

На правах рукописи

НОВГОРОДОВА
Татьяна Александровна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МУРАВЬЕВ С ТЛЯМИ И АФИДОФАГАМИ
НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск – 2015

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

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Резникова Жанна Ильинична

Официальные оппоненты:

Бокина Ирина Геннадьевна, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Сибирский научно-исследовательский институт земледелия и химизации сельского хозяйства, старший научный сотрудник

Резник Сергей Яковлевич, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение Зоологический институт РАН, ведущий научный сотрудник

Гохман Владимир Евсеевич, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, ведущий научный сотрудник

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Санкт-Петербургский государственный университет

Защита диссертации состоится 16 февраля 2016 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)217-09-73, 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: « _____ » _____ 2015 года

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Муравьи являются неотъемлемым компонентом большинства наземных биоценозов и насчитывают более 13000 видов (Bolton, 2015). Благодаря значительной биомассе и многообразной деятельности (хищничество, трофобиоз, опыление растений, почвообразование и др.) они играют ключевую роль в формировании структуры и функционировании локальных сообществ (Hölldobler, Wilson, 1990; Beattie, Hughes 2002; Styrsky, Eubanks, 2007).

Предками муравьев были хищные перепончатокрылые (Moreau et al., 2006; LaPolla et al., 2013), однако современного уровня обилия эта группа достигла благодаря появлению всеядных видов (Hölldobler, Wilson, 1990; Tobin, 1994; Blüthgen et al., 2003). Ключом к успеху стала способность употреблять в пищу богатые питательными веществами жидкие субстраты: сок и нектар растений (Длусский, 1967; Grasso et al., 2015), а также выделения насекомых-трофобионтов (падь) – наиболее важный источник энергии в количественном отношении (Stadler, Dixon, 2005; Fiedler, 2006; Oliver et al., 2008).

К настоящему времени трофобиотические отношения муравьев отмечены с представителями трех отрядов насекомых: Hemiptera, включая Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha и Heteroptera (Nixon, 1951; Maschwitz et al., 1987; Delabie, 2001), Lepidoptera (Pierce et al., 2002; Fiedler, 2006) и Hymenoptera (Shcherbakov, 2006; Бирюкова и др., 2006).

Тли, хорошо известные как вредители растений, являются одним из основных поставщиков углеводной пищи для муравьев и в то же время представляют собой объект хищничества и паразитизма для множества организмов: паразитических наездников, божьих коровок, личинок златоглазок, сирфид и галлиц, а также хищных клопов (Nixon, 1951; Давидьян, 2007; Бокина, 2009 и др.) и энтомопатогенных грибов (Steinkraus, 2006). Известно около 5000 видов тлей (Blackman, Eastop, 2015), из которых около 60% посещаются муравьями (Stadler, 1997).

В обмен на сладкие выделения муравьи защищают своих симбионтов от всевозможных конкурентов, включая афидофагов (Длусский, 1967; Stadler, Dixon, 2005), однако процветание тлей в значительной степени зависит от вида муравьев (Bradley, Hinks, 1968; Addicott, 1978; Bristow, 1984). Выступая по отношению к тлям одновременно в роли хищника и активного симбионта (Rosengren, Sundström, 1991; Sakata, 1995; Offenbergl, 2001), муравьи оказывают значительное влияние на видовой состав этих насекомых (Smith et al., 2008; Miñarro et al., 2010). Благодаря тесным взаимоотношениям муравьев и тлей, в сообществах формируются сложные системы

трофобиотических связей, при этом вопрос о роли разных видов муравьев в этом процессе по-прежнему остается открытым.

Изучение механизмов формирования симбиотических отношений живых организмов является одной из фундаментальных проблем эволюционной экологии. Использование трофобиоза муравьев и тлей в качестве модельного объекта позволяет исследовать этологические и экологические механизмы взаимодействия не только партнеров-симбионтов между собой, но и муравьев с афидофагами – их главными конкурентами в борьбе за данный пищевой ресурс.

Отличительной чертой данного исследования является новый подход к изучению взаимодействия муравьев, тлей и афидофагов на разных уровнях (от индивидуального до уровня сообщества) с последующей оценкой роли муравьев разных видов в формировании и поддержании устойчивости трофобиотических связей с тлями.

Степень разработанности темы исследования. Несмотря на неослабевающий интерес к трофобиозу, вопросы, касающиеся формирования трофобиотических отношений насекомых, на уровне сообществ практически не изучались. Исследование поведения муравьев долгое время ограничивалось описанием стереотипа «выпрашивания» пади, путем постукивания тли антеннами (Мордвилко, 1936; Way, 1963). Стратегии поведения муравьев при добывании углеводной пищи до настоящего времени не рассматривались. Эффективность защиты симбионтов от их естественных врагов муравьями разных видов в многовидовом сообществе ранее не оценивалась. Изучение этологических аспектов взаимодействия муравьев с врагами тлей ограничивалось исследованием влияния муравьев на поведение афидофагов и их пищевую специализацию (Majerus et al., 2007; Oliver et al., 2008). Формирование в онтогенезе стереотипов поведения, направленных на защиту симбионтов от всевозможных конкурентов, в частности, способность муравьев распознавать афидофагов как потенциально опасные объекты, а также роль социального и индивидуального опыта муравьев в этом процессе до настоящего времени не изучалась.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы – исследовать этологические и экологические аспекты взаимодействия муравьев, тлей и афидофагов на различных уровнях (от индивидуального до уровня многовидового сообщества); оценить роль муравьев разных видов в формировании и поддержании устойчивости трофобиотических связей с тлями в многовидовых сообществах лесостепной и степной зон Западной Сибири и горах Алтая.

Для ее достижения был поставлен ряд **задач**.

1. Выявить трофобиотические связи муравьев и тлей на исследуемой территории.
2. Провести сравнительный анализ комплексов мирмекофильных тлей, связанных с разными муравьями, выявить факторы, влияющие на их видовой состав, а также степень его постоянства.
3. Выявить основные типы организации сбора пади у муравьев разных видов, а также факторы, влияющие на поведение фуражиров.
4. Оценить степень защиты тлей от афидофагов муравьями разных видов.
5. Исследовать этологические аспекты взаимодействия муравьев и афидофагов.
6. Изучить способность муравьев к защите тлей от заражения энтомопатогенными грибами на примере рыжих лесных муравьев.
7. Исследовать роль социального и индивидуального опыта муравьев в формировании стереотипов поведения, направленных на защиту тлей от их естественных врагов.
8. Выявить основные стратегии поведения муравьев при добывании углеводной пищи на примере трофобиоза с тлями.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование взаимодействия разных видов муравьев с тлями в многовидовых сообществах лесостепной и степной зон Западной Сибири и горах Алтая. Получены наиболее полные данные о видовом составе и трофобиотических связях тлей. 76 видов (включая один новый для науки вид) и 9 подвидов тлей впервые отмечены для Западной Сибири, 23 вида и 4 подвида – для России, 99 видов и 5 подвидов – для Республики Алтай. Выявлены трофобиотические связи муравьев 42 видов 10 родов из 3 подсемейств (в т.ч. муравьев-рабовладельцев *Polyergus rufescens* и *Harpagoxenus sublaevis*, использующих падь, собранную рабами) и тлей 170 видов 39 родов из 7 семейств.

Выявлено положительное влияние облигатных доминантов *Formica* s. str. на видовой состав мирмекофильных тлей и формирование трофобиотических связей с тлями муравьев других видов, которое усиливается в присутствии субдоминантов *Formica* подрода *Serviformica* за счет расширения связей с тлями муравьев *Formica* s. str.

Выявлены пять основных типов организации сбора пади разной степени сложности: от работы неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» колониях тлей до высокой «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади. Уровень специализации определяется видовой спецификой, численностью семьи, доступностью ресурсов, сезонностью, а также возможностью прямого контакта с трофобионтами. Проведена оценка степени защиты тлей от естественных врагов муравьями разных видов. Выявлена способность

рыжих лесных муравьев к защите тлей от заражения энтомопатогенными грибами путем распознавания инфицированных спорами гриба тлей и удаления их с растения.

Впервые исследованы этологические механизмы взаимодействия муравьев и афидофагов, а также их формирование в онтогенезе. Изучена роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади в формировании поведенческих стереотипов, лежащих в основе защиты трофобионтов от их естественных врагов. Выявлена врожденная способность муравьев распознавать взрослых афидофагов как врагов, а также необходимость социального и/или индивидуального опыта для узнавания конкурентов на личиночной стадии и формирования оптимальной стратегии поведения, которая позволяет сборщикам пади прогнать афидофага с минимальным риском столкновения с его химической защитой.

Выявлены три основные стратегии поведения муравьев при добывании углеводной пищи, в основе которых лежит одноименный тип использования ресурсов: экстенсивная (характерна для *F. (Serviformica)*, *Myrmica*, *Tetramorium*, *Leptothorax*), интенсивная (*Formica* s. str., *L. fuliginosus*) и смешанная (*L. niger*, *C. saxatilis*). Ключевую роль в формировании трофобиотических связей в многовидовых сообществах лесостепной и степной зон Западной Сибири и гор Алтая играют облигатные доминанты *Formica* s. str. в тандеме с муравьями *F. (Serviformica)*, а в их отсутствие – *L. niger*. *L. fuliginosus* способствует сохранению генофонда популяции тлей в зимний период, сохраняя яйца тлей в своих гнездах.

Теоретическая и практическая значимость работы. Комплексное исследование взаимодействия муравьев, тлей и афидофагов на различных уровнях (от индивидуального до уровня сообщества) с учетом экологических и этологических характеристик взаимодействующих видов позволило выявить новые грани сложной системы взаимоотношений этих насекомых, сложившихся в процессе длительной коэволюции. Получено более полное представление о механизмах формирования и функционирования межвидовых отношений этих насекомых в многовидовых сообществах, проведена оценка вклада муравьев разных видов в формирование трофобиотических связей и, как следствие, видового состава тлей. Данные о специфике поведения этих насекомых при взаимодействии, а также его развитии в онтогенезе, крайне важны для понимания не только механизмов формирования симбиотических отношений свободноживущих видов животных, но и эволюции экосистем.

Результаты исследования позволили существенно расширить имеющиеся знания по фауне и трофобиотическим связям муравьев и

тлей лесостепной и степной зон Западной Сибири, а также гор Алтая. Данные о видовом составе муравьев и тлей являются важным этапом в изучении степени сопряженности фаун партнеров-симбионтов, а также создании региональных фаунистических списков и кадастра животного мира России. Полученные результаты используются в Новосибирском и Курганском государственных университетах при проведении учебно-полевых практик по зоологии беспозвоночных, а также в курсах лекций по энтомологии, экологии насекомых, этологии и зоопсихологии.

Результаты исследований имеют важное практическое значение для работ по контролю численности тлей-вредителей и могут быть использованы при разработке биологических и интегрированных методов защиты растений.

Методология и методы исследования. В основе работы лежит комплексный подход к изучению механизмов межвидовых взаимодействий муравьев, тлей и афидофагов, который подразумевает: исследование на различных уровнях (от индивидуального до уровня сообщества) с учетом экологических и этологических характеристик взаимодействующих видов. Это позволяет оценить относительный вклад муравьев разных видов в формирование трофобиотических связей в сообществе, а также выявить механизмы поддержания устойчивости системы трофобиотических связей в многовидовых сообществах. Используются как стандартные методы фаунистических исследований (сбор, камеральная обработка), так и оригинальные методики лабораторных и полевых экспериментов (переселение муравьев на новую территорию; парное ссаживание муравьев с афидофагами; подсаживание афидофагов в посещаемые муравьями колонии тлей; депривационный эксперимент).

Положения, выносимые на защиту

1. Эффективность защиты тлей от афидофагов зависит от уровня социальной и территориальной организации семьи муравьев, их агрессивности, а также типа организации сбора пади. Функциональная дифференциация сборщиков пади носит факультативный характер. Ее глубина определяется видовой спецификой, размером семьи, доступностью ресурсов, сезонностью, а также возможностью прямого контакта с трофобионтами.

