

На правах рукописи



РЯБИНИН
Артем Сергеевич

**Фауна и трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera,
Formicidae) и тлей (Hemiptera, Aphidomorpha)
Южного Зауралья**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2014

Работа выполнена в лаборатории поведенческой экологии сообществ федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Новгородова Татьяна Александровна

Официальные оппоненты: **Гилев Алексей Валерьевич**,
доктор биологических наук, Институт экологии
растений и животных УрО РАН,
лаборатория экологии птиц и наземных
беспозвоночных, ведущий научный сотрудник;

Зрянин Владимир Александрович,
кандидат биологических наук,
Нижегородский государственный университет,
кафедра зоологии, доцент

Ведущее учреждение: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Московский государственный
университет имени М.В. Ломоносова»
(г. Москва)

Защита диссертации состоится 24 февраля 2015 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, 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 и на сайте института www.eco.nsc.ru.

Автореферат разослан: « » января 2015 года

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) и тли (Hemiptera, Aphidomorpha) представляют собой важные и отчасти неразрывные компоненты большинства наземных биоценозов. Благодаря большой биомассе, а также многообразию своей деятельности муравьи оказывают существенное влияние на состояние и развитие природных сообществ (Длусский, 1967; Захаров, 1978; Hölldobler, Wilson, 1990; Дорошева, Резникова, 2006; Oliver et al., 2008 и др.). В свою очередь, широко распространенные вредители сельскохозяйственных культур – тли - являются не только объектом хищничества для многих животных, но и одним из основных поставщиков углеводной пищи для муравьев.

В обмен на сладкие выделения муравьи защищают своих симбионтов от их естественных врагов (Way, 1963; Длусский, 1967; Новгородова, 2004), значительно повышая жизнеспособность тлей (Tilles, Wood, 1982; Fischer et al., 2001; Phillips, Willis, 2005; Nagy et al., 2007). Однако выживаемость мирмекофильных тлей зависит от вида партнера-симбионта (Addicott, 1978; Новгородова, 2005б). Это объясняется различиями в организации сбора пади у муравьев (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2005а, 2008) и, как следствие, разным уровнем защиты, которую муравьи способны обеспечить своим симбионтам (Novgorodova, Gavriluk, 2012).

Благодаря тесному взаимодействию муравьев и тлей, в многовидовых сообществах формируются сложные системы трофобиотических связей этих насекомых, устойчивость которых также зависит от вида муравьев (Новгородова, 2012). Все это дает основания полагать, что муравьи оказывают существенное влияние на формирование афидофауны, при этом роль представителей разных видов в этом процессе неравнозначна.

До настоящего времени планомерного исследования муравьев и тлей на территории Южного Зауралья не проводилось, данные по видовому составу и трофобиотическим связям этих насекомых носили фрагментарный характер. Вопросы, связанные с сопряженностью фауны муравьев и тлей, в частности влияние муравьев на видовой состав и встречаемость тлей в биотопах, до настоящего времени оставались практически не исследованными.

Цель и задачи работы. Целью настоящей работы является исследование муравьев и тлей Южного Зауралья, а также влияния муравьев на видовой состав и встречаемость тлей.

Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав муравьев и тлей Южного Зауралья.
2. Изучить зональное и биотопическое распределение муравьев и тлей на исследуемой территории.
3. Исследовать структуру сообществ муравьев в регионе.
4. Выявить трофобиотические связи муравьев и тлей, а также факторы, влияющие на широту спектров связей с тлями муравьев разных видов.

5. Оценить воздействие разных членов многовидового сообщества муравьев на видовой состав тлей, а также встречаемость отдельных видов тлей в биотопах.

Научная новизна. Получены наиболее полные данные о муравьях и тлях Южного Зауралья, включая сведения о видовом составе, распространении и трофобиотических связях этих насекомых, а также влиянии муравьев на афидофауну. Составлены списки муравьев и тлей, которые включают 49 видов из 11 родов двух семейств и 137 видов из 54 родов 8 семейств, соответственно. 4 вида муравьев и 9 видов тлей впервые отмечены в Южном Зауралье.

Проведена оценка влияния муравьев на видовой состав тлей. Выявлено положительное влияние количества видов муравьев, а также присутствия представителей родов *Formica* и *Lasius* на видовое разнообразие тлей в биотопах. Проведена оценка влияния разных членов многовидового сообщества на встречаемость тлей с разной степенью мирмекофилии: выявлено положительное воздействие представителей группы *Formica* s. str. на встречаемость облигатно мирмекофильных тлей, а также отсутствие влияния муравьев на встречаемость факультативно мирмекофильных тлей.

Впервые помимо значимого воздействия, которое оказывают облигатные доминанты *Formica* s. str., выявлено существенное влияние факультативного доминанта *Lasius niger* и муравьев подрода *Serviformica*. Присутствие в биотопе представителей *Serviformica* усиливает влияние облигатных доминантов *Formica* s. str., положительно влияя на широту их спектров связей с тлями, а также встречаемость в биотопах облигатно мирмекофильных тлей.

Теоретическая и практическая значимость работы. Данные по фауне муравьев и тлей Южного Зауралья имеют важное значение для составления кадастровых списков насекомых России и Сибири.

Информация о трофобиотических связях муравьев и тлей, а также степени влияния муравьев на афидофауну представляет большую ценность для фаунистов, систематиков и экологов, а также может быть использована при разработке методов защиты растений от тлей-вредителей. Полученные новые сведения используются при проведении учебно-полевых практик по зоологии беспозвоночных и в курсах общей энтомологии и экологии насекомых, а также рационального природопользования в Курганском государственном университете.

Методология и методы исследования. Используются стандартные методы: сбор и первичная обработка материала (сбор на маршрутах и рабочих участках, учет на площадках с белково-углеводными приманками, монтировка и этикетирование, изготовление препаратов), определение материала, подготовка аннотированных списков видов, ареалогический, зональный и биотопический анализ, в том числе с использованием индексов сходства. Исследовано влияние муравьев на видовой состав тлей, а также на встречаемость в биотопе модельных видов тлей с разной степенью

мирмекофилии. Применен дифференцированный подход к исследованию отношений с симбионтами различных членов многовидового сообщества муравьев и их влияния на видовой состав тлей, что позволило оценить относительный вклад муравьев разных видов в формирование трофобиотических связей и афидофауны.

Положения, выносимые на защиту

1. Видовой состав и распространение муравьев и тлей Южного Зауралья. Аннотированные списки, включающие: 49 видов муравьев из 11 родов двух подсемейств, 137 видов тлей из 54 родов восьми семейств.
2. Положительное влияние муравьев родов *Formica* и *Lasius* на видовое разнообразие тлей в биотопах.
3. Неоднородное влияние разных членов многовидового сообщества муравьев на видовой состав тлей, а также встречаемость тлей с разной степенью мирмекофилии.

