

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи

УДК 595.796: 591.5

**НОВГОРОВОДА ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА**

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

03.02.05 – энтомология

Диссертация

на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор

Резникова Жанна Ильинична

Новосибирск – 2015

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	5
ГЛАВА 1 ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ С ВЫДЕЛЯЮЩИМИ ПАДЬ НАСЕКОМЫМИ.....	15
1.1 Трофобиоз.....	17
1.2 Падь: состав, пищевая ценность, привлекательность для муравьев .....	18
1.3 Трофобиотические отношения муравьев с тлями .....	23
ГЛАВА 2 РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	33
1.1 Районы работ.....	33
2.2 Методы исследований.....	36
2.2.1 Видовой состав и трофобиотические связи муравьев и тлей .....	36
2.2.2 Организация сбора пади у муравьев разных видов .....	40
2.2.3 Защита тлей от афидофагов муравьями разных видов: этологические аспекты взаимодействия муравьев и афидофагов .....	44
2.2.4 Роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей .....	47
2.3 Обработка полученных данных .....	50
2.3.1 Трофобиотические связи муравьев и тлей.....	50
2.3.2 Организация сбора пади у муравьев разных видов .....	51
2.3.3 Защита тлей от афидофагов муравьями разных видов.....	53
2.3.4 Роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей. ....	53
2.4 Материал исследований.....	55
2.5 Краткая характеристика модельных видов муравьев и тлей .....	57
ГЛАВА 3 ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ .....	65
3.1 Основные источники углеводной пищи муравьев .....	65
3.2 Партнеры-симбионты.....	68
3.2.1 Муравьи: видовой состав, структура сообществ, трофобиотические связи .....	68
3.2.2 Тли: видовой состав, степень мирмекофилии.....	75

3.3 Трофобиотические связи муравьев и тлей .....	79
3.3.1 Широта спектра связей с тлями у муравьев разных видов .....	79
3.3.2 Что влияет на число видов тлей, связанных с муравьями? .....	81
3.4 Устойчивость трофобиотических связей муравьев разных видов .....	88
3.5 Влияние рыжих лесных муравьев на видовой состав тлей и формирование трофобиотических связей в многовидовом сообществе.....	92
3.5.1 Районы, материалы и методы исследования .....	93
3.5.2 Видовой состав мирмекофильных тлей в лесопарках Новосибирска, а также на участках до переселения гнезд муравьев.....	94
3.5.3 Формирование трофобиотических связей муравьев с тлями .....	94
<b>ГЛАВА 4 ОРГАНИЗАЦИЯ СБОРА ПАДИ У МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ ..</b>	<b>101</b>
4.1 Организация сбора пади тлей у муравьев разных видов.....	103
4.1.1 Специфика сбора и обработки материала.....	103
4.1.2 Функциональная дифференциация в группах сборщиков пади.....	104
4.1.3 Типы организации сбора пади у муравьев разных видов .....	112
4.1.4 Что оказывает влияние на организацию сбора пади у муравьев?.....	115
4.2 Особенности поведения рыжих лесных муравьев при взаимодействии с различными симбионтами .....	118
4.2.1 Характерные особенности трофобиоза муравьев и личинок <i>B. filiceti</i> . ..	119
4.2.2 Взаимодействие рыжих лесных муравьев с тлями и личинками <i>B. filiceti</i> : выбор объекта, специфика сбора и обработки материала.....	123
4.2.3 Состав и размер групп сборщиков пади .....	125
4.2.4 Функциональная дифференциация в группах сборщиков пади.....	125
<b>ГЛАВА 5 ЗАЩИТА ТЛЕЙ ОТ АФИДОФАГОВ МУРАВЬЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ .....</b>	<b>133</b>
5.1 Степень защиты колоний тлей от афидофагов рыжими муравьями .....	134
5.2 Поведение муравьев по отношению к различным афидофагам .....	144
5.3 Как избежать агрессии муравьев? Особенности поведения афидофагов... ..	147
5.4 Защищают ли муравьи тлей от заражения энтомопатогенными грибами? ..	153

ГЛАВА 6 РОЛЬ СОЦИАЛЬНОГО И ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА СБОРЩИКОВ ПАДИ ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ВРАГАМИ ТЛЕЙ .....	159
6.1 Узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте?.....	160
6.2 Роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей.....	166
6.3 Полученные данные в свете современного состояния исследований в данной области науки.....	175
ГЛАВА 7 СТРАТЕГИИ ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ ПРИ ДОБЫВАНИИ УГЛЕВОДНОЙ ПИЩИ НА ПРИМЕРЕ ТРОФОБИОЗА С ТЛЯМИ.....	185
7.1 Специализация в группах сборщиков пади .....	185
7.2 Роль муравьев разных видов в защите тлей от естественных врагов .....	195
7.3 Стратегии разных муравьев при добывании углеводной пищи .....	198
7.3.1 Экстенсивная стратегия.....	198
7.3.2 Интенсивная стратегия .....	199
7.3.3 Смешанная стратегия.....	201
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	203
ВЫВОДЫ .....	205
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	207
ЛИТЕРАТУРА .....	210
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	246

## 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; Offenberg, 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. Рябинину, 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. Дубатолову (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. Наumenко (КГУ, Курган) и Н.Н. Весниной (НГПУ, Новосибирск) за помощь в определении растений.

# ГЛАВА 1

## ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ С ВЫДЕЛЯЮЩИМИ ПАДЬ НАСЕКОМЫМИ

Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) являются одними из древнейших обитателей Земли, которые существуют на планете уже более 100 миллионов лет, с конца нижнего мела (Wilson et al., 1967; Длусский, Расницын, 2007; LaPolla et al., 2013). В настоящее время эта группа насекомых считается одной из наиболее успешных и насчитывает более 13000 видов (Bolton, 2015). Благодаря высокой биомассе и разнообразной деятельности муравьи оказывают существенное влияние на формирование и функционирование большинства наземных экосистем, т.е. играют роль «инженерных» видов (Hölldobler, Wilson, 1990; Beattie, Hughes, 2002; Styrsky, Eubanks, 2007). Являясь активными хищниками, муравьи уничтожают большое количество беспозвоночных, в том числе и вредителей (Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976; Купянская, 1990), участвуют в почвообразовательных процессах (Захаров, 1978; Зрянин, 1998), опылении растений (Gomez et al., 1996; Перфильева, 2009), в создании мозаичной структуры травостоя (Бугрова, Пшеницына, 2003; Зрянин и др., 2004), а также сборе семян (Мариковский, 1961; Горб, Горб, 1996; Bronstein et al., 2006) и сладких выделений (пади) различных насекомых-трофобионтов (Hölldobler, Wilson, 1990; Oliver et al., 2008). Хорошо известно существенное воздействие доминирующих в многовидовых сообществах рыжих лесных муравьев на численность (Рыбалов и др., 1998) и пространственное распределение хищных герпетобионтов – жужелиц и пауков (Суворов, 1987; Gridina, 1990; Гридина, 1992; Дорошева, Резникова, 2006), а также мелких млекопитающих, обитающих на территории, контролируемой муравьями (Выгоняйлова и др., 2012).

Экологический успех данной группы обычно связывают с эусоциальностью этих насекомых. Общественный образ жизни и специфика социальной организации позволили муравьям существенно повысить эффективность их фуражировочной деятельности за счет использования разнообразных систем коммуникации, а также сложного территориального (в т.ч. оборонительного) и

фуражировочного поведения. Совокупность этих характеристик является необходимым условием (основой) для наиболее эффективного использования и монополизирования ресурсов.

Другой важной составляющей успеха насекомых этой группы является спектр пищевых ресурсов. По данным филогенетического анализа предками муравьев были хищные перепончатокрылые (Moreau et al., 2006; LaPolla, et al., 2013). Однако в процессе эволюции наибольшего успеха добились представители тех родов, которые сумели объединить плотоядный образ жизни с использованием ресурсов более низких трофических уровней (Hölldobler, Wilson, 1990). Возникла гипотеза о том, что именно благодаря появлению всеядных видов муравьям удалось достичь современного уровня обилия (Tobin, 1994). Результаты исследования многовидовых сообществ муравьев тропических лесов подтверждают это предположение (Blüthgen et al., 2003, Davidson et al., 2003).

Ключом к успеху стала способность употреблять в пищу богатые питательными веществами жидкие субстраты. Это потребовало от насекомых определенных анатомических и поведенческих адаптаций для переноса и обмена жидкой пищей: строение проventрикулюса и появление так называемого «общественного желудка», трофаллаксис (Eisner, 1957, 1958; Длусский, 1967, 1981; Davidson et al., 2004), а также способность переносить капли жидкости под головой и грудью за счет сил поверхностного натяжения (Dejean et al., 2005).

Питательные вещества в жидком виде муравьи получают благодаря взаимодействию с различными организмами, в частности, в группе широко распространено потребление сока и нектара растений (Длусский, 1967; Grasso et al., 2015). Кроме того, у муравьев формируются трофобиотические отношения с насекомыми, выделяющими богатую углеводами падь (Stadler, Dixon, 2005; Fiedler, 2006). Именно эти насекомые являются основными поставщиками углеводной пищи (а значит и энергии) для муравьев в количественном отношении (Stadler et al., 2003; Stadler, Dixon, 2005).

## 1.1 Трофобиоз

Трофобиоз или трофобиотические отношения (взаимодействие муравьев и выделяющих падь насекомых-трофобионтов) – один из наиболее интересных и дискуссионных примеров симбиотических отношений свободно живущих видов. История возникновения и использования термина «симбиоз», а также классификация симбиотических отношений в свете современных данных подробно изложена в монографиях Ж.И. Резниковой (2000, 2001). В данной работе симбиоз понимается в широком плане как совместное существование разных видов (Sapp, 1994). «Положительные» межвидовые взаимодействия: мутуализм (взаимовыгодные отношения, при которых партнеры не могут существовать друг без друга), протокооперация (отношения приносят партнерам обоюдную пользу, но являются факультативными) и комменсализм (пользу получает только один партнер, для второго отношения носят нейтральный характер) рассматриваются как частные случаи симбиоза.

Первые сведения о трофобиозе появились в начале XIX века в работах П. Губера (Huber, 1810, 1820), в которых автор описал взаимодействие муравьев и тлей. Однако сам термин «трофобиоз» возник и начал использоваться значительно позднее: он был предложен Э. Вассманом лишь в 1894 году (Wassmann, 1894). Палеонтологические находки (в ровенском, балтийском и доминиканском янтаре, соответственно) свидетельствуют о том, что трофобиоз муравьев с тлями имел место уже в позднем эоцене (Perkovsky, 2007, 2009) и раннем олигоцене (Wheeler, 1914; Stadler, Dixon, 2005), а с кокцидами – в миоцене (Johnson et al., 2001). К настоящему времени трофобиотические отношения муравьев отмечены с представителями трех отрядов насекомых: Hemiptera, включая Sternorrhyncha (тли, кокциды, листоблошки), Auchenorrhyncha (различные цикадовые) и Heteroptera (клопы) (Nixon, 1951; Maschwitz et al., 1987; Delabie, 2001; Gibernau, Dejean, 2001; Waldkircher et al., 2004), Lepidoptera (голубянки и риодиниды) (Pierce et al., 2002; Fiedler, 2006) и Hymenoptera (личинки папоротникового пилильщика *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834) (Shcherbakov, 2006; Бирюкова и др., 2006).

Наиболее широко среди муравьев распространено взаимодействие с представителями Sternorrhyncha. Оно отмечено для муравьев из 7 подсемейств Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae, Aneuretinae, Pseudomyrmecinae, Ectatomminae и Ponerinae (Nixon, 1951; Oliver et al., 2008). Взаимодействие с гусеницами бабочек известно для представителей Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae, Pseudomyrmecinae и Ponerinae (Eastwood, Fraser, 1999; Pierce et al., 2002). Наименее распространенными среди муравьев, являются трофобиотические отношения муравьев с клопами (Gibernau, Dejean, 2001; Blüthgen et al., 2006) и личинками пилильщика *B. filiceti* (Shcherbakov, 2006; Liston, 2007), которые на сегодняшний день отмечены только для нескольких видов Formicinae и Myrmicinae. Однако, возможно, это связано со слабой изученностью трофобиоза данного типа.

## **1.2 Падь: состав, пищевая ценность, привлекательность для муравьев**

Падь трофобионтов представляет собой экскременты насекомых (равнокрылые, клопы, личинки пилильщика) (Delabie, 2001; Waldkircher et al., 2004; Shcherbakov, 2006; Бирюкова и др., 2006) или выделения специальных желез на седьмом сегменте брюшка личинок бабочек (Axén et al., 1996; Pierce et al., 2002). Известны также случаи так называемого непрямого трофобиоза, когда непосредственный контакт муравьев с трофобионтами отсутствует. Примером может служить взаимодействие с личинками орехотворок (Hymenoptera: Cynipidae), когда муравьи слизывают сладкие выделения с поверхности галлов, внутри которых находятся личинки этих насекомых (Abe, 1992; Inouye, Agrawal, 2004).

**Химический состав выделений** трофобионтов достаточно хорошо изучен на примере представителей Aphididae, Coccidae, Membracidae и Cicadellidae (Fischer, Shinglenton, 2001; Blüthgen et al., 2004) и небольшого числа видов из семейства Lycaenidae (Daniels, 2004, 2005). В состав пади, независимо от группы насекомых, как правило, входят различные моно- и олигосахариды, а также

аминокислоты, белки, минералы, липиды и витамин В (Way, 1963; Брайен, 1986; Hölldobler, Wilson, 1990; Yao, Akimoto, 2002; Daniels, 2005).

Углеводы составляют более 80% от сухого веса пади (Lundgren, 2009), что неудивительно, поскольку основной составляющей флоэмного сока, которым обычно питаются эти насекомые, является сахароза. Несмотря на то, что концентрация сахаров в пади и флоэмном соке довольно часто сходна (Mittler, 1958), их состав обычно существенно различается (Lundgren, 2009). Например, в выделениях тлей *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) и *Metopeurum fuscoviride* Stroyan, питающихся соком растений, в котором содержится только сахароза, представлены также и другие сахара: глюкоза, фруктоза, мелезитоза и трегалоза (Mittler, 1958). Падь тлей *Myzus persicae* (Sulzer) с редьки (*Raphanus sativus* L.), помимо глюкозы и фруктозы, имеющих у растения-хозяина, дополнительно содержит трегалозу, мелезитозу и сахарозу (Hussain et al., 1974 цит. по: Брайен, 1986). Сахара из сока растений, которым питаются трофобионты, частично всасываются и/или трансформируются насекомыми. В пади, выделяемой насекомыми, обнаружены моносахариды (фруктоза, глюкоза, арабиноза), дисахариды (сахароза, трегалоза, мальтоза, тураноза, лактоза) и трисахариды (мелезитоза, раффиноза, эрлоза) (Völkl et al., 1999; Fischer et al., 2005; Daniels, 2005). Синтез олигосахаридов происходит благодаря ферментам (Woodring et al., 2007), а также симбиотическим бактериям, обитающим в кишечнике трофобионтов (Davidson et al., 2004; Lundgren, 2009; Перковский, 2012). Так, внутриклеточные симбионты тлей – бактерии *Buchnera aphidicola* (Enterobacteriales, Enterobacteriaceae) – синтезируют от 60 до 86% всех незаменимых аминокислот, кроме триптофана (Douglas, 2006), а также рибофлавин и некоторые другие вещества, отсутствующие в соке флоэмы (Chen et al., 2009).

Существует несколько гипотез, объясняющих высокое содержание углеводов в экскрементах тлей. Согласно гипотезе Бюсгена (по Гринфельду, 1961), потребление тлями больших объемов сока растений связано с необходимостью получения достаточного количества белка. Известно, что для

тлей характерно специфическое строение пищеварительной системы: передняя кишка, срастаясь с задней, образует фильтрационную камеру для улавливания аминокислот, а также быстрого избавления от излишков воды и углеводов (Тыщенко, 1986). М.С. Гиляров (1948) считал, что тли, имеющие тонкие покровы и лишенные защитных волосков и лакового слоя, потребляя большое количество сока растений, компенсируют повышенный расход влаги. Часть воды при этом испаряется через поверхность тела, а углеводы и другие вещества выделяются. По данным Э.К. Гринфельда (1961), выделение экскрементов является результатом длительной эволюции, направленной на приспособление тлей к симбиозу с муравьями.

По всей вероятности, каждый из авторов отчасти прав. По палеонтологическим данным, тли появились на планете значительно раньше муравьев – еще в конце Палеозоя около 280 млн. лет назад (Heie, 1967), поэтому первые две гипотезы особенно актуальны для объяснения возникновения предпосылок для формирования трофобиотических отношений. В какой момент возник трофобиоз муравьев и тлей, конечно, сказать трудно, но на сегодняшний день известно, что в раннем олигоцене эти отношения уже существовали (Wheeler, 1914; Stadler, Dixon, 2005). В дальнейшем производство пади с определенным содержанием сахаров и возможностью регулирования объема выделяемой жидкости развивалось по пути приспособления тлей к симбиозу с муравьями. Безусловно, гипотеза Гринфельда (1961) касается только мирмекофильных тлей. Представители некоторых родов и видов эволюционировали по иному пути, вырабатывая элементы эффективного защитного поведения: от элементарного избегания опасности путем спрыгивания с растения или выделения клейкого вещества из трубочек (Мордвилко, 1901; Dixon, 1958; Losey, Denno, 1997), до использования касты солдат для защиты колонии (Aoki, 1977; Stern, Foster, 1996).

Что касается других веществ, входящих в состав пади помимо углеводов, они представлены главным образом аминокислотами. Содержание этих веществ по разным данным колеблется от 0.2–1.8% (Hölldobler, Wilson, 1990) и 3%

(Кузнецов, 1953; Кауцис, 1956; Гринфельд, 1961) до 13.5% от сухого веса пади (Way, 1963). Содержание аминокислот в пади, как правило, отражает их состав в соке растения, но в меньших концентрациях (Mittler, 1958; Woodring et al., 2006).

Благодаря высокой концентрации углеводов падь, выделяемая трофобионтами, представляет собой важный энергетический ресурс для муравьев.

**Привлекательность пади для муравьев.** Экспериментальным путем было показано, что состав и количество выделяемой пади оказывает существенное влияние на выбор муравьями партнеров-симбионтов. Установлено, что основой привлекательности пади для муравьев является наличие сахаров и аминокислот (Völkl et al., 1999). Муравьи не посещают насекомых, питающихся соком из ксилемы, выделения которых практически не содержат углеводов (Irvin et al., 2007).

Состав сахаров также играет важную роль при выборе муравьями партнеров-трофобионтов. Экспериментальным путем было показано, что наибольшую ценность для муравьев представляют трисахариды, в частности мелезитоза (Völkl et al., 1999). Предпочтения муравьев были изучены экспериментальным путем. В лабораторных тестах с альтернативным выбором пищи фуражиры *L. niger* L. и *Myrmica rubra* L. отдавали предпочтение кормушкам с растворами мелезитозы (Völkl et al., 1999; Boevé, Wäckers, 2003). Сходные данные получены и в ходе полевых исследований. В природе муравьи *L. niger* предпочитают посещать колонии тлей *A. f. fabae* на пижме по сравнению с тлями, обитающими на бересклете (Fischer et al., 2001). При этом анализ состава пади показал, что содержание мелезитозы у последних почти в два раза ниже, чем у тлей с пижмы (Fischer et al., 2005). Было установлено, что этот трисахарид содержится в пади трофобионтов из совершенно разных групп: в экскрементах тлей (Michel, 1942; Maurizio, 1985: цит. по Yao et al., 2000; Fischer, Shingleton, 2001) и в выделениях специальных желез гусениц бабочек (Daniels, 2005). Более того, у мирмекофильных тлей, активно посещаемых муравьями, концентрация мелезитозы существенно выше (Fischer, Shingleton, 2001), а в пади немирмекофильных тлей этот сахар отсутствует или содержится в крайне низкой

концентрации (Völkl et al., 1999; Woodring et al., 2007). Согласно гипотезе А. Кисс, тли синтезируют мелезитозу для привлечения муравьев (Kiss, 1981: цит по Yao et al., 2000). Однако следует отметить, что муравьи некоторых видов предпочитают сахарозу и глюкозу (Cornelius et al. 1996; Blüthgen and Fiedler 2004), а сложные сахара служат для них главным образом маркером ресурсов, богатых углеводами (Woodring et al., 2004).

Как показали эксперименты, наличие аминокислот в составе питательного раствора также играет важную роль в привлечении муравьев. В тестах с альтернативным выбором представители трех подсемейств (Dolichoderinae, Myrmicinae и Formicinae) предпочитали растворы, состоящие из сахаров и аминокислот, растворам, содержащим одни углеводы (Blüthgen, Fiedler, 2004). Косвенным доказательством также может служить и тот факт, что трофобиотические отношения муравьев с гусеницами бабочек, выделения которых характеризуются низким содержанием аминокислот, являются факультативными (Daniels, 2005).

Поскольку в семьях муравьев основу рациона взрослых особей составляет углеводная пища, правильный выбор партнера-симбионта крайне важен для будущего семьи. Жизнеспособность муравьев напрямую зависит от качества потребляемой пищи. На примере *M. rubra* экспериментальным путем было показано, что монодиета на основе лактозы и рамнозы через месяц приводит к гибели 80% особей (Boevé, Wäckers, 2003). Аналогичный результат наблюдался при содержании муравьев только на воде. В то же время муравьи достаточно успешно выживают при питании фруктозой, галактозой, глюкозой, мальтозой, маннозой, мелезитозой, мелибиозой, раффинозой, сахарозой, эрлозой, трегалозой.

В целом, объем пади (скорость ее выделения трофобионтами) в сочетании с высокой концентрацией сахаров и наличием мелезитозы являются решающими факторами, которые определяют степень привлекательности трофобионтов для муравьев и интенсивность их посещения сборщиками пади.

**Факторы, влияющие на продукцию и состав пади.** Количество и состав выделяемой трофобионтами пади видоспецифичен (Völkl et al., 1999; Fischer,

Shingleton, 2001; Fischer et al., 2005; Woodring et al., 2007 и др.). При этом на внутривидовом уровне также возможны вариации, т.к. продуцирование пади – достаточно динамичный процесс, который подвержен влиянию различных факторов.