2. Формирование стереотипов поведения, лежащих в основе защиты трофобионтов, зависит от стадии развития афидофага. Способность муравьев распознавать взрослых афидофагов является врожденной. Наличие социального и/или накопление индивидуального опыта играет важную роль в узнавании афидофагов на личиночной стадии, а также в формировании у муравьев оптимальной стратегии

поведения, позволяющей прогонять афидофагов с минимальным риском столкновения с их химической защитой.

3. При сборе пади муравьи используют различные стратегии поведения, в основе которых лежит одноименный тип использования ресурсов: экстенсивная (характерна для *F. (Serviformica)*, *Myrmica*, *Tetramorium*, *Leptothorax*), интенсивная (*Formica* s. str., *L. fuliginosus*) и смешанная (*L. niger*, *C. saxatilis*).

4. Ключевую роль в формировании трофобиотических связей и видового состава тлей в многовидовых сообществах играют доминанты *Formica* s. str. с интенсивной стратегией добывания углеводной пищи, при этом работа в тандеме с муравьями *F. (Serviformica)* с экстенсивным типом использования ресурсов усиливает их влияние. В отсутствие *Formica* s. str. ведущая роль принадлежит экологически пластичному виду *Lasius niger* со смешанной стратегией фуражировки.

Степень достоверности и апробация материала. Достоверность определения материала подтверждена ведущими специалистами по исследованным группам насекомых. Использованные методики адаптированы к объектам исследования и поставленным задачам. Данные обработаны адекватными методами математической статистики.

Материалы диссертации были представлены на симпозиуме Европейского Союза по изучению общественных насекомых (Хельсингер, Дания, 2004), на XXIX Международной этологической конференции (Будапешт, Венгрия, 2005), на VII и VIII Межрегиональных совещаниях энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2006, 2010), на IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007), на XIII и XIV Всероссийских мирмекологических симпозиумах «Муравьи и защита леса» (Нижний Новгород, 2009; Москва, 2013), на Европейском мирмекологическом симпозиуме (Венгрия, Сегед, 2007), XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008), на I, II и III Симпозиумах стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006; Санкт-Петербург, 2010; Нижний Новгород, 2015), на IX Европейском энтомологическом конгрессе (Будапешт, Венгрия, 2010), на 7 Международном Симпозиуме по сирфидам (Новосибирск, 2013), на 12 Международном симпозиуме «Экология афидофагов» (Сербия, Белград, 2013), на XVII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Сыктывкар, 2014).

По теме диссертации опубликовано более 60 работ, 28 из них – в ведущих рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка терминов, литературы и приложения. Общий объем рукописи составил 306 страниц машинописного текста. Диссертация содержит 54 рисунка и 20 таблиц. Список литературы включает 344 наименования работ, в том числе 220 на иностранных языках.

Благодарности. Исследования проведены при частичной финансовой поддержке РФФИ (06-04-48288, 09-04-00152, 13-04-00268), а также РНФ (14-14-00603; результаты изложены в главе 3).

За помощь на разных этапах исследований я глубоко признательна своему научному консультанту д.б.н. Ж.И. Резниковой, а также коллегам по работе к.б.н. А.В. Гаврилюку, к.б.н. О.Б. Бирюковой, к.б.н. А.С. Рябину, д.б.н. В.Ю. Крюкову и Н.О. Хохловой. За консультации и помощь в определении тлей искренне благодарна к.б.н. А.В. Стекольникову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург). Глубоко признательна специалистам за определение афидофагов: к.б.н. Е.М. Давидьян (ВИЗР, Санкт-Петербург; паразитические наездники), д.б.н. З.А. Федотовой (Самарская ГСХА, п. Усть-Кинельский; галлицы), д.б.н. В.В. Дубатову (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск; сетчатокрылые), д.б.н. Д.Р. Каспаряну (ЗИН РАН, Санкт-Петербург; паразитические наездники личинок сирфид и златоглазок), к.б.н. В.С. Сорокиной (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск; сирфиды), к.б.н. В.А. Балахоновой (КГУ, Курган; клопы), к.б.н. Ю.Н. Данилову (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск; осы), А.С. Украинскому (МГУ, Москва; божьи коровки); а также д.б.н. Н.И. Науменко (КГУ, Курган) и Н.Н. Весниной (НГПУ, Новосибирск) за помощь в определении растений.

ГЛАВА 1 ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ С ВЫДЕЛЯЮЩИМИ ПАДЬ НАСЕКОМЫМИ

Проанализирована классическая и современная литература, посвященная симбиозу муравьев и выделяющих падь насекомых. Несмотря на значительное число работ, к настоящему времени детально исследованы лишь отдельные аспекты взаимоотношений этих насекомых. Подробно изучены морфологические и физиологические адаптации, особенности поведения тлей для привлечения муравьев и снижения их агрессивности, а также стереотип поведения муравья, связанный с «выпрашиванием» пади у тли (Мордвилко, 1936; Way, 1963). Проведена оценка преимуществ и затрат партнеров-симбионтов при взаимодействии (Flatt et al., 2000; 2001; Phillips, Willis, 2005; Stadler, Dixon, 2005), а также влияния различных факторов на производство пади (Lundgren, 2009). Однако имеющиеся сведения, как правило, касаются лишь отдельных пар видов (Fischer et al., 1997; Flatt, Weisser,

2000; Billick et al., 2007; Tokunaga, Suzuki, 2007; Oliver et al., 2007 и др.), в лучшем случае приводятся данные по видовому составу насекомых и их трофобиотическим связям на определенной территории (Blüthgen et al., 2006; Özdemir et al., 2008; Shiran et al., 2013).

Механизмы формирования трофобиотических связей в сообществе, включая стратегии поведения муравьев при добывании углеводной пищи и эффективность защиты симбионтов разными муравьями, до сих пор остаются неизученными.

ГЛАВА 2 РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в 1994–2014 гг. на территории Новосибирской и Курганской областей, Республики Алтай и Алтайского края в наиболее типичных растительных сообществах. Стационарные исследования – на территории Новосибирской области (в рекреационных смешанных лесах г. Новосибирска и разнотравно-дерновинно-злаковой степи в окр. г. Карасук) и Республики Алтай (в пихтово-кедровых лесах в окр. п. Артыбаш).

Для выявления трофобиотических связей муравьев на маршрутах (около 630 км) и рабочих участках (17) осматривали различные растения (в поисках тлей), а также кусты папоротника (в поисках характерных признаков обитания личинок пилильщика *Blasticotoma filiceti* Klug (Blasticotomidae)). Отмечали количество муравьев и тлей (или личинок *B. filiceti*), а также афидофагов, одновременно находящихся на растении. Проводили описание всех растительных сообществ, где осуществлялся сбор материала. На рабочих участках обследование растений проводили по 2–3 раза в течение сезона по мере смены растительных аспектов. Насекомых и растения собирали и монтировали, используя стандартные методики. Личинок хищников и паразитоидов (в мумифицированных тлях) выращивали до стадии имаго в лаборатории.

Для оценки численности семей муравьев (до порядка) использованы литературные данные с учетом характерных особенностей гнезд, а также территориального и фуражировочного поведения муравьев.

Наблюдения за поведением муравьев сопровождались индивидуальным мечением насекомых нитрокрасками разных цветов, хронометрированием поведения и тестированием агрессивности. Для анализа выбрано 7 основных поведенческих характеристик (далее для краткости – элементы поведения): (1) сбор пади, (2) положение покоя (готовность к атаке), (3) трофаллакис, (4) чистка, (5) агрессивные реакции (поза «настороже», поза агрессии, выпады, наскоки, резкие пробежки вдоль колонии тлей, укусы и «мертвая хватка»), (6)

исследовательское поведение, (7) антеннальные контакты муравьев между собой. Отмечали также время ухода муравья с падью в гнездо и его возвращения на растение с трофобионтами. Агрессивность муравьев оценивалась (в баллах) по эмпирически созданной шкале (Новгородова, 2009).

Всего было собрано 4347 проб, содержащих от 5 до 100 экземпляров насекомых. Из личинок выведено 264 имаго сирфид, 312 галлиц и более 3500 имаго наездников афидиид. Вариабельность типов взаимодействия с тлями проанализирована для муравьев 12 видов: *Formica polyctena* и *F. aquilonia* – по 4 семьи, *F. lugubris* – 3, *F. pratensis* – 4, *F. (Serviformica) cunicularia* – 11, *F. (S.) fusca* и *F. (S.) candida* – по 5 семей, *Camponotus saxatilis* – 3, *Lasius fuliginosus* – 3, *L. niger* – 4, *Myrmica rubra* – 5, *M. ruginodis* – 2. Наблюдение за поведением сборщиков пади для всех исследованных семей муравьев проводили в 3–10 колониях 2–4 видов тлей и пяти кустах кочедыжника женского с личинками *B. filiceti*. Поведение муравьев при трофобиозе с тлями детально исследовано для 30–226 особей разных видов (*F. polyctena* – 226, *F. aquilonia* – 62, *F. lugubris* – 30, *F. pratensis* – 67, *F. (S.) cunicularia* – 95, *F. (S.) fusca* – 36, *F. (S.) candida* – 97, *C. saxatilis* – 57, *L. fuliginosus* – 67, *L. niger* – 40, *Myrmica rubra* – 98, *M. ruginodis* – 41), с личинками пилильщика *B. filiceti* – для 73 муравьев *F. polyctena*. Время наблюдений за муравьями в отдельных колониях тлей составило от 15 до 115 часов (всего около 1600 ч), на вайях папоротника с *B. filiceti* – от 20 до 40 часов (всего около 200 ч).

Эффективность защиты мирмекофильных тлей (доля колоний тлей с афидофагами) оценили для муравьев 19 видов (16 – Formicinae, 3 – Mymicinae): проанализированы данные 3806 колоний тлей.

Этологические аспекты взаимодействия муравьев и афидофагов исследованы путем парного ссаживания насекомых в лаборатории и подсаживания афидофагов в колонии тлей *Chaitophorus populeti*, посещаемые муравьями *F. pratensis*, *C. herculeanus*, *L. fuliginosus* и *L. niger*.

В тестах парного ссаживания муравья помещали в небольшой контейнер или чашку Петри, после периода адаптации (5–10 минут) к нему по очереди подсаживали разных афидофагов с интервалом 10–15 минут между тестами (при изучении роли опыта в формировании стереотипов поведения – 20–30 мин.). Наблюдение за поведением насекомых проводили до первого контакта особей, но не более 15 минут (при изучении роли опыта – в течение 10 минут, а в случае столкновения с химзащитой афидофага – до следующего контакта насекомых, но не более 30 минут). Отмечали поведенческие реакции насекомых при сближении и/или контакте. Для муравьев: (1) избегание;

(2) нейтральная реакция; (3) исследовательская активность; (4) агрессивные позы: «поза настороже» и поза агрессии; (5) выпады; (6) наскоки; (7) «короткие» укусы (≤ 2 с); (8) серии укусов (3–10 с); (8) «мертвая хватка» (>10 с). Все реакции муравьев были разделены на «неагрессивные» (1–4) и «агрессивные» (5–8). Для афидофагов отмечали: избегание, замирание, химическую защиту. В случае столкновения муравьев с химзащитой афидофага фиксировали время, затраченное муравьем на чистку. Тестировали личинок одной размерной категории (12–14 мм).

Поведение сборщиков пади, взятых из природы, исследовано в 2009 г. для шести видов (*F. rufa*, *F. pratensis*, *L. fuliginosus*, *L. niger*, *C. saxatilis* и *M. rubra* – по 30 особей) по отношению к афидофагам пяти разных типов (взрослые особи и личинки божьих коровок (*Coccinella septempunctata*, *Harmonia axyridis*) и златоглазок (*Chrysopa perla*, *Chrysotropia ciliata*), личинки сирфиды *Syrphus ribesii*). Группы имаго и личинок божьих коровок и златоглазок состояли из особей двух видов (1:1; поведение муравьев по отношению к афидофагам разных видов в этих группах не отличалось: тест Фишера, $p > 0.05$).

Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии сборщиков пади с афидофагами исследована с помощью депривационного эксперимента на примере лугового муравья *F. pratensis*. Сравнивали поведение сборщиков пади, взятых из природы (контроль), и «наивных» муравьев, выращенных из куколок и лишенных опыта общения как со взрослыми муравьями, так и другими внешними стимулами, включая тлей и афидофагов. В состав каждой семьи входили также самка и расплод. «Наивных» муравьев содержали на аренах (60x40x20 см) в пластиковых формикариях (25x15x2 см). Углеводной пищей для муравьев служил сахарный сироп, в качестве белковой – личинки *Tenebrio molitor* и измельченные вареные яйца. Среди «наивных» муравьев для тестов выбирали только тех рабочих, которые регулярно посещали углеводные кормушки.

Чтобы ответить на вопрос, *узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте*, использованы две семьи «наивных» муравьев разного возраста: 7–8 недель (2009 г., численность около 2000 особей) и более года (13–15 месяцев; 2012 г., около 1200 особей). Сборщиков пади из колоний тлей в природе (контроль) собирали за 2–3 дня до тестирования. В 2009 г. тесты проводили с афидофагами пяти разных типов: личинки и имаго божьих коровок, личинки и имаго златоглазок, личинки сирфид (виды см. тесты для муравьев из природы); в 2012 г. – с имаго божьих коровок *H. axyridis* и личинками сирфиды *S. ribesii*. Всего среди «наивных» муравьев и в контроле было протестировано: в 2009 г. – по 30 особей (всего по 150 тестов для каждой группы), в 2012 г. – по

20 (по 40 тестов). Для каждой группы афидофагов проведено по 30 (2009 г.) и 20 (2012 г.) тестов, соответственно.

В экспериментах по изучению роли опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей (2012 г.) принимали участие две семьи «наивных» муравьев (около 1000 и 1200 рабочих особей, возраст 13–15 месяцев) и одна семья из рабочих муравьев (контроль; около 2000 особей), взятых из того же гнезда, что и расплод для создания «наивных» семей. В тестах парного ссаживания с муравьями использованы имаго божьей коровки *H. axyridis* и личинки сирфиды *M. triangulifera*. Муравьев из контрольной семьи для тестирования брали из колоний тлей на растениях, установленных на арене. Протестировано по 40 муравьев из каждой группы.

Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов Microsoft Excel 2003 и STATISTICA 5.5. Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили с помощью критерия Шапиро-Уилка. Влияние вида муравьев, числа видов тлей, присутствия муравьев *Formica* s. str. и *F. (Serviformica)* на число видов тлей, связанных с муравьями проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ; распределение Пуассона, χ^2 тест).

Для выявления специализации среди сборщиков пади отдельных видов выясняли сходство между бюджетами времени фуражиров методом иерархического кластерного анализа (показатель сходства – коэффициент корреляции Пирсона). Усредненные бюджеты времени муравьев из разных «профгрупп» сравнивали методом ранговой корреляции Спирмена: сходство достоверно при $r_{s \text{ real}} > r_{s \text{ critical}} = 0.78$, $n=7$ (Урбах, 1964). Долю времени, проведенного муравьями на растении с трофобионтами и затраченного на выполнение различных действий, а также потенциальную агрессивность муравьев из разных «профгрупп» сравнили с помощью критерия Манна-Уитни. Степень связи между количеством муравьев и трофобионтов, одновременно находящихся в колонии тлей или на вайе папоротника, оценивали с помощью корреляции Пирсона.

Влияние вида и размера семьи муравьев, вида тлей и сезонности на организацию сбора пади муравьями проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ). Влияние вида тлей дополнительно проанализировано на примере муравьев *Formica polyctena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. cunicularia*, *L. fuliginosus*, *L. niger*, а также группы муравьев рода *Myrmica* (*M. rubra* и *M. ruginodis*). Влияние сезонности (месяц проведения исследований) исследовано на примере муравьев *Formica* s. str. Воздействие размера семьи проанализировано для муравьев 12 видов (GLZ), а также на

внутривидовом уровне для *F. (S.) cunicularia* и *F. (S.) candida* (точный тест Фишера). Характер связи между размером семьи и организацией сбора пади (без учета осенних данных), а также между размером семьи муравьев и степенью защиты тлей муравьями (доля колоний тлей с афидофагами) оценили с помощью корреляции Спирмена. При анализе доли колоний тлей с афидофагами среди посещаемых разными муравьями, использован Хи-квадрат (χ^2) с поправкой Йейтса.

Влияние типа афидофага, опыта и возраста на поведение муравьев по отношению к врагам тлей, а также агрессивности и опыта муравьев на поведение афидофагов (использование химической защиты) проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ). Для сравнения агрессивности муравьев по отношению к афидофагам, частоты нападений, а также частоты поведенческих реакций в репертуаре муравьев из разных групп использовали критерий Манна-Уитни. Встречаемость отдельных элементов поведения в репертуаре муравьев из разных групп сравнили с помощью критерия Хи-квадрат с поправкой Йейтса, агрессивность муравьев из двух зависимых выборок (например, до и после столкновения с активной защитой афидофагов) – с помощью критерия Уилкоксона. Для сравнения частоты применения афидофагами активной химической защиты в ответ на нападение муравьев (доля нападений муравьев, сопровождавшихся химической защитой) использован точный критерий Фишера. Время, затраченное муравьями на чистку после столкновения с химической защитой разных афидофагов, сравнили с помощью критерия Манна-Уитни. В случае множественных сравнений учитывалась поправка Бонферрони.

ГЛАВА 3 ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ

3.1 Основные источники углеводной пищи муравьев

На исследованной территории муравьи активно собирают сок и нектар растений, а также выделения насекомых-трофобионтов из трех отрядов: Hemiptera (тли, червецы, цикадки), Hymenoptera (личинки папоротникового пилильщика *B. filiceti*), а также Lepidoptera (личинки Лусаениды). В весенний период муравьи активно собирают сок древесных растений (береза, клен). Сбор нектара на цветах и экстрафлоральных нектарниках растений для муравьев субдоминантов и инфлюентов отмечался с мая до конца лета, для доминантов – только при низкой численности трофобионтов. Взаимодействие с тлями отмечено для муравьев 42 видов, с кокцидами – 18, с личинками *B. filiceti* – 14, с цикадками – для 8. Основным поставщиком углеводной пищи для муравьев большинства видов в течение всего сезона (май–

сентябрь/октябрь) являются тли, остальные группы трофобионтов обычно дополняют рацион муравьев.

3.2 Партнеры-симбионты

Муравьи. Трофобиоз с тлями выявлен для муравьев 42 видов. Непосредственно на растениях с колониями тлей отмечены муравьи 40 видов 8 родов из 3 подсемейств: Formicinae (*Formica* – 22 вида, *Lasius* – 5 и *Camponotus* – 2), Myrmicinae (*Myrmica* – 6, *Leptothorax* – 2, *Tetramorium* – 1, *Cardiocondyla* – 1) и Dolichoderinae (*Dolichoderus* – 1). Исключение составили муравьи-рабовладельцы *Polyergus rufescens* и *Harpagoxenus sublaevis*, у которых сбором пади занимаются рабы: муравьи *F. (Serviformica)* и рода *Leptothorax*, соответственно.

Многовидовые сообщества муравьев на исследованной территории включают 2–14 видов и характеризуются четкой иерархической структурой. Роль доминантов, как правило, играют муравьи, живущие семьями 10^4 – 10^6 особей, с обширными охраняемыми кормовыми территориями (*Formica* s. str.: *F. rufa*, *F. polycтена*, *F. aquilonia*, *F. lugubris*, *F. truncorum*, *F. pratensis*; *Lasius fuliginosus*, *F. (Raptiformica) sanguinea* и *F. (Coptoformica) exsecta*). К группе субдоминантов относятся виды с численностью семей не выше 10^3 – 10^4 рабочих особей, с неохраняемой или частично охраняемой кормовой территорией (*F. (Serviformica)*, *F. (Coptoformica)*, *Lasius* s. str. и *Camponotus*). Группа инфлюентов, живущих небольшими семьями (10^2 – 10^3) и не охраняющих территорию, включает муравьев родов *Myrmica*, *Tetramorium*, *Cardiocondyla* и *Leptothorax*. Детальные исследования проводили на участках с однотипными по структуре многовидовыми сообществами с доминированием *Formica* s. str.

Тли. Всего выявлено 303 вида тлей 82 родов из 9 семейств. 76 видов (включая один новый для науки вид) и 9 подвидов тлей впервые отмечены для Западной Сибири, 23 вида и 4 подвида – для России, 99 видов и 5 подвидов – для Республики Алтай.

Мирмекофильные тли (170 видов 39 родов из 7 семейств) составили 56%. По числу видов выделяются роды: *Aphis* – 67, *Cinara* – 15 и *Chaitophorus* – 12. «Общие симбионты» (тли, посещаемые муравьями разных видов) составили 55.9% от числа мирмекофильных видов. Муравьи также могут собирать падь немирмекофильных тлей, соскребая ее с растений (наиболее характерно для муравьев *F. (Serviformica)* – около 59% случаев, *Myrmica* – 20%, *Lasius* s. str. – 15%).

3.3 Трофобиотические связи муравьев и тлей

Широта спектров связей с тлями зависит от вида муравьев ($\chi^2=526.67$, $p<0.001$). Наибольшее число видов тлей во всех регионах

связано с *L. niger* (41–65 видов) и облигатными доминантами *Formica s. str.* (18–32). Увеличение числа видов тлей в биотопах положительно влияет на широту спектра трофобиотических связей муравьев практически всех видов, за исключением представителей родов *Myrmica* и *Camponotus* с низкой численностью семей (10^2 – 10^3 особей), а также *L. fuliginosus* (10^5 – 10^6 особей), для которого характерен трофобиоз со специализированными видами тлей, обитающими на деревьях. Число видов тлей, связанных с *L. niger*, зависит от муравьев *Formica s. str.*, в присутствии которых сборщики пади *L. niger* посещают тлей значительно меньшего числа видов (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$).

В случае *Formica s. str.* наблюдается положительный эффект от присутствия субдоминантов *F.* (*Serviformica*): число видов тлей, связанных с облигатными доминантами, увеличивается (рис. 1). Есть основания полагать, что при поиске новых колоний тлей муравьи *Formica s. str.* ориентируются на более проворных фуражиров *F.* (*Serviformica*), используя их в качестве «разведчиков» (или «наводчиков»). Подобное поведение наблюдалось у лугового муравья *F. pratensis* в экспериментах с использованием белковых приманок (Стебаев, 1971; Резникова, 1971, 1975; Stebaev, Reznikova, 1972; Reznikova, 1982, 2007).

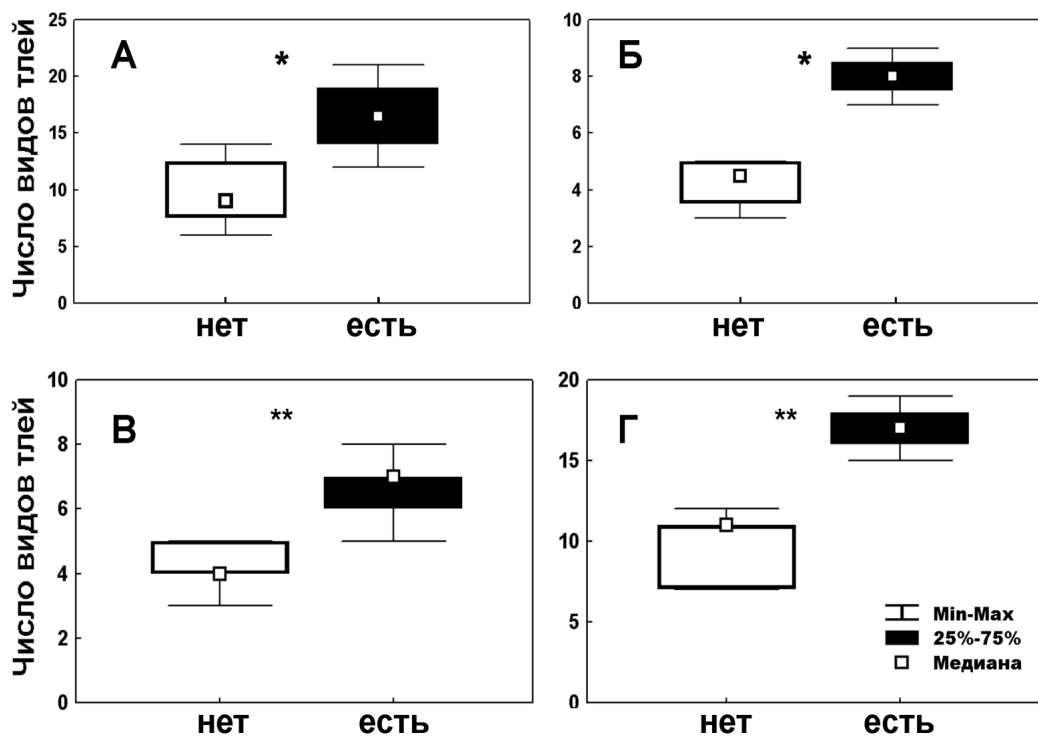


Рис. 1. Число видов тлей, связанных с муравьями группы *Formica rufa* (А, Б) и *F. pratensis* (В, Г), при наличии (есть) или отсутствии (нет) *F.* (*Serviformica*) в лесных (А, В) и степных (Б, Г) биотопах (сведения по Новосибирской обл.). Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни): * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

3.4 Устойчивость трофобиотических связей муравьев разных видов

Путем четырехлетнего мониторинга установлено, что трофобиотические связи доминирующих в сообществе муравьев *Formica* s. str. и *L. fuliginosus* характеризуются не только широким диапазоном (в случае *Formica*), но и высокой стабильностью как по числу, так и по составу видов. Доля видов тлей, связанных с муравьями в 2007–2010 гг., составила: *Formica* s. str. – 83–88%, *L. fuliginosus* – 100%, а для *L. niger* – 31%. Максимальная устойчивость трофобиотических связей *L. fuliginosus* (даже в условиях аномально-холодной зимы-весны 2010 г.), по-видимому, объясняется способностью муравьев сохранять яйца тлей в своих гнездах в зимний период.