Степень достоверности и апробация материала. Достоверность определения таксономической принадлежности муравьев подтверждена к.б.н. Т.А. Новгородовой (ИСиЭЖ СО РАН). Идентификация видовой принадлежности тлей проведена к.б.н. А.В. Стекольниковым (ЗИН РАН) и к.б.н. Т.А. Новгородовой (ИСиЭЖ СО РАН).

Основные результаты исследований были доложены на следующих конференциях: Международная научная студенческая конференция «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2008), VI Всероссийская научно-практическая конференция «Зырянские чтения» (Курган, 2008), II Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы гуманитарных и естественных наук» (Москва, 2010), XV Всероссийский мирмекологический симпозиум «Муравьи и защита леса» (Москва, 2013), Региональная научно-практическая конференция «Зоологические чтения» (Новосибирск, 2014), XVII Всероссийское совещание по почвенной зоологии (Сыктывкар, 2014).

По материалам диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 3 статьи в ведущих рецензируемых научных журналах, рекомендуемых ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Диссертация содержит 29 рисунков и 15 таблиц. Список литературы включает 157 источников, в том числе 37 на иностранных языках.

Благодарности. Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00152), а так же Совета научной молодежи ИСиЭЖ СО РАН. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю к.б.н. Т.А. Новгородовой. Искренне признателен д.б.н. Ж.И. Резниковой (ИСиЭЖ СО РАН) за ценные советы и критические замечания, а также к.б.н. В.А. Балахоновой (КГУ) за поддержку и возможность работы с коллекциями КГУ. Благодарен О.Ю. Южаковой и А.В. Гаврилюку за помощь в сборе материала. За помощь в определении тлей автор сердечно благодарит к.б.н. А.В. Стекольникову (ЗИН РАН) и к.б.н. Т.А. Новгородову (ИСиЭЖ

СО РАН), за помощь в определении растений - д.б.н. Н.И. Науменко (КГУ). Также автор искренне признателен за постоянную помощь и поддержку в работе к.б.н. В.С. Сорокиной, к.б.н. Д.Е. Тараненко. Отдельное спасибо родителям за терпение и понимание.

ГЛАВА 1. МУРАВЬИ И ТЛИ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ И ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Проанализирована литература по фауне муравьев и тлей региона, а также вопросам, касающимся трофобиотических отношений этих насекомых, в том числе и в Южном Зауралье.

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования на территории Южного Зауралья проведены в 2006-2013 гг. в окрестностях 48 населенных пунктов, расположенных в 4-х подзонах: подтайге, северной лесостепи, южной лесостепи и разнотравно-дерновинно-злаковой степи.

Сбор материала проводили на маршрутах (общая протяженность: 195 км) и 37 рабочих участках, расположенных в разных растительных ассоциациях. Осматривали все возможные места обитания муравьев и тлей. Насекомых собирали несколько раз в течение сезона по мере смены растительных аспектов, фиксировали в 70% спирте. Всего собрано 3335 проб. При изучении иерархической структуры сообществ муравьев проведено 245 учетов на 49 площадках с белково-углеводными приманками, при изучении ярусного распределения муравьев - 90 учетов на 18 площадках.

При анализе зонального распределения муравьев учитывали встречаемость гнезд муравьев разных видов (число гнезд на 1 км маршрута) по шкале, предложенной Т.И. Гридиной (2003). Учеты гнезд муравьев проводили по стандартной методике (Захаров и др., 2013).

Для изучения иерархической структуры многовидовых сообществ муравьев и ярусной стратификации фуражиров использован метод белково-углеводных приманок (Резникова, 2009).

Для оценки сходства видового состава муравьев (с учетом встречаемости их гнезд) на уровне геоботанических подзон использован коэффициент Чекановского-Сьеренсена, для оценки сходства фаун на уровне биотопов - коэффициент Жаккара (Песенко, 1982).

Влияние муравьев на видовой состав симбионтов исследовано на примере наиболее широко распространенных в регионе тлей (*Aphis fabae*, *Chaitophorus populeti*, *Symydobius oblongus*, *Titanosiphon dracunculi* и *Tetraneura ulmi*).

Статистическая обработка данных проведена с помощью пакетов STATISTICA и Microsoft Excel. Для анализа вида распределения изучаемых параметров использован критерий Шапиро-Уилка. В связи с тем, что все данные оказались ненормально распределены ($p < 0.05$), влияние муравьев на видовой состав тлей проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLM в программе STATISTICA).

ГЛАВА 3. ФАУНА МУРАВЬЕВ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

3.1. Таксономическое разнообразие фауны муравьев

На территории региона выявлен 31 вид муравьев из 11-ти родов двух подсемейств (Formicinae, Myrmicinae), в том числе синантропный вид *Monomorium pharaonis*. С учетом литературных данных (Рузский, 1905; Лагунов, 1987; Уткин, 1999; Гридина, 2001, 2003; Гилев, 2008; Чичков и др., 2008; Гилев и др., 2012) мирмекофауна Южного Зауралья насчитывает 49 видов из 11 родов двух подсемейств (Formicinae, Myrmicinae), включая синантропный вид *M. pharaonis*. Четыре вида (*Formica aquilonia*, *Camponotus vagus*, *Cataglyphys aenescens*, *Lasius platythorax*) для региона приводятся впервые.

Основная доля мирмекофауны (71%) представлена видами трех родов: *Formica* (33%), *Myrmica* (22%) и *Lasius* (16%). Доля остальных родов составила от 2% до 8%.

3.2. Ареалогический анализ фауны муравьев Южного Зауралья

В результате анализа распространения 48 видов муравьев (без учета синантропного вида *M. pharaonis*), выделено 2 хорологических комплекса, 6 групп и 25 типов. Основу мирмекофауны региона составляют виды Палеарктического комплекса (98%), среди которых преобладают виды с умеренным (42%), суббореальным (21%) и бореальным (17%) распространением. Голарктический комплекс представлен одним видом, имеющим аркто-умеренное распространение.

ГЛАВА 4. ЗОНАЛЬНОЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

4.1. Зональное распределение муравьев на территории Южного Зауралья

Большинство видов (43), в том числе и оригинальных (13) встречается в разнотравно-дерновинно-злаковой степи. При продвижении с юга на север наблюдается плавное снижение общего количества видов и родов (рис. 1А).

Высокая степень сходства видового состава муравьев выявлена для южной и северной лесостепи, а также южной лесостепи и разнотравно-дерновинно-злаковой степи (табл. 1). Наименее сходна мирмекофауна подтайги и разнотравно-дерновинно-злаковой степи.