Количество и состав продуцируемой пади в значительной степени зависит от возраста и физиологического состояния трофобионтов (Auclair, 1963). У тлей нимфы младшего возраста питаются менее активно, иногда даже с перерывами, соответственно, выделяют меньшее количество пади (Lundgren, 2009). На примере *Metopeurum fuscoviride* показано, что с возрастом в пади тлей увеличивается концентрация аминокислот (Fischer et al., 2002).

Кроме того, состав и объем выделений трофобионтов зависит от растения. Так, концентрация мелезитозы в пади тлей *Chaitophorus populialbae* и *Ch. populeti*, питающихся на осине *Populus tremula*, значительно выше, чем у тлей этих же видов с тополя *P. alba* (Fischer, Shingleton, 2001). Анализ пади гусениц *Pollyommatus coridon* (Lycaenidae), выращенных на разных растениях (*Hippocrepis comosa* L. и *Securigera (Coronilla) varia* L.), также выявил отличия в концентрации и составе сахаров и аминокислот (Daniels, 2004). Кроме того, количество вырабатываемой тлями пади зависит от температурных условий. По данным В.К. Дмитриенко и Е.С. Петренко (1976) оптимальная температура для выделения наибольшего количества пади для тлей на осине составляет 26.0–27.4 °С, на березе – 29.0–30.0 °С. И, наконец, муравьи также могут влиять на объем и состав выделяемой тлями пади. Количество пади в колониях тлей, посещаемых муравьями, может увеличиваться в несколько раз (Banks, Nixon, 1958; Takeda et al., 1982). В присутствии муравьев в пади тлей увеличивается содержание мелезитозы (Fischer, Shingleton, 2001), а также количество и концентрация аминокислот (Yao, Akimoto, 2002).

### **1.3 Трофобиотические отношения муравьев с тлями**

**Тли.** Среди трофобионтов одним из основных поставщиков углеводной пищи для муравьев являются тли (Hemiptera, Sternorrhyncha), хорошо известные

как вредители растений (Stadler, Dixon, 2005). Эти мелкие насекомые питаются соком различных растений и, как правило, живут достаточно большими колониями. Высокая скорость размножения обусловлена циклическим партеногенезом (чередование партеногенетических и обоеполого поколений). Большие скопления тлей (колонии) – привлекательный объект не только для любителей пади, но и для разнообразных хищников и паразитов, таких как паразитические наездники афидииды и афелиниды (Hymenoptera: Aphidiidae, Aphelinidae), божьи коровки (Coleoptera: Coccinellidae), личинки златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae), сирфид (Diptera: Syrphidae) и галлиц (Diptera: Cecidomyiidae), а также хищные клопы (Hemiptera: Nabidae, Anthocoridae) (Nixon, 1951; Филатова, 1970; Баранник, 1973; Панфилова, 1972; Алеева, Бабушкина, 1977; Тобиас, Кирияк, 1986; Кротова, 1991, 1992; Давидьян, 2007; Бокина, 2009 и др.) и энтомопатогенные грибы (Vandenberg, 1996; Steinkraus, 2006; Shapiro-Ilan et al., 2008; Akmal et al., 2013).

Группа тлей насчитывает около 5000 видов (Blackman, Eastop, 2015). По характеру взаимоотношений с муравьями тлей делят на мирмекофильных (посещаемых муравьями) и немирмекофильных. Мирмекофильные виды составляют около 60% от мировой афидофауны, среди которых в равной степени представлены облигатные и факультативные мирмекофилы (Stadler, 1997). Независимо от степени мирмекофилии, тли нуждаются в защите от многочисленных врагов. В процессе эволюции у немирмекофильных тлей выработался ряд поведенческих реакций, которые позволяют им избегать нападения. Они способны: быстро спрыгнуть с растения или перейти на другое место, активно защищаться (выделение вязкого вещества из трубочек; лягание – отпинывание нападающих задними ногами), предупреждать друг друга об опасности (феромоны тревоги), а также использовать касту тлей-солдат для защиты от нападающих (Мордвилко, 1901; Dixon, 1958; Way, 1963; Aoki, 1977; Stern, Foster, 1996; Losey, Denno, 1997; Mondor et al., 2000; Новгородова, 2002a; Tokunaga, Suzuki, 2008; Hartbauer, 2010).

Мирмекофильные тли выбрали иной путь развития: вместо реакции для защиты от афидофагов у них выработался ряд морфологических, поведенческих и физиологических адаптаций для привлечения муравьев и снижения их агрессивности. Морфологические адаптации включают: наличие перианальных волосков для удерживания капли пади до прихода муравья, слабо развитые трубочки, редуцированный «хвостик», в основном, тонкий слой выделений воска (Мордвилко, 1921; Kloft, 1959; Гринфельд, 1961; Mondor et al., 2002). К поведенческим адаптациям относятся: «медовые сигналы» о готовности выделить каплю пади (круговые движения поднятыми задними ногами в воздухе; выделение и втягивание обратно капли пади; удерживание капли пади на венчике из перианальных волосков) (Мордвилко, 1921; Kunkel, 1973; Новгородова, 2002а, б), а также выделение капли пади в ответ на любое раздражение покровов, что при необходимости позволяет снизить агрессию муравьев (Kloft, 1959).

К физиологическим адаптациям можно отнести продуцирование пади определенного состава и/или большего объема. Исследования показали, что тли могут регулировать процесс производства и выделения пади, например, увеличивая ее количество (Nixon, 1951; Way, 1963; Kunkel, Kloft, 1977) и изменяя состав в присутствии муравьев (Yao, Akimoto, 2001, 2002). Так, посещаемые муравьями тли *Tuberolachnus quercicola* (Matsumura) выделяют капли пади меньшего объема, но значительно чаще (Yao, Akimoto, 2002), у *Aphis fabae* объем выделенной пади в присутствии муравьев увеличивается вдвое (Banks, Nixon, 1958), а у *A. craccivora* Koch – в семь раз (Takeda et al., 1982). У тлей *Chaitophorus populialbae* и *Ch. populeti* в отсутствие муравьев снижается продукция мелезитозы (Fischer, Shingleton, 2001). Кроме того, у мирмекофильных тлей имеются высокоэффективные ферменты, которые влияют на состав олигосахаридов в пади (Woodring et al., 2007). В свою очередь защитные реакции у мирмекофильных тлей оказались практически не развиты, в результате чего выживаемость и процветание этих тлей полностью зависит от муравьев.

**Адаптации муравьев к трофобиозу** направлены на повышение эффективности взаимодействия, в частности сбора, транспортировки и запасания пади, а также охраны симбионтов от многочисленных конкурентов.

При сборе выделений тлей муравьи демонстрируют разное поведение: от простого соскребания подсохших капель с растения, до более сложного сбора капель непосредственно в момент их выделения (Мордвилко, 1901; Way, 1963). Последнее стало возможно благодаря формированию у муравьев стереотипного поведения для «выпрашивания» пади, когда муравей стимулирует тлю к выделению капли постоянным постукиванием антеннами по ее брюшку (Мордвилко, 1936). Фактически, муравьи таким образом регулируют скорость выделения пади.

Транспортировку пади муравьи могут осуществлять двумя способами: в зобике (Eisner, 1957, 1958; Длусский, 1967, 1981; Davidson et al., 2004) и снаружи, под головой и грудью за счет сил поверхностного натяжения (Dejean, Suzzoni, 1997; Dejean et al., 2005). У муравьев из подсемейств Dolichoderinae и Formicinae специфическое строение провентрикулярного клапана препятствует или ограничивает поток жидкости из зобика в среднюю кишку (Eisner, 1957), что позволяет им переносить большие объемы жидкости. Кроме того, этот механизм помогает муравьям *Myrmecocystus* и *Melophorus* сохранять падь в зобиках специальных рабочих (Длусский, 1981). Передача жидкости из зобика от одного муравья к другому происходит путем трофаллаксиса (Длусский, 1967; Hölldobler, Wilson, 1990). Экстравагантный способ «внешнего» («наружного») переноса пади за счет сил поверхностного натяжения характерен для представителей понерин (например, *Platythyrea conradti* Emery), неспособных к настоящему трофаллаксису (Dejean, Suzzoni, 1997). Некоторые муравьи, например солдаты *Pheidole megacephala* (Fabricius), могут использовать для переноса пади оба способа (Dejean et al., 2005).

Поскольку муравьи являются хищниками, крайне важно, чтобы они вовремя распознавали потенциальных симбионтов. Установлено, что муравьи способны запоминать и в дальнейшем узнавать своих партнеров-трофобионтов по составу

кутикулярных углеводов (Choe, Rust, 2006), что значительно снижает для них риск стать объектом нападения муравьев. Однако некоторые хищники и паразитоиды научились пользоваться этим, для того чтобы избегать нападений муравьев. Подражая кутикулярным углеводам тлей, они свободно проникают в их колонии даже в присутствии муравьев (Völkl et al., 1996).

Быстрое распознавание «своих» и «чужих» крайне важно для муравьев и является залогом эффективной деятельности на всех направлениях, в том числе и охраны стратегически важного ресурса – колоний трофобионтов – от конкурентов, включая афидофагов. В связи с этим возникает ряд вопросов. Распознают ли муравьи афидофагов как врагов? Какие стимулы они для этого используют? Как формируется агрессивное поведение по отношению к афидофагам в процессе онтогенеза? И, наконец, какую роль играет социальный и индивидуальный опыт в этом процессе? Однако эти и другие вопросы, касающиеся данной проблемы, до сих пор остаются совершенно неисследованными.

**Характер отношений.** Трофобиотические отношения муравьев и тлей издавна находятся в центре внимания исследователей (Мордвилко, 1901, 1936; Nixon, 1951; Way, 1963; Sudd, 1987; Длусский, 1967; Hölldobler, Wilson, 1990; Stadler et al., 2003 и др.). Взаимодействие партнеров обычно характеризуют как мутуалистические (взаимовыгодные): муравьи получают от тлей углеводную пищу в виде пади, охраняя их от хищников (Гринфельд, 1961; Sudd, 1987). Однако трофобиоз невозможно отнести к какой-либо одной из известных форм взаимодействия. Так, мутуализм в строгом смысле слова подразумевает полную зависимость видов друг от друга и невозможность существования по отдельности, а протокооперация наоборот – отношения, которые строятся на факультативной основе. В обоих случаях не соблюдается ряд условий, т.к. со стороны тлей отношения могут носить как облигатный, так и факультативный характер, а муравьи могут обходиться без тлей, переключаясь на другие источники углеводной пищи. Более того, известно, что муравьи используют тлей не только для получения пади, но и в качестве добычи (Cherix, 1987; Sakata, 1994, 1995),

причем наличие альтернативных источников углеводной пищи может привести к увеличению количества самих тлей в рационе муравьев (Offenberg, 2001).

Таким образом, если ранее трофобиоз рассматривали как пример мутуалистических (взаимовыгодных) отношений (Мордвилко, 1901; Nixon, 1951), то последние исследования показали, что существует ряд градаций по степени взаимной зависимости муравьев и тлей (Новгородова, 2002б; Pállson, 2002). Широкий спектр переходных форм взаимодействия насекомых этих групп обусловлен значительным числом видов насекомых, вовлеченных в симбиотические связи, как со стороны тлей, так и со стороны муравьев. При оценке устойчивости трофобиотического союза разных видов важным условием является «баланс инвестиций» (Резникова, 2001; Bronstein, 2001): выигрыш должен превышать для каждого из них размер затрат на взаимодействие.

В связи с тем, что каждый из партнеров-симбионтов стремится получить выигрыш ценой наименьших затрат, нельзя исключать вероятность «недобросовестности» одного из партнеров. В связи с этим возникает закономерный вопрос о том, какую роль в формировании и поддержании устойчивости трофобиотических связей с тлями в сообществе играют муравьи разных видов.

**Выигрыш и затраты на взаимодействие.** Преимущества муравьев очевидны. Тли представляют собой для муравьев практически неистощимый и легко доступный пищевой ресурс. Это крайне важно для тех видов, в рационе которых падь является основным компонентом. Ярким примером могут служить представители рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*), которые собирают огромные количества пади. Семья численностью около 100 тыс. особей в течение 100 дней собирает около 10 кг пади (Oekland, 1930 а, б цит. по: Длусский, 1967). Каждый месяц с мая по август фуражиры *Formica aquilonia* Yarrow приносят в гнездо в среднем 1.0–1.9 кг пади (Малоземова, 1998). Объемы, собираемой муравьями пади, могут сильно варьировать в зависимости от численности семьи, которая у рыжих лесных муравьев, к примеру, достигает уровня  $10^6$  рабочих особей (Длусский, Зрянин, 2013). По данным Цеблайна за год семья *F. polystena*

Foerster собирает в среднем 290–300 кг пади (60–65 кг сахара), *F. rufa* L. – 450–500 кг пади (90–100 кг сахара) (Zoebelein, 1954, 1956 цит. по: Длусский, 1967). Сборщики пади *Lasius niger* L., численность семей которых на 2–3 порядка ниже, чем у рыжих лесных муравьев, за 100 летних дней собирают около 1 кг пади (Мордвилко, 1936).

Энергетические затраты муравьев связаны главным образом с поиском трофобионтов, сбором и транспортировкой собранных выделений, а также с охраной источника углеводной пищи от конкурентов, которая в отличие от остальных затрат носит «сугубо добровольный» (факультативный) характер.

В обмен на сладкие выделения муравьи в той или иной степени защищают своих симбионтов от всевозможных конкурентов, включая афидофагов (Длусский, 1967; Stadler, Dixon, 2005). Обеспечивают защиту тлей, в том числе и от неблагоприятных погодных условий: строят укрытия над колониями тлей, защищающие их от врагов и прямых солнечных лучей (Мордвилко, 1901, 1936; Way, 1963). Некоторые муравьи сохраняют яйца и самих тлей в своих гнездах (Zwolfer, 1958; Длусский, 1967). Так, муравьи *Lasius productus* укрывают в своих гнездах яйцекладущих самок и яйца тлей *Stomaphis hirukawai* Sorin (Matsuura, Yashiro, 2006). Регулярно очищая их от налета и вредоносных микроорганизмов, муравьи способствуют лучшей выживаемости тлей.

Скопление пади на растении может привлечь хищников и паразитоидов (Müller, Godfray, 1999), а также привести к развитию сажистых грибов, губительных для растения (Nixon, 1951; Sudd, 1987). Собирая падь тлей (в том числе и с растения), муравьи достаточно эффективно препятствуют этому. К тому же, регулируя численность тлей в колонии, они тем самым не допускают перенаселения и гибели растения (Nixon, 1951; Sudd, 1987).

Затраты муравьев на взаимодействие, в частности, на охрану энергетически важного ресурса от конкурентов (в т.ч. афидофагов), фактически определяют те преимущества, которые получают тли, главное из которых – защита от естественных врагов и неблагоприятных погодных условий. Неоднократно отмечалось, что выживаемость посещаемых муравьями колоний

тлей значительно выше за счет снижения негативного влияния со стороны естественных врагов тлей (Way, 1963; Tilles, Wood, 1982; Fischer et al., 2001; Phillips, Willis, 2005; Matsuura, Yashiro, 2006).

Несмотря на защиту муравьев, процветание колоний тлей, как оказалось, в значительной степени зависит от вида муравьев-симбионтов (Bradley, Hinks, 1968; Addicott, 1978; Bristow, 1984). С одной стороны, это может быть обусловлено тем, что в определенных ситуациях муравьи не только собирают падь тлей, но и охотятся на этих насекомых (Cherix, 1987; Rosengren, Sundström, 1991; Sakata, 1994, 1995). Для этих целей муравьи могут использовать как разные виды тлей, так и симбионтов одного вида, но в разное время года (Брайен, 1986). Например, колонии *Cinara pruinosa* (Hartig) посещаются муравьями, начиная с июня, а позднее тли становятся их жертвами (Cherix, 1980). Хищническое поведение муравьев по отношению к симбионтам обычно проявляется при избытке углеводной пищи, возникшем в результате роста колоний трофобионтов (Rosengren, Sundström, 1991) или появления альтернативного источника пищи (Way, 1954; Offenberg, 2001). Аналогичная ситуация может возникнуть и при нехватке белковой пищи (Rosen, 1967; Pontin, 1978). Так, муравьи *L. flavus* Fabricius используют одни и те же виды корневых тлей как для сбора пади, так и для охоты, скармливая своим личинкам часть нимф тлей первого возраста (Pontin, 1978).

С другой стороны, это может быть связано с различиями в эффективности защиты тлей от естественных врагов. Единичные работы, в которых представлены результаты сравнительного анализа влияния на выживаемость тлей двух видов муравьев (Addicott, 1978; Bristow, 1984; Kaneko, 2007), дают основание полагать, что это предположение вполне обосновано. Однако степень влияния разных членов многовидовых сообществ муравьев на жизнеспособность тлей остается практически неизученной, т.к. обычно в статьях речь идет лишь об эффективности защиты тлей от определенных афидофагов муравьями отдельных видов (Stadler, Dixon, 2005; Kaneko, 2006; Harmon, Andow, 2007),

Существенные преимущества от взаимодействия с муравьями приводят к проявлению не прямой конкуренции трофобионтов за заботу муравьев в локальных сообществах (Cushman, Addicott, 1989; Fischer et al., 1997). Предпочтения муравьев, связанные главным образом с количеством и качеством пади (см. выше), определяют интенсивность посещения колоний, а возможно и хищнической деятельности муравьев. Исследования показали, что при взаимодействии *L. niger* с тремя видами тлей предпочтения муравьев (по мере снижения привлекательности тлей) распределились следующим образом: *Metopeurum fuscoviridae* – *Brachycaudus cardui* – *Aphis fabae* (Fischer et al., 2001). Конкуренция возможна как внутри, так и между видами тлей на одном или разных растениях, даже в посадках монокультур (Capinera, Rotsch, 1981; Cushman, Addicott, 1989). Это в свою очередь вынуждает тлей затрачивать больше усилий для повышения своей привлекательности для муравьев, а именно, выделять больше пади (Nixon, 1951; Banks, Nixon, 1958; Way, 1963; Kunkel, Kloft, 1977; Takeda et al., 1982) с определенным составом сахаров и аминокислот (Fischer, Shingleton, 2001; Yao, Akimoto, 2001), причем иногда даже в ущерб собственным интересам (Stadler, Dixon, 1998; Yao et al., 2000; Stadler et al., 2001). Так, для тлей *Aphis fabae*, посещаемых *L. niger*, отмечено снижение количества эмбрионов и скорости развития потомства (Stadler, Dixon, 1998). Тли *Tuberculatus quercicola*, посещаемые муравьями *Formica yessensis*, не только производили меньшее количество эмбрионов, но и сами имели меньшие размеры тела (Yao et al., 2000).

В целом, несмотря на значительное число работ, посвященных изучению симбиоза муравьев и тлей, к настоящему времени детально исследованы лишь отдельные аспекты взаимоотношений этих насекомых. Достаточно 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. Проведена детальная оценка преимуществ и затрат партнеров-симбионтов при взаимодействии (Flatt et al., 2000; Stadler et al., 2001; Phillips, Willis, 2005), а также оценка влияния различных факторов на производство пади (Lundgren, 2009). В

ходе эволюции муравьи и тли стали неотъемлемыми и отчасти неразрывными компонентами большинства наземных биоценозов. Выступая по отношению к тлям одновременно в роли хищника и активного симбионта (Pontin, 1978; Cherix, 1980, 1987; Брайен, 1986; Rosengren, Sundström, 1991; Sakata, 1995; Offenber, 2001), муравьи оказывают значительное влияние на видовой состав этих насекомых (Smith et al., 2008; Miñarro et al., 2010; Рябинин, 2015). Благодаря тесным взаимоотношениям муравьев и тлей, в сообществах формируются сложные системы трофобиотических связей. Установлено, что процветание тлей зависит от вида муравьев. Однако эффективность защиты симбионтов от их естественных врагов муравьями разных видов в едином видовом сообществе ранее не оценивалась. Изучение этологических аспектов взаимодействия муравьев с врагами тлей ограничивалось исследованием влияния муравьев на поведение афидофагов и их пищевую специализацию для конкретных пар видов (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.

Анализ классической и современной литературы показал, что взаимодействие муравьев и тлей в основном рассматривается для отдельных пар видов (Fischer et al., 1997, 2001; Flatt, Weisser, 2000; Rauch et al., 2002; Billick et al., 2007; Kaneko, 2007; Oliver 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). Вопросы, касающиеся формирования трофобиотических отношений насекомых на уровне сообществ, до настоящего времени практически не изучались. Роль в этом процессе разных видов муравьев, а также стратегии поведения муравьев при добывании углеводной пищи по-прежнему остаются неисследованными.

## ГЛАВА 2

### РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной главе приведено описание районов проведения работ, а также основных методов, использованных в ходе выполнения исследований. Для того чтобы максимально облегчить восприятие разнопланового материала, некоторые методические тонкости, связанные с выполнением отдельных задач, приведены в соответствующих главах.

#### 1.1 Районы работ

Исследования проводили в 1994–2014 гг. Новосибирской и Курганской областях, а также на территории Республики Алтай и Алтайского края (рис. 2.1).

**Территория Новосибирской области** характеризуется четко выраженной широтной зональностью с переходом от таежной зоны к степной (Куминова, 1973; Ильина, 1985), что находит свое отражение во взаимном проникновении и сложном сочетании зональных типов растительности (Ильина и др., 1976). В северной части области выделяют подзону южной тайги и подзону мелколиственных лесов (подтайга). Лесостепные ландшафты занимают почти половину площади и включают Приобскую лесостепь, лесостепь окраины Северо-Кузнецкой котловины, а также Барабинской равнины (Атлас... Новосибирской области, 1998). Степная зона занимает юго-западную часть территории области, представлена подзоной разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Вагина, 1962).

**Территория Курганской области** характеризуется сменой растительных сообществ от мелколиственных лесов (подтаежная зона) на севере до разнотравно-дерновинно-злаковых степей на юге, что объясняется последовательной сменой с севера на юг подзоны мелколиственных лесов (подтайга), северной и южной лесостепи и подзоны разнотравно-дерновинно-злаковых степей (Ильина, 1985). Лесостепные ландшафты занимают более половины площади Курганской области. Они представлены чередованием осиново-березовых лесов и перелесков с сельскохозяйственными землями.