3.5 Влияние рыжих лесных муравьев на видовой состав тлей и формирование трофобиотических связей в сообществе

Путем переселения в 2000 г. крупного комплекса (24 гнезда) рыжих лесных муравьев *F. aquilonia* на новую территорию, ранее свободную от облигатных доминантов *Formica* s. str., выявлено положительное влияние этих муравьев на видовой состав тлей и формирование трофобиотических связей с тлями в многовидовом сообществе. Спустя год после переселения (в 2001 г.) число видов мирмекофильных тлей на новой территории увеличилось с 6 до 13 и не изменялось до 2003 г. В 2001 г. 7 «новых» для этой территории видов были связаны только с муравьями *F. aquilonia*, в дальнейшем (2002–2003 гг.) для четырех из них были отмечены трофобиотические связи с муравьями «аборигенных» видов (*C. saxatilis*, *L. niger*, *M. rubra*, *F. fusca*).

В целом, наибольшее число видов тлей на территории каждого из исследованных регионов связано с субдоминантом *L. niger*, а также с облигатными доминантами *Formica* s. str. Впервые показано, что диапазон связей с тлями этих муравьев зависит от состава и структуры сообществ: у *L. niger* он существенно уменьшается в присутствии облигатных доминантов, а у *Formica* s. str. увеличивается в присутствии субдоминантов *F. (Serviformica)*. Наиболее высокая степень постоянства видового состава тлей-симбионтов характерна для доминантов *Formica* s. str. и *L. fuliginosus*. Представители *Formica* s. str. положительно влияют на видовой состав мирмекофильных тлей и формирование трофобиотических связей муравьев других видов, а *L. fuliginosus* способствует сохранению генофонда популяции тлей в зимний период.

ГЛАВА 4 ОРГАНИЗАЦИЯ СБОРА ПАДИ У МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ

Исследование взаимодействия сборщиков пади на индивидуальном уровне крайне важно для понимания принципов и механизмов

взаимодействия муравьев с трофобионтами. В данной главе суммированы и проанализированы данные, касающиеся поведения муравьев разных видов при сборе пади тлей и личинок пилильщика *B. filiceti*, полученные к настоящему времени.

4.1 Функциональная дифференциация в группах сборщиков пади

В ходе исследований среди сборщиков пади выявлены группы особей, выполняющих сходные функции («профгруппы»): «пастухи» (сбор пади), «сторожа» (охрана), «разведчики» (поиск колоний тлей), «транспортёры» (передача пади в гнездо). «Дежурные» постоянно находятся в колонии тлей, собирают падь и защищают трофобионтов от различных конкурентов, включая афидофагов. Неспециализированные фуражиры собирают и относят падь в гнездо самостоятельно.

Число «профгрупп» у разных видов варьирует от 1 до 4 и не зависит от вида тлей-симбионтов. Бюджеты времени муравьев из разных «профгрупп» внутри каждого вида достоверно отличаются ($r_s = 0.17-0.74$). Агрессивность «сторожей» и «дежурных» муравьев рода *Formica*, независимо от вида, значительно выше, чем у фуражиров из других «профгрупп» (критерий Манна-Уитни, $p < 0.01$).

4.2 Типы организации сбора пади у муравьев разных видов

Принимая во внимание степень специализации сборщиков пади и защиты тлей муравьями исследованных видов, выделено пять основных типов организации сбора пади разной сложности.

I – работа неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» колониях тлей. Муравьи присутствуют в колонии менее 60% от времени наблюдений. Наиболее типичен для муравьев, живущих небольшими (10^2 особей) семьями (*F. (Serviformica)*, *Myrmica*).

II – работа неспециализированных фуражиров в «охраняемых» колониях тлей. Благодаря регулярной смене одних фуражиров другими муравьи присутствуют в колонии более 95% времени. Наиболее часто наблюдается в колониях тлей, посещаемых муравьями *L. niger* и *L. fuliginosus*, а также в единичных колониях, посещаемых муравьями *F. (Serviformica)* из крупных семей (более 1500 особей).

III – низкая «профессиональная» специализация. Характерно появление «дежурных» муравьев, которые постоянно находятся в колонии тлей, собирают падь и защищают трофобионтов от различных конкурентов. В группу также входят неспециализированные фуражиры (*F. (S.) cunicularia* и *F. (S.) candida*) или «транспортёры» (*C. saxatilis*). В отличие от последних неспециализированные фуражиры собирают падь самостоятельно (>85% времени) и редко (<2%) взаимодействуют с другими муравьями. «Транспортёры»,

наоборот, более 60% времени тратят на контакты и трофаллакис с «дежурными», а на сбор пади – лишь около 20%.

IV–V – средняя (IV) и высокая (V) «профессиональная» специализация. Характерно четкое разделение ряда функций между фуражирами (в первую очередь, сбора пади «пастухами» и охраны трофобионтов «сторожами»); а также появление «транспортировщиков» (V тип). Экспериментальные исследования показали, что в обоих случаях сборщики пади не переключаются на сбор белковой пищи (Novgorodova, 2005). IV тип отмечен для муравьев *F. pratensis*, а также *F. (S.) cunicularia* из крупных семей (10^3), V – только для муравьев *Formica s. str.*

4.3 Что оказывает влияние на организацию сбора пади у муравьев?

Организация сбора пади в значительной степени зависит от вида муравьев и размера их семей (табл. 1). Увеличение размера семьи сопровождается появлением и углублением специализации сборщиков пади. Выявлена положительная корреляция между размером семьи муравьев и сложностью организации сбора пади ($r_s=0.80$, $p<0.0001$). Влияние размера семьи прослеживается также на внутривидовом уровне для муравьев *F. (Serviformica)*: доля колоний тлей, в которых фуражиры демонстрировали более сложные варианты организации сбора пади (II–IV), в крупных семьях (10^3) была значительно выше, чем в небольших (тест Фишера: *F. cunicularia*, $p<0.01$; *F. candida*, $p=0.04$). Путем лабораторных экспериментов и наблюдений в природе установлено, что дефицит ресурсов (сокращение числа доступных колоний тлей) также приводит к реорганизации работы сборщиков пади, в частности, к появлению охраны оставшихся колоний (*F. fusca*, *F. cunicularia*, *L. niger*). Вид тлей не оказывает существенного влияния на организацию сбора пади у муравьев (табл. 1). При этом специализация сборщиков пади зависит от сезонной активности муравьев (месяц наблюдений): к осени даже у высокосоциальных муравьев *Formica s. str.* наблюдается уменьшение числа «профгрупп».

Кроме того, поведение сборщиков пади зависит от образа жизни трофобионтов. Сравнительный анализ поведения рыжих лесных муравьев *F. polyctena* при взаимодействии с тлями *Aphis grossulariae*, живущими в открытых колониях, и личинками пилильщика *B. filiceti*, скрытыми от муравьев в вайях папоротника, показал, что поведение муравьев из одной семьи в одних и тех же условиях может существенно отличаться. При взаимодействии с тлями муравьи демонстрировали высокую «профессиональную» специализацию (V тип), в то время как при взаимодействии с личинками *B. filiceti* – более простые типы организации сбора пади (III и IV). Отличия в поведении муравьев

обусловлены скрытым образом жизни личинок пилильщика, а соответственно отсутствием возможности прямого контакта.

Таблица 1. Влияние вида и размера семьи муравьев, вида тлей и сезонности на организацию сбора пади у муравьев

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	d.f.	χ^2	p
Тип сбора пади (для 12 видов)	Ординальное полиномиальное	Муравьи	11	156.52	<0.0001
		Размер семьи муравьев	3	98.41	<0.0001
Тип сбора пади: <i>F. polycytena</i>	Ординальное полиномиальное	Тли	3	3.69	0.30
<i>F. aquilonia</i>		Тли	1	0	1
<i>F. pratensis</i>		Тли	2	4.81	0.09
<i>F. (S.) cunicularia</i>		Тли	1	1.74	0.19
<i>L. niger</i>	Биномиальное	Тли	2	0	1
<i>L. fuliginosus</i>		Тли	2	4.43	0.11
<i>Myrmica</i>		Тли	1	2.09	0.15
Тип сбора пади <i>Formica</i> s. str.	Ординальное полиномиальное	Тли	3	4.11	0.25
		Месяц	3	99.68	<0.0001
		Тли x Месяц	5	0.56	0.99

В целом, впервые установлено, что специализация в группах сборщиков пади носит факультативный характер, при этом схемы взаимодействия с тлями лежат в небольшом диапазоне вариантов разной сложности, которые используются муравьями в соответствии с потребностями семьи. Уровень специализации сборщиков пади определяется видовой спецификой, потребностями семьи в углеводной пище, а также возможностью непосредственного контакта с трофобионтами.

ГЛАВА 5 ЗАЩИТА ТЛЕЙ ОТ АФИДОФАГОВ МУРАВЬЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ

5.1 Степень защиты тлей от афидофагов муравьями разных видов

В колониях тлей отмечены афидофаги 115 видов из 13 семейств и 5 отрядов: Hymenoptera – Aphidiidae (35 видов), Aphelinidae (2) и Crabronidae (3); личинки и имаго Coccinellidae (Coleoptera) – 18 видов; Diptera – Syrphidae (32), Cecidomyiidae (3) и Chamaemyiidae (1); Neuroptera – Chrysopidae (9), Raphidiidae (2) и Hemerobiidae (3); Heteroptera – Nabidae (4), Anthocoridae (2) и Reduviidae (1). Наиболее часто в колониях тлей встречались представители Syrphidae, Coccinellidae, Chrysopidae и Aphidiidae.