4.2. Биотопическое распределение муравьев в Южном Зауралье

Наибольшее число видов отмечено в осиново-березовых колках (21) и в сосново-мелколиственных лесах и злаково-полынно-разнотравных степях (по 16), наименьшее - в садах и на солончаках (по 5 видов). Наиболее сходна мирмекофауна сосново-мелколиственных лесов и осиново-березовых колков (60%), наименьшее сходство (13%) выявлено для осиново-березовых колков и солончаков.

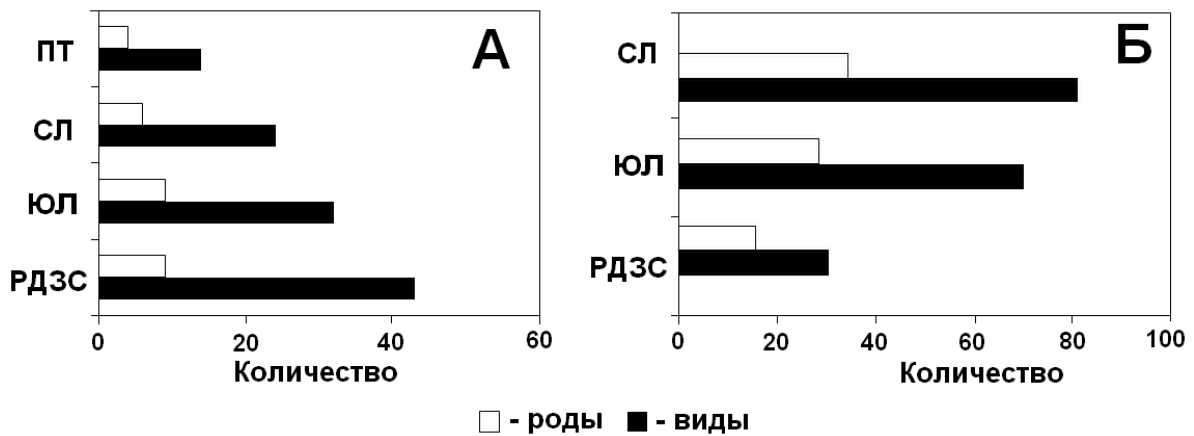


Рис. 1. Количество видов и родов муравьев (А) и тлей (Б) в разных геоботанических подзонах (ПТ – подтайга, СЛ – северная лесостепь, ЮЛ – южная лесостепь, РДЗС – разнотравно-дерновинно-злаковая степь).

Таблица 1. Распределение муравьев региона по геоботаническим подзонам

Подзона	Число родов	Число видов	Число оригинальных видов	Степень сходства фаун*			
				ПТ	СЛ	ЮЛ	РДЗС
ПТ	5	15	0	–	65	52	43
СЛ	7	24	1	13	–	77	59
ЮЛ	9	32	4	14	21	–	69
РДЗС	9	43	13	15	23	28	–

Примечание: * нежирный шрифт – коэффициент сходства Чекановского-Сьеренсена (%), * жирный – число общих видов в геоботанических подзонах. Обозначение подзон – в подписи к рис. 1.

4.3. Многовидовые сообщества муравьев Южного Зауралья

Иерархическая структура. Многовидовые сообщества на исследуемой территории состоят из 2-14 видов. Наиболее распространены сообщества из 3-7 видов, которые составили 86%. Целостность многовидового сообщества муравьев сохраняется благодаря четкой иерархической структуре, которая включает доминантов, субдоминантов и инфлюентов (Kaczmarek, 1953; Резникова, 1983, 2001). В соответствии с ролью, которую муравьи играют в сообществе, выявленные в регионе виды, разделились на 5 групп.

Облигатные доминанты (*Formica* s. str.: группа *F. rufa* (рыжие лесные муравьи) и *F. pratensis*) в многовидовых сообществах всегда играют роль доминанта. Живут крупными (10^5 - 10^6 особей) семьями, обладают обширной охраняемой территорией. Занимаются фуражировкой во всех ярусах, включая кроны деревьев. Представители других видов в 100% случаев избегали столкновений с доминантами на кормушках.

Содоминант (*Lasius fuliginosus*) также играет роль доминанта, однако в борьбе за территорию уступает облигатным доминантам. Живет крупными (10^5 - 10^6) семьями, обладает обширной охраняемой территорией. Посещает все ярусы, включая кроны деревьев. Никогда не встречался на кормушках

вместе с доминантами. Подчиненные виды предпочитают избегать контактов с содоминантом: они не покидали кормушки с приманками только в случае численного превосходства (7% случаев из 573 встреч).

Факультативные доминанты (*L. niger*, *F. cunicularia*). В присутствии облигатных доминантов в сообществе играют роль субдоминантов, в отсутствие *Formica* s. str. занимают их место. Численность семей достигает 10^3 - 10^4 особей, обладают частично охраняемой или неохраняемой кормовой территорией. Отмечены во всех исследованных ярусах: от почвенного до крон деревьев. В 100% случаев уступали белково-углеводные кормушки доминирующим видам.

Субдоминанты (представители рода *Camponotus*, *F. fusca*, *F. fufibarbis*) занимают 2-ю ступень в иерархии конкретного многовидового сообщества муравьев. Численность семей достигает 10^2 - 10^3 особей, обладают частично охраняемой или неохраняемой территорией. Отмечены во всех исследованных ярусах. В 100% случаев уступали кормушки доминирующим видам.

Таблица 2. Состав многовидовых сообществ Южного Зауралья

№	Тип сообщества	<i>Formica</i> s. str.	Доминант	Субдоминант	Инфлюэнт
1	Монодоминантные полного состава	есть	<i>Formica</i> s. str.	<i>Lasius niger</i> , <i>Serviformica</i>	<i>Myrmica</i> , <i>Tetramorium caespitum</i> , <i>Leptothorax acervorum</i>
2	Монодоминантные неполного состава	нет	<i>F. cunicularia</i> , <i>Lasius niger</i>	<i>Camponotus</i> , <i>F. fusca</i>	<i>T. caespitum</i> , <i>Temnothorax serviculus</i>
3	Бидоминантные неполного состава	нет	<i>F. cunicularia</i> , <i>Cataglyphis aenescens</i>	<i>L. niger</i>	<i>T. caespitum</i>

Инфлюэнты (представители рода *Myrmica*, *Tetramorium caespitum*, *Leptothorax acervorum*, *Temnothorax serviculus*) в многовидовом сообществе муравьев занимают подчиненное место. Живут небольшими (10^2 - 10^3) семьями, не имеют охраняемой территории. Занимаются фуражировкой преимущественно в почвенном и поверхностном ярусах. Поведение муравьев на кормушках зависит от числа фуражиров: при низкой численности (2-3 особи на кормушке) они всегда избегают встреч с другими муравьями, при массовой мобилизации не подпускают представителей других видов к кормушке.