**Алтайский край и Республика Алтай** (далее для краткости Алтай) расположены на юге Западной Сибири. На территории Алтайского края наблюдается переход от равнинного рельефа в центральной и западной части края к горным районам на юге и востоке. Республика Алтай представляет собой обширную горную область.

В Новосибирской и Курганской областях исследования проводили в лесостепной и степной зонах, на Алтае – на территориях, расположенных на разной высоте над уровнем моря от предгорий (Солтонский район Алтайского края) до высокогорий (Кош-Агачский район Республики Алтай) в лесах различного типа (светлохвойных, таежных) и тундровых сообществах.

Выявление трофобиотических связей муравьев с тлями и другими насекомыми проведено в окрестностях 78 пунктов (рис. 2.1): Новосибирская область (15), Курганская обл. (28), Республика Алтай (30) и Алтайский край (5). Районы и пункты сбора материала, а также типы биотопов, в которых проведен сбор материала, приведены в Приложении (Список 1, 2).

Детальное исследование различных аспектов взаимоотношений муравьев и тлей проводили в стационарных условиях в Новосибирской области: в сосновых и осиново-березово-сосновых рекреационных лесах г. Новосибирска ( $54^{\circ}57'$  с.ш.  $83^{\circ}06'$  в.д., 200 м н.у.м.) и в разнотравно-дерновинно-злаковой степи с осиново-березовыми колками в окрестностях г. Карасук ( $53^{\circ}44'$  с.ш.  $78^{\circ}02'$  в.д., 110 м н.у.м.), а также на территории Республики Алтай в пихтово-кедровых лесах в окрестностях п. Артыбаш ( $51^{\circ}47'$  с.ш.  $87^{\circ}15'$  в.д., 434 м н.у.м.). Исследования трофобиотических связей муравьев с тлями, а также использование муравьями других источников углеводной пищи в течение сезона проводили с мая по сентябрь-октябрь в многовидовых сообществах муравьев на 17 рабочих участках, расположенных в различных растительных сообществах: в осиново-березово-сосновых лесах (г. Новосибирск) – 5, в сосновых лесах (г. Новосибирск) – 6), в разнотравно-злаковой степи с осиново-березовыми колками (окр. г. Карасук) – 4, в пихтово-кедровых лесах (окр. п. Артыбаш) – 2 (Приложение: рис. 1).

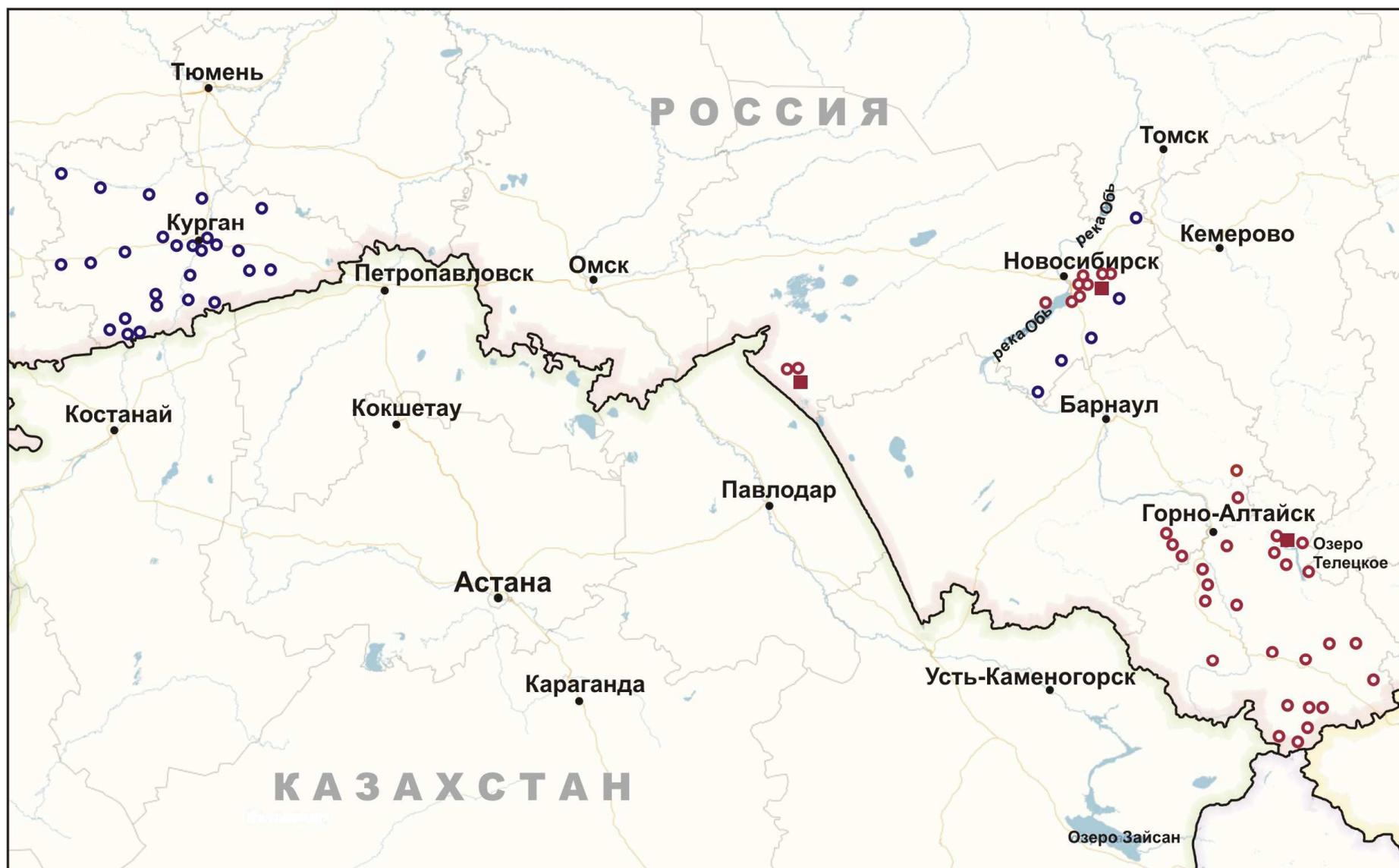


Рис. 2.1. Районы проведения исследований с пунктами сбора материала. Бордовым цветом обозначены места сборов автора, синим – других сборщиков; квадратами – места стационарных исследований.

## 2.2 Методы исследований

### 2.2.1 Видовой состав и трофобиотические связи муравьев и тлей

**Растительные сообщества.** В ходе предварительного обследования местности выявляли наиболее типичные растительные сообщества. В дальнейшем проводили описание всех растительных сообществ, где осуществлялся сбор материала.

**Выявление видового состава насекомых** проводили на маршрутах и рабочих участках. Маршруты (шириной 3 м) прокладывали таким образом, чтобы охватить наибольшее число растительных сообществ. Рабочие участки закладывали в наиболее типичных для данной местности биотопах. Для выявления тлей осматривали надземные и корневые части растений. В колониях тлей всегда отмечали присутствие/отсутствие муравьев и афидофагов. Для выявления трофобиотических связей с личинками пилильщика *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 (Hymenoptera, Blasticotomidae) осматривали все кусты папоротника, при этом использовали специально выделенные характерные признаки обитания личинок пилильщиков: изменения стержня вайи (потемнения, отверстия), выделения личинок в местах их расположения, а также присутствие муравьев (Бирюкова, Новгородова, 2008). В ряде случаев подсчитывали количество насекомых-симбионтов, одновременно находящихся на растении с трофобионтами (муравьев, тлей или личинок *B. filiceti*), а также афидофагов.

В ходе исследования отмечали любые источники углеводной пищи, используемые муравьями, что способствовало выявлению более полного спектра возможных вариантов углеводной пищи, потребляемой муравьями в течение сезона. Общая протяженность маршрутов за весь период исследований составила около 630 км. На рабочих участках обследование растений проводилось по 2–3 раза в течение сезона по мере смены растительных аспектов. На отдельных участках на протяжении нескольких лет проводился мониторинг трофобиотических связей (см. раздел 3.4).

Дополнительно для изучения видового состава и иерархической структуры многовидового сообщества муравьев на рабочих участках использовали метод углеводных приманок (Резникова, 2009). Кормушки с сахарным сиропом (15%) раскладывали по сетке метровых квадратов (обычно 121–441). Учеты (585) проведены на 117 площадках.

**Фиксация и определение таксономической принадлежности насекомых и растений.** Насекомых и растения собирали и монтировали, используя стандартные методики. Муравьев, тлей, личинок пилильщика *B. filiceti* и имаго афидофагов фиксировали в 70% спирте. Личинок хищников и паразитоидов (в мумифицированных тлях) выращивали до стадии имаго в лабораторных условиях. Насекомых содержали в пластиковых контейнерах (0.25 и 0.5 л), затянутых марлей, при естественном освещении и регулярном увлажнении. Каждые 2–3 дня в контейнеры с личинками афидофагов помещали части растений с тлями.

Сбор и фиксацию тлей выполняли по стандартным методикам (Шапошников, 1952, 1964). Помимо собственных сборов, обработаны материалы, собранные А.В. Гаврилюком, О.Б. Бирюковой, О.Ю. Южаковой, В.С. Сорокиной и А.С. Рябининым. Для идентификации видовой принадлежности тлей изготавливали тотальные микроскопические препараты в жидкости Фора. Идентификацию таксономической принадлежности проводили по определительным таблицам из нескольких источников (Шапошников, 1964; Пащенко, 1988; Blackman, Eastop, 1994, 2006, 2015; Heie, 1986; Quednau, 2003), при необходимости обращаясь к работам более частного характера. Определенные препараты сверяли с препаратами из фондовых коллекций ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) и ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург). Проверка определения основной части материала, а также определение отдельных видов проведены к.б.н. А.В. Стекольщиковым (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург). Синонимия тлей приведена по каталогу (Remaudière, Remaudière, 1997) с частичными

дополнениями (Eastop, Blackman, 2005; Holman, 2009; Blackman, Eastop, 2011, 2015; Favret, 2015). Материал хранится в ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск).

Идентификацию таксономической принадлежности муравьев проводили по определительным таблицам из нескольких источников (Длусский, 1967; Радченко, 1994а, б, 1996; Seifert, 2000; Czechowski et al., 2002 и др.). Проверка корректности определения проводилась путем сравнения с материалами фондовых коллекций ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) и Зоологического музея МГУ (г. Москва). Кроме того, определение отдельных видов было проверено д.б.н. А.Г. Радченко (Украина), проф. Зайфертом (Германия) и к.б.н. В. Зряниным (ННГУ, Нижний Новгород). Классификация муравьев приведена по Б. Болтону (Bolton, 2015) с единственным дополнением – деление рода *Formica* на четыре подрода (Длусский, 1967; Длусский, Зрянин, 2013). Материал хранится в ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск).

Определение афидофагов было проведено специалистами по разным группам: паразитические наездники тлей (к.б.н. Е.М. Давидьян; ВИЗР, г. Санкт-Петербург); галлицы (д.б.н. З.А. Федотова; Самарская ГСХА, пос. Усть-Кинельский); сетчатокрылые (д.б.н. В.В. Дубатов; ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск); паразитические наездники личинок сирфид и златоглазок (д.б.н. Д.Р. Каспарян; ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург); сирфиды (к.б.н. В.С. Сорокина; ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск); божьи коровки (А.С. Украинский; МГУ, г. Москва), клопы (к.б.н. В.А. Балахонова; КГУ, г. Курган). Неоценимую помощь в определении растений оказали д.б.н. Н.И. Науменко (КГУ, г. Курган) и Н.Н. Веснина (НГПУ, г. Новосибирск).

**Картирование участков.** На рабочих участках проводили картирование гнезд муравьев-доминантов *Formica* s. str., *Formica sanguinea* Latr. и *Lasius fuliginosus*. В отдельных случаях проводили детальное картирование кормовых участков доминантов с учетом их дорожной системы. При необходимости также отмечали кормовые деревья с указанием номера пробы

посещаемых тлей, а впоследствии их видов. Примеры карт кормовых участков приведены в Приложении (рис. 2–3).

**Оценка численности семей муравьев.** Поскольку характер исследований (в частности, изучение поведения муравьев) исключает возможность прямого подсчета рабочих особей в семье, оценку численности исследованных семей проводили до порядка: сотни муравьев ( $10^2$ ), тысячи особей ( $10^3$ ), десятки тысяч ( $10^4$ ), сотни тысяч ( $10^5$ ), миллион и более ( $10^6$ ).

Для этого были использованы литературные данные по численности гнезд исследованных видов (Dobrzańska, 1966; Длусский, 1967; Захаров, 1978; 1991; Резникова, 1983; 1999; Резникова, Богатырева, 1984; Богатырева, 1986; Брайан, 1986; Beckers et al., 1989; Пантелеева, 2004; Захаров, Федосеева, 2005), при этом учитывали характерные особенности гнезд муравьев (тип, структура, размерные характеристики купола и вала для капсульных гнезд, число секций для секционных гнезд и т.п.), а также территориальное и фуражировочное поведения муравьев.

**Переселение муравьев на новые участки.** Исследование видового состава и трофобиотических связей на участках до и после искусственного переселения гнезд рыжих лесных муравьев позволяет в течение нескольких лет отследить изменения и оценить воздействие муравьев на видовой состав тлей и формирование трофобиотических связей в сообществе.

Исследования проводили в 1998–2003 гг. в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка. В 2000 г. 24 крупных гнезда *Formica aquilonia* (с диаметрами оснований 1–4 м) были переселены на новое место (участок II). Сбор тлей на старой (участок I) и новой (участок II) территории длительно существовавшего поселения *F. aquilonia* проводили до и после переселения муравьев. Более подробно методика изложена в главе 3 (раздел 3.5).

## 2.2.2 Организация сбора пади у муравьев разных видов

**Наблюдения на растениях с трофобионтами.** Наблюдения проводили с июня по сентябрь / начало октября в периоды высокой активности муравьев. Продолжительность наблюдений за муравьями в колониях тлей в день варьировала от 1–2 часов в дождливую погоду до 5–7 часов в солнечные дни.

**Мечение насекомых.** Изучение индивидуального поведения невозможно без персонифицирования особей. Индивидуальное мечение муравьев проводили с помощью нитрокрасок. На брюшко, грудь и голову муравьев наносили краску, используя всевозможные комбинации точек различных цветов. На выбранных для исследований растениях с трофобионтами (тлями и личинками пилильщика *B. filiceti* мечение впервые пришедших («новеньких») муравьев проводили каждый день. Все новые метки заносили в журнал, а старые при необходимости обновляли. Это позволяло наблюдать за поведением одних и тех же особей на протяжении длительного периода времени (от нескольких дней до нескольких недель). Метки сохранялись до 80 дней.

**Хронометрирование.** Наблюдения за поведением муравьев при взаимодействии с трофобионтами сопровождались хронометрированием поведенческих реакций индивидуально помеченных муравьев с помощью секундомера.

Для анализа поведения из всего разнообразия признаков было выбрано 14 наиболее легко выделяемых и в то же время отражающих разные аспекты взаимодействия муравьев друг с другом и с трофобионтами (далее для краткости – элементы поведения). Выделенные элементы поведения состоят из блоков локомоций и поз.

1. Сбор пади – постукивание трофобионтов антеннами, сложенными определенным образом (скапус и жгутик располагаются под острым

углом друг к другу, при этом окончания антенн оказываются у самых жвал муравья) и сбор их выделений.

2. Положение покоя (готовность муравья к атаке) – неподвижная поза с периодическими движениями антенн из стороны в сторону, такое «сканирование» дает муравьям возможность мгновенно реагировать на любые изменения ситуации.
3. Трофаллаксис – передача жидкой пищи от одного муравья к другому.
4. Чистка – самостоятельная чистка муравьев.
5. Аллогрумминг – чистка других муравьев.
6. Поза «настороже» – неподвижная поза с раскрытыми жвалами, антенны направлены в сторону раздражителя.
7. Поза агрессии – стойка перед броском с широко раскрытыми жвалами, антенны направлены в сторону раздражителя и немного вверх; для муравьев *Formica* s. str. стойка с подогнутым брюшком, поза готовности брызнуть кислотой.
8. Выпады – обычно повторяющиеся быстрые резкие движения с раскрытыми жвалами в сторону раздражителя и обратно (без контакта с ним).
9. Наскоки (на раздражающие объекты) – резкие движения муравья с раскрытыми жвалами в сторону раздражителя до контакта с ним.
10. Резкие пробежки вдоль колонии тлей или вайи папоротника с личинками *Blasticotoma filiceti*.
11. Укусы – «короткие» укусы ( $\leq 2$  с), а также продолжительные укусы и/или серии укусов (2–10 с)
12. «Мертвая хватка» – продолжительный захват объекта жвалами и ногами (более 10 с), который сопровождается серией продолжительных укусов, а также подгибанием брюшка и выделением кислоты у *Formica* или использованием жала для умерщвления объекта нападения у *Myrmica*.
13. Исследовательская активность – обследование и переобследование разных частей кормового растения (стебель, листья и т.п.) с помощью почти выпрямленных антенн, в том числе во время переходов на другие

колонии тлей или вайи с личинками пилильщика в пределах одного кормового растения.

#### 14. Антеннальный контакт муравьев между собой.

Кроме того, отмечали время ухода грузенного падью муравья с растения и его возвращения на растение с трофобионтами. Наблюдения за отдельными муравьями, уходившими с растения с падью, показали, что все они направлялись в гнездо, откуда возвращались уже без груза. В связи с этим, время между уходом муравья в гнездо с падью и его возвращением на растение с трофобионтами относили к затратам на транспортировку.

В ходе анализа глубины специализации в группах сборщиков пади, учитывали данные только тех муравьев, которые постоянно работали в колонии тлей или регулярно появлялись в течение двух и более дней. Время наблюдений для каждого муравья представляет собой сумму всех периодов наблюдений за их поведением. В каждом случае началом отсчета считалось время начала наблюдений за поведением данного муравья на растении с трофобионтами, а финальной точкой – окончание наблюдений или (в случае, если фуражир не успел вернуться) тот момент, когда муравей покинул растение с трофобионтами.

В связи с тем, что время на транспортировку пади в гнездо определяется расстоянием до гнезда, для того чтобы исключить влияние этого фактора, бюджеты времени сборщиков пади рассчитывали, учитывая только время пребывания на растении с трофобионтами. При сравнительном анализе бюджетов времени сборщиков пади из разных «профессиональных» групп элементы 6–12 были объединены и составили «агрессивное поведение».

**Определение агрессивности муравьев.** Для определения потенциального уровня агрессивности муравьев была разработана универсальная стандартная шкала агрессивности в баллах (Новгородова, 2009), которая отражает порядок возрастания агрессии, направленной на раздражитель (табл. 2.1).

## Шкала агрессивности муравьев

Баллы	Ответная реакция на раздражитель	
1	Избегание	Избегание контактов, резкая смена направления движения при приближении к раздражителю.
2	Нейтральная	Игнорирование, поведение не изменяется.
3	Исследовательское поведение	Обследование (постукивание) раздражителя антеннами.
4	Поза «настороже»	Неподвижная поза с раскрытыми жвалами, антенны направлены в сторону раздражителя.
5	Поза агрессии	Стойка перед броском с широко раскрытыми жвалами, антенны направлены в сторону раздражителя и немного вверх; для муравьев <i>Formica</i> s. str. стойка с подогнутым брюшком, демонстрация готовности брызнуть кислотой.
6	Выпады	Обычно повторяющиеся быстрые резкие движения с раскрытыми жвалами в сторону раздражителя и обратно (без контакта с ним).
7	Наскоки	Резкие движения с раскрытыми жвалами в сторону раздражителя до контакта с ним.
8	Укусы	«Короткие» ( $\leq 2$ с), продолжительные укусы или серии укусов (3–10 с); при удалении раздражителя муравей его отпускает.
9	«Мертвая хватка»	Продолжительный захват объекта жвалами и всеми ногами ( $> 10$ с), который сопровождается серией продолжительных укусов, а также подгибанием брюшка и выделением кислоты у <i>Formica</i> или использованием жала для умерщвления объекта нападения у <i>Myrmica</i> .

С помощью этой шкалы достаточно просто оценивать уровень агрессивности муравьев по реакции представителей исследуемого вида на однотипный раздражитель. В качестве раздражителя могут выступать различные объекты, как естественные, так и искусственные, выбранные согласно целям и задачам исследования. К естественным объектам, в частности, относятся различные конкуренты, с которыми муравьи сталкиваются в природе (муравьи другого вида, афидофаги и т.п.).

Для выявления потенциального уровня агрессии муравьев была исследована реакция рабочих особей на искусственный раздражитель (препаровальная игла, поднесенная к муравью на расстояние около 1 см). Реакцию муравьев фиксировали в спокойной обстановке. Для оценки индивидуальной агрессивности муравьев тест проводили по 6 раз для каждой особи с интервалом между повторными предъявлениями раздражителя одному муравью около 15–20 минут. Оценку агрессивности муравьев проводили по стандартной 9-балльной шкале (табл. 2.1).

Разработанная методика позволяет тестировать агрессивность отдельных рабочих особей в различных ситуациях, муравьев одного вида из разных функциональных групп и т.п. В целом, тест на агрессивность позволяет количественно оценивать как реакцию муравьев одного вида на разные раздражители, так и реакцию разных муравьев на однотипный раздражитель. При изучении поведения муравьев по отношению к афидофагам использован адаптированный вариант методики с более подходящей для данного случая дробностью деления укусов по продолжительности, а также объединением агрессивных поз (см. ниже раздел 2.2.3).

### **2.2.3 Защита тлей от афидофагов муравьями разных видов: этологические аспекты взаимодействия муравьев и афидофагов**

Исследования проведены в природе путем подсаживания афидофагов в непосредственной близости от колоний тлей *Chaitophorus populeti*,

посещаемых муравьями *F. pratensis*, *C. herculeanus*, *L. fuliginosus* и *L. niger*, а также методом парного ссаживания насекомых в лаборатории.