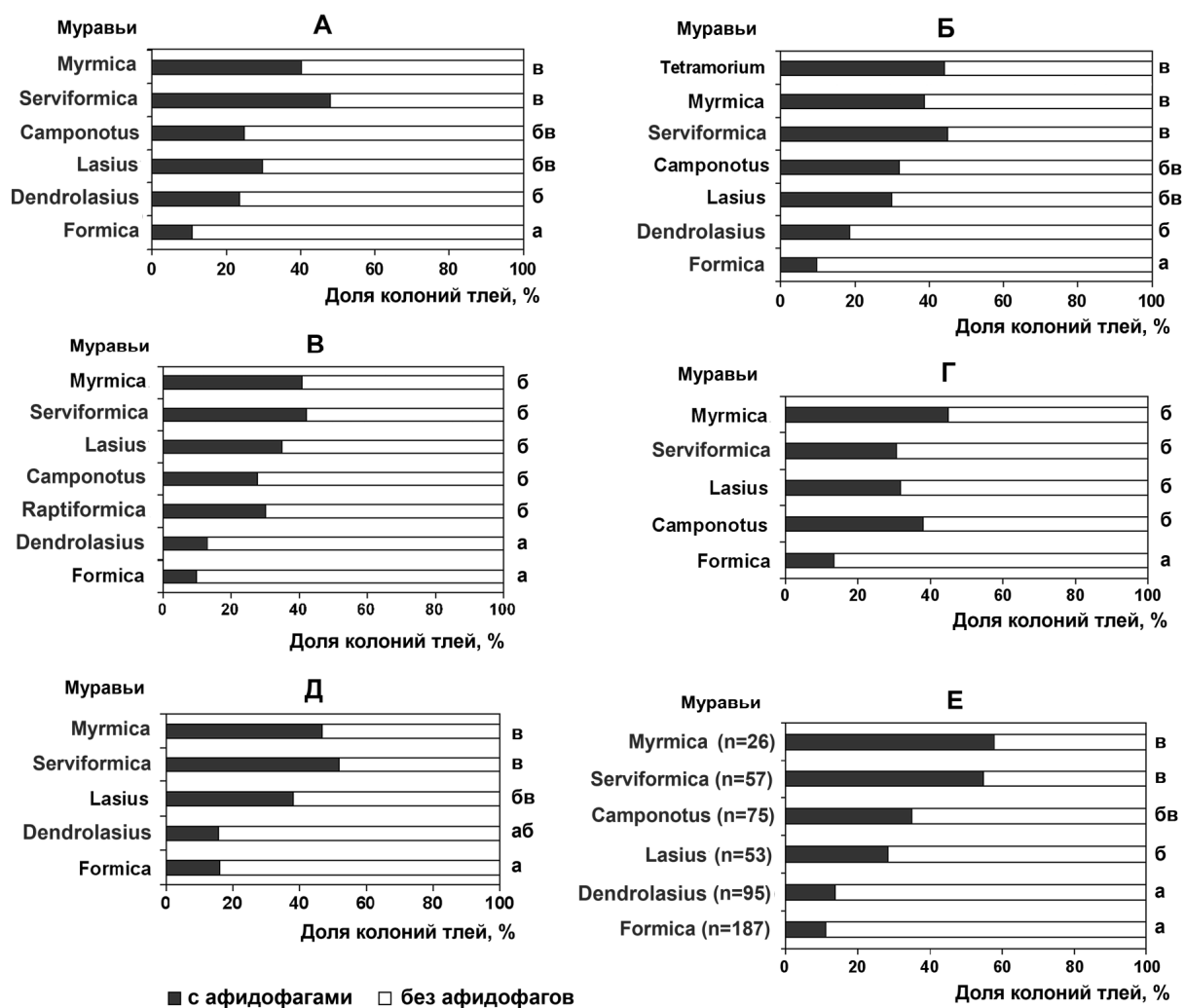


Рис. 2. Доля колоний мирмекофильных тлей с афидофагами. Результаты для «общих симбионтов»: А – осиново-березово-сосновые леса (г. Новосибирск), Б – сосновые леса (г. Новосибирск); В–Г – разнотравно-дерновинно-злаковая степь с осиново-березовыми колками (В – окр. г. Карасук, Г – г. Курган); Д – пихтово-кедровые леса (окр. п. Артыбаш). Е – Результаты для колоний тлей *Ch. populeti* (Новосибирская обл.). Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются между собой (χ^2 с поправкой Йейтса и поправкой Бонферрони): А и Е – $p < 0.004$, Д и Г – $p < 0.005$, Б и В – $p < 0.002$.

Встречаемость афидофагов в колониях тлей определяли как долю колоний «с афидофагами» среди колоний, посещаемых муравьями того же вида. Сравнительный анализ данных проведен на примере облигатно-мирмекофильных тлей *Ch. populeti* (для Новосибирской области), а также для «общих симбионтов». Данные муравьев одного рода/подрода в случае отсутствия достоверных отличий между ними были объединены в группы (рис. 2): *Formica* (*Formica* s. str.: *F. rufa*, *F. aquilonia*, *F. polystena*, *F. pratensis*, *F. truncorum*), *Camponotus* (*C. saxatilis*, *C. herculeanus*), *Lasius* (*Lasius* s. str.: *L. niger*, *L. platythorax*, *L.*

alienus), *Serviformica* (*F. fusca*, *F. cunicularia*, *F. candida*, *F. lemani*), *Myrmica* (*M. rubra*, *M. ruginodis*), *Dendrolasius* (*L. fuliginosus*), *Raptiformica* (*F. sanguinea*), *Tetramorium* (*T. caespitum*). Муравьи всех выделенных групп характеризуются сходным территориальным и фуражировочным поведением и однотипным иерархическим статусом.

Для *Ch. populeti* и «общих симбионтов» во всех исследованных регионах получены сходные результаты. Доля колоний тлей с афидофагами имеет обратную связь с размером семьи муравьев (r_s : от –0.94 до –0.74, $p < 0.05$). По доле колоний тлей с афидофагами все муравьи разделились на 2–3 группы (рис. 2). Наиболее высокая встречаемость афидофагов во всех случаях отмечена для колоний тлей, посещаемых муравьями *Myrmica*, *Serviformica* и *Tetramorium*, а наиболее низкая – для тлей, посещаемых доминантами *Formica s. str.* и *L. fuliginosus*. Муравьи *Camponotus* и *Lasius s. str.* по степени защиты, которую они обеспечивают тлям, занимали как промежуточное, так и наиболее низкое положение.

5.2 Поведение муравьев по отношению к различным афидофагам

Поведение сборщиков пади разных видов по отношению к афидофагам существенно отличается. Наибольшее число «агрессивных» реакций отмечено для доминантов *F. rufa*, *F. pratensis* и *L. fuliginosus*, а также субдоминанта *L. niger* (рис. 3). В поведении муравьев этих видов преобладали укусы, за исключением представителей *L. fuliginosus*, которые чаще демонстрировали выпады. Наименьшее количество «агрессивных» реакций отмечено для вида-инфлюента *M. rubra* (рис. 3). Муравьи этого вида редко проявляли агрессию по отношению как ко взрослым особям (8.3% – выпады), так и к личинкам (3.3% – выпады; 1.1% – укусы) афидофагов.

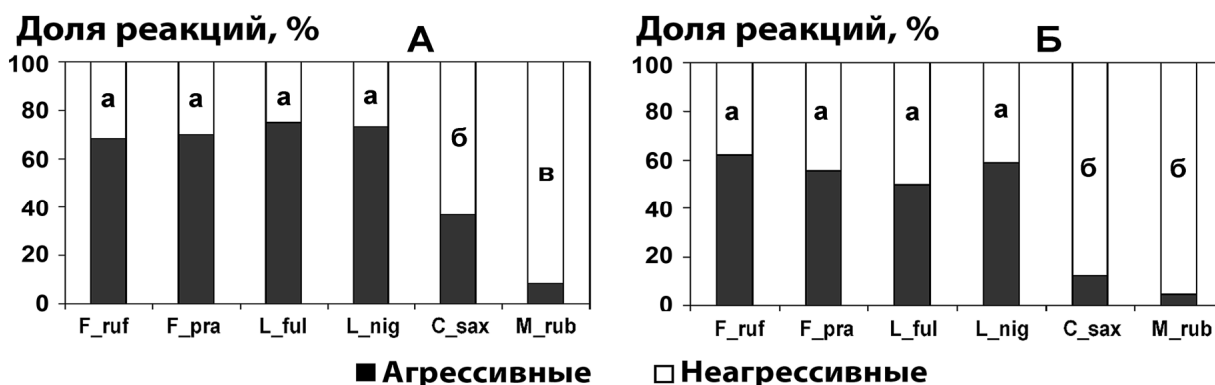


Рис. 3. Поведение муравьев разных видов по отношению к имаго (А) и личинкам (Б) афидофагов в тестах парного ссаживания. Муравьи: F_ruf – *F. rufa*, F_pra – *F. pratensis*, L_ful – *L. fuliginosus*, L_nig – *L. niger*, C_sax – *C. saxatilis*, M_rub – *M. rubra*. Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются (χ^2 с поправкой Йейтса, $p < 0.003$ (поправка Бонферрони)).

Субдоминант *C. saxatilis* занимает промежуточное положение. Муравьи этого вида достаточно терпимо относятся к афидофагам: в тестах преобладала нейтральная реакция, а среди «агрессивных» реакций – выпадения в сторону противника. Значительные отличия в реакциях на личинок и имаго афидофагов выявлены только для муравьев *L. fuliginosus* ($\chi^2_{\text{real/critical}}=8.36/3.84$, $p<0.01$) и *C. saxatilis* ($\chi^2_{\text{real/critical}}=11.15/3.84$, $p<0.001$), которые более агрессивно относились к взрослым афидофагам.

5.3 Как избежать агрессии муравьев: особенности поведения афидофагов

Основные способы защиты афидофагов от врагов включают избегание опасности, замирание с поджатыми конечностями, а также химическую защиту – использование различных веществ, способных отпугнуть и/или на некоторое время вывести нападающего из строя (Szentkirályi, 2001; Gromysz-Kałkowska, Unkiewicz-Winiarczyk, 2011). Божьи коровки в ответ на раздражение выделяют из сочленений ног (имаго) и спинной поверхности (личинки) гемолимфу, насыщенную алкалоидами (Majerus et al., 2007; Unkiewicz-Winiarczyk, Gromysz-Kałkowska, 2012), личинки златоглазок – токсичную жидкость из заднего конца тела (LaMunyon, Adams, 1987). Личинки сирфид обездвигивают нападающих с помощью вязкого секрета из ротовой полости, который обычно служит им для удержания тли при питании (Rotheray, 1986). Отличается ли поведение афидофагов при столкновении с муравьями разных видов, а также насколько эффективна химическая защита афидофагов при нападении муравьев, до сих пор оставалось неизвестным.

Экспериментальное исследование поведения имаго и личинок божьих коровок *H. axyridis* и златоглазок *Ch. ciliata*, а также личинок сирфид *S. ribesii* (по 20 особей в каждой группе) при столкновении с различными муравьями проведено в естественных и лабораторных условиях. Как в лаборатории, так и в природе, при встрече с муравьями афидофаги демонстрировали все три тактики поведения. Столкнувшись с химзащитой афидофагов, муравьи обычно вынуждены отпустить жертву и заняться чисткой жвал и антенн, при этом на избавление от вязкого и быстротвердеющего секрета личинок сирфид им требуется значительно больше времени (до 18 мин.), чем на чистку от выделений личинок божьих коровок (1–2 мин.) и златоглазок (1–9 мин.) (критерий Манна-Уитни, $p<0.017$). В некоторых случаях, чтобы освободиться от выделений личинки сирфиды, муравьям даже требовалась помощь.

5.4 Защищают ли муравьи тлей от заражения энтомопатогенными грибами?

Одним из серьезных врагов тлей, помимо афидофагов, являются энтомопатогенные грибы (Steinkraus, 2006). Поведение муравьев по отношению к тлям, инфицированным спорами гриба, исследовано экспериментальным путем в естественных условиях в 2014 г.

В колонии тлей (*S. oblongus* и *Aphis pomi*), посещаемые рыжими лесными муравьями (*F. rufa* и *F. polycтена*), с интервалом 30–60 мин. подсаживали по одной зараженной и незараженной особи тлей того же вида. Тлей для тестов собирали непосредственно перед проведением эксперимента из других колоний того же вида, посещаемых фуражирами из тестируемой семьи муравьев. Обработка тлей суспензией спор гриба *Beauveria bassiana* (сар 31) (2×10^7 ; 200 мг на 100 мл дистиллированной воды) или водой (контроль) в течение 2–3 с с последующей «просушкой» на бумажной салфетке (4–5 с) проводилась непосредственно перед подсаживанием на растение рядом с колонией тлей. Наблюдение проводили до момента удаления тли с растения муравьями или в течение 5 минут после первого контакта муравьев с тлей. Проведено 60 тестов в 30 колониях тлей: *F. rufa* / *S. oblongus* – 12 колоний, *F. polycтена* / *S. oblongus* – 7, *F. polycтена* / *A. pomi* – 11.