Классификация сообществ. На исследованной территории выявлено три типа сообществ муравьев (табл. 2). В Южном Зауралье преобладают монодоминантные сообщества муравьев полного состава (67%). Сходная

ситуация прослеживается и на уровне подзон, где доля этого типа сообществ составила от 43% до 100%. Монодоминантные сообщества неполного состава на исследованной территории встречались в 2 раза реже (31%), а бидоминантные сообщества отмечены только в разнотравно-дерновинно-злаковой степи и составили всего 1%.

ГЛАВА 5. АФИДОФАУНА ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

5.1. Таксономический анализ афидофауны

На территории региона выявлено 137 видов тлей из 54 родов 8 семейств. Девять видов (*Aphis affinis*, *A. crepidis*, *A. umbelliferarum*, *Ammiaphis sii*, *Stenocallis dobrovljanskyi*, *Hydaphias mosana*, *Hyperomyzus lactucae*, *Microsiphum ptarmicae*, *Stomaphis quercus*) для Южного Зауралья приводятся впервые.

5.2. Зональное распределение тлей на территории Южного Зауралья

Наибольшее число видов (86), в том числе и оригинальных (42), встречается в северной лесостепи исследуемого региона. Наименьшее число видов (3) было выявлено в подтайге. При продвижении от северной лесостепи к разнотравно-дерновинно-злаковой степи наблюдается плавное снижение общего количества видов и родов тлей (рис. 1). Данные подтайги в анализе не учитываются из-за явной неполноты списка, обусловленной недостаточным количеством сборов в этой подзоне.

Наибольшее сходство видового состава тлей выявлено для южной и северной лесостепи, наименьшее - для северной лесостепи и разнотравно-дерновинно-злаковой степи (табл. 3).

Таблица 3. Распределение тлей региона по геоботаническим подзонам

Подзона	Число родов	Число видов	Число оригинальных видов	Степень сходства фаун*		
				РДЗС	ЮЛ	СЛ
РДЗС	17	30	8	–	26	20
ЮЛ	31	71	25	21	–	37
СЛ	36	86	42	19	42	–

Примечание: * нежирный шрифт – коэффициент сходства Жаккара (%), * жирный – число общих видов. Обозначение подзон – в подписи к рис. 1.

5.3. Биотопическое распределение тлей в Южном Зауралье

Наибольшее число видов отмечено в сосново-мелколиственных лесах и злаково-полынно-разнотравных степях (48 и 45 видов, соответственно), наименьшее - на залежах (9) и в сухих борах (7 видов). Наиболее сходна фауна тлей сосново-мелколиственных лесов и осиново-березовых колков (24%). Залежи характеризуются низкой степенью общности видового состава (2-13%) со всеми биотопами.

5.4. Ареалогический анализ афидофауны Южного Зауралья

В результате анализа распространения 125 видов тлей, обитающих на территории Южного Зауралья, выделено 4 хорологических комплекса, 5 групп и 17 типов. Основу афидофауны Южного Зауралья (74%) составляют виды Палеарктического и Мультирегионального комплексов (42% и 33%, соответственно), среди которых преобладают виды с полизональным (33%) и температурно-субтропическим (28%) распространением. Космополиты и голаркты составили по 13%.

ГЛАВА 6. ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ И ВЛИЯНИЕ МУРАВЬЕВ НА АФИДОФАУНУ В ЮЖНОМ ЗАУРАЛЬЕ

6.1. Трофобиотические связи муравьев с тлями

6.1.1. Партнеры-симбионты: видовой состав, трофобиотические связи

Из 30 видов муравьев, собранных в ходе работы на территории региона (без учета синантропного вида *M. pharaonis*), трофобиотические связи с тлями выявлены для 17 фоновых видов муравьев (рис. 3). При проведении анализа данные по рыжим лесным муравьям (группа *F. rufa*: *F. rufa* и *F. polystena*), которые обитают в однотипных биотопах и обладают сходным территориальным и фуражировочным поведением, были объединены.

Мирмекофильные тли на территории Южного Зауралья насчитывают 84 вида (60% от всей афидофауны региона), которые относятся к 30 родам из 6 семейств. Из них «общие симбионты» (тли, посещаемые разными видами муравьев) составили около 39%. Наибольшее количество видов муравьев (от 5 до 8) было отмечено в колониях тлей шести видов: *Symydobius oblongus* - 8 видов, *Chaitophorus populeti*, *Cinara pinea*, *Aphis fabae* и *Callipterinella tuberculata* - по 6, *C. pini* - 5.

6.1.2. Трофобиотические связи с тлями у муравьев разных видов

Широта спектров связей с мирмекофильными тлями существенно отличается у муравьев разных видов (рис. 2). Наибольшее число видов тлей оказалось связано с *L. niger*, *F. pratensis* и рыжими лесными муравьями. Муравьи *F. fusca* и *F. cunicularia* были отмечены на колониях тлей 13 и 8 видов, соответственно. Колонии наименьшего количества видов тлей посещали муравьи *F. sanguinea*, *L. fuliginosus*, а также представители родов *Myrmica* и *Camponotus* (рис. 2).

Детальные исследования показали, что число видов тлей, связанных с *Formica s. str.* и *L. niger*, может меняться в зависимости от состава и структуры сообщества муравьев. В многовидовых сообществах муравьев полного состава наиболее широкие спектры мирмекофильных тлей (5-8 видов) отмечены для облигатных доминантов *Formica s. str.*, при этом *L. niger* посещал колонии меньшего числа видов тлей (рис. 3 А-В). В отсутствие *Formica s. str.*, в сообществах неполного состава наиболее широкие спектры связей с тлями отмечены для *L. niger* (рис. 3 Г).

