78% (n=127) и 29.90% (n=204), соответственно (критерий χ^2 , p<0.01). Можно полагать, что рыжие лесные муравьи способствуют лучшей выживаемости личинок *B. filiceti*. В связи с этим проведено предварительное исследование возможности защиты личинок пилильщиков муравьями от естественных врагов.

Возможность защиты личинок *B. filiceti* муравьями от естественных врагов. Благодаря обитанию внутри вай личинки пилильщика достаточно хорошо защищены от хищников. Однако вайя не спасает их от нападения паразитоидов. При осмотре ходов личинок пилильщиков обнаружено два типа коконов паразитоидов 3.5 мм и 5.0 мм. Из кокона размером 3.5 мм выведено имаго эктопаразитоида *Colastes (Shawiana) foveolator* Thomson 1892 (Braconidae). Кроме того, на теле личинок *B. filiceti* отмечены личинки эктопаразитоида. Внутри тела личинок *B. filiceti* обнаружены личинки эндопаразитоида; вывести из них имаго не удалось. По предварительным данным, доля ходов с паразитоидами на модельном и контрольном участке отличается незначительно (критерий χ^2 , p>0.05) и составляет 6.86% (n=204) и 11.02% (n=127), соответственно. Зараженность эктопаразитоидами для личинок (доля личинок *B. filiceti* с личинками эктопаразитоидов, %), не посещаемых муравьями, составила 2.47% (n=81), посещаемых *Myrmica* – 4.92% (n=61), *F. polyctena* – 0% (n=69). Зараженность личинок пилильщика *B. filiceti* личинками эндопаразитоидов (доля личинок *B. filiceti* с личинками эндопаразитоидов в %) составила для не посещаемых муравьями личинок – 39.13%, для посещаемых муравьями *Myrmica* (*M. rubra* и *M. ruginodis*) и *F. polyctena* – 32.35% (n=34) и 42.50% (n=40), соответственно. В целом, по нашим предварительным данным, нет достоверных отличий в зараженности паразитоидами посещаемых и не посещаемых муравьями личинок (во всех случаях, критерий χ^2 , p>0.05).

Возможность влияния муравьев на развитие сапрофитных грибов. Выделения личинок пилильщика являются благоприятным субстратом для развития различных бактерий и грибов. На исследованной территории в местах скопления выделений личинок пилильщика развиваются грибы из рода *Penicillus*. Доля ходов с живыми личинками, где развиваются сапрофитные грибы из рода *Penicillus*, для личинок, не посещаемых муравьями, составила 35.42% (n=48), для посещаемых *Myrmica* – 22.22% (n=9), *F. polyctena* – 43.75% (n=16). Доля ходов с личинками, где имеются грибы, не

отличается для посещаемых и не посещаемых муравьями личинок, а также для личинок, посещаемых муравьями разных видов (критерий χ^2 , $p > 0.05$).

В целом можно сказать, что личинки пилильщика лучше выживают на участках, где обитают рыжие лесные муравьи. Однако причины положительного влияния муравьев на выживаемость личинок пока не установлены. Исследования возможной связи посещаемости личинок муравьями и их зараженности паразитоидами и сапрофитными грибами не дали значимых результатов – вероятно, из-за ограниченного объема собранного материала.

ВЫВОДЫ

1. Лет имаго пилильщика *B. filiceti* на исследованной территории отмечен в конце мая в Новосибирске и во второй половине июня в Северо-Восточном Алтае (окрестности п. Артыбаш). Развитие личинок проходит с июля по начало сентября в папоротниках трех видов: страусник (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.)), щитовник шартрский (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р.). Для Сибири связь личинок *B. filiceti* с щитовником отмечена впервые. Предпочтения имаго в выборе папоротника для яйцекладки возрастают в ряду: страусник, кочедыжник, щитовник.

2. Для личинок пилильщиков выявлены три типа выделений: жидкие, твердые, пенные. Жидкие выделения личинок найдены впервые. Муравьи собирают только жидкие выделения личинок. Несмотря на то, что численность личинок выше на щитовнике, муравьи предпочитают посещать их на кочедыжнике. Взаимодействие личинок *B. filiceti* с муравьями носит факультативный характер.

3. Трофобиотические отношения с личинками широко распространены среди муравьев. На территории Западной Сибири трофобиотические связи с личинками пилильщиков выявлены для 14 видов муравьев из 4 родов (*Formica* – 7, *Camponotus* – 2, *Lasius* – 2, *Myrmica* – 3). У *Tetramorium caespitum* и *Lasius flavus* взаимодействие с личинками не отмечено. Муравьи посещают личинок с середины июля по конец августа. Привлекательность выделений личинок *B. filiceti* в качестве дополнительного источника углеводной пищи для муравьев, по-видимому, определяется несколькими факторами: возможностью длительного взаимодействия, объемом экскретируемой жидкости, обитанием личинок на небольшой высоте, что сокращает энергетические затраты на доставку пади в гнездо, а также тем, что сбор выделений личинок не требует от фуражиров специальных навыков.

4. Впервые исследовано поведение личинок *B. filiceti*, уходящих на зимовку: личинки выходят из вайи поэтапно, что, возможно, предотвращает хищничество по отношению к ним со стороны муравьев *Formica* s str.