Распределение изучаемых параметров отличалось от нормального (критерий Шапиро-Уилка, $p < 0.05$), поэтому при анализе данных были использованы обобщенные линейные и нелинейные модели (GLZ), точный тест Фишера и критерий Манна-Уитни.

Доля унесенных из колонии зараженных тлей оказалась значительно выше, чем незараженных (рис. 4), при этом зараженные тли проводили в колонии значительно меньше времени, чем особи из контрольной группы (критерий Манна-Уитни, $p < 0.01$). Доля муравьев (из числа контактировавших с тлей), проявлявших агрессивные реакции по отношению к зараженным тлям, также оказалась значительно (в 5 раз и более) выше (точный тест Фишера, $p < 0.05$). Поведение рыжих лесных муравьев по отношению к зараженным тлям не зависело от вида как муравьев, так и тлей ($p > 0.05$). Количество тлей, муравьев и их соотношение в колониях тлей, а также порядок предъявления зараженных и незараженных тлей не влияли на поведение муравьев ($p > 0.05$).

Впервые установлено, что рыжие лесные муравьи быстро распознают инфицированных тлей и сразу же удаляют потенциально опасный объект с растения, тем самым, предотвращая возможное заражение других тлей в колонии.

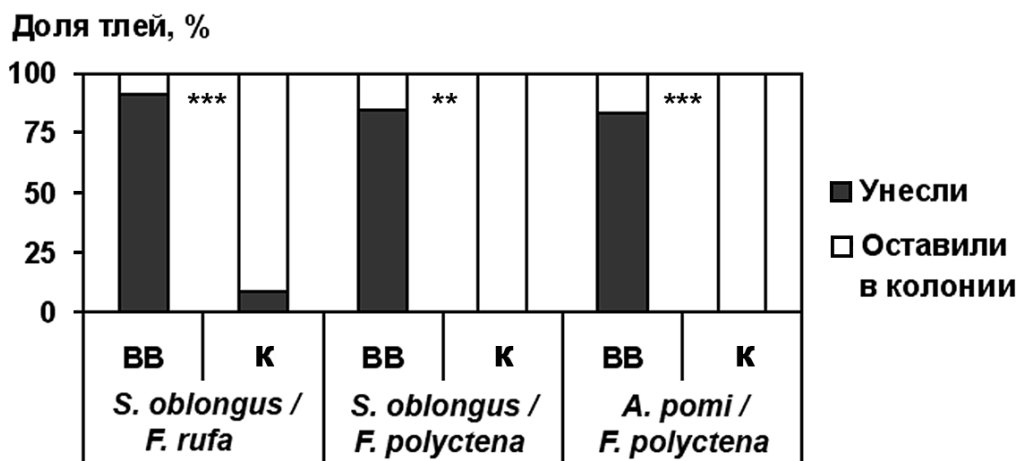


Рис. 4. Реакция муравьев на появление в колонии тлей, зараженных энтомопатогенным грибом *B. bassiana* (BB), и незараженных тлей из контрольной группы (К). Данные достоверно отличаются (точный тест Фишера): ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Таким образом, было установлено, что эффективность защиты тлей от афидофагов в значительной степени определяется уровнем социальной и территориальной организации семьи муравьев. Наиболее эффективно тлей защищают доминирующие в сообществах муравьи *Formica* s. str. и *L. fuliginosus* с многочисленными семьями и обширными охраняемыми территориями. Доля колоний тлей с афидофагами для этих муравьев оказалась в 1.5–3.5 раза меньше, чем для субдоминантов с частично охраняемой территорией (*Camponotus*, *Lasius* s. str.), и в 4–6 раз меньше, чем для видов-инфлюентов с неохраняемыми кормовыми участками (*Myrmica*, *Tetramorium*, *F. (Serviformica)*).

ГЛАВА 6 РОЛЬ СОЦИАЛЬНОГО И ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА СБОРЩИКОВ ПАДИ ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ВРАГАМИ ТЛЕЙ

Одним из ключевых моментов в защите муравьями трофобионтов от афидофагов, является распознавание этих насекомых как потенциально опасных объектов. Для ответа на вопрос о том, какую роль в этом процессе играет опыт муравьев, исследовано поведение лугового муравья *F. pratensis* при взаимодействии с различными врагами тлей.

6.1 Узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте?

В ходе тестов парного ссаживания муравьев с афидофагами пяти разных типов (личинки и имаго божьих коровок, личинки и имаго златоглазок, личинки сирфид) установлено, что существенное влияние

(в т.ч. и совместное) на поведение муравьев оказывают тип афидофага и опыт муравья (табл. 2). «Наивные» муравьи более агрессивно реагировали на имаго, чем на личинок (тест Фишера, $p < 0.005$ (поправка Бонферрони)). Достоверных отличий в реакции сборщиков пади из природы на разных афидофагов не выявлено ($p > 0.005$), однако на уровне тенденции муравьи менее агрессивны по отношению к личинкам сирфид, чем к имаго божьих коровок ($p = 0.017$). Возраст рабочих и год проведения эксперимента существенного влияния на поведение муравьев не оказывали (табл. 2).

Таблица 2. Влияние типа афидофага, опыта, агрессивности и возраста муравьев, а также года проведения эксперимента на поведение муравьев и афидофагов при столкновении.

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	d.f.	χ^2	p
Первая реакция на афидофага («агрессивная» / «неагрессивная»)	Биномиальное	Афидофаг	4	57.20	<0.001
		Опыт	1	12.91	<0.001
		Афидофаг x Опыт	4	31.69	<0.001
Первая реакция на афидофага (контроль)	Биномиальное	Афидофаг	1	11.16	<0.001
		Год	1	0.26	0.06
		Афидофаг x Год	1	0.01	0.94
Первая реакция на афидофага («наивные»)	Биномиальное	Афидофаг	1	63.56	<0.001
		Возраст	1	0.69	0.41
		Афидофаг x Возраст	1	0.08	0.78
Поведение афидофага (выбор тактики)	Полиномиальное	Афидофаг	8	180.31	<0.001
		Опыт	2	38.21	<0.001
		Афидофаг x Опыт	6	15.94	0.01
		Агрессивность муравья	12	122.97	<0.001

По сравнению с контрольной группой «наивные» муравьи значительно реже демонстрировали агрессивные реакции в тестах с личинками, с имаго златоглазок – напротив, оказались более агрессивны (рис. 5).

Поведение афидофага в значительной степени зависело от его типа, а также опыта и агрессивности муравьев (табл. 2). Взрослые афидофаги чаще избегали контактов с муравьями, личинки чаще демонстрировали тактику замирения и химическую защиту. Кроме того, было установлено, что наиболее агрессивные реакции муравьев часто провоцируют афидофагов к использованию химзащиты, которая может вывести муравья из строя на некоторое время. В связи с тем, что муравьи вынуждены балансировать между повышением агрессивности

для изгнания афидофага из колонии тлей и риском столкновения с его химзащитой, возникает вопрос о существовании у муравьев оптимальной стратегии поведения для защиты своих симбионтов, и роли опыта в ее формировании.

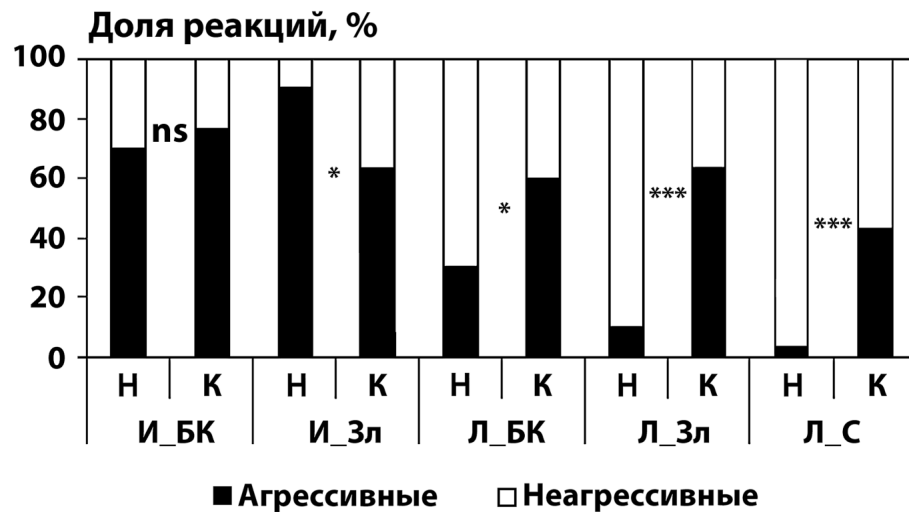


Рис. 5. Различия в соотношении реакций *F. pratensis* на имаго (И) и личинок (Л) афидофагов (С – сирфиды, БК – божьи коровки, Зл – златоглазки) у сборщиков пади из природы (К) и «наивных» (Н) муравьев. Данные достоверно отличаются (точный тест Фишера): * – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$.

6.2 Роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей

Влияние опыта на поведение муравьев по отношению к афидофагам. В связи с отсутствием достоверных отличий данные «наивных» муравьев из разных семей были объединены. Независимо от имеющегося опыта, муравьи значительно агрессивнее реагировали на имаго божьих коровок, чем на личинок сирфид (агрессивность и частота нападений, критерий Уилкоксона, $p < 0.0001$; первая реакция («агрессивная» / «неагрессивная»), тест Фишера, $p < 0.001$). Более 80% муравьев из обеих групп атаковали божьих коровок при первом же контакте, без предварительного обследования. При столкновении с личинками сирфид у муравьев преобладали неагрессивные реакции (>85%).

В тестах с божьими коровками «общая» за время наблюдений агрессивность была значительно выше у «наивных» муравьев (рис. 6). В тестах с личинками сирфид агрессивность муравьев до первого контакта с химзащитой этих насекомых была существенно выше в контроле (рис. 6). Частота атак муравьев определяется опытом муравьев и типом афидофага ($p < 0.001$). «Наивные» муравьи значительно чаще атаковали

божьих коровок, чем сборщики пади из контрольной семьи (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$), при этом чаще демонстрировали наиболее агрессивные реакции (рис. 7 А). Серии укусов вместе с «короткими» укусами преобладали в поведении «наивных» муравьев. Сборщики пади из контрольной семьи предпочитали использовать «короткие» укусы (< 2 с). Частота этой реакции была значительно выше по сравнению с продолжительными атаками (серии укусов и «мертвая хватка»: критерий Уилкоксона, $Z = 3.23$ и 4.68 соответственно, $p < 0.001$).

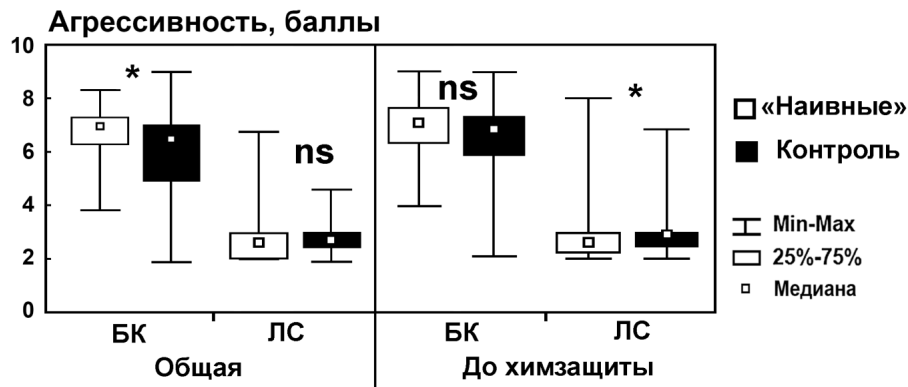


Рис. 6. Агрессивность сборщиков пади из природы (контроль) и «наивных» муравьев *F. pratensis* при взаимодействии с имаго божьих коровок (БК) и личинками сирфид (ЛС) общая за время наблюдений и до первого столкновения с химзащитой афидофагов. * – данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$); ns – достоверных отличий нет ($p > 0.05$).