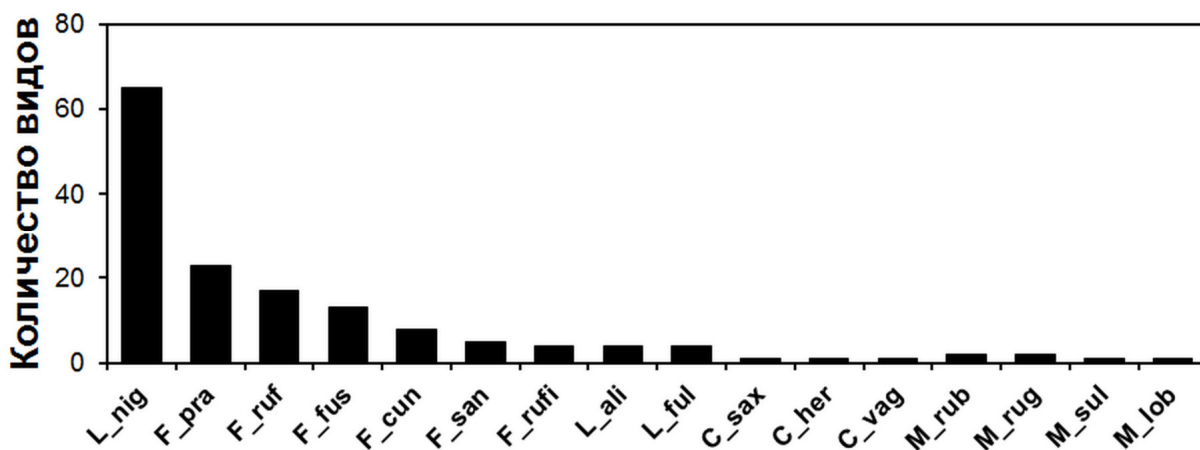


Рис. 2. Количество видов тлей, связанных с разными видами муравьев на территории Южного Зауралья. Муравьи: F_pra - *Formica pratensis*, F_ruf – группа *F. rufa* (*F. rufa* и *F. polycтена*), F_fus - *F. fusca*, F_cun - *F. cunicularia*, F_rufi - *F. rufibarbis*, F_san - *F. sanguinea*, L_nig - *Lasius niger*, L_ali - *L. alienus*, L_ful - *L. fuliginosus*, C_sax - *Camponotus saxatilis*, C_her - *C. herculeanus*, C_vag - *C. vagus*, M_rub - *Myrmica rubra*, M_rug - *M. ruginodis*, M_sul - *M. sulcinodis*, M_lob - *M. lobicornis*.

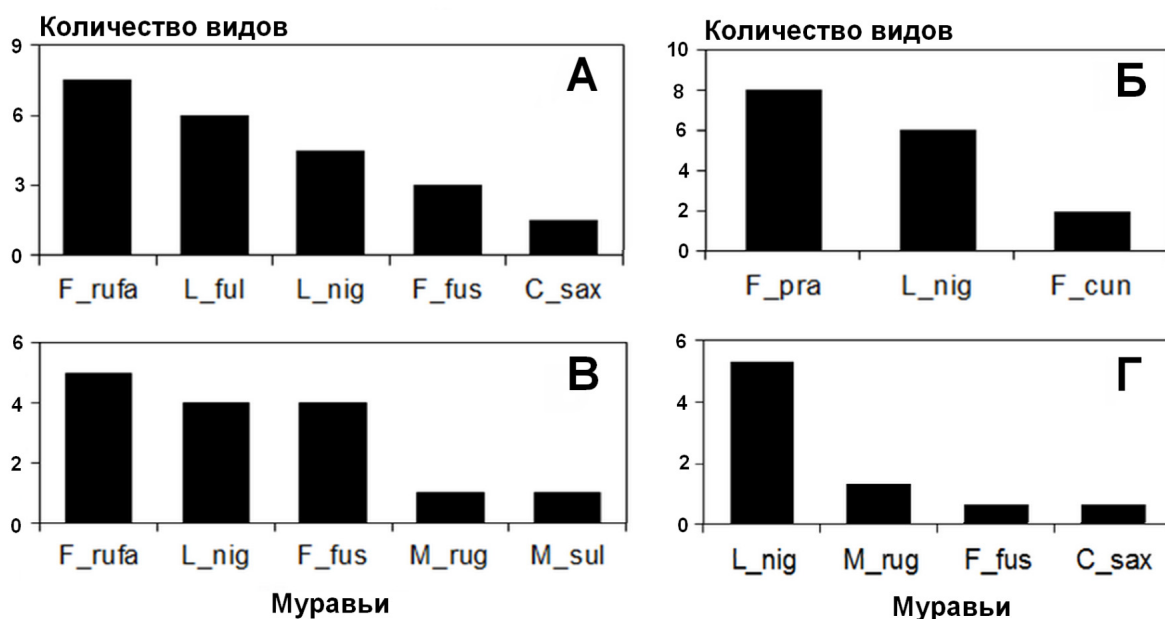


Рис. 3. Количество видов мирмекофильных тлей, связанных с разными видами муравьев в различных биотопах: А - осиново-березовый колос; Б – разнотравный луг; В и Г – смешанный лес. Условные обозначения муравьев приведены на рис. 2.

6.1.3. Влияние различных факторов на широту спектра видов тлей, связанных с муравьями

В ходе детальных исследований впервые проведена оценка воздействия различных факторов на число видов тлей, связанных с разными муравьями (табл. 4). Увеличение числа видов тлей в биотопах положительно влияет на широту спектра трофобиотических связей муравьев практически всех видов

(табл. 4). Исключение составили представители родов *Myrmica* и *Camponotus*, для которых характерны небольшие семьи (10^2 - 10^3 особей) с неохраняемой или частично охраняемой кормовой территорией. Отсутствие влияния, по всей видимости, объясняется меньшей потребностью этих муравьев в углеводной пище по сравнению с другими членами многовидового сообщества.

Таблица 4. Влияние различных факторов на широту спектра связей с тлями у разных муравьев.

Зависимая переменная	Факторы	df	χ^2	p
N видов тлей, связанных: с разными видами муравьев	Вид муравьев	17	49.39	<0.001
	N тлей	1	6.67	0.009
с рыжими лесными муравьями (группа <i>F.</i> <i>rufa</i>)	Есть/нет <i>F. fusca</i>	1	4.73	0.02
	N тлей	1	6.03	0.01
<i>F. pratensis</i>	Есть/нет <i>F. cunicularia</i>	1	4.61	0.03
<i>F. fusca</i>	N тлей	1	4.98	0.02
<i>F. cunicularia</i>	N тлей	1	6.23	0.01
<i>L. niger</i>	N тлей	1	4.41	0.03
<i>L. alienus</i>	N тлей	1	4.88	0.02
<i>Myrmica</i>	N тлей	1	0.36	0.54
<i>Camponotus</i>	N тлей	1	0.10	0.74

Примечание. N – количество; есть/нет - наличие в биотопе; N тлей – количество видов тлей в биотопе.