В тестах парного ссаживания при изучении поведения сборщиков пади, взятых из природы, и афидофагов (раздел 5.2, 5.3) муравья помещали в небольшой контейнер (14x14x5 см), после периода адаптации (5–10 мин.) по очереди подсаживали разных афидофагов с интервалом 10–15 минут между тестами. Предварительные наблюдения в полевых условиях показали, что первая реакция муравьев по отношению к врагам тлей, независимо от их вида, обычно определяет исход столкновения (а именно, будет ли возможность у афидофага атаковать тлей или нет). В связи с этим наблюдение за поведением насекомых проводили до первого контакта, но не более 15 минут. После каждой серии экспериментов пластиковые контейнеры и инструменты тщательно промывали и обрабатывали спиртом.

Отмечали поведенческие реакции насекомых при сближении и/или контакте. Для муравьев: (1) *избегание* – избегание контактов, резкая смена направления движения при приближении к афидофагу; (2) *нейтральная реакция* – игнорирование афидофага; (3) *исследовательская активность* – обследование афидофага антеннами; (4) *агрессивные позы*: «поза настороже» – стойка почти без движения с раскрытыми жвалами и приподнятыми антеннами, направленными в сторону афидофага; «поза агрессии» – стойка с подогнутым брюшком, демонстрация готовности брызнуть кислотой; (5) *выпады* – резкие движения с раскрытыми жвалами в сторону раздражителя без контакта с ним; (6) *наскоки* – резкие движения с раскрытыми жвалами до контакта с раздражителем; (7) *укусы* – «короткие» укусы ( $\leq 2$  с), (8) *серии укусов* (3–10 с); (9) «*мертвая хватка*» – продолжительный захват афидофага жвалами и ногами ( $>10$  с), который сопровождается серией продолжительных укусов, а также подгибанием брюшка и выделением кислоты у *Formica* или использованием жала для умерщвления объекта нападения у *Myrmica*. Все реакции муравьев согласно степени их агрессивности были разделены на «неагрессивные» (1–4) и «агрессивные»

(5–9). В случае, когда в ходе первого контакта с афидофагом муравей демонстрировал целый спектр реакций, быстро сменяющих друг друга, при анализе учитывали наиболее агрессивную реакцию.

Для афидофагов фиксировали три основных тактики поведения: (1) *избегание* – резкая смена направления движения; (2) *замирание* – прекращение движения, втягивание/прижимание конечностей; (3) *химическая защита* – использование различных химических веществ для защиты от нападающих. В случае столкновения муравьев с химзащитой афидофага фиксировали время, затраченное муравьем на чистку.

Насекомых для проведения лабораторных экспериментов собирали в природе (Заельцовский парк г. Новосибирска) за 2–3 дня до тестирования (афидофагов – с разных растений, муравьев – в колониях тлей *Symydobius oblongus*) и содержали в контейнерах (30x30x20 см) с растениями, заселенными тлями. Чтобы исключить влияние размера личинок на поведение муравьев, в тестах использованы личинки одной размерной категории (12–14 мм). Для проверки видовой принадлежности личинок афидофагов помещали в отдельные контейнеры и выращивали до стадии имаго.

**Поведение сборщиков пади из природы по отношению к афидофагам** (раздел 5.2) исследовано для шести видов муравьев (*F. rufa*, *F. pratensis*, *L. fuliginosus*, *L. niger*, *C. saxatilis*, *M. rubra*) и афидофагов пяти разных типов (взрослые особи и личинки божьих коровок (*Coccinella septempunctata* L., *Harmonia axyridis* (Pall.)) и златоглазок (*Chrysopa perla* L., *Chrysotropia ciliata* (Wesm.)), личинки сирфиды *Syrphus ribesii* (L.)). Группы имаго и личинок божьих коровок и златоглазок состояли из особей двух видов (1:1). Объединение данных оказалось возможным, т.к. достоверных различий в поведении муравьев по отношению к афидофагам разных видов в смешанных группах не выявлено (тест Фишера,  $p > 0.05$ ). Афидофаги, атакованные муравьями (в случаях, когда муравьи демонстрировали наскоки, укусы и «мертвую хватку») или обследованные ими, далее в экспериментах

не использовались. Насекомые, не имевшие непосредственных контактов с муравьями, могли быть использованы в экспериментах от 1 до 3 раз с интервалами между тестами не менее 60 минут. В течение этого времени их содержали в контейнерах с растениями, заселенными тлями. Для того чтобы провести сравнительный анализ степени защиты тлей муравьями в целом от подвижных имаго и малоподвижных личинок афидофагов, данные тестов с личинками и имаго были объединены и сформировали две выборки.

**Поведение афидофагов при встрече с муравьями** (раздел 5.3) исследовано для наиболее обычных и многочисленных в исследованных сообществах афидофагов (имаго и личинок божьих коровок *Harmonia axyridis* и златоглазок *Chrysotropia ciliata*, а также личинок сирфид *Syrphus ribesii*) при встрече с различными муравьями. Из результатов тестов парного ссаживания с муравьями проанализированы данные только тех афидофагов, которые были протестированы лишь один раз. Эксперименты в природе проводили в разнотравно-злаковой степи с осиново-березовыми колками в окр. г. Карасук (Новосибирская область). В природе и лаборатории протестировано по 20 особей афидофагов каждой группы. Кроме того, ряд наблюдений за поведением афидофагов в колониях тлей сделан в ходе многолетних (2003–2012 гг.) исследований трофобиоза муравьев и тлей в лесных и степных растительных сообществах на территории Новосибирской области.

#### **2.2.4 Роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей**

Влияние индивидуального и социального опыта на поведение сборщиков пади по отношению к врагам тлей исследовано с помощью депривационного эксперимента, достаточно широко используемого в этологии (Фабри, 1976; Дьюсбери, 1981; Зорина и др., 1999), а для муравьев впервые примененного в 1987 году (Резникова, Васильева, 1987).

Исследование проведено 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). Углеводную пищу муравьи получали на кормушках с сахарным сиропом. В качестве белковой пищи муравьям предлагали личинок *Tenebrio molitor* L. и измельченные вареные яйца. Среди «наивных» муравьев для тестов выбирали только тех рабочих, которые регулярно посещали углеводные кормушки. Предварительные исследования формирования процесса сбора пади у «наивных» муравьев показали, что именно такие рабочие обычно впоследствии занимаются сбором пади тлей. Все насекомые были протестированы только один раз.

Чтобы ответить на вопрос, *узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте* (раздел 6.1), 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). Известно, что в лабораторных условиях представители рода *Formica* приступают к активной фуражировочной деятельности в возрасте около 3–5 недель (Резникова, Новгородова, 1998а). Тем не менее, для проверки гипотезы о возможном влиянии возраста на формирование агрессивных реакций у «наивных» муравьев проведено дополнительное исследование поведения «наивных» муравьев, возраст которых превысил один год.

Сборщиков пади из природы собирали за 2–3 дня до тестирования. В 2009 г. тесты проводили с афидофагами пяти разных типов: личинки и имаго божьих коровок (*C. septempunctata*, *H. axyridis*), личинки и имаго златоглазок (*Ch. perla*, *Ch. ciliata*), личинки сирфиды *S. ribesii* (подробнее о группах см. раздел 2.2.3, подраздел «Поведение сборщиков пади из природы по

отношению к афидофагам»); в 2012 г. – с имаго божьих коровок *H. axyridis* и личинками сирфиды *S. ribesii*.

Исследование *роли опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей* (раздел 6.2) проведено в 2012 г. В экспериментах 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 «наивных» семей. В тестах парного ссаживания с муравьями использованы имаго божьей коровки *H. axyridis* и личинки сирфиды *Meligramma triangulifera* (Zett.), способные использовать химическую защиту для снижения агрессивности муравьев. Муравьев из контрольной семьи содержали в тех же условиях, что и «наивных» муравьев, за исключением одного: помимо кормушек с сахарным сиропом, муравьи могли посещать две небольших колонии тлей *Chaitophorus populeti* (состоящие из 3 и 5 бескрылых взрослых особей) на веточках осины, выставленных на арену в сосудах с водой. Это позволило выявить сборщиков пади, которые и были протестированы, в то время как сахарный сироп по-прежнему составлял основную часть рациона муравьев из контрольной семьи.

Исследования проведены путем *парного ссаживания* муравьев и афидофагов. Схема тестирования в обоих случаях была сходна с вышеизложенной (см. раздел 2.2.3), за исключением мелких деталей, которые приведены ниже. При изучении вопроса о том, *узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте* (раздел 6.1), муравья помещали в небольшой контейнер (14x14x5 см; данные 2009 г.) или чашку Петри (диаметр 10 см; данные 2012 г.), после периода адаптации (5–10 мин.) к нему по очереди подсаживали разных афидофагов с интервалом 10–15 минут между тестами. Наблюдение за поведением насекомых проводили до первого контакта, но не более 15 минут.

При изучении *роли опыта во взаимодействии с врагами тлей* (раздел: 6.2) парное ссаживание муравьев и афидофагов проводили в чашках Петри

(диаметр 10 см) с интервалом 20–30 мин., за поведением насекомых наблюдали в течение 10 минут, а в случае столкновения с химической защитой афидофага – до следующего контакта насекомых (но не более 30 минут).

При сближении и/или контакте муравьев и афидофагов отмечали те же поведенческие характеристики, что и в тестах с муравьями, взятыми из природы (см. раздел 2.2.3). Подробности процесса сбора, содержания и выбора насекомых для тестов (см. раздел 2.2.3).

Во всех экспериментах парного ссаживания после каждой серии тестов пластиковые контейнеры и инструменты тщательно промывали и обрабатывали спиртом.

## **2.3 Обработка полученных данных**

Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Microsoft Excel. Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили с помощью критерия Шапиро-Уилка. В тексте и таблицах при нормальном распределении признаков выборку представляли в виде среднего и стандартного отклонения ( $\text{mean} \pm \text{SD}$ ); в противном случае –  $Me [25; 75]$  ( $Me$  – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) (Гланц, 1999).

### **2.3.1 Трофобиотические связи муравьев и тлей**

Для того чтобы ответить на вопрос, что оказывает воздействие на число видов тлей, связанных с муравьями, проведена оценка влияния следующих параметров: вид муравьев, число видов тлей в биотопе, присутствие муравьев *Formica* s. str. и *F. (Serviformica)*, а также зональность (на примере Новосибирской области).

Для того чтобы минимизировать возможное влияние на результат степени изученности трофобиотических связей, в анализе использованы данные лишь тех сообществ, где было проведено детальное исследование связей с тлями муравьев разных видов. Кроме того, чтобы максимально снизить влияние растительности при проведении сравнительного анализа

(разделы: 3.3–3.5) во всех случаях выбирали однотипные растительные сообщества.

Распределение всех данных отличалось от нормального (критерий Шапиро-Уилка,  $p < 0.05$ ), поэтому влияние выбранных факторов на широту спектра связей с мирмекофильными тлями у муравьев разных видов, проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLM, распределение Пуассона,  $\chi^2$  тест).

### **2.3.2 Организация сбора пади у муравьев разных видов**

**Функциональная дифференциация в группах сборщиков пади.** Для выявления специализации (наличия или отсутствия «профессиональных» групп (в дальнейшем для краткости – «профгрупп»)) среди сборщиков пади отдельных видов выясняли сходство между бюджетами времени отдельных муравьев методом иерархического кластерного анализа (показатель сходства коэффициент корреляции Пирсона; метод полной связи).

Усредненные бюджеты времени муравьев из отдельных кластеров («профгрупп») сравнивали методом ранговой корреляции Спирмена: положительная корреляция ( $R_s \text{ real} > R_s \text{ critical } 0.05 = 0.78$ ,  $n=7$ ) между данными фуражиров из разных кластеров показывает значительное сходство их бюджетов времени и функций, соответственно (Урбах, 1964).

Все выделенные «профгруппы» были названы согласно основным функциям входивших в них сборщиков пади (т.е. по преобладающим поведенческим реакциям фуражиров). «Пастухи» отвечают за сбор пади, «сторожа» охраняют тлей от конкурентов, «разведчики» занимаются поиском новых колоний тлей, «транспортровщики» обеспечивают транспортировку пади в гнездо. «Дежурные» муравьи постоянно находятся в колонии тлей, собирают падь и защищают трофобионтов от различных конкурентов. Неспециализированные фуражиры занимаются поиском новых колоний тлей, собирают падь и относят ее в гнездо самостоятельно.

Анализ изменчивости некоторых поведенческих реакций (сбор пади, положение покоя (готовность к атаке), трофаллаксис, агрессивные реакции, исследовательская активность) муравьев одного вида из разных «профгрупп» в колониях тлей проведен с помощью теста Краскела-Уоллеса. Для того чтобы выяснить основные функции рабочих из разных «профгрупп» с помощью критерия Манна-Уитни сравнили долю времени, проведенного муравьями из разных «профгрупп» на растении с тлями и затраченного на выполнение различных действий, а также потенциальную агрессивность муравьев.

Степень связи между количеством тлей и муравьев, одновременно находящихся в колонии тлей, оценивали с помощью корреляции Пирсона.

**Влияние вида и размера семьи муравьев, вида тлей и сезонности на организацию сбора пади муравьями** было проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ). Влияние вида тлей дополнительно проанализировано на примере муравьев *Formica polyctena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. (S.) cunicularia*, *L. fuliginosus*, *L. niger*, а также муравьев рода *Myrmica* (*M. rubra* и *M. ruginodis*). Влияние сезонности (месяца, когда проводились исследования) проанализировано на примере муравьев *Formica* s. str., демонстрировавших наиболее сложные стратегии поведения при сборе пади.

Воздействие на поведение муравьев, собирающих падь, размера их семей проанализировано как на межвидовом уровне для муравьев 12 видов (GLZ), так и на внутривидовом, на примере муравьев *F. cunicularia* (двухсторонний критерий Фишера). На внутривидовом уровне проведен сравнительный анализ доли охраняемых колоний тлей у семей с низкой ( $10^2$ ) и более высокой ( $10^3$ ) численностью.

Для выяснения характера зависимости между размером семьи и уровнем функциональной дифференциации среди сборщиков пади (тип сбора пади) применили метод ранговой корреляции Спирмена. Чтобы исключить

возможное влияние сезонных изменений в активности муравьев, были проанализированы данные только летних наблюдений (июнь-август).

### **2.3.3 Защита тлей от афидофагов муравьями разных видов**

**Встречаемость афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями.** Характер связи между размером семьи муравьев и степенью защиты тлей муравьями оценили с помощью корреляции Спирмена между размерным классом семей муравьев (табл. 4.1) и долей колоний тлей с афидофагами среди исследованных для каждого вида муравьев. Встречаемость афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями, сравнили с помощью критерия Краскела-Уоллеса. Для анализа доли колоний тлей с афидофагами среди колоний тлей, посещаемых разными муравьями, использовали критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ ) с поправкой Йейтса на непрерывность и поправкой Бонферрони при множественных сравнениях.

**Этологические аспекты взаимодействия муравьев и афидофагов.** Для выявления специфики поведения муравьев разных видов по отношению к различным афидофагам (сравнение доли «агрессивных» и «неагрессивных» реакций) использован критерий  $\chi^2$  с поправкой Йейтса и поправкой Бонферрони.

Для сравнения частоты применения разными афидофагами активной химической защиты в ответ на нападение муравьев (доля нападений муравьев, сопровождавшихся химической защитой) использован точный критерий Фишера с поправкой Бонферрони. Время, затраченное муравьями на чистку после столкновения с химической защитой разных афидофагов, сравнили с помощью критерия Манна-Уитни с поправкой Бонферрони.

### **2.3.4 Роль социального и индивидуального опыта сборщиков пади во взаимодействии с врагами тлей.**

В связи с тем, что распределение полученных данных (агрессивность муравьев, частота атак и различных поведенческих реакций в репертуаре

муравьев и время от получения негативного опыта от химзащиты афидофагов до очередного контакта с ними) отличается от нормального ( $p < 0.05$ , критерий Шапиро-Уилка), при анализе были использованы непараметрические критерии.

Влияние типа афидофага, опыта муравья, года проведения эксперимента, а также возраста на поведение муравьев по отношению к врагам тлей (соотношение «агрессивных» и «неагрессивных» реакций), а также влияние типа афидофага, опыта и агрессивности муравьев на поведение афидофагов было проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ).

Для выявления специфики поведения сборщиков пади из природы и «наивных» муравьев вычисляли долю «агрессивных» и «неагрессивных» реакций по отношению к афидофагу, а также встречаемость отдельных реакций (доля особей группы, продемонстрировавших определенную реакцию на афидофага). Для афидофагов оценивали долю различных тактик в их поведении при столкновении с муравьями из разных групп. Для сравнительного анализа во всех случаях использован двухсторонний точный критерий Фишера, а в случае множественных сравнений при сопоставлении долей «агрессивных» и «неагрессивных» реакций – с поправкой Бонферрони.

Для сравнения независимых выборок муравьев по агрессивности, которую они демонстрировали в контактах с афидофагами, частоте нападений на афидофага и частоте поведенческих реакций в репертуаре муравьев из разных групп использовали критерий Манна-Уитни, в случае множественных сравнений – с поправкой Бонферрони.

Для сравнительного анализа встречаемости отдельных элементов поведения в репертуаре муравьев из разных групп использован точный критерий Фишера. Для сравнения реакции муравьев из двух зависимых выборок (сравнение агрессивности и частоты нападений муравьев при предъявлении разных стимулов, а также агрессивности муравьев до и после столкновения с химзащитой афидофагов) применяли критерий Уилкоксона.

## 2.4 Материал исследований

Всего было собрано и обработано 4347 проб, в которых содержалось 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 из четырех родов: *Formica* – 7, *Lasius* – 2, *Camponotus* – 1, *Myrmica* – 2. Для исследований были выбраны от 2 до 11 семей муравьев каждого вида (см. глава 4, табл. 4.1): *Formica polyctena* и *F. aquilonia* – по 4 семьи, *F. lugubris* – 3 семьи; *F. pratensis* – 4; *F. cunicularia* – 11 семей; *F. fusca* и *F. candida* – по 5 семей, *Camponotus saxatilis* – 3; *Lasius fuliginosus* – 3 семьи; *L. niger* – 4; *Myrmica rubra* – 5; *M. ruginodis* – 2 семьи. Наблюдения за поведением сборщиков пади для всех исследованных семей муравьев проводили на 3–10 колониях тлей модельных видов (табл. 2.2 и 4.1) и пяти кустах кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth) с личинками пилильщика *B. filiceti*.

Индивидуально были помечены около 200–800 рабочих каждого из исследованных видов: *F. polyctena* – 794 особей; *F. aquilonia* – 178 особей; *F. lugubris* – 162; *F. pratensis* – 215; *F. (S.) cunicularia* – 486; *F. (S.) fusca* – 94; *F. (S.) candida* – 236; *C. saxatilis* – 197; *Lasius fuliginosus* – 237; *L. niger* – 269; *Myrmica rubra* – 127; *M. ruginodis* – 89.

Поведение муравьев при трофобиозе с тлями детально исследовано для 30–226 особей разных видов: *Formica polyctena* – 226; *F. aquilonia* – 62; *F. lugubris* – 30; *F. pratensis* – 67; *F. (S.) cunicularia* – 95; *F. (S.) fusca* – 36; *F. (S.) candida* – 97; *Camponotus saxatilis* – 57; *Lasius fuliginosus* – 67; *L. niger* – 40; *Myrmica rubra* – 98; *M. ruginodis* – 41. Поведение муравьев при взаимодействии с личинками пилильщиков детально исследовано для 73 муравьев *F. polyctena*.

Время наблюдений за муравьями в отдельных колониях тлей составило от 15 до 115 часов, на кустах папоротника – от 20 до 40 часов. Количество муравьев для детальных наблюдений и время наблюдений зависело главным

образом от численности семей и сложности поведения муравьев исследованных видов. Время наблюдений за поведением сборщиков пади составило около 1600 часов при взаимодействии с тлями, около 200 часов – при взаимодействии с личинками пилильщика *B. filiceti*.

В ходе изучения **эффективности защиты тлей муравьями разных видов** всего было исследовано 3816 колоний тлей, посещаемых муравьями 20-ти видов из пяти родов подсемейств Formicinae (16 видов) и Myrmicinae (4 вида) (табл. 4.1). В связи с тем, что для муравьев *M. scabrinodis* было найдено недостаточное для анализа число колоний тлей (менее 25), степень защиты тлей от афидофагов проанализирована для муравьев только 19 видов.

**Поведение муравьев-сборщиков пади по отношению к афидофагам** изучено на примере шести видов муравьев (*Formica rufa*, *F. pratensis*, *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *Camponotus saxatilis*, *Myrmica rubra*). В целом, проведено по 150 тестов парного ссаживания с афидофагами (имаго и личинок божьих коровок и златоглазок, а также личинок сирфид). Протестировано по 30 особей из каждой группы насекомых.

**Роль индивидуального опыта во взаимодействии сборщиков пади с афидофагами** исследована на примере лугового муравья *Formica pratensis*.

Для ответа на вопрос, *узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте* (раздел 6.1), среди «наивных» муравьев и в контроле было протестировано: в 2009 г. – по 30 особей, в 2012 г. – по 20. На муравьях каждой группы в 2009 г. выполнено по 150 тестов, в 2012 г. – по 40; для каждой группы афидофагов проведено по 30 и 20 тестов, соответственно.

При изучении *роли опыта во взаимодействии с врагами тлей* (раздел: 6.2) протестировано по 40 муравьев из каждой группы («наивные» и контроль), проанализировано 160 этограмм, что соответствует приблизительно 30 ч наблюдений. Кроме того, в ходе предварительных экспериментов для 7-ми «наивных» муравьев тесты проведены только с личинками сирфид.

## 2.5 Краткая характеристика модельных видов муравьев и тлей

**Муравьи.** Для детальных исследований были выбраны 13 видов муравьев: *Formica polyctena*, *F. aquilonia*, *F. rufa*, *F. lugubris*, *F. pratensis*, *F. cunicularia*, *F. fusca*, *F. candida*, *Camponotus saxatilis*, *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *Myrmica rubra* и *M. ruginodis*. Ниже приведены их краткие экологические характеристики, составленные с использованием следующих литературных источников: Добржанская (Dobrzanska, 1958, 1966); Длусский (1967); Дмитриенко, Петренко (1976); Захаров (1972, 1978, 1991); Мариковский (1979); Резникова (1983); Резникова, Шиллерова (1978); Резникова, Куликов (1978); Резникова, Самошилова (1981); Брайен (1986); Бугрова, Резникова (1989); Купянская (1990); Чеховский с соавторами (Czechowski et al., 2002); Длусский, Зрянин (2013).