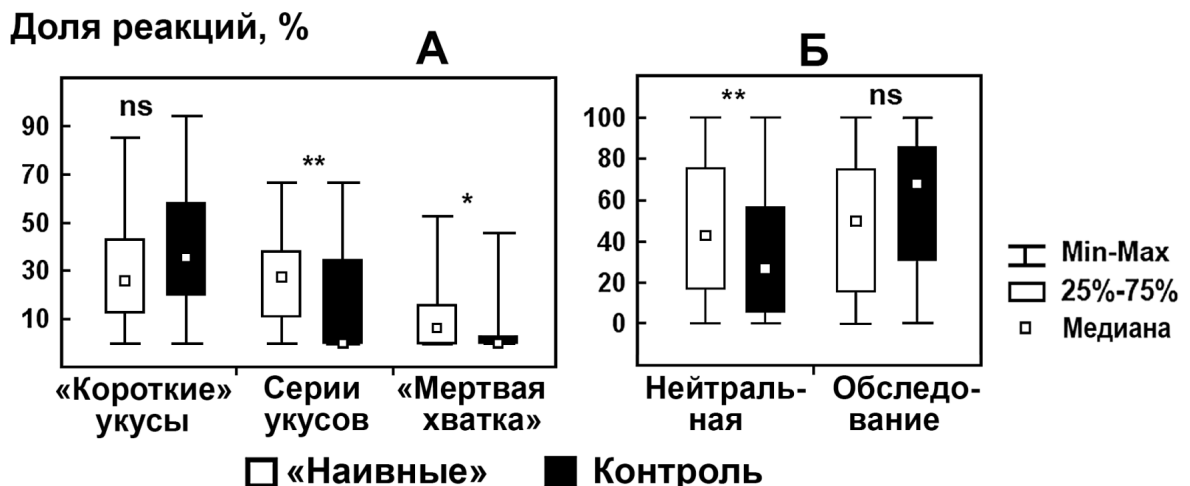


Рис. 7. Частота основных поведенческих реакций в репертуаре «наивных» муравьев *F. pratensis* и муравьев из контрольной семьи при взаимодействии с имаго божьей коровки *H. axyridis* (А) и личинками сирфиды *M. triangulifera* (Б). Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни): * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$. ns – достоверных отличий нет ($p > 0.05$).

Применение химической защиты божьими коровками зависит от агрессивности муравьев ($p < 0.001$). Продолжительные атаки значительно чаще провоцировали химзащиту божьих коровок, чем «короткие» укусы, как в контроле, так и в группе «наивных» муравьев (χ^2 с поправкой Йейтса, $p = 0.04$). Использование этой тактики личинками сирфид зависело как от агрессивности, так и от опыта муравьев ($p < 0.001$). «Наивные» муравьи значительно чаще провоцировали этих афидофагов к применению химзащиты.

Влияние опыта столкновений с химической защитой афидофагов. Существенные изменения в поведении муравьев по мере накопления негативного опыта столкновений с химзащитой афидофагов отмечены лишь в случае взаимодействия муравьев с личинками сирфид. Значительное снижение агрессивности муравьев было выявлено для сборщиков пади из природы ($F(1, 36) = 8.56$, $p < 0.01$). Доля муравьев, избегавших афидофагов, была значительно выше у муравьев из контрольной семьи (тест Фишера, $p < 0.05$). «Наивные» муравьи не учились на опыте избегать столкновений с химзащитой афидофагов: агрессивность муравьев практически не изменялась.

В целом, установлено, что формирование стереотипов поведения, направленных на защиту трофобионтов, зависит от стадии развития афидофага. Есть основания полагать, что способность муравьев распознавать взрослых афидофагов является врожденной. При этом наличие социального и/или накопление индивидуального опыта играет важную роль в узнавании муравьями конкурентов на личиночной стадии, а также в формировании оптимальной стратегии поведения, которая позволяет сборщикам пади прогонять афидофагов с минимальным риском столкновения с их химической защитой.

ГЛАВА 7 СТРАТЕГИИ ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ ПРИ ДОБЫВАНИИ УГЛЕВОДНОЙ ПИЩИ НА ПРИМЕРЕ ТРОФОБИОЗА С ТЛЯМИ

Впервые показано, что при добывании углеводной пищи муравьи используют различные стратегии поведения, в основе которых лежат одноименные типы использования ресурсов: экстенсивный, интенсивный и смешанный.

Экстенсивная стратегия характерна для муравьев, живущих небольшими семьями (10^2 – 10^3 рабочих особей) с неохраемыми кормовыми участками (*F. (Serviformica)*, *Myrmica*, *Tetramorium*, *Leptothorax*). Характерные особенности: (1) отсутствие или низкая степень защиты симбионтов от конкурентов, включая афидофагов; (2) диапазон связей с тлями – от узкого до широкого; (3) видовой состав

тлей, посещаемых муравьями, отличается непостоянством. Муравьи используют любую возможность для сбора углеводной пищи: в течение всего сезона собирают нектар, соскребают с растений подсохшую падь (в т.ч. немирмекофильных тлей); могут «воровать» падь на колониях тлей, посещаемых другими видами (отмечено для *F. (Serviformica)*).

Интенсивная стратегия характерна для доминирующих в многовидовых сообществах муравьев, живущих крупными семьями (10^4 – 10^6) с обширными охраняемыми территориями (*Formica s. str.* и *L. fuliginosus*). Характерные особенности: (1) наиболее высокая степень защиты симбионтов от конкурентов, включая афидофагов; (2) достаточно широкий диапазон связей с тлями и (3) высокая степень постоянства видового состава тлей, связанных с муравьями.

Эта стратегия сопряжена с наиболее сложной социальной и территориальной организацией муравьев. Обладая значительными по размеру охраняемыми кормовыми участками (Dobrzańska, 1966; Длусский, 1967; Захаров, 1991), доминирующие в сообществах муравьи *Formica s. str.* и *L. fuliginosus* способны контролировать обширные территории. Четкая, ежегодно возобновляемая дорожная сеть, способствует более эффективному использованию имеющихся ресурсов. Наиболее стабильными являются дороги, ведущие к поселениям трофобионтов (Брайен, 1986; Захаров, 1978), что позволяет быстро восстанавливать существовавшие в предыдущие годы трофобиотические связи.

L. fuliginosus связан с меньшим числом видов тлей, но в отличие от *Formica s. str.*, проявляет заботу о своих симбионтах не только в летний, но и в зимний период, сохраняя яйца тлей в своих гнездах. Кроме того, для *L. fuliginosus* характерно формирование трофобиотических связей со специализированными видами тлей (например, *Stomaphis quercus*).

Смешанная стратегия характерна для видов с частично охраняемой территорией (*C. saxatilis* и *L. niger*). Характерные особенности: (1) средняя степень защиты симбионтов от афидофагов; (2) диапазон связей с тлями – от узкого до широкого; (3) видовой состав тлей, посещаемых муравьями, может существенно меняться из года в год. Эффективность эксплуатации тлей по сравнению с экстенсивной стратегией повышается за счет постоянного присутствия муравьев в колонии тлей: «дежурных» – у *C. saxatilis*; регулярно сменяющих друг друга в колонии тлей неспециализированных фуражиров – у *L. niger*.

В целом, выявленные стратегии характеризуются разной степенью эффективности взаимодействия партнеров-симбионтов и обусловлены структурой социальной и территориальной организации муравьев. Ключевой является способность муравьев защищать свои пищевые

ресурсы (в т.ч. колонии тлей) от всевозможных конкурентов (в т.ч. афидофагов), что позволяет им поддерживать стабильность ресурсной базы. Эффективность защиты в свою очередь тесно связана с поведением сборщиков пади (их потенциальной агрессивностью и уровнем специализации).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате длительной коэволюции муравьев и тлей сформировалась сложная система взаимоотношений этих насекомых. При этом характер отношений и степень связи между партнерами-симбионтами определяется разнообразием форм социальной организации муравьев. Данная работа существенно расширила имеющиеся знания по фауне и трофобиотическим связям муравьев и тлей на юге Западной Сибири. Детальное изучение симбиотических отношений муравьев и тлей на уровне сообществ позволило установить, что относительный вклад муравьев разных видов в формирование трофобиотических связей и видового состава тлей неравнозначен. Ключевым звеном является поиск и защита трофобионтов от естественных врагов и неблагоприятных погодных условий. Есть все основания полагать, что одну из главных ролей в формировании трофобиотических связей играют муравьи-доминанты *Formica* s. str. и *L. fuliginosus*, для которых характерна интенсивная стратегия добывания углеводной пищи. Это подтверждается результатами эксперимента по переселению рыжих лесных муравьев *F. aquilonia* на новый участок, в результате которого выявлено положительное влияние этих муравьев на видовой состав мирмекофильных тлей и формирование трофобиотических связей муравьев «аборигенных» видов с «новыми» для территории видами тлей. В то время как представители *Formica* s. str. оказывают значимое влияние на выживаемость тлей в весенне-летний период, семьи *L. fuliginosus*, благодаря способности сохранять яйца тлей в своих гнездах в зимний период, по-видимому, являются основными «хранителями» резервного фонда популяций как специализированных тлей, так и «общих симбионтов».

Выявлена существенная роль муравьев *Formica* подрода *Serviformica* и *L. niger*. Представители *F. (Serviformica)* с экстенсивной стратегией добывания углеводной пищи служат невольными «разведчиками» («наводчиками») для облигатных доминантов при поиске колоний тлей, способствуя расширению спектра их связей с мирмекофильными тлями. Это объясняет тот факт, что доминанты достаточно терпимо относятся к представителям *F. (Serviformica)* на растениях с тлями, тем самым, давая им возможность «воровать» падь в собственных колониях тлей. В результате, благодаря работе облигатных

доминантов в тандеме с представителями *F. (Serviformica)*, выигрывают не только муравьи из обеих групп, но и тли. Субдоминанты *F. (Serviformica)* быстро находят колонии тлей, а облигатные доминанты *Formica s. str.* в свою очередь обеспечивают тлям наиболее высокую степень защиты от врагов.

Влияние *L. niger* обусловлено экологической пластичностью данного вида, что позволяет ему заселять практически любые биотопы, включая антропогенные, и взаимодействовать с большим числом видов мирмекофильных тлей. Кроме того, в отсутствие *Formica s. str.* *L. niger* часто занимает место доминанта. Применение смешанной стратегии фуражировки позволяет муравьям этого вида не только быстро находить колонии тлей, но и обеспечивать им определенную степень защиты от афидофагов, благодаря постоянному присутствию фуражиров и достаточно высокому уровню агрессивности.

Таким образом, ключевую роль в формировании трофобиотических связей и видового состава тлей в многовидовых сообществах юга Западной Сибири играют облигатные доминанты *Formica s. str.* в тандеме с муравьями *F. (Serviformica)*, а в их отсутствие – *L. niger*. Важную роль в сохранении генофонда популяции тлей в зимний период играет *L. fuliginosus*.

Полученные в ходе данного исследования результаты являются важным этапом для понимания и дальнейшего изучения механизмов формирования симбиотических отношений свободно живущих организмов, вопросов, связанных с сопряженностью фаун партнеров-симбионтов, а также эволюции экосистем. Кроме того, представленные сведения имеют важное практическое значение для работ по контролю тлей-вредителей и могут быть использованы при разработке биологических и интегрированных методов защиты растений.

ВЫВОДЫ

1. Получены наиболее полные данные о трофобиотических связях и видовом составе тлей на исследованной территории. 76 видов (включая один новый для науки вид) и 9 подвидов тлей впервые отмечены для Западной Сибири, 23 вида и 4 подвида – для России, 99 видов и 5 подвидов – для Республики Алтай. Выявлены трофобиотические связи муравьев 42 видов 10 родов из 3 подсемейств (в т.ч. муравьев-рабовладельцев *Polyergus rufescens* и *Harpagoxenus sublaevis*, использующих падь, собранную рабами) и тлей 170 видов 39 родов из 7 семейств.

2. На исследованной территории основным поставщиком углеводной пищи для муравьев большинства видов в течение всего сезона (май-сентябрь/октябрь) являются тли, в то время как остальные

группы трофобионтов обычно выступают в качестве дополнительных источников углеводной пищи.