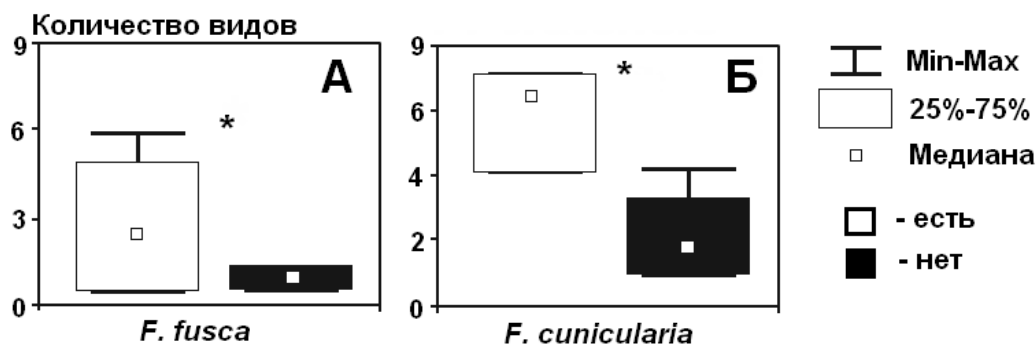


Рис. 4. Количество видов тлей, связанных с рыжими лесными муравьями (А) и *F. pratensis* (Б), при наличии/отсутствии в биотопе *F. fusca* и *F. cunicularia*. Данные значительно отличаются (табл. 4): * – $p < 0.05$.

Впервые показано, что существенное влияние на число видов тлей, связанных с облигатными доминантами рода *Formica*, оказывает присутствие муравьев подрода *Serviformica* – *F. cunicularia* и *F. fusca* (табл. 4, рис. 4). Есть основания полагать, что облигатные доминанты отчасти используют муравьев подрода *Serviformica* для поиска новых колоний тлей. Подобное

поведение наблюдалось у лугового муравья *F. pratensis* в экспериментах с использованием белково-углеводных приманок (Стебаев, 1971; Резникова, 1975).

Успех поиска колоний тлей (которые являются природным аналогом «углеводных приманок»), крайне важен для поддержания жизнеспособности семьи. Это особенно актуально в периоды расселения тлей и образования ими новых колоний. Вероятно, именно этим объясняется и тот факт, что доминанты достаточно терпимо относятся к представителям подрода *Serviformica* на своих кормовых растениях с тлями. Это дает возможность муравьям *F. fusca* и *F. cunicularia* «воровать» падь на колониях тлей, принадлежащих доминантам *Formica* s. str., в отсутствие хозяев или при их низкой численности в колонии тлей (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2003).

6.2. Влияние муравьев на видовой состав и встречаемость тлей

В результате анализа встречаемости афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями, ранее было показано, что представители *Formica* s. str., *Formica* (*Serviformica*), *Camponotus*, *Lasius* и *Myrmica*, которые характеризуются однотипным территориальным и фуражировочным поведением внутри каждого из этих родов/подродов, обеспечивают своим симбионтам сходную внутри каждой группы степень защиты от естественных врагов (Novgorodova, Gavrilyuk, 2012). Поскольку именно снижение негативного влияния афидофагов в присутствии муравьев существенно повышает шансы тлей на выживание (Way, 1963; Tilles, Wood, 1982; Fischer et al., 2001; Phillips, Willis, 2005), есть основания полагать, что представители каждой из подобных групп оказывают равнозначное влияние на тлей. В связи с этим оценку влияния муравьев на фауну тлей проводили для муравьев одного рода с однотипным территориальным и фуражировочным поведением: *Formica* s. str. (*F. pratensis*, *F. polycтена*, *F. rufa*), *Serviformica* (*F. cunicularia*, *F. fusca*, *F. rufibarbis*), *Camponotus* (*C. herculeanus*, *C. saxatilis*, *C. vagus*) и *Myrmica* (*M. lobicornis*, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. sulcinodis*). Влияние муравьев остальных видов анализировали отдельно. Исследовано влияние муравьев, как на количество видов тлей, так и на встречаемость модельных видов тлей в биотопах. В последнем случае (в связи с необходимостью учитывать тип биотопа, в котором обитали тли) влияние рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*: *F. polycтена*, *F. rufa*) и лугового муравья *F. pratensis* было проанализировано отдельно.

6.2.1. Влияние муравьев на число видов тлей

Установлено, что повышение видового разнообразия муравьев оказывает существенное воздействие на видовой состав тлей: рост числа видов муравьев сопровождается увеличением количества видов тлей в биотопе ($df=1$, $\chi^2=26.38$, $p<0.001$; $R=0.48$; $F(1.54)=16.46$).

Значимое воздействие на число видов тлей в биотопах оказывали практически все муравьи, за исключением представителей рода *Camponotus*

(df=1, $\chi^2=0.16$, p<0.68) и *Myrmica* (df=1, $\chi^2=1.03$, p<0.30) (табл. 5, рис. 5). В присутствии муравьев *Formica* s. str., *L. fuliginosus*, *L. niger*, а также муравьев подрода *Serviformica* количество видов тлей в биотопах значительно увеличивалось (табл. 5, рис. 5).

Таблица 5. Влияние муравьев на количество видов тлей и встречаемость (присутствие / отсутствие) модельных видов тлей в биотопах (для экономии места в автореферате приведены только значимые отличия)

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	df	χ^2	p
Количество видов тлей в биотопах	Пуассона	<i>Formica</i> s. str.	1	5.07	0.02
		<i>L. fuliginosus</i>	1	4.04	0.04
		<i>L. niger</i>	1	10.16	0.001
		<i>Serviformica</i>	1	8.34	0.003
<i>Chaitophorus populeti</i>	Биномиальное	<i>F. rufa</i>	1	4.81	0.02
		<i>F. rufa</i> x <i>Serviformica</i>	1	4.46	0.03
<i>Symydobius oblongus</i>	Биномиальное	<i>F. rufa</i>	1	8.36	0.003
<i>Titanosiphon dracunculi</i>	Биномиальное	<i>F. pratensis</i>	1	4.57	0.03
		<i>F. pratensis</i> x <i>Serviformica</i>	1	7.63	0.005
<i>Tetraneura ulmi</i>	Биномиальное	<i>F. pratensis</i>	1	5.67	0.01