5. Организация сбора выделений личинок *B. filiceti* фуражирами исследована для *M. rubra* и *F. polystena*. Группы муравьев обоих видов, посещающих личинок пилильщиков, относительно постоянны по составу. Для рыжих лесных муравьев *F. polystena* характерно частичное разделение функций среди фуражиров, а у *M. rubra* функциональная дифференциация фуражиров не выражена.

6. Выявлены эндо- и эктопаразитоиды личинок *B. filiceti*. Эктопаразитоидом является *Colastes foveolator*, видовая принадлежность эндопаразитоидов остается невыясненной.

7. Выживаемость личинок *B. filiceti* на участках их совместного обитания с рыжими лесными муравьями *F. polystena* выше, чем на участках, не контролируемых этими муравьями. Это максимизирует сумму долевого вклада рыжих лесных муравьев в

потенциал размножения трофобионтов, обеспечивающих многовидовое сообщество в целом.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Журналы из списка ВАК

1. **Бирюкова, О.Б.** Трофобиотические отношения между представителями отряда перепончатокрылых (Hymenoptera): муравьями (Formicidae) и личинками пилильщиков (Blasticotomidae) / **О.Б. Бирюкова, Т.А. Новгородова** // Евроазиатский энтомологический журнал. – 2008. – Т. 7. – № 3. – С. 227–233.
2. Новгородова, Т.А. Особенности поведения рыжих лесных муравьев при взаимодействии с различными симбионтами / Т.А. Новгородова, **О. Б. Бирюкова** // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – № 12. – С. 1510–1519.
3. Novgorodova, T.A. Some ethological aspects of the trophobiotic interrelations between ants (Hymenoptera: Formicidae) and larvae of the sawfly *Blasticotoma filiceti* (Hymenoptera: Blasticotomidae) / T.A. Novgorodova, **О.В. Biryukova** // Eur. J. Entomol. – 2011. – V. 108. – P. 47–52 (в печати).

Другие издания

4. **Бирюкова, О.Б.** К вопросу о трофобиотических отношениях муравьев с разными насекомыми // **О.Б. Бирюкова, А.П. Расницын, Т.А. Новгородова** // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 2006. – С. 203–205.
5. **Бирюкова, О.Б.** Трофобиотические отношения муравьев с личинками пилильщиков семейства Blasticotomidae / О.Б. Бирюкова // Исследования по перепончатокрылым насекомым. Сборник научных работ. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 197–204.
6. **Бирюкова, О.Б.** Трофобиоз муравьев с различными насекомыми на Алтае / **О.Б. Бирюкова Т.А., Новгородова** // Материалы XV всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М, 2008. – С. 27–32.
7. **Бирюкова, О.Б.** Симбиоз между представителями одного отряда (Hymenoptera): муравьями и личинками пилильщиков сем Blasticotomidae / **О.Б. Бирюкова, Т.А. Новгородова** // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы Международной конференции. – Горно-Алтайск, 2008. – Часть I. – С. 27–32.
8. Новгородова, Т.А. Особенности поведения рыжих лесных муравьев при взаимодействии с различными симбионтами / Т.А. Новгородова, **О.Б. Бирюкова** // Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума. – Нижний Новгород, 2009. – С. 51–54.
9. **Бирюкова, О.Б.** Влияние муравьев на выживаемость личинок пилильщиков *Blasticotoma filiceti* (Hymenoptera; Blasticotomidae) / О.Б. Бирюкова // Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума. – Нижний Новгород, 2009. – С. 55–58.
10. Новгородова, Т.А. Сравнительный анализ вариаций поведения муравьев при взаимодействии с различными симбионтами / Т.А. Новгородова, **О.Б. Бирюкова** // Материалы Российской конференции «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях». – Нижний Новгород, 2009. – С. 107–108.
11. **Бирюкова, О.Б.** Защита личинок пилильщика *Blasticotoma filiceti* Klug. От естественных врагов рыжими лесными муравьями / **О.Б. Бирюкова** // Материалы VIII

- Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока Российской конференции «Энтомологические исследования в Северной Азия». – Новосибирск, 2010. – С. 28–30.
12. **Бирюкова О. Б.** К вопросу о симбиотических отношениях муравьев с разными насекомыми / О.Б. Бирюкова // Материалы XLIV Международной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс»: Биология. – Новосибирск, 2006. – С. 15–16.
 13. **Бирюкова, О.Б.** Симбиотические отношения муравьев с личинками пилильщиков семейства *Blasticotomidae* / **О.Б. Бирюкова**, А.П. Расницын // Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. – М., 2006. – С. 17.
 14. **Бирюкова, О.Б.** Влияние рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae) на выживаемость личинок пилильщика *Blasticotoma filiceti* Klug (Hymenoptera: Blasticotomidae) / **О.Б. Бирюкова** // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. – СПб, 2010. – С. 24.
 15. **Biryukova, O.B.** On the trophobiotic interaction of ants (Hymenoptera: Formicidae) with sawfly larvae of *Blasticotomidae* (Hymenoptera) / **O.B. Biryukova** // Myrmecol. News. – Vienna, 2007. – V. 10. – P.101.
 16. Novgorodova T.A., **Biryukova O.B. 2009.** The peculiarities of the behaviour of red wood ants while their interaction with different trophobionts // Proc. of 3rd Central European Workshop of Myrmecology and the 1st Central European Meeting of IUSSI. – Munich. Germany. – P. 48.