3. Наибольшее число видов тлей в целом для территорий отдельных регионов связано с субдоминантом *Lasius niger*, а также с облигатными доминантами *Formica* s. str. Диапазон связей с тлями этих муравьев зависит от состава и структуры сообществ: у *L. niger* он значительно уменьшается в присутствии облигатных доминантов, у *Formica* s. str. существенно увеличивается в присутствии субдоминантов *F. (Serviformica)*.

4. Наиболее высокая степень постоянства видового состава тлей-симбионтов характерна для доминантов *Formica* s. str. и *L. fuliginosus*. *L. fuliginosus* способствует сохранению генофонда популяции тлей в зимний период. Облигатные доминанты *Formica* s. str. положительно влияют на видовой состав мирмекофильных тлей и формирование трофобиотических связей муравьев других видов.

5. Специализация в группах сборщиков пади носит факультативный характер, ее глубина определяется видовой спецификой, размером семьи, сезонностью, доступностью ресурсов, а также возможностью прямого контакта с трофобионтами. Выявлено пять типов организации сбора пади, которые используются муравьями в соответствии с потребностями семьи: работа неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» (I) и «охраняемых» (II) колониях тлей, низкая (III), средняя (IV) и высокая (V) «профессиональная» специализация.

6. Степень защиты тлей от афидофагов зависит от социальной и территориальной организации семьи, а также агрессивности муравьев. Доля колоний тлей с афидофагами у высокосоциальных муравьев *Formica* s. str. и *L. fuliginosus* с обширными охраняемыми территориями в 2–3.5 раза ниже, чем у видов с частично охраняемой территорией (*Camponotus*, *Lasius* s. str.), и в 4–6 раз ниже, чем у наименее агрессивных видов, не охраняющих кормовые участки (*Myrmica*, *Tetramorium*, *F. (Serviformica)*).

7. Формирование стереотипов поведения, лежащих в основе защиты трофобионтов, зависит от стадии развития афидофага. Способность муравьев распознавать взрослых афидофагов является врожденной. Наличие социального и/или накопление индивидуального опыта играет важную роль в узнавании конкурентов на личиночной стадии, а также в формировании оптимальной стратегии поведения, в которой эффективная защита сочетается с минимальным риском столкновения с химической защитой афидофага.

8. Выявлены три основные стратегии поведения муравьев при добывании углеводной пищи, в основе которых лежит способ использования ресурсов: экстенсивная (характерна для *F. (Serviformica)*, *Myrmica*, *Tetramorium*, *Leptothorax*), интенсивная (для доминантов: *Formica s. str.*, *L. fuliginosus*) и смешанная (*L. niger*, *C. saxatilis*).

9. Ключевую роль в формировании трофобиотических связей с тлями в многовидовых сообществах на исследованной территории играют виды-доминанты, использующие интенсивную стратегию фуражировки (*Formica s. str.* и *L. fuliginosus*). При этом работа в тандеме с *F. (Serviformica)* с экстенсивной стратегией усиливает влияние *Formica s. str.* В отсутствие облигатных доминантов ведущая роль принадлежит экологически пластичному виду *L. niger* со смешанной стратегией фуражировки.

Основные публикации по теме диссертации

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Новгородова, Т.А.** Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе / **Т.А. Новгородова** // Успехи современной биологии. – 2003. – Т. 123. – № 3. – С. 229–233.

2. **Новгородова, Т.А.** Мирмекофильные комплексы тлей в лесных и степных местообитаниях Новосибирской области / **Т.А. Новгородова** // Евразийский энтомологический журнал. – 2003. – Т. 2. – № 4. – С. 243–250.

3. **Новгородова, Т.А.** Симбиотические взаимоотношения муравьев и тлей / **Т.А. Новгородова** // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 2. – С. 152–165.

4. **Новгородова, Т.А.** Особенности мутуалистических отношений с тлями двух видов муравьев рода *Lasius* (Formicidae) / **Т.А. Новгородова** // Успехи современной биологии. – 2005. – Т. 125. – № 2. – С. 199–205.

5. **Новгородова, Т.А.** Влияние рыжих лесных муравьев (Formicidae) на многовидовые комплексы тлей (Aphididae) в рекреационных лесах г. Новосибирска / **Т.А. Новгородова** // Евразийский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4. – Вып. 2. – С. 117–120.

6. **Новгородова, Т.А.** Долевой вклад членов многовидовой ассоциации муравьев в потенциал численности общих симбионтов-тлей / **Т.А. Новгородова** // Доклады Академии наук. – 2005. – Т. 401. – № 6. – С. 848–849. Переводная версия: **Novgorodova T.A.** Investments of the Members of a Multispecies Ant Association to the Numerical Potential of

Aphids as Their Common Symbionts / **Т.А. Novgorodova** // Doklady Biological Sciences. – 2005. – V. 401. – P. 150–151.

7. **Novgorodova, Т.А.** Ant-aphid interactions in multispecies ant communities: Some ecological and ethological aspects / **Т.А. Новгородова** // European Journal of Entomology. – 2005. – V. 102. – № 3. – P. 495–502.

8. **Новгородова, Т.А.** Трофобиотические отношения муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) с тлями / **Т.А. Новгородова** // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127. – № 2. – С. 180–189.

9. Гаврилюк, А.В. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов / А.В. Гаврилюк, **Т.А. Новгородова** // Доклады Академии наук. – 2007. – Т. 417. – № 3. – С. 427–429.

10. Gavrilyuk, A.V. Effectiveness of aphid (Homoptera: Aphididae) protection from entomophagous species (Insecta varia) by different ant species (Hymenoptera: Formicidae) / A.V. Gavrilyuk, **Т.А. Novgorodova** // Myrmecological News. – 2007. – V. 10. – P. 106.

11. **Novgorodova, Т.А.** The specialization in groups of ants tending aphid colonies (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Aphididae) / **Т.А. Novgorodova** // Myrmecological News. – 2007. – V. 10. – P. 115.

12. Гаврилюк, А.В. Трофические связи наездников (Hymenoptera: Aphidiidae) и тлей (Homoptera: Aphididae) в Новосибирской и Курганской областях / А.В. Гаврилюк, **Т.А. Новгородова** // Евразийский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6. – № 3. – С. 267–270.

13. Stekolshchikov, A.V. First record of some aphid species (Homoptera: Aphididoidea) in Western Siberia / A.V. Stekolshchikov, A.V. Gavrilyuk, **Т.А. Novgorodova** // Zoosystematica Rossica. – 2007. – V. 16. – № 2. – P. 168.

14. **Новгородова, Т.А.** Специализация в рабочих группах муравьев при трофобиозе с тлями / **Т.А. Новгородова** // Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69. – № 4. – С. 284–293.

15. Бирюкова, О.Б. Трофобиотические отношения между представителями отряда перепончатокрылых (Hymenoptera): муравьями (Formicidae) и личинками пилильщиков (Blasticotomidae) / О.Б. Бирюкова, **Т.А. Новгородова** // Евразийский энтомологический журнал. – 2008. – Т. 7. – № 3. – С. 227–233.

16. Гаврилюк, А.В. К вопросу о трофических связях тлей (Homoptera: Aphididae) и сирфид-афидофагов (Diptera: Syrphidae) лесостепной зоны Западной Сибири / А.В. Гаврилюк, В.С. Сорокина, **Т.А. Новгородова** // Евразийский энтомологический журнал. – 2008. – Т. 7. – № 3. – С. 236–242.

17. Stekolshchikov, A.V. Additions to the aphid fauna of West Siberia (Homoptera: Aphidinea) / A.V. Stekolshchikov, A.V. Gavrilyuk, **T.A. Novgorodova** // *Zoosystematica Rossica*. – 2008. – V. 17. – № 1. – P. 57–59.
18. Stekolshchikov, A.A. New species of *Aspidophorodon* Verma (Hemiptera, Aphididae) from the Altai Republic / A. Stekolshchikov, **T. Novgorodova** // *Zootaxa*. – 2010. – V. 2566. – P. 39–44.
19. **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. Переводная версия: **Novgorodova, T.A.** Behavior of Red Wood Ants (Hymenoptera, Formicidae) during Interaction with Different Symbiont Partners / **T.A. Novgorodova**, O.B. Biryukova // *Entomological Review*. – 2011. – V. 91. – No. 2. – P. 231–240. DOI: 10.1134/S0013873811020114
20. **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**, O.B. Biryukova // *European Journal of Entomology*. – 2011. – V. 108. – P. 47–52.
21. **Новгородова, Т.А.** Использование углубленных в почву дорог муравьями группы *Formica rufa* (Hymenoptera, Formicidae) / **T.A. Новгородова** // *Евразиатский энтомологический журнал*. – 2011. – Т. 10. – № 3. – С. 401–405.
22. **Novgorodova, T.A.** The degree of protection different ants (Hymenoptera: Formicidae) provide aphids (Hemiptera: Aphididae) against aphidophages / **T.A. Novgorodova**, A.V. Gavrilyuk // *European Journal of Entomology*. – 2012. – V. 109. – P. 187–196.
23. **Новгородова, Т.А.** Влияние муравьев (Hymenoptera, Formicidae) на видовой состав тлей (Hemiptera, Aphididae) в Южном Зауралье / **T.A. Новгородова**, А.С. Рябинин // *Евразиатский энтомологический журнал*. – 2014. – Т. 13. – № 3. – С. 219–227.
24. **Novgorodova, T.A.** Role of social and individual experience in interaction of the meadow ant *Formica pratensis* Retzius (Hymenoptera, Formicidae) with ladybird imagines and hoverfly larvae / **T.A. Novgorodova** // *Insect science*. – 2015. V. 22 (3). – P. 440–450. DOI: 10.1111/1744-7917.12127
25. **Novgorodova T.A.** Organization of honeydew collection by foragers of different species of ants (Hymenoptera: Formicidae): Effect of colony size and species specificity / **T.A. Novgorodova** // *European Journal of Entomology*. – 2015. – V. 112(4) – DOI: 10.14411/eje.2015.077.

26. **Новгородова, Т.А.** Взаимодействие муравьев с врагами тлей: Узнают ли неопытные сборщики пади афидофагов при первой встрече? / **Т.А. Новгородова** // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. № 10. С. 1190–1199.

27. **Новгородова, Т.А.** Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Hemiptera, Aphidoidea) в Южном Зауралье / **Т.А. Новгородова, А.С. Рябинин** // Известия Саратовского университета. – 2015. – Т. 15. – Вып. 2. – С. 98–107.

28. **Stekolshchikov, A.V.** A preliminary review of aphid fauna (Homoptera, Aphidoidea) of the Altai Republic / **A.V. Stekolshchikov, Т.А. Novgorodova** // Евразийский энтомологический журнал. – 2015. – V. 14. – № 2. – С. 171–186.

В других изданиях:

29. **Новгородова, Т.А.** Тестирование агрессивности муравьев / **Т.А. Новгородова** // Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». – 2009. – С. 274–275.

30. **Новгородова, Т.А.** Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera: Formicidae) и тлей (Homoptera: Aphidoidea) Северо-Восточного Алтая / **Т.А. Новгородова** // Труды РЭО. – 2012. – Т. 83. – № 1. – С. 45–57.

31. **Новгородова, Т.А.** Как избежать агрессии муравьев: некоторые особенности поведения афидофагов / **Т.А. Новгородова, А.В. Гаврилюк** // Труды РЭО. – 2013. – Т. 84. – № 2. – С. 80–87.

32. **Новгородова, Т.А.** Трофобиотические связи муравьев и тлей на юге Западной Сибири / **Т.А. Новгородова** // Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». – 2013. – С. 192–196.

33. **Новгородова, Т.А.** Устойчивость трофобиотических связей муравьев и тлей в лесах Северо-Восточного Алтая / **Т.А. Новгородова** // Материалы V всероссийской конференции с международным участием, посвященной 25-летию научной школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова. Нальчик. – 2014. – С. 116–117.

34. **Новгородова, Т.А.** Защищают ли муравьи тлей от энтомопатогенных грибов? / **Т.А. Новгородова** // Материалы Евразийского симпозиума по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ). Нижний Новгород. – 2015. – С. 135–136.

35. **Новгородова, Т.А.** Влияние различных факторов на широту спектра трофобиотических связей с тлями у муравьев разных видов / **Т.А. Новгородова, А.С. Рябинин** // Материалы Евразийского симпозиума по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ). Нижний Новгород. – 2015. – С. 137–138.