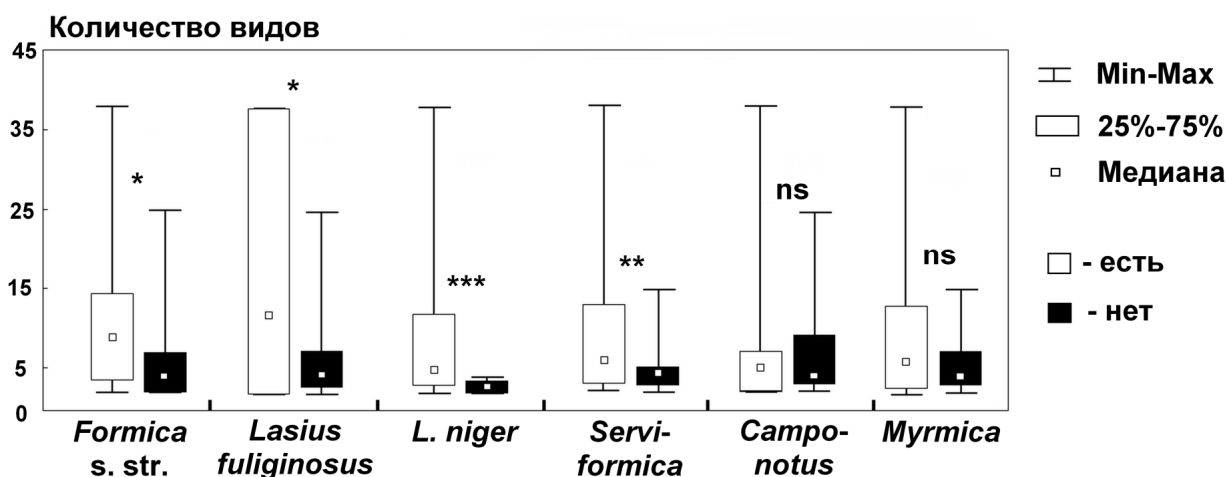


Рис. 5. Влияние присутствия различных муравьев на количество видов тлей в биотопах. Данные значительно отличаются (табл. 5): * – p<0.05, ** – p<0.01, *** – p<0.001. ns – Значимых отличий нет.

6.2.2. Влияние муравьев на встречаемость модельных видов тлей

Влияние присутствия разных муравьев на встречаемость в биотопах модельных видов тлей зависело как от вида муравьев, так и от степени мирмекофилии самих тлей. В распространении облигатно мирмекофильных видов тлей важную роль играли только облигатные доминанты *Formica* s.str.:

представители группы *F. rufa* – в лесных биотопах и *F. pratensis* – в степных (табл. 5). Так, тли-дендробионты *Chaitophorus populeti* и *Symydobius oblongus* значительно чаще встречались в присутствии рыжих лесных муравьев (рис. 6). Существенного влияния остальных видов муравьев на этих тлей не выявлено. На тлей *Titanosiphon dracunculi* и *Tetraneura ulmi*, тяготеющих к степным биотопам, значимое влияние оказывал *F. pratensis*, в присутствии которого встречаемость этих тлей была значительно выше (табл. 5, рис. 6). Существенного влияния муравьев на встречаемость в биотопах факультативно мирмекофильных тлей *Aphis fabae* не выявлено (табл. 5). По всей видимости, это связано с тем, что тли данного вида способны существовать как с муравьями, так и без них.

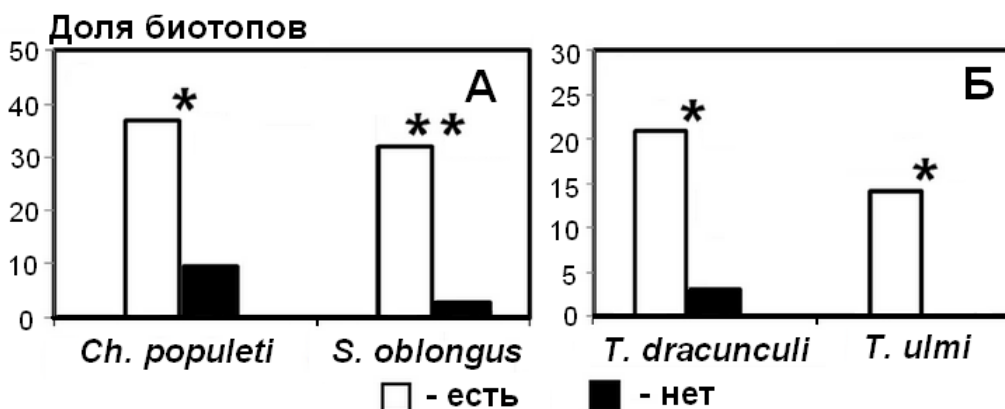


Рис. 6. Встречаемость в биотопах тлей модельных видов при наличии/отсутствии муравьев группы *Formica rufa* (А) и *F. pratensis* (Б). Данные значительно отличаются (точный тест Фишера): * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

Значительное положительное влияние на встречаемость двух видов тлей (*Ch. populeti* и *T. dracunculi*) оказывало также совместное воздействие облигатных доминантов *Formica s. str.* и представителей подрода *Serviformica* (табл. 5). Это, по-видимому, объясняется особенностями межвидовых взаимодействий этих муравьев (подробнее см. раздел 6.1.3). Благодаря работе доминантов *Formica s. str.* в тандеме с представителями подрода *Serviformica* выигрывают не только муравьи из обеих групп, но и тли. Так, чем быстрее будут найдены колонии тлей, образовавшиеся в период расселения крылатых мигрантов, тем больше у них шансов выжить. Известно, что муравьи подрода *Serviformica* быстрее находят новые источники пищи (Стебаев, 1971; Резникова, 1975, 1983). Однако эти виды муравьев не способны обеспечить высокий уровень защиты своим симбионтам (Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavrilyuk, 2012). Колонии тлей, найденные фуражирами подрода *Serviformica*, а впоследствии занятые облигатными доминантами, получают явное преимущество. Благодаря наличию «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2008) облигатные доминанты *Formica s. str.* обеспечивают своим симбионтам наиболее высокую степень защиты от хищников (Novgorodova, 2005; Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavrilyuk,

2012), а также способны защитить тлей в открытых колониях от неблагоприятных погодных условий (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2008). Все это положительно сказывается на выживаемости тлей, связанных с доминантами (Новгородова, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сведения о фауне и трофобиотических связях муравьев и тлей Южного Зауралья долгое время оставались фрагментарными, что объясняется отсутствием специальных исследований этих групп насекомых на территории региона.

Проведенная исследовательская работа позволила не только существенно расширить имеющиеся знания по фауне и трофобиотическим связям муравьев и тлей региона, но и впервые оценить влияние муравьев на видовой состав и встречаемость мирмекофильных тлей. Полученные данные имеют важное практическое значение для работ по контролю тлей-вредителей и могут быть использованы при разработке биологических и интегрированных методов защиты растений, а так же для составления региональных фаунистических списков муравьев и тлей.

Представленные в данной работе аннотированные списки 48 видов муравьев и 137 видов тлей, среди которых 4 и 9 видов, соответственно, являются новыми для фауны Южного Зауралья, заполняют пробел в знаниях по фауне, распространению и трофобиотическим связям этих насекомых.

Дифференцированный подход к исследованию отношений с симбионтами различных членов многовидового сообщества муравьев и их влияния на видовой состав тлей позволил оценить относительный вклад муравьев разных видов в формирование трофобиотических связей и афидофауны. Впервые помимо значимого воздействия, которое оказывают облигатные доминанты *Formica* s. str., выявлено существенное влияние муравьев подрода *Serviformica* и *Lasius niger*.