*Formica (Formica) rufa* Linnaeus, 1761. Относится к группе рыжих лесных муравьев. Широко распространен, обитает в лесных биотопах, чаще встречается в хвойных и смешанных лесах. Может обитать в лесах с густым подлеском, но предпочитает хорошо прогреваемые поляны, опушки и просеки. Строит гнезда с большими куполами из растительных остатков (часто диаметром более метра). Формирует моно- и полигинные семьи (численность самок обычно не превышает 100 особей) численностью порядка  $10^5$ - $10^6$  рабочих особей. Обычно живет одиночными семьями, большие колонии образует редко. Семьи используют обширные охраняемые территории с постоянными границами и сетью фуражировочных дорог. Характерно вторичное деление территории, то есть закрепление обрабатываемых участков за постоянными по составу группами фуражиров. Муравьи питаются различными беспозвоночными и падью тлей.

*Formica (F.) polyctena* Foerster, 1850. Относится к группе рыжих лесных муравьев. Широко распространен, обитает в лесной и лесостепной зонах. Предпочитает прогреваемые опушки, поляны и обочины дорог, чаще встречается в лиственных и смешанных лесах, однако может обитать и в хвойных лесах. Часто образует крупные полигинные семьи (численность

самок может достигать нескольких тысяч). Гнезда обычно крупнее, чем у *F. rufa* (до 3 м в диаметре), численностью порядка  $10^6$  рабочих особей.

Образует большие колонии, одиночные гнезда встречаются редко. Как и *F. rufa* используют обширные охраняемые территории с сетью фуражировочных дорог и вторичным делением территории. Муравьи питаются различными беспозвоночными и падью тлей.

*Formica (F.) aquilonia* Yarrow, 1955. Относится к группе рыжих лесных муравьев. Обитает в хвойных и смешанных лесах. В отличие от *F. polyctena*, более холодолюбивый вид, в одних и тех же районах встречается в более тенистых и влажных лесах. Как правило, образует большие колонии. По строению гнезд, организации кормового участка, характеру питания и почвообразующей деятельности сходен с *F. polyctena*.

*Formica (F.) lugubris* Zettersted, 1840. Относится к группе рыжих лесных муравьев. Наиболее холодолюбивый вид из группы *Formica rufa*. В отличие от других видов группы выбирает наиболее тенистые и увлажненные леса. Обычно образует моногинные семьи. Полигиния также отмечена, в случае формирования полигинных семей возможно формирование крупных колоний. По строению гнезд, организации кормового участка и характеру питания сходен с *F. polyctena*.

*Formica (F.) pratensis* Retzius, 1783. Широко распространен, в лесостепной зоне селится преимущественно на остепненных участках и в редких молодых лиственных и сосновых лесах. В лесостепи луговой муравей является эвритопным видом. Строит гнезда капсулы, которые обычно имеют плоский купол из частичек почвы и крупного растительного материала и широкий земляной вал. Численность семей может достигать нескольких десятков тысяч особей. Характерны моногинные монокалические семьи с населением до 10 тыс. особей. С продвижением на юг все чаще встречаются полигинные поликалические поселения. Использует обширные охраняемые территории с сетью заглубленных в почву дорог. Характерно вторичное деление территории. Каждая дорога посещается постоянной по составу

группой фуражиров. Более того, в каждой относительно постоянной зоне дороги имеется постоянный контингент активных и пассивных фуражиров. Для монокалических моногинных семей лугового муравья со средней численностью характерна мобилизация разведчиками пассивных фуражиров с дороги. При росте численности семьи система фуражировки меняется в сторону сходства с рыжими лесными муравьями. Для этого вида описано максимальное разнообразие систем фуражировки в роде *Formica*. В питании значительное место занимает падь тлей и различные беспозвоночные животные.

*Formica (Serviformica) cunicularia* Latreille, 1798. Степной вид. Обычен в лиственничниках, сосняках и на вырубках. В лесостепной зоне встречается на ксерофитных участках, задернованных полянах сосновых лесов, свежих песчаных почвах остепненных участках. Заселяет преимущественно биотопы с редким и низким травостоем, разреженные участки леса, опушки леса, селится вдоль дорог. Один из массовых видов муравьев степных биоценозов, где в основном заселяет опушки колков и пастбищные земли. Строит земляные гнезда двух типов: либо без наружных построек (секционные), либо с земляными холмиками, так называемые гнезда-капсулы. Тип гнезда зависит от численности семьи. Семьи средней численности строят гнезда первого типа, состоящие из 1–4 секции с населением 500–800 особей в каждой. Семьи численностью 2.5–6 тысяч особей строят гнезда-капсулы с земляным куполом. Они возвышаются над землей на 5–10 см, имеют диаметр 60–80 см и несколько входов, соответствующих числу подземных стволов. Семьи различной численности имеют приблизительно равные по площади кормовые участки: 16–18 м<sup>2</sup> – у семьи с односекционным гнездом и 17–19 м<sup>2</sup> – у семьи с гнездом-капсулой. Кормовой участок семей с секционными гнездами не имеет охраняемых границ. Однако при увеличении численности семьи и переходе к жизни в гнезде капсуле у семей появляется охраняемая территория. Предпочитает мелкую живую добычу, в большинстве своем это цикадки и мелкие клопы. Питается падью тлей. В отсутствие *F. pratensis* этот

вид доминирует на пастбищах, в значительной мере способствуя почвообразовательным процессам и восстановлению растительного покрова.

*Formica (S.) fusca* Linnaeus, 1758 Типично лесной вид, заселяет разнообразные станции в сосновых и лиственных лесах. Селится как во влажных, так и в сухих местообитаниях с разреженным древостоем. Живет либо небольшими моногинными или полигинными семьями (несколько сотен особей). Гнезда располагаются в земле, под камнями, в пнях, в поваленных стволах, в корневых лапах живых деревьев, в подстилке, а также в земляных кочках и под камнями. Не имеет охраняемой территории. Характерна одиночная фуражировка. Значительное место в рационе занимают различные группы беспозвоночных. Собирает падь тлей. Малоактивный хищник, в питании преобладают мертвые насекомые.

*Formica (S.) candida* F. Smith, 1878. Широко распространен в лесных и горных массивах Сибири, Приморского края, Северной Кореи и Японии. Характерны семьи с различной численностью рабочих: от нескольких сотен до нескольких тысяч. Тип гнезда зависит от местообитания и численности семьи. На степных участках, как правило, селится под камнями и в кратерообразных гнездах, на участках с густой высокой растительностью – в конусовидных гнездах с куполом из земли и растительных остатков. Небольшие семьи строят секционные гнезда (численность особей в каждой секции от одной до нескольких сотен). При значительном увеличении численности муравьи могут переходить к строительству гнезд-капсул, при этом у семей появляются охрана кормовых участков и вторичное деление территории (Резникова, Шиллерова, 1978).

*Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798). Пахучий муравей-древоточец широко распространен в Европе и Азии, преимущественно в зоне широколиственных лесов. Строит картонные гнезда в ослабленных живых деревьях (береза, ель, дуб, тополь). Картон состоит из кусочков древесины, размягченных падью. Использует охраняемые территории с постоянными фуражировочными дорогами и подземными тоннелями, которые тянутся от гнезда на много

метров. Тоннели, так же как и гнездо, продолжением которого они служат, выложены картоном. Характерно вторичное деление территории. В питании значительную роль играют насекомые и падь тлей.

*Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895. Типично лесной вид, обитает в сухих местах, на полянах, опушках; в лесах поселяется на осветленных участках. Гнезда муравьев располагаются в земле, под сучьями остатками древесины, стволов, часто под камнями. Под этими укрытиями находятся прогревочные камеры с личинками и куколками. От гнезда отходит серия надземных и подземных троп, ведущих к кормовым деревьям и к другим гнездам. Гнезда имеют секционную структуру, состоят из 1–3 секций, включающих 2–3 подземных ствола глубиной около 1 м. Население каждой секции составляет 600–1000 особей. Характерна групповая фуражировка с использованием пахучего следа на относительно постоянной, частично охраняемой территории кормового участка. Питается падью тлей и различными беспозвоночными животными.

*Lasius niger* (Linnaeus, 1758) Черный садовый муравей широко распространен в лесах, особенно многочисленные поселения располагаются на достаточно освещенных и прогреваемых участках по обочинам дорог, на полянах. Экологически пластичный вид. Заселяет участки, подвергающиеся антропогенному воздействию: сады, газоны и т.д. Характерно большое разнообразие в гнездостроении. Гнезда могут располагаться в пнях, стволах и ветвях, под корой и в толще древесины, в прикорневой части живых деревьев. Земляные гнезда представляют собой систему ходов с насыпным холмиком до 40 см высотой и 60 см диаметром. Использует частично охраняемый кормовой участок. Распределение муравьев по кормовому участку мозаично. Троп обычно нет. Лишь в некоторых случаях были обнаружены очищенные и даже заглубленные на некотором протяжении тропы. Благодаря своей массовости, в луговых и разреженных лесных биотопах он играет заметную роль в почвообразовательных процессах. В

питании большую долю составляют членистоногие и падь тлей. Отмечено питание нектаром цветов.

*Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758). Эвритопный вид, один из наиболее гигрофильных среди *Myrmica* и в тоже время наиболее толерантный к условиям обитания. Распространен в различных биотопах (от мезофильных до очень сухих). Многочислен на лугах с высоким уровнем грунтовых вод. Гнезда устраивает под корой, в прикорневых участках старых пней, в почве под слоем подстилки или под камнями в тени деревьев. Часто встречается в антропогенных местообитаниях (сады, парки, агроценозы). Семьи обычно полигинные, численностью несколько тысяч особей (в редких случаях свыше 10 тыс. рабочих), могут формировать поликалические поселения. Питается мелкими членистоногими, падью тлей и червецов (в том числе и на деревьях), а также нектаром цветов.

*Myrmica ruginodis* Nylander, 1846. Широко распространенный вид. Часто встречается во влажных лесах, где замещает *M. rubra*. В горах (на высоте свыше 1000 м н.у.м.) часто встречается и на открытых пространствах. Один из наименее термофильных видов из *Myrmica*. Избегает сухих и антропогенных местообитаний. Живет моно- и полигинными семьями. Селится в пнях, а также строит земляные холмики примитивного типа (без ходов внутри). Питается мелкими членистоногими и падью тлей.

**Тли.** Длительные наблюдения за поведением трофобионтов были проведены на колониях тлей девяти модельных видов из четырех семейств (табл. 2.2). Некоторые особенности распространения и биологии исследованных видов тлей в таблице 2.2 приведены по О.И. Ивановской (1977 а, б), а также с использованием Интернет-ресурсов (Fauna Europaea: URL: <http://www.faunaeur.org/>; дата обращения 10.04.2015) и результатов собственных наблюдений.

## Характерные особенности тлей модельных видов

Тли	Кормовые растения	Локализация колоний	Распространение
<b>Drepanosiphidae</b> <i>Symydobius oblongus</i> (von Heyden, 1837)	Разные виды берез ( <i>Betula</i> spp.). Тли не мигрируют.	На коре побегов	Палеарктика
<b>Chaitophoridae</b> <i>Chaitophorus populeti</i> (Panzer, 1804)	Осина и тополь ( <i>Populus</i> spp.). Тли не мигрируют.	На молодых побегах	Палеарктика и ориентальная область
<b>Lachnidae</b> <i>Cinara laricis</i> (Hartig, 1839)	Лиственница ( <i>Larix</i> ). Не мигрируют.	На многолетних побегах	Голарктика и ориентальная область
<i>Stomaphis quercus</i> (Linnaeus, 1758)	Береза ( <i>Betula pendula</i> ). Не мигрируют.	В трещинах коры в нижней части стволов берез	Европа и Западная Сибирь
<b>Aphididae</b> <i>Aphis jacobaeae</i> Schrank, 1801	Крестовик суходольный, осот полевой, золотарник обыкновенный, козлобородник восточный. Не мигрируют.	На стебле, цветоножках и на нижней стороне листьев	Европа и Западная Сибирь
<i>Aphis craccivora</i> Koch, 1854 (Aphididae)	На мотыльковых и некоторых сложноцветных. Не мигрируют.	На стебле и нижней стороне листьев	Космополит
<i>Aphis (Bursaphis) grossulariae</i> Kaltenbach, 1843	Крыжовник ( <i>Grossularia</i> ), смородина ( <i>Ribes</i> spp.)	На нижней стороне листьев верхушечных побегов, листья деформируются.	Голарктика и ориентальная область
<i>Aphis pomi</i> De Geer, 1773	Яблоня ( <i>Malus</i> spp.). Не мигрируют.	На молодых побегах	Голарктика, ориентальная область, неотропика
<i>Aphis viburni</i> Scopoli, 1763	Калина ( <i>Viburnum</i> ). Не мигрируют.	На нижней стороне листьев и побегах, листья скручиваются.	Голарктика

Все тли, выбранные для исследований, не формируют галлы, обитают открыто на различных частях растений, хотя некоторые (*Aphis grossulariae* Kalt., *A. viburni* Scop., *A. pomi* Deg.) могут деформировать листья и побеги (табл. 2.2). Тли всех исследованных видов, кроме *Stomaphis quercus* (L.), посещаются различными муравьями (Новгородова, 2003, 2005в, 2012). *S. quercus* - специализированный вид тлей, который в Западной Сибири встречается только вместе с муравьями вида *Lasius fuliginosus*, в Европе посещается также муравьями *Liometopum microcephalum* (Panz.).

## ГЛАВА 3

### ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ

Для ответа на вопрос о том, какую роль играют муравьи разных видов в формировании и поддержании устойчивости трофобиотических связей с тлями, было проведено комплексное исследование в едином многовидовом сообществе муравьев. В первую очередь необходимо было получить ясное представление об основных источниках углеводной пищи муравьев (их ресурсной базе) на исследованной территории, о трофобиотических связях с тлями разных муравьев, в частности, о качественном и количественном составе мирмекофильных тлей, связанных с муравьями разных видов, постоянстве (устойчивости) этих связей, степени мирмекофилии и специализации разных видов тлей и т.п.

#### 3.1 Основные источники углеводной пищи муравьев

На исследованной территории выявлен спектр основных источников углеводной пищи муравьев (их ресурсная база). В качестве углеводной пищи муравьи обычно используют выделения различных насекомых-трофобионтов (падь), а также сок и нектар растений (экстрафлоральные и флоральные нектарники и т.п.) (Приложение: табл. 1). Трофобиоз муравьев отмечен с представителями трех отрядов насекомых: Hemiptera (Sternorrhyncha: тли, червецы; Auchenorrhyncha: цикадки), Hymenoptera (личинки папоротникового пилильщика *Blasticotoma filiceti* из семейства Blasticotomidae) (рис. 3.1), а также Lepidoptera (личинки Lycaenidae). Однако следует отметить, что выделения личинок голубянок (Lycaenidae) являются секретом специальных желез, а не продуктом экскреции насекомых как в остальных случаях. По объему они уступают последним и обычно являются лишь дополнением к основным пищевым ресурсам (по крайней мере, на исследованной территории).

Ресурсная база отдельных семей муравьев может существенно меняться в течение сезона в зависимости от условий, например, под влиянием появления и/или исчезновения отдельных источников углеводной пищи, изменения

потребностей семьи муравьев, связанных с ростом численности, миграций тлей, конкуренции среди муравьев, пресса афидофагов и т.п. (рис. 3.2.).



Рис. 3.1. Различные источники углеводной пищи муравьев: А – березовый сок (муравьи *F. rufa*); Б–Г – выделения различных трофобионтов: Б – *F. rufa* в колонии кокцид, В – *F. sanguinea* в колонии тлей, Г – *F. polystena* на растении с личинками пилильщика *Blasticotoma filiceti*. (Фото автора).

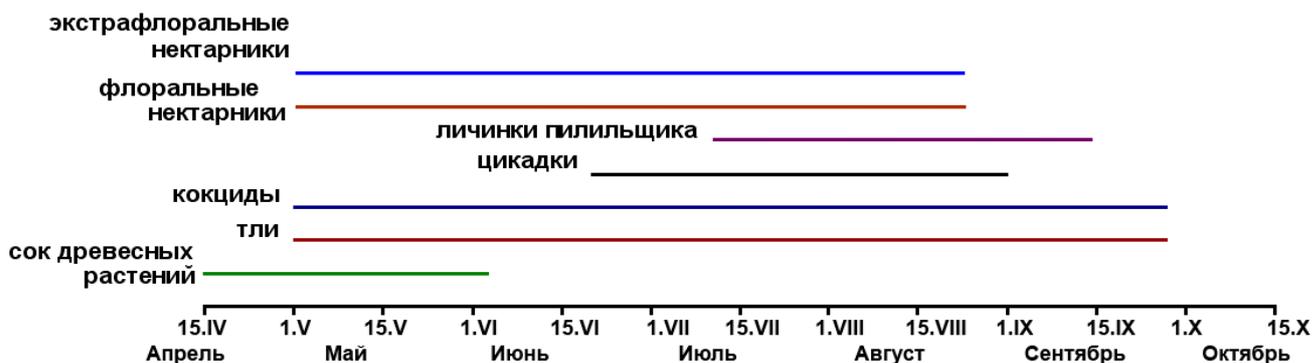


Рис. 3.2. Использование муравьями различных источников углеводной пищи на исследованной территории в течение сезона.

В весенний период при отсутствии или крайне низкой численности насекомых-трофобионтов муравьи активно собирают сок древесных растений (береза, клен) (рис. 3.1). Нектар растений на цветах и экстрафлоральных нектарниках растений муравьи начинают собирать в начале мая и могут заниматься этим в течение всего лета. Однако сбор нектара в течение всего сезона характерен в основном для муравьев субдоминантов и инфлюентов. Так, муравьи *F. cunicularia*, *F. fusca*, *L. niger*, представители рода *Myrmica* и *Leptothorax* неоднократно были отмечены на различных растениях в течение лета. Сбор нектара на молочае муравьями *Formica exsecta* отмечен в высокогорных районах Алтая в условиях дефицита тлей.

Приблизительно со второй половины июня в степных биотопах на юге Новосибирской области (окр. г. Карасук) наблюдалось взаимодействие муравьев с цикадками. Начиная со второй половины июля, в лесных биотопах Северного и Северо-Восточного Алтая, а также Новосибирской области муравьи активно посещают личинок папоротникового пилильщика *B. filiceti*.

К наиболее долговременным ресурсам в первую очередь относятся колонии тлей и кокцид. Муравьи активно посещают этих насекомых с весны до осени (рис. 3.2). Однако трофобиоз муравьев с кокцидами отмечался значительно реже, не во всех биотопах и для значительно меньшего числа видов муравьев. Так, взаимодействие с тлями выявлено для муравьев 42 видов, а с кокцидами лишь для

18 (Приложение: табл. 1). Трофобиоз с личинками пилильщиков и цикадами отмечен для муравьев меньшего числа видов – 14 и 8, соответственно.

Таким образом, на исследованной территории тли являются основным поставщиком углеводной пищи для муравьев большинства видов в течение всего сезона (май-сентябрь/октябрь), в то время как остальные группы трофобионтов обычно выступают в качестве дополнительных источников углеводной пищи либо в течение всего сезона (кокциды), либо в определенный период (личинки *B. filiceti* и цикадки).

## 3.2 Партнеры-симбионты

### 3.2.1 Муравьи: видовой состав, структура сообществ, трофобиотические связи

Многовидовое сообщество муравьев представляет собой группу активно взаимодействующих на определенной территории видов, которое включает в себя семьи разных видов с перекрывающимися и/или охраняемыми друг от друга кормовыми участками (Захаров, 1991; Сейма, 2008). На исследуемой территории встречаются разные типы сообществ муравьев: от простых, состоящих из семей двух видов с перекрывающимися кормовыми участками, до более сложных (включающих до 14 видов) с доминированием муравьев *Formica* s. str., а также участков, интенсивно заселенных другими представителями рода *Formica* и муравьями разных видов *Lasius*, *Myrmica*, *Leptothorax* и др.

В большинстве случаев иерархические ранги тесно связаны с эколого-этологической спецификой видов муравьев (Резникова, 1983; Сейма, 2008). Доминанты представляют собой виды муравьев, неизменно доминирующие в многовидовых сообществах, благодаря высокой динамической плотности на кормовом участке, длительному периоду суточной активности, активной деятельности во всех ярусах биоценоза (Захаров, 1991; Сейма, 2008), а также более сложному территориальному и фуражировочному поведению (Резникова, 1983). Инфлюенты имеют наиболее короткий период суточной активности и связаны в основном с почвенным ярусом (Сейма, 2008). Субдоминанты

занимают промежуточное положение. К ним относятся в основном муравьи средней размерной категории. Период их суточной активности короче, чем у видов более высокого ранга, но длиннее, чем у инфлюентов (Сейма, 2008).

Для детальных стационарных исследований были выбраны участки с многовидовыми сообществами муравьев полного состава (доминируют муравьи *Formica* s. str.; видовой состав может различаться структура обязательно включает доминантов, субдоминантов и инфлюентов) и неполного состава (облигатный доминант отсутствует, его место занимают другие муравьи, такие как *F. (Serviformica)*, *L. niger*).

Всего на исследованной территории обнаружены муравьи 48 видов: в Новосибирской области – 27 (19 – в лесных, 24 – в степных биотопах), в Курганской области – 12, в Республике Алтай – 33 (23 – в лесных биотопах, 13 – в высокогорной тундро-степи) (табл. 3.1).

Трофобиотические отношения с тлями отмечены для муравьев 42 видов (Приложение: табл. 1). Для шести (из 48) видов муравьев (*Myrmica angulinodis* Ruzs., *M. karavajevi* (Arnol.), *M. kamchatica* Kupian., *M. sulcinodis* Nyl., *Temnothorax nassonovi* (Ruzs.), *Cataglyphis aenescens* (Nyl.)) трофобиотические связи с тлями на исследуемой территории не были выявлены. Известно, что муравьи всех трех родов могут вступать в трофобиоз с тлями, однако в ходе исследования муравьи трех из перечисленных видов были отмечены лишь на зонтичных растениях во время сбора нектара (Приложение: табл. 1). Одной из возможных причин отсутствия данных по трофобиотическим связям этих муравьев с тлями может служить то, что на исследованной территории муравьи этих видов встречаются достаточно редко. Кроме того, для этих видов характерна одиночная фуражировка при сборе пади, при которой колонии тлей часто остаются без присмотра во время транспортировки рабочими собранной пади в гнездо. Это затрудняет выявление колоний тлей, посещаемых этими муравьями.

Также следует отметить, что муравьи-рабовладельцы двух видов (*Polyergus rufescens* (Latr.) и *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.)) непосредственного участия в сборе пади не принимают. Дело в том, что в семьях этих муравьев практически

Таблица 3.1

Видовой состав муравьев, найденных на исследованной территории с указанием их иерархического статуса в исследованных сообществах (Д – доминант, СоД – содоминант, СД – субдоминант, И – инфлюент).

№	Муравьи	Иерархический статус	Новосибирская область		Республика Алтай		Курганская область
			лес	степь	лес	высокогорная тундро-степь	лесостепь
1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Formicinae</b>							
1	<i>Formica (Formica) aquilonia</i> Yarrow, 1951	Д	+	+	+	-	-
2	<i>F. (F.) lugubris</i> Zetterstedt, 1840	Д	-	-	+	-	-
3	<i>F. (F.) polyclena</i> Foerster, 1850	Д	+	+	+	-	+
4	<i>F. (F.) rufa</i> Linnaeus, 1761	Д	+	+	+	-	+
5	<i>F. (F.) truncorum</i> Fabricius, 1804	Д	-	-	+	-	-
6	<i>F. (F.) pratensis</i> Retzius, 1783	Д	+	+	-	-	+
7	<i>F. (Raptiformica) sanguinea</i> Latrielle, 1798	СоД	+	+	+	+	+
8	<i>F. (Serviformica) candida</i> F. Smith, 1878	СД	-	-	+	+	-
9	<i>F. (S.) cinerea</i> Mayr, 1853	СД	-	-	+	-	-
10	<i>F. (S.) fusca</i> Linnaeus, 1758	СД	+	+	+	-	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
11	<i>F. (S.) gagatoides</i> Ruzsky, 1904	СД	-	-	+	+	-
12	<i>F. (S.) cunicularia</i> Latreille, 1798	СД	+	+	+	-	+
13	<i>F. (S.) kozlovi</i> Dlussky, 1965	СД	-	-	+	+	-
14	<i>F. (S.) lemani</i> Bondroit, 1917	СД	-	-	+	-	-
15	<i>F. (S.) rufibarbis</i> (Fabricius, 1793)	СД	-	+	-	-	-
16	<i>F. (S.) subpilosa</i> Ruzsky, 1902	СД	-	-	-	-	-
17	<i>F. (S.) uralensis</i> Ruzsky, 1895	СД	-	-	+	-	-
18	<i>F. (Coptoformica) exsecta</i> Nylander, 1846	Д/СД	+	+	+	+	-
19	<i>F. (C.) forsslundi</i> Lohmander, 1949	СД	-	-	+	+	-
20	<i>F. (C.) manchu</i> Wheeler, 1929	СД	-	-	-	+	-
21	<i>F. (C.) pisarskii</i> Dlussky, 1964	СД	-	-	-	-	-
22	<i>F. (C.) pressilabris</i> Nylander, 1846	СД	-	+	-	-	-
23	<i>Polyergus rufescens</i> (Latreille, 1798)	-	+	-	-	-	-
24	<i>Lasius (Cautolasius) flavus</i> (Fabricius, 1782)	И	+	+	-	-	+
25	<i>L. (Dendrolasius) fuliginosus</i> (Latreille, 1798)	СоД	+	+	+	-	-
26	<i>L. (Lasius) alienus</i> (Foerster, 1850)	И	-	+	-	-	+
27	<i>L. (Lasius) niger</i> (Linnaeus, 1758)	СД	+	+	+	-	+
28	<i>L. (Lasius) platythorax</i> Seifert, 1991	СД	+	+	+	-	+

Продолжение таблицы							
1	2	3	4	5	6	7	8
29	<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzsky, 1895	СД	+	+	+	-	+
30	<i>C. herculeanus</i> (Linnaeus, 1758)	СД	+	+	+	-	-
<b>Myrmicinae</b>							
31	<i>Myrmica angulinodis</i> Ruzsky, 1905	И	-	-	-	+	-
32	<i>M. karavajevi</i> (Arnoldi, 1930)	И	-	-	-	+	-
33	<i>M. kamchatica</i> Kupianskaya, 1986	И	-	-	-	-	-
34	<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846	И	-	+	-	-	-
35	<i>M. rubra</i> (Linnaeus, 1758)	И	+	+	-	-	+
36	<i>M. ruginodis</i> Nylander, 1846	И	+	+	+	-	-
37	<i>M. scabrinodis</i> Nylander, 1846	И	+	+	+	-	-
38	<i>M. schencki</i> Emery, 1895	И	+	+	-	-	-
39	<i>M. slovacca</i> Sadil, 1951	И	-	+	-	-	-
40	<i>M. sulcinodis</i> Nylander, 1846	И	-	-	-	+	-
41	<i>Leptothorax acervorum</i> (Fabricius, 1793)	И	+	+	-	+	-
42	<i>L. muscorum</i> (Nylander, 1846)	И	-	-	+	+	-
44	<i>Harpagoxenus sublaevis</i> (Nylander, 1848)	-	-	-	-	+	-
45	<i>Cardiocondyla koshewnikovi</i> Ruzsky, 1902	И	-	+	-	-	-
43	<i>Temnothorax nassonovi</i> (Ruzsky, 1895)	И	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы							
1	2	3	4	5	6	7	8
46	<i>Cataglyphis aenescens</i> (Nylander, 1849)	И	-	-	-	-	-
47	<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus 1758)	И	+	+	+	-	+
<b>Dolichoderinae</b>							
48	<i>Dolichoderus sibiricus</i> Emery, 1889	И	-	-	+	-	-
<b>Всего видов:</b>			<b>19</b>	<b>24</b>	<b>23</b>	<b>13</b>	<b>12</b>

Примечание: иерархический статус муравьев рабовладельцев *Harpagoxenus sublaevis* (Nylander, 1848) и *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798) не определен.

все работы (в т.ч. и сбор пади) выполняют рабы: муравьи рода *Formica* подрода *Serviformica* (на исследованной территории обычно *F. fusca* и *F. cunicularia*) – случае *P. rufescens*; муравьи рода *Leptothorax* (*L. acervorum* (Fabr.) и *L. muscorum* (Nyl.)) – в случае *H. sublaevis*. Это связано с тем, что жвалы муравьев-рабовладельцев этих видов имеют особую саблевидную форму, пригодную лишь для сражений. *Formica sanguinea* также является рабовладельцем, однако жвалы рабочих данного вида имеют обычную форму, поэтому муравьи *F. sanguinea* способны выполнять любые функции (в том числе и сбор пади) самостоятельно (рис. 3.1 В). Наблюдения показали, что в семьях *F. sanguinea* сбором пади занимаются как муравьи-рабовладельцы, так и рабы. Группы фуражиров в отдельных колониях тлей, как правило, смешанные. Наблюдается одиночная фуражировка, специализация отсутствует.

Таким образом, непосредственно на растениях с тлями были 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). Выявленные виды муравьев существенно различаются эколого-этологическими характеристиками (в частности, численностью семьи, социальной и территориальной организацией и проч.), что и определяет их иерархический статус в сообществе (табл. 3.1). Муравьи, живущие крупными семьями (порядка  $10^4$ – $10^6$  рабочих особей) с обширными охраняемыми кормовыми территориями, играют роль доминантов. К ним относятся главным образом представители *Formica* s. str. (*Formica rufa*, *F. polychaeta*, *F. aquilonia*, *F. lugubris*, *F. truncorum*, *F. pratensis*), *Lasius fuliginosus*, а также *F. sanguinea* и *F. exsecta*. К группе субдоминантов относятся виды, численность семей которых обычно не превышает  $10^3$  (но может достигать  $10^4$ ) рабочих особей. Семьи субдоминантов при низкой численности имеют неохраняемые кормовые участки, при относительно высокой численности – у семьи появляется частично охраняемая территория (Резникова, Шиллерова, 1978; Резникова, 1983; Новгородова, 2003а). К данной группе относятся муравьи рода *Formica* подродов *Serviformica* и *Coptoformica*, представители рода *Lasius* (*Lasius*

*niger*, *L. platythorax*, *L. alienus*), а также муравьи рода *Camponotus*. Группа инфлюентов, живущих небольшими семьями ( $10^2$ – $10^3$  рабочих особей) и не имеющих охраняемых территорий, включает муравьев из пяти родов: *Myrmica*, *Tetramorium*, *Leptothorax*, *Cardiocondyla* и *Dolichoderus*. Список тлей с указанием муравьев-симбионтов представлен в Приложении (табл. 2).

### 3.2.2 Тли: видовой состав, степень мирмекофилии

Всего на исследованной территории выявлено 303 вида тлей, относящихся к 82 родам из 9 семейств (табл. 3.2; Приложение: табл. 2). Данные по регионам приведены в таблице 3.2.

Таблица 3.2

Число видов тлей с разной степенью мирмекофилии, собранных на территории

Категория	ВСЕГО	Алтай (лес и тундро- степь)	Новосибирская обл.		Курганская обл. (степь)
			лес	степь	
Виды (число родов / семейств)	303 (82 / 9)	199 (54 / 9)	123 (49 / 7)	92 (37 / 6)	106 (43 / 6)
Мирмекофильные тли (% от всех видов)	170 (56.1%)	100 (50.3%)	70 (56.9%)	66 (71.7%)	73 (68.9%)
Немирмекофильные тли (% от всех видов)	133 (43.9%)	99 (49.7%)	53 (43.1%)	26 (28.3%)	32 (30.2%)
«Общие» симбионты, (% от мирмекофильных)	95 (55.9%)	48 (48.5%)	37 (52.9%)	51 (77.3%)	30 (41.1%)
Немирмекофильные виды, посещаемые муравьями (% от немирмекофильных)	27 (20.3%)	16 (16.6%)	6 (11.3%)	6 (23.1%)	0

По числу видов выделяются следующие роды: *Aphis* — 77 видов, *Uroleucon* — 22, *Cinara* и *Chaitophorus* – по 15 видов, *Brachycaudus* – 10, *Macrosiphoniella* – 9, *Pemphigus*, *Pterocomma*, *Macrosiphum* и *Cavariella* – по 7, *Dysaphis* – 6 видов (Приложение: табл. 2). Остальные роды тлей представлены меньшим числом

видов. В ходе исследований 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 (Приложение: табл. 2).

На исследованной территории муравьи посещали растения с колониями тлей 197 видов из 53 родов. Однако в некоторых случаях муравьи не контактировали с тлями, а просто соскребали падь с растений (Приложение: табл. 3; табл. 3.2). Такое поведение отмечено для муравьев рода *Formica* подродов *Serviformica* (*F. fusca*, *F. cunicularia*, *F. lemani*, *F. candida*) и *Coptoformica* (*F. forsslundi*), родов *Lasius* (*L. niger*, *L. platythorax*) и *Myrmica* (*M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis*), а также муравьев *Camponotus saxatilis* на растениях с тлями 27-ми видов из 14-ти родов (*Euceraphis* – 1 вид, *Aphis* – 1, *Cavariella* – 3, *Hyadaphis* – 1, *Longicaudus* – 1, *Myzaphis* – 1, *Aulacorthum* – 1, *Acyrtosiphon* – 2, *Cryptomyzus* – 1, *Hyperomyzus* – 1, *Macrosiphoniella* – 3, *Macrosiphum* – 2, *Megoura* – 1, *Uroleucon* – 8).

Наиболее часто сбор пади немирмекофильных тлей был отмечен для муравьев *Formica* подрода *Serviformica* (58.5% от всех отмеченных случаев), рода *Myrmica* (19.5%) и *Lasius* s. str. (14.6%). Доля остальных муравьев составила менее 5%. По частоте использования пади немирмекофильных тлей выделялись муравьи *Formica fusca* (34.2% от всех отмеченных случаев), а также *F. cunicularia*, *L. niger* и *M. rubra* (по 12.2%). Тли в свою очередь демонстрировали целый спектр морфологических и поведенческих адаптаций, характерных для немирмекофильных тлей (наличие длинных трубочек и воскового налета, отбрасывание капли пади, спрыгивание с растения в случае опасности, «лягание» или переход на другое место в ответ на любые попытки муравьев приблизиться для контакта). В связи с этим, данные по видовому составу мирмекофильных тлей (в том числе трофобиотические связи с разными видами муравьев) приводятся без учета этих видов. Подобные случаи отмечены во всех регионах, где проводились исследования, кроме Курганской области. Отсутствие данных о сборе муравьями пади немирмекофильных тлей в этом регионе, по-видимому, объясняется недостаточным количеством сборов.

В целом, на исследованной территории мирмекофильные тли (170 видов) составили около 56% от общего числа видов (табл. 3.2). Это соответствует соотношению мирмекофильных и немирмекофильных тлей в мировой фауне (Stadler, 1997). Выявленные мирмекофильные тли относятся к 39 родам из 7 семейств. Наибольшее число видов принадлежит роду *Aphis* (69). Лишь для 10-ти видов тлей этого рода (*A. argrimoniae*, *A. bupleuri*, *A. dasiphorae*, *A. cf. funitecta*, *A. galiiscabri*, *A. grosmanae*, *A. intybi*, *A. mohelnensis*, *A. septentrionalis* и *A. talgaricae*) взаимодействие с муравьями не было отмечено, хотя зафиксирован один случай сбора пади тлей *A. bupleuri* с листьев растения муравьями *M. ruginodis*. Мирмекофильные тли из других родов представлены в сборах существенно меньшим числом видов: *Cinara* – 15, *Chaitophorus* – 12, *Brachycaudus* – 8, *Pterocomma* – 7, *Dysaphis* и *Hydaphias* – по 5, остальные – по 1–2 вида.

Среди выявленных мирмекофильных тлей один вид (*Stomaphis quercus*) оказался узкоспециализированным. На исследованной территории тли этого вида встречаются только с муравьями *Lasius fuliginosus* и демонстрируют ряд специфических адаптаций к взаимодействию (в частности, в присутствии муравьев тли всегда направляют вибрирующие антенны в сторону ближайшего рабочего; Новгородова, 2005в). «Общие симбионты» (тли, посещаемые муравьями разных видов) составили около 56% (95 видов). Наибольшее число видов муравьев (от 7 до 29) было отмечено в колониях тлей 26 видов (рис. 3.3). Колонии других тлей посещали муравьи меньшего числа видов (Приложение: табл. 2).

Среди тлей, посещаемых большим числом видов муравьев (более 7), встречаются как облигатные, так и факультативные мирмекофилы. Например, тли *Symydobius oblongus*, *Chaitophorus populeti*, *Glyphina betulae* и представители рода *Cinara* являются облигатными мирмекофилами и без муравьев встречаются крайне редко. Обычно это происходит в период расселения тлей, при этом в отсутствие муравьев как заселенность растений тлями этих видов, так и численность колоний тлей обычно невелика. В присутствии муравьев эти тли

могут образовывать достаточно большие колонии, что позволяет муравьям собирать значительное количество пади.

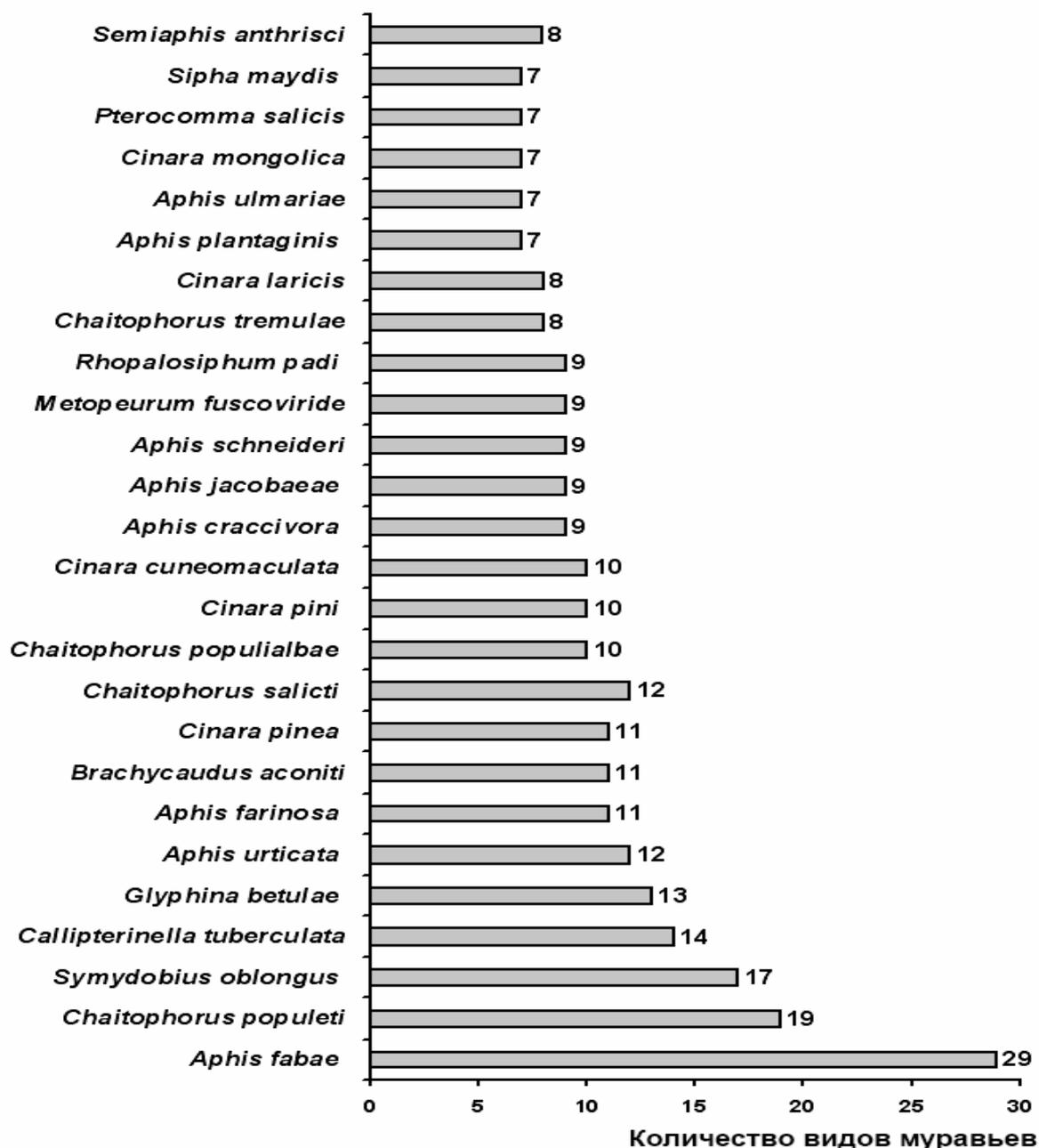


Рис. 3.3. Тли, посещаемые муравьями наибольшего числа видов.

Колонии факультативно-мирмекофильных тлей *Aphis fabae*, *A. farinosa*, *A. urticata* и *Rhopalosiphum padi* встречаются в районе исследований как с муравьями, так и без них. *A. fabae* является широко распространенным полифагом. Колонии этих тлей наиболее часто встречаются на различных травянистых и кустарниковых растениях в районе исследований. Этим, по-

видимому, и объясняется наибольшее число видов муравьев (29), отмеченных в колониях тлей этого вида. В целом, высокая привлекательность тлей для муравьев (и востребованность, соответственно) объясняется не только наличием у них ряда морфологических и поведенческих адаптаций к взаимодействию с муравьями и отсутствием защитных реакций (выделение клейкого вещества из трубочек, прыгивание и т.п.), но и высокой частотой встречаемости колоний тлей отдельных видов на растениях.

### 3.3 Трофобиотические связи муравьев и тлей

#### 3.3.1 Широта спектра связей с тлями у муравьев разных видов

Сравнительный анализ трофобиотических связей муравьев с тлями показал, что, муравьи взаимодействуют с разным числом видов тлей, т.е. широта спектров связей с мирмекофильными тлями существенно отличается у муравьев разных видов (рис. 3.4, табл. 3.3–3.5). Для всех исследованных территорий были получены сходные данные (Новгородова, 2003б, 2012, 2013; Новгородова, Рябинин, 2015). Основные результаты представлены на рисунке 3.4 и в Приложении (табл. 2, 4).

При анализе общей картины (в целом для каждой исследованной территории) наиболее широкие спектры связей с мирмекофильными тлями были выявлены для *L. niger* (от 41 до 65 видов) как в лесных, так и в степных растительных сообществах (Новгородова, 2012; Новгородова, Рябинин, 2015). Число видов тлей, связанных с муравьями-доминантами, также достаточно велико и достигает: 18–32 – у представителей *Formica* s. str., 7–16 – у *Lasius filiginosus*. Из муравьев *F. (Serviformica)* по широте спектра связей с тлями выделяются *F. fusca* (9–25 видов тлей) и *F. cunicularia* (8–17). Представители рода *Camponotus* посещали колонии тлей от 3 до 17 видов, муравьи рода *Myrmica* – от 1 до 22. Наиболее широкие спектры трофобиотических связей с тлями среди представителей рода *Myrmica* выявлены для вида *M. rubra* в лесных растительных ассоциациях в Новосибирской области (15 видов) и на Алтае (22).