Полученные результаты являются основой для изучения роли разных членов многовидового сообщества муравьев в формировании трофобиотических отношений с тлями, а также их влияния на видовой состав тлей (по крайней мере, мирмекофильных видов).

ВЫВОДЫ

1. Фауна муравьев Южного Зауралья насчитывает 49 видов, относящихся к 11 родам двух подсемейств. Четыре вида (*Formica aquilonia*, *Camponotus vagus*, *Cataglyphys aenescens* и *Lasius platythorax*) впервые отмечены для территории региона.
2. Афидофауна Южного Зауралья насчитывает 137 видов из 54 родов 8 семейств. Мирмекофильные тли (84 вида) составили 60%. Девять видов (*Aphis affinis*, *A. crepidis*, *A. umbelliferarum*, *Ammiaphis sii*, *Ctenocallis dobrovljanskyi*, *Hydaphias mosana*, *Hyperomyzus lactucae*, *Microsiphum ptarmicae*, *Stomaphis quercus*) впервые отмечены в исследуемом регионе.

3. Установлено, что в фауне муравьев Южного Зауралья преобладают виды Палеарктического комплекса (98%), среди которых большая часть имеет температурное (42%), суббореальное (21%) и бореальное (17%) распространение.
4. Основу афидофауны Южного Зауралья (74%) составляют виды Палеарктического и Мультирегионального комплексов (42% и 33%, соответственно), среди которых большая часть имеет полизональное (33%) и температурно-субтропическое (28%) распространение.
5. Наибольшее число видов муравьев обитает в подзоне разнотравно-дерновинно-злаковой степи (43 вида), а тлей – в северной лесостепи (86 видов). Тенденция к увеличению видового разнообразия выявлена: для муравьев - в направлении от подтайги к разнотравно-дерновинно-злаковой степи, для тлей - от разнотравно-дерновинно-злаковой степи к северной лесостепи. Наибольшая степень сходства фауны, как муравьев, так и тлей (77% и 37%, соответственно) выявлена для подзон южной и северной лесостепи.
6. Наибольшее число видов тлей на территории региона связано с муравьями *Lasius niger*, а также с облигатными доминантами *Formica* s. str. Широта спектров связей с тлями этих муравьев зависит от состава и структуры сообщества муравьев: в монодоминантных сообществах полного состава наибольшее число видов тлей связано с муравьями *Formica* s. str., в отсутствие последних – с *L. niger*.
7. Установлено, что широта спектра трофобиотических связей облигатных доминантов *Formica* s. str. существенно увеличивается в присутствии представителей подрода *Serviformica*. Кроме того, совместное присутствие в биотопах данных видов муравьев положительно влияет на встречаемость облигатно мирмекофильных видов тлей (*Chaitophorus populeti* и *Titanosiphon dracunculi*).
8. Выявлено положительное влияние муравьев на видовое разнообразие тлей в биотопах. Встречаемость в биотопах факультативно мирмекофильных тлей (*Aphis fabae*) не зависит от муравьев, при этом встречаемость облигатно мирмекофильных тлей (*Chaitophorus populeti*, *Symydobius oblongus*, *Titanosiphon dracunculi* и *Tetraneura ulmi*) возрастает в присутствии представителей *Formica* s. str.
9. Главную роль в формировании трофобиотических связей и афидофауны в многовидовых сообществах Южного Зауралья играют облигатные доминанты *Formica* s. str. в тандеме с муравьями подрода *Serviformica*, а в их отсутствие – *Lasius niger*.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Новгородова, Т.А. Влияние муравьев (Hymenoptera, Formicidae) на видовой состав тлей (Homiptera, Aphididae) в Южном Зауралье / Т.А. Новгородова, А.С. Рябинин // Евразийский энтомологический журнал. – 2014. – Т. 13. – № 3. – С. 219–227.
2. Рябинин, А.С. Зоогеографическая характеристика муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Южного Зауралья / А.С. Рябинин, Т.А. Новгородова // Известия Саратовского университета. – 2013. – Т. 13. – В. 4. – С. 49–58.
3. Рябинин, А.С. Фауна муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Южного Зауралья России / А.С. Рябинин, Т.А. Новгородова // Евразийский энтомологический журнал. – 2013. – Т. 12. – № 2. – С. 161–166.

В других изданиях:

4. Рябинин, А.С. Материалы к фауне муравьев (Hymenoptera: Formicidae) Курганской области / А.С. Рябинин // XIV Всероссийский мирмекологический симпозиум «Муравьи и защита леса». Россия, Москва, 19 – 23 августа. Материалы симпозиума. – 2013. – С. 122–123.
5. Рябинин, А.С. Влияние муравьев на афидофауну / А.С. Рябинин, Т.А. Новгородова // XVII Всероссийское совещание по почвенной зоологии. Россия, Сыктывкар, 22 – 26 сентября. Материалы совещания. – 2014. – С. 191–193.
6. Рябинин, А.С. Влияние муравьев на видовой состав тлей в Южном Зауралье / А.С. Рябинин, Т.А. Новгородова // Всероссийская научно-практическая конференция «Зоологические чтения». Россия, Новосибирск, 11 апреля. – 2014. – С. 92–96.
7. Рябинин, А.С. Изучение видового состава и экологии муравьев Курганской области / А.С. Рябинин // Материалы II Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы гуманитарных и естественных наук». Россия, Москва. Материалы конференции. – 2010. – С. 50–52.
8. Рябинин, А.С. Некоторые аспекты экологии муравьев Курганской области / А.С. Рябинин // Фундаментальные медико-биологические науки и практическое здравоохранение. Россия, Томск. – 2010. – С. 38.
9. Рябинин, А.С. Муравей-амазонка *Polyergus rufescens* Latr. (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) – новый вид для мирмекофауны Курганской области / А.С. Рябинин // Международный журнал экспериментального образования. – 2010. – № 8. – С. 15.
10. Рябинин, А.С. Муравьи рода *Formica* Курганской области / А.С. Рябинин // XXIV Всероссийская конференция «Любищевские чтения».

Россия, Ульяновск, 5-7 апреля. Материалы конференции. – 2010. – С. 428–429.

11. **Рябинин, А.С.** Муравьи Курганской области / А.С. Рябинин // XLVI Международная научная конференция «Студент и научно-технический прогресс». Россия, Новосибирск, 10–14 апреля. – 2008. – С. 49.

12. **Рябинин, А.С.** Изучение видового состава муравьев Курганской области / А.С. Рябинин // VI Всероссийская научно-практическая конференция «Зыряновские чтения». Россия, Курган, 11–12 декабря. – 2008. – С. 189–191.