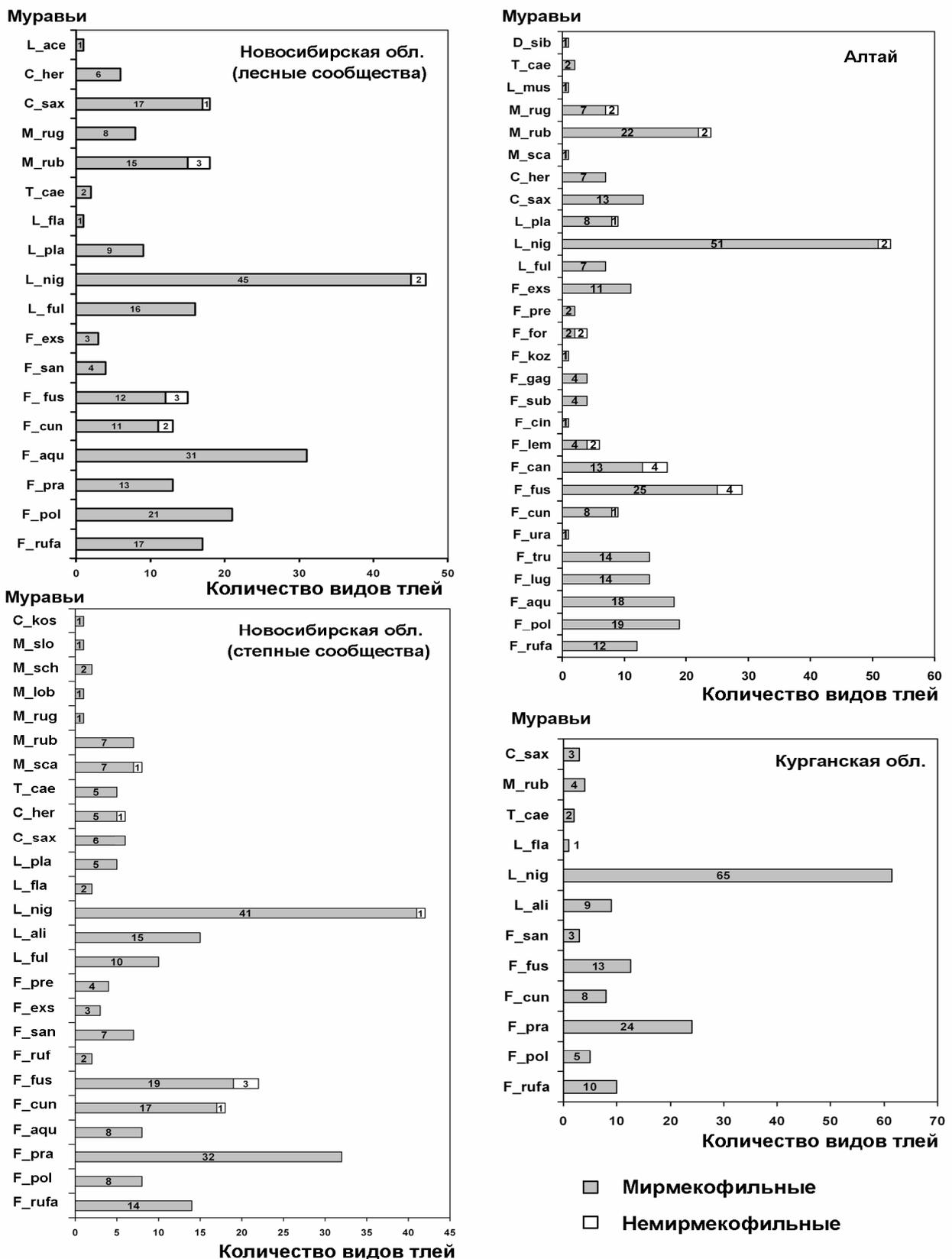


Рис. 3.4. Число видов мирмекофильных тлей, связанных с муравьями разных видов в различных регионах на исследованной территории. Муравьи: F\_aqu - *Formica aquilonia*, F\_lug - *F. lugubris*, F\_rufa - *F. rufa*, F\_pol - *F. polyctena*, F\_tru - *F. truncorum*, F\_pra - *F. pratensis*, F\_san - *F. sanguinea*, F\_fus - *F. fusca*, F\_can - *F.*

*candida*, F\_cin – *F. cinerea*, F\_gag – *F. gagatoides*, F\_cun – *F. cunicularia*, F\_koz – *F. kozlovi*, F\_lem – *F. lemani*, F\_ruf – *F. rufibarbis*, F\_sub – *F. subpilosa*, F\_ura – *F. uralensis*, F\_exs – *F. exsecta*, F\_for – *F. forsslundi*, F\_man – *F. manchu*, F\_pis – *F. pisarskii*, F\_pre – *F. pressilabris*, L\_ful – *Lasius fuliginosus*, L\_nig – *L. niger*, L\_pla – *L. platythorax*, L fla – *L. flavus*, L\_ali – *L. alienus*, C\_sax – *Camponotus saxatilis*, C\_her – *C. herculeanus*, M\_rub – *Myrmica rubra*, M\_rug – *M. ruginodis*, M\_lob – *M. lobicornis*, M\_sca – *M. scabrinodis*, M\_sch – *M. schencki*, M\_slo – *M. slovaca*, L\_ace – *Leptothorax acervorum*, L\_mus – *L. muscorum*, C\_kos – *Cardiocondyla koshewnikovi*, T\_cae – *Tetramorium caespitum*.

Достаточно широкий диапазон связей с мирмекофильными тлями в данном случае объясняется тем, что на данной территории *M. rubra* заселяет различные станции, в том числе и участки, подвергшиеся антропогенному воздействию.

Детальный анализ показал, что число видов тлей, связанных с муравьями может существенно меняться не только в разных регионах, но и в пределах одной области (рис. 3.4). Так, по данным, полученным на территории Новосибирской области, число видов мирмекофильных тлей, связанных с рыжими лесными муравьями, варьирует от 9-ти видов в северной Кулундинской степи (в окрестностях г. Карасук) до 24-х видов в рекреационных смешанных лесах г. Новосибирска (Новгородова, 2003б). Более того, существенные отличия были отмечены и на одной территории в разных по составу и структуре многовидовых сообществах муравьев (Новгородова, 2012; Рябинин, 2014; Новгородова, Рябинин, 2015). В связи с этим возник вопрос о том, какие именно факторы оказывают влияние на широту спектра трофобиотических связей муравьев с тлями.

### **3.3.2 Что влияет на число видов тлей, связанных с муравьями?**

В ходе детального исследования трофобиотических связей муравьев и тлей в разных регионах впервые проведена оценка воздействия вида муравьев, числа видов тлей в биотопе, зональности (места проведения исследований), а также присутствия муравьев отдельных видов на число видов тлей, связанных с разными муравьями в многовидовых сообществах (широта спектра

трофобиотических связей) (табл. 3.3–3.5). Информация о методах обработки материала представлена в главе 2 (раздел 2.3.1).

Установлено, что число видов тлей, связанных с муравьями зависит не только от вида муравьев, но в ряде случаев и от числа видов мирмекофильных тлей в биотопе (табл. 3.3–3.5). Так, увеличение числа видов тлей в биотопах положительно влияет на широту спектра трофобиотических связей муравьев практически всех видов. Исключение составили представители родов *Myrmica* и *Camponotus*, а также *Lasius fuliginosus* (табл. 3.3–3.5). В случае муравьев *Myrmica* и *Camponotus*, для которых характерны небольшие семьи ( $10^2$ – $10^3$  особей) с неохраняемой или частично охраняемой кормовой территорией, отсутствие влияния объясняется меньшей потребностью этих муравьев в углеводной пище по сравнению с другими членами многовидового сообщества. Что касается *L. fuliginosus*, у которого численность семей достигает  $10^5$ – $10^6$  рабочих особей, отсутствие влияния числа видов мирмекофильных тлей в биотопе связано главным образом с особенностями образа жизни муравьев этого вида. Являясь дендробионтом, *L. fuliginosus* в основном взаимодействует с тлями, обитающими на деревьях. Кроме того, муравьи данного вида ориентированы на долгосрочные и высокоэффективные взаимоотношения со специализированными видами тлей, например *Stomaphis quercus* (Новгородова, 2005). В ходе полевых исследований было отмечено, что с увеличением численности тлей данного вида к середине сезона интерес муравьев к другим тлям может даже ослабевать.

Место проведения сборов (зональность) также может оказывать существенное влияние на число видов тлей, связанных с муравьями отдельных видов. На примере материала, собранного в Новосибирской области, удалось показать, что типично лесные виды муравьев (представители группы *F. rufa*, *F. fusca*) посещают наибольшее число видов тлей в смешанных лесах в окрестностях г. Новосибирска, расположенных в лесостепной зоне, в то время как наиболее характерный для лесостепной и степной зон луговой муравей *F. pratensis* – на юго-западе области в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей в окрестностях г. Карасук (табл. 3.3, рис. 3.4).

Таблица 3.3

Влияние вида муравьев, числа видов тлей в биотопе, присутствия муравьев *Formica* s. str. и *F. (Serviformica)*, а также зональности на число видов тлей, связанных с разными муравьями, в Новосибирской области

Зависимая переменная	Факторы	d.f.	$\chi^2$	p
Число видов тлей, связанных: с разными видами муравьев	Вид муравьев	15	526.67	<0.001
	Число видов тлей	1	36.66	<0.001
с рыжими лесными муравьями (группа <i>F. rufa</i> )	Новосибирск / Карасук	1	16.72	<0.001
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	6.05	0.01
	Число видов тлей	1	55.31	<0.001
<i>F. pratensis</i>	Новосибирск / Карасук	1	5.94	0.01
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	5.47	0.02
	Число видов тлей	1	45.45	<0.001
<i>F. fusca</i>	Новосибирск / Карасук	1	8.61	0.003
	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	0.81	0.36
	Число видов тлей	1	11.21	<0.001
<i>F. cunicularia</i>	Новосибирск / Карасук	1	2.54	0.11
	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	0.62	0.43
	Число видов тлей	1	0.004	0.94
<i>Lasius fuliginosus</i>	Новосибирск / Карасук	1	0.08	0.91
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.64	0.77
	Число видов тлей	1	6.73	0.009
<i>L. niger</i>	Новосибирск / Карасук	1	0.82	0.36
	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	31.71	<0.001
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	1.65	0.20
	Число видов тлей	1	1.85	0.17
<i>Camponotus</i>	Новосибирск / Карасук	1	0.02	0.90
	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	0.44	0.51
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.12	0.73
	Число видов тлей	1	1.24	0.27
<i>Myrmica</i>	Новосибирск / Карасук	1	0.71	0.40
	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	3.85	0.06
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.12	0.73
	Число видов тлей	1	1.24	0.27

Примечание. +/- означает наличие / отсутствие муравьев данного вида в биотопе.

Таблица 3.4

Влияние вида муравьев, числа видов тлей в биотопе, присутствия муравьев *Formica* s. str. и *F. (Serviformica)* на число видов тлей, связанных с муравьями разных видов в Республике Алтай

Зависимая переменная	Факторы	d.f.	$\chi^2$	p
Число видов тлей, связанных: с разными видами муравьев	Вид муравьев	15	267.29	<0.001
	Число видов тлей	1	20.05	<0.001
с рыжими лесными муравьями (группа <i>F. rufa</i> )	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	7.07	0.008
	Число видов тлей	1	16.82	<0.001
<i>F. fusca</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	0.85	0.36
	Число видов тлей	1	0.08	0.78
<i>Lasius fuliginosus</i>	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.11	0.74
	Число видов тлей	1	3.89	0.049
<i>L. niger</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	4.26	0.038
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.55	0.46
	<i>Formica</i> s. str. (+/-) x <i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.11	0.74
	Число видов тлей	1	0.29	0.58
<i>Camponotus</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	0.12	0.74
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.26	0.61
	Число видов тлей	1	0.64	0.42
<i>Myrmica</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/-)	1	0.42	0.51
	<i>Serviformica</i> (+/-)	1	0.001	0.98
	Число видов тлей	1	0.64	0.42

Примечание. +/- означает наличие / отсутствие муравьев данного вида в биотопе.

Несмотря на то, что *L. fuliginosus* также является типичным обитателем лесных биотопов, значимых различий по числу связанных с ним видов мирмекофильных тлей в разных частях Новосибирской области не выявлено. Как оказалось, в северной части Кулундинской степи семьи *L. fuliginosus* довольно

часто встречаются в колках. Кроме того, гнезда данного вида были неоднократно отмечены также в одиноко стоящих (по 1–3 дерева) в степи березах. У *L. niger* значительных различий по числу связанных с ним видов мирмекофильных тлей также не выявлено, что соответствует повсеместному распространению муравьев этого вида на исследованной территории как в лесостепной, так и в степной зоне (табл. 3.3).

Таблица 3.5

Влияние вида муравьев, числа видов тлей в биотопе, присутствия муравьев *Formica* s. str. и *F. (Serviformica)* на число видов тлей, связанных с муравьями разных видов в Курганской области

Зависимая переменная	Факторы	d.f.	$\chi^2$	p
Число видов тлей, связанных с разными видами муравьев	Вид муравьев	15	101.17	<0.001
	Число видов тлей	1	25.28	<0.001
с рыжими лесными муравьями (группа <i>Formica rufa</i> )	<i>Serviformica</i> (+/–)	1	14.88	0.001
	Число видов тлей	1	5.87	0.02
<i>F. pratensis</i>	<i>Serviformica</i> (+/–)	1	3.90	0.04
	Число видов тлей	1	28.25	<0.001
<i>L. niger</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/–)	1	13.60	<0.001
	<i>Serviformica</i> (+/–)	1	0.02	0.88
	Число видов тлей	1	9.73	0.002
<i>L. alienus</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/–)	1	1.05	0.31
	Число видов тлей	1	4.53	0.03
<i>Formica (Serviformica)</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/–)	1	0.46	0.50
	Число видов тлей	1	0.12	0.74
<i>Camponotus</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/–)	1	0.18	0.67
	Число видов тлей	1	0.01	0.94
<i>Myrmica</i>	<i>Formica</i> s. str. (+/–)	1	0.17	0.68

Примечание. +/- означает наличие / отсутствие муравьев данного вида в биотопе.

Поскольку *L. niger* взаимодействует с наибольшим числом видов тлей на территории всех исследованных регионов (см. раздел 3.3.1), этот вид муравьев, безусловно, заслуживает особого внимания. Как оказалось, широта спектра связей с тлями *L. niger* в значительной степени зависит не только от числа видов тлей в биотопе, но и от присутствия облигатных доминантов *Formica* s. str. (табл. 3.3–3.5). Как в лесных, так и в степных биотопах в присутствии представителей этой группы сборщики пади *L. niger* посещали колонии тлей значительно меньшего числа видов, чем в отсутствие *Formica* s. str. (рис. 3.5). Доля видов тлей, связанных с *L. niger*, от числа всех выявленных в биотопе мирмекофильных тлей также была значительно ниже в присутствии облигатных доминантов (рис. 3.6), при этом в отсутствие муравьев *Formica* s. str., данные *L. niger* и облигатных доминантов были сходны.

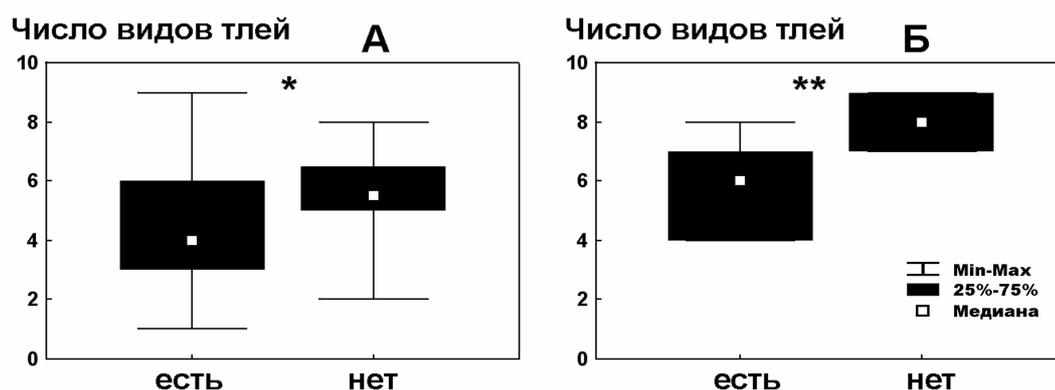


Рис. 3.5. Число видов тлей, связанных с *L. niger* в степных (А) и лесных (Б) биотопах Новосибирской области при наличии (есть) или отсутствии (нет) муравьев *Formica* s. str. Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни): \* –  $p < 0.05$ , \*\* –  $p < 0.01$ .

Что касается облигатных доминантов *Formica* s. str., установлено, что существенное влияние на диапазон трофобиотических связей этих муравьев с тлями (помимо числа видов тлей в биотопе и места проведения сборов) оказывает присутствие муравьев-субдоминантов рода *Formica* из подрода *Serviformica* (в частности *F. cunicularia* и *F. fusca*) (табл. 3.3–3.5). При наличии муравьев этих видов в биотопе значительно возрастает число видов тлей, связанных с *Formica* s. str. (рис. 3.7).

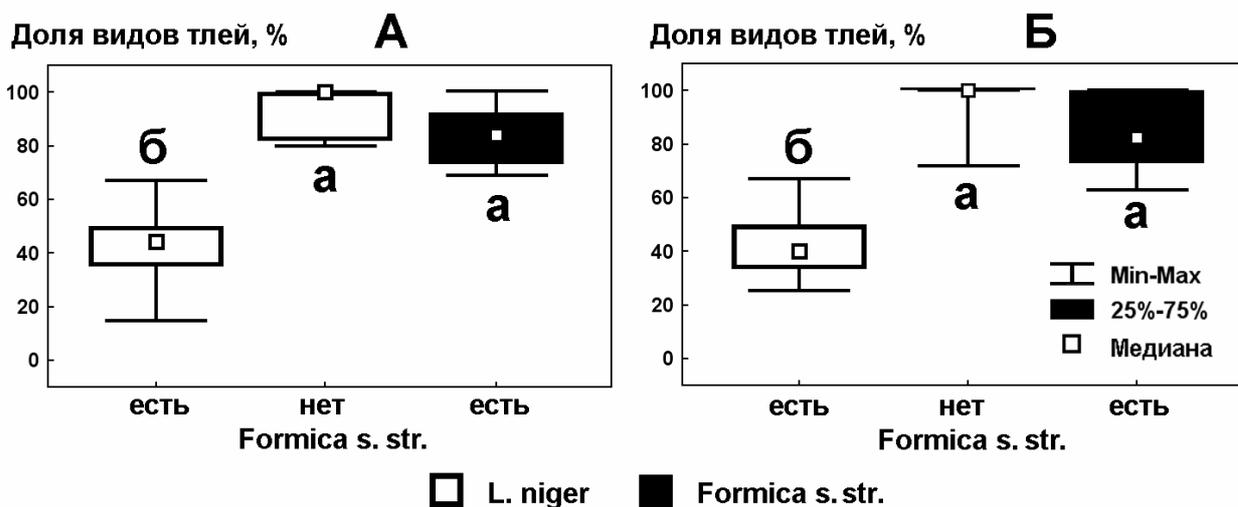


Рис. 3.6. Доля видов мирмекофильных тлей, посещаемых муравьями *L. niger* и *Formica s. str.*, от присутствующих в степных (А) и лесных (Б) биотопах тлей. Достоверные отличия выявлены только для данных, обозначенных буквами **а** и **б** (критерий Манна-Уитни,  $p < 0.001$ ).

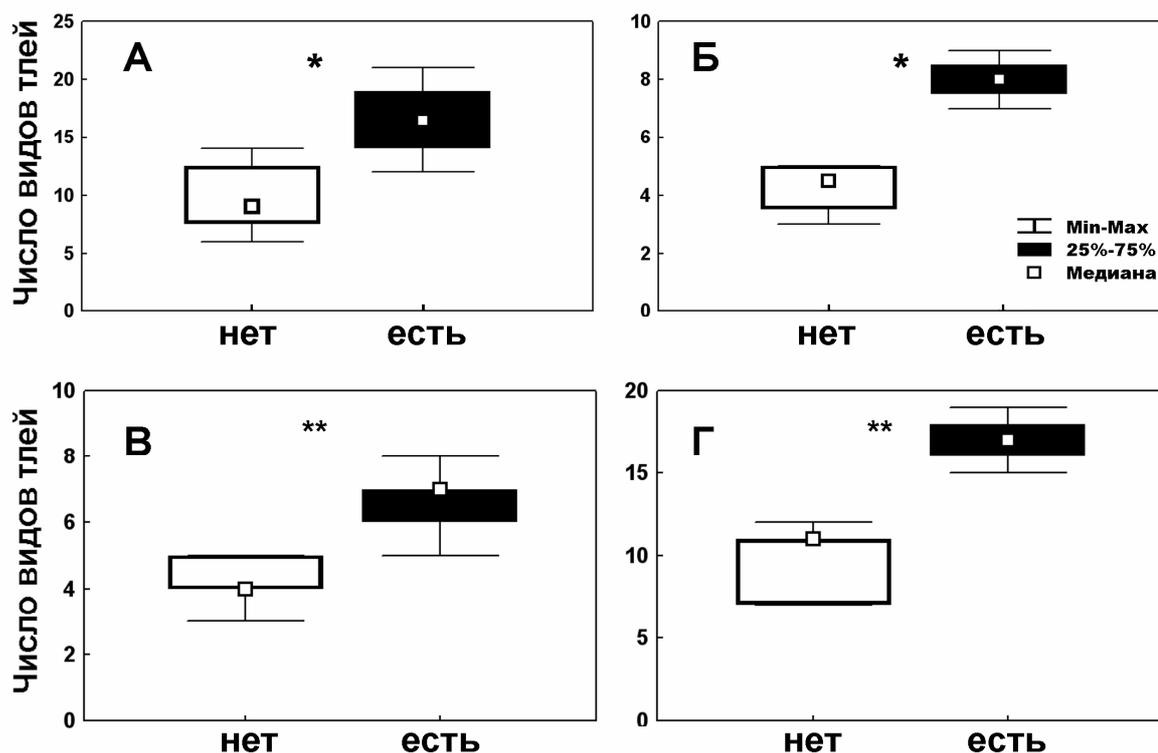


Рис. 3.7. Число видов тлей, связанных с муравьями группы *Formica rufa* (А, Б) и *F. pratensis* (В, Г), при наличии (есть) или отсутствии (нет) муравьев рода *Formica* подрода *Serviformica* в лесных (А, В) и степных (Б, Г) биотопах (сведения по Новосибирской области). Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни): \* –  $p < 0.05$ , \*\* –  $p < 0.01$ .

Есть основания полагать, что при поиске новых колоний тлей облигатные доминанты ориентируются на более проворных муравьев *F.* (*Serviformica*), используя их в качестве «разведчиков». Подобное поведение уже наблюдалось ранее у лугового муравья *F. pratensis* в экспериментах с использованием белковых приманок (Стебаев, 1971; Резникова, 1971, 1975а, б; Stebaev, Reznikova, 1972; Reznikova, 1982). Авторами было показано, что в присутствии представителей подрода *Serviformica* (*F. cunicularia*, *F. subpilosa*, *F. candida* (= *F. picea*)) результативность фуражировочной деятельности муравьев *F. pratensis* существенно повышается. Так, в экспериментах с использованием лабиринтов было показано, что *F. cunicularia* в 78% случаев первыми находили приманку (Резникова, 1975 а, б), при этом в лабиринтах, где действовали одновременно оба вида, почти вся добыча доставалась *F. pratensis* (Резникова, 1983).

В природе колонии тлей являются естественными «углеводными кормушками». Поскольку падь тлей служит одним из основных источников углеводной пищи для муравьев, успех поиска колоний этих насекомых оказывается крайне важным для поддержания жизнеспособности семьи. Это особенно актуально в периоды расселения тлей и образования ими новых колоний. Кроме того, по всей видимости, именно этим объясняется и тот факт, что представители *Formica* s. str. достаточно терпимо относятся к муравьям *F. fusca* и *F. cunicularia* на своих кормовых растениях с тлями. Это дает им возможность «воровать» падь на колониях тлей, принадлежащих доминантам *Formica* s. str., в отсутствие «хозяев» или при их низкой численности.

Данные, свидетельствующие о возможном использовании облигатными доминантами *Formica* s. str. муравьев *F.* (*Serviformica*) в качестве «разведчиков» для поиска источников углеводной пищи (колоний тлей), получены впервые.

### **3.4 Устойчивость трофобиотических связей муравьев разных видов**

Помимо широты спектра трофобиотических связей, существенную роль в судьбе мирмекофильных тлей играет устойчивость этих связей, т.е. их возобновляемость из года в год. Для того чтобы оценить степень постоянства

видового состава мирмекофильных тлей, связанных с муравьями разных видов, помимо исследования трофобиотических отношений в целом на территории Северо-Восточного Алтая, в отдельных сообществах был проведен мониторинг трофобиотических связей этих насекомых.

Исследования проводили в мае–сентябре 2007–2010 гг. в пихтово-кедровых лесах в окрестностях п. Артыбаш (Республика Алтай, Турочакский район) на примере многовидовых сообществ муравьев с доминированием представителей *Formica* s. str. (*F. rufa*, *F. polycтена*, *F. aquilonia*, *F. truncorum*) и *Lasius fuliginosus*.

Мониторинг трофобиотических связей муравьев в течение четырех лет показал, что в многовидовых сообществах такого типа колонии тлей наибольшего числа видов (из 30 выявленных на данной территории) посещали представители *Formica* s. str. (от 12 до 17 видов) и *L. niger* (13), в то время как мирмекофильные тли, посещаемые муравьями *M. rubra* и *F. fusca*, включали всего 7 и 8 видов, соответственно (рис. 3.8).

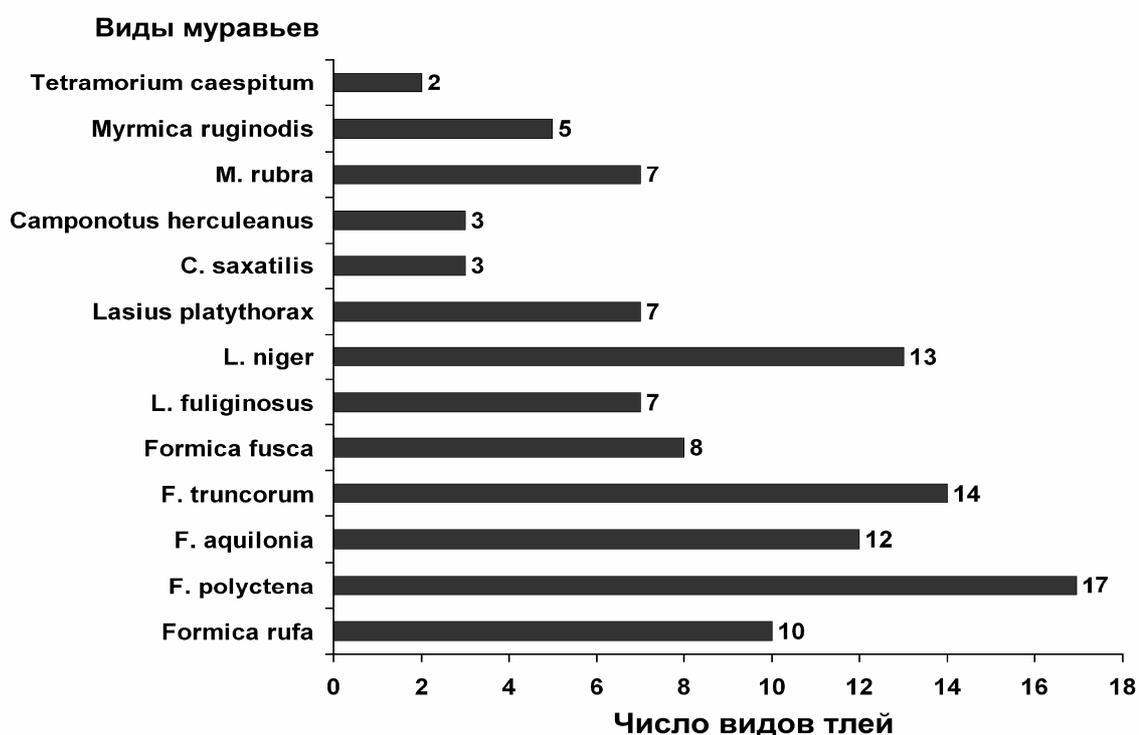


Рис. 3.8. Широта спектров трофобиотических связей с тлями у муравьев разных видов в многовидовых сообществах с доминированием *Formica* s. str. и *Lasius fuliginosus* в окр. п. Артыбаш (Республика Алтай).

Установлено, что видовой состав тлей, посещаемых муравьями инфлюентами и субдоминантами, может существенно меняться из года в год. На рисунке 3.9 (А) отражены количественные изменения мирмекофильных комплексов тлей, связанных с муравьями в разные годы. Так, муравьи *L. niger* каждый год посещали колонии тлей лишь 5–8 видов из 13 (2007 г. – 7 видов тлей, 2008 г. – 6, в 2009 г. – 5, 2010 г. – 8 видов), при этом к постоянным (ежегодно возобновляемым) можно отнести связь этих муравьев только с четырьмя видами тлей (*Rhopalosiphum padi*, *Aphis fabae*, *A. farinosa* и *A. schneideri*).

Трофобиотические связи с тлями доминирующих в сообществе муравьев рода *Formica* (*F. rufa*, *F. polyctena*, *F. aquilonia*, *F. truncorum*) и *L. fuliginosus* оказались не только более многочисленными (в случае *Formica*), но и наиболее стабильными как в количественном (число видов), так и в качественном (видовой состав) отношении. Степень постоянства видового состава (доля видов тлей, связанных с муравьями в 2007–2010 гг.) составила 83–88% для муравьев *Formica* s. str. и 100% – для *L. fuliginosus*, в то время как для *L. niger* – только 31% (рис. 3.9 Б).

Видовой состав тлей, связанных с муравьями *Formica* s. str. и *L. fuliginosus*, оставался неизменным в течение трех лет (2007–2009 гг.). В 2010 г. видовой состав мирмекофильных тлей, связанных с муравьями *L. fuliginosus*, остался прежним, однако для муравьев *Formica* s. str. были отмечены трофобиотические связи с меньшим числом видов тлей (рис. 3.9). Это было обусловлено аномально-холодными погодными условиями в зимне–весенний период 2010 г., что привело не только к задержке в развитии трофобионтов на 2–3 недели, но и к гибели насекомых отдельных видов. В результате этого в 2010 г. в кедрово-пихтовых лесах в окрестностях п. Артыбаш практически полностью исчезли тли *Cinara confinis* на пихте (*Abies sibirica*) и *C. mongolica* на сосне сибирской (*Pinus sibirica*). Следует отметить, что в период с 2007 по 2009 гг. эти тли являлись основными поставщиками углеводной пищи для муравьев. Кормовые деревья, заселенные тлями этих видов, составляли более 80% кормовых деревьев, используемых семьями муравьев *Formica* s. str. и *L. fuliginosus*. Многочисленные колонии тлей

*C. confinis* и *C. mongolica* были отмечены как на надземной части, так и на корнях растений (июль–август). Колонии тлей *C. mongolica* на корнях сосны сибирской были отмечены впервые. Ранее этих тлей находили только на молодых побегах этого растения (Blackman, Eastop, 1994).

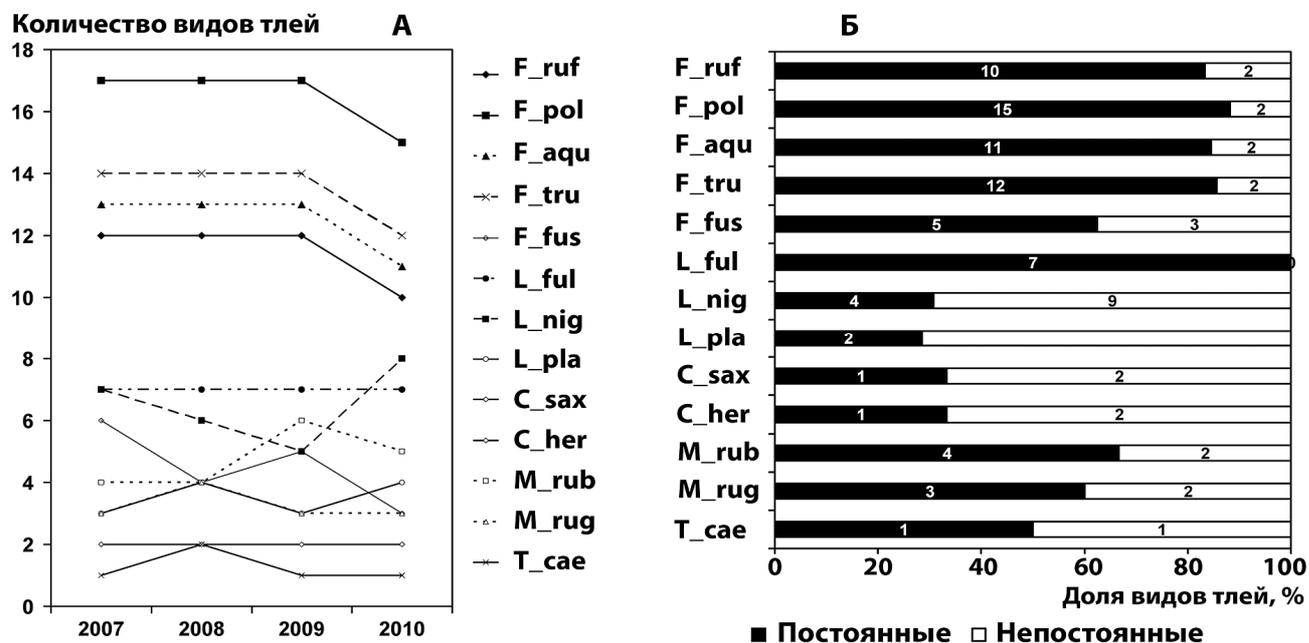


Рис. 3.9. Степень постоянства числа видов (А) и видового состава (Б) тлей, связанных с муравьями разных видов. Муравьи: F\_ruf – *Formica rufa*, F\_pol – *F. polycтена*, F\_aqu – *F. aquilonia*, F\_tru – *F. truncorum*, F\_fus – *F. fusca*, L\_ful – *Lasius fuliginosus*, L\_nig – *L. niger*, L\_pla – *L. platythorax*, C\_sax – *Camponotus saxatilis*, C\_her – *C. herculeanus*, M\_rub – *Myrmica rubra*, M\_rug – *M. ruginodis*, T\_cae – *Tetramorium caespitum*.

В 2010 г. тли *C. confinis* и *C. mongolica* сохранились лишь на участках с *L. fuliginosus* на единичных деревьях (по 1–2 на семью), посещаемых этими муравьями. В отличие от 2007–2009 гг., в 2010 г. колонии тлей располагались в основном в комлевой зоне деревьев и на корнях. Муравьи поднимались по стволам на высоту не более двух метров. Отсутствие потоков фуражиров, ведущих в крону деревьев, и муравьев, спускающихся вниз с зобиками, полными углеводной пищи, свидетельствовало об отсутствии колоний тлей в верхней зоне ствола и кроне деревьев. Кроме того, отмечено строительство муравьями *L. fuliginosus* укрытий над колониями тлей *C. confinis* и *C. mongolica*, а также

сопровождение трофобионтов муравьями во время миграций тлей по стволу. Такое поведение характерно для муравьев *L. fuliginosus* по отношению к тлям узкоспециализированного вида *Stomaphis quercus*, которые в лесостепной зоне Западной Сибири обычно служат одним из основных поставщиков углеводной пищи для *L. fuliginosus* в течение всего сезона (Новгородова, 2005в). Вероятно, муравьи этого вида могут проявлять особое внимание по отношению и к другим видам тлей, в данном случае к облигатно мирмекофильным тлям из рода *Cinara* (по крайней мере, в отсутствие тлей *S. quercus*). Известно, что представители рода *Lasius* способны сохранять яйца тлей в своих гнездах в зимний период (Forbes, 1906; Nixon, 1951; Pontin, 1960). Это в значительной степени повышает выживаемость тлей, в частности, благодаря регулярному очищению яиц муравьями от налета и вредоносных микроорганизмов (Matsuura, Yashiro, 2006). По-видимому, тлям *C. confinis* и *C. mongolica* удалось выжить только благодаря особенностям поведения муравьев *L. fuliginosus*, которые связаны с сохранением яиц тлей-симбионтов в гнездах муравьев до наступления весны. Локализация колоний этих тлей в комлевой зоне деревьев в 2010 г. отчасти подтверждает это предположение. В свою очередь полное отсутствие колоний тлей *C. confinis* и *C. mongolica* на кормовых участках семей муравьев *Formica* s. str., ранее собиравших падь этих тлей (*Formica rufa* – 3 семьи, *F. polyctena* – 9, *F. aquilonia* – 11, *F. truncorum* – 5), может служить косвенным доказательством того, что для этих муравьев такое поведение не свойственно. Однако это предположение требует дополнительных исследований.

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

Поскольку, как оказалось, рыжие лесные муравьи поддерживают постоянные трофобиотические связи с довольно широким спектром видов тлей, есть основания полагать, что эти муравьи могут оказывать значительное влияние на видовой состав тлей локальных сообществ, по крайней мере, мирмекофильных видов. Воздействие рыжих лесных муравьев на видовой состав тлей в сообществе

исследовано в ходе полевого эксперимента путем переселения муравьев на новый участок, что позволило проследить за процессом формирования трофобиотических связей муравьев и тлей в многовидовом сообществе.

### **3.5.1 Районы, материалы и методы исследования**

Исследования проводили в 1998–2003 гг. в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка путем переселения длительно существовавшего поселения *Formica aquilonia* на новую территорию. Для переселения был подобран участок (участок II), расположенный в придорожной части лесопарка, с тропиной сетью и лесным разнотравьем, который был сходен по своим лесорастительным условиям с прежней территорией мирмекокомплекса (участок I). В июне 2000 г. 24 крупных гнезда (с диаметрами оснований 1-4 м) были переселены на новое место (участок II), где «аборигенными» видами были муравьи: *Camponotus saxatilis*, *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *L. flavus*, *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, *Formica fusca*, *F. cunicularia*, *Leptothorax acervorum*.

**Переселение гнезд.** Муравьев вместе с материалом купольной части гнезда (в дальнейшем – проба) помещали в полиэтиленовые емкости объемом 200 л и доставляли в выбранное место (Слепцова и др., 2005). Если объем купольной части превышал объем емкости, то следующую порцию муравьев с гнездовым материалом размещали неподалеку от предыдущей. В июне-августе 2000 г. до формирования на новом месте устойчивых трофобиотических связей с тлями, в качестве подкормки муравьям предлагали 25% сахарный сироп в пластиковых емкостях, размещенных вокруг формирующихся на новом участке гнезд.

Сбор тлей в лесах Академгородка и на экспериментальных участках осуществляли несколько раз в течение сезона по мере смены растительных аспектов. Выявление тлей на «старой» и «новой» территории мирмекокомплекса *F. aquilonia* проводили по следующей схеме: до переселения – на участках I и II в 1998 и 1999 гг., после переселения проводили ежегодные учеты на участке II в течение четырех лет 2000–2003 гг. Сравнительный анализ видового состава тлей на участках проводили с помощью коэффициента Жаккара (Песенко, 1982).

### 3.5.2 Видовой состав мирмекофильных тлей в лесопарках Новосибирска, а также на участках до переселения гнезд муравьев

Всего на территории лесопарковой зоны Новосибирского Академгородка выявлено 52 вида тлей из 22 родов 5 семейств, из которых мирмекофильными оказались 37 видов из 13 родов и 5 семейств. По видовой насыщенности выделяются три рода *Aphis*, *Cinara* и *Chaitophorus*, которые включают 15, 6 и 4 вида соответственно, остальные роды представлены 1–3 видами (табл. 3.5). Колонии тлей 24 из 37 видов посещались муравьями *F. aquilonia*. На участке I в 1998–1999 гг. отмечены мирмекофильные тли 15 видов, причем все они были связаны с *F. aquilonia*. Колонии тлей 9-ти видов относились к группе «общих симбионтов, т.е. посещались и другими муравьями (*C. saxatilis* L. *niger*, *M. rubra*, *F. fusca*). На участке II в этот же период (до переселения) было собрано 12 видов тлей, из которых только для 6 видов был отмечен трофобиоз с «аборигенными» для данного участка муравьями (*C. saxatilis* L. *niger*, *M. rubra*, *F. fusca*).

### 3.5.3 Формирование трофобиотических связей муравьев с тлями

Появление рыжих лесных муравьев в сообществе никак не повлияло на немирмекофильных тлей: их видовой состав на участке II не изменялся на протяжении всего периода исследований. В июле-августе 2000 г. (через 1–2 месяца после переселения) муравьи *F. aquilonia* из прижившихся семей активно посещали колонии тлей четырех из шести видов тлей (*Callipterinella tuberculata*, *Symydobius oblongus*, *Aphis fabae*, *A. jacobaeae*), ранее связанных только с «аборигенными» видами муравьев. Спустя год после переселения (в 2001 г.) число видов мирмекофильных тлей на новой территории мирмеокомплекса увеличилось с 6 до 13. В этот период (2001 г.) муравьи «аборигенных» видов взаимодействовали только с ранее встречавшимися на участке II тлями, а семь «новых» для территории видов тлей (*Cinara pinea*, *Glyphina betulae*, *Chaitophorus populeti*, *Ch. populialbae*, *Rhopalosiphum padi*, *Schizaphis gramina*, *Aphis solanella*) были связаны только с *F. aquilonia*.

Таблица 3.5

Влияние муравьев *Formica aquilonia* на видовое разнообразие тлей при переселении муравейников на новый участок. Экспериментальные участки: I – «старая» территория поселения *F. aquilonia*, II – «новая» территория. \* – Помимо *F. aquilonia*, тли посещаются и другими муравьями (*Camponotus saxatilis*, *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *Myrmica rubra*, *Formica fusca*). + – Отмечено взаимодействие с *F. aquilonia*. 0 - тли не посещались муравьями. Минус - тли на участке не найдены.

№ п/п	Тли	Академ- городок	Участок I (1998-1999)	Участок II до переселения	Участок II после переселения			
				1998-1999	2000	2001	2002	2003
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	<b>Lachnidae</b>							
1	<i>Cinara cuneomaculata</i>	+	+	–	–	–	–	–
2	<i>C. laricis</i>	+ *	–	–	–	–	–	–
3	<i>C. piceae</i>	+	–	–	–	–	–	–
4	<i>C. pinea</i>	+	+	–	–	+	+	+
5	<i>C. pini</i>	+	–	–	–	–	–	–
6	<i>C. pinihabitans</i>	*	–	–	–	–	–	–
7	<i>Stomaphis quercus</i>	*	–	–	–	–	–	–
8	<i>Trama rara</i>	*	–	–	–	–	–	–
9	<i>Protrama cf. longitarsus</i>	*	–	–	–	–	–	–

Продолжение таблицы								
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	<b>Thelaxidae</b>							
10	<i>Glyphina betulae</i>	+ *	+ *	–	–	+	+ *	+ *
	<b>Drepanosiphidae</b>							
11	<i>Callipterinella tuberculata</i>	+ *	+ *	*	+ *	+ *	+ *	+ *
12	<i>Euceraphis punctipennis</i>	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Symydobius oblongus</i>	+ *	+	*	+ *	+ *	+ *	+ *
	<b>Chaitophoridae</b>							
14	<i>Chaitophorus populeti</i>	+ *	+ *	–	–	+	+ *	+ *
15	<i>Ch. populialbae</i>	+ *	+ *	–	–	+	+ *	+ *
16	<i>Ch. salicti</i>	+	–	–	–	–	–	–
17	<i>Ch. tremulae</i>	*	–	–	–	–	–	–
	<b>Aphididae</b>							
18	<i>Rhopalosiphum padi</i>	+ *	+ *	–	–	+	+ *	+ *
19	<i>Schizaphis graminum</i>	+	+	–	–	+	+	+
20	<i>S. pyri</i>	+	–	–	–	–	–	–
21	<i>Aphis cf. achilleaeradicis</i>	*	–	–	–	–	–	–
22	<i>A. cf. craccae</i>	*	–	–	–	–	–	–

	Продолжение таблицы							
1	2	3	4	5	6	7	8	9
23	<i>Aphis craccivora</i>	+*	+*	*	*	+*	+*	+*
24	<i>A. fabae</i>	+*	+*	*	+*	+*	+*	+*
25	<i>A. farinosa</i>	+*	-	-	-	-	-	-
26	<i>A. idaei</i>	*	-	-	-	-	-	-
27	<i>A. jacobaeae</i>	+	+	*	+*	+*	+*	+*
28	<i>A. obiensis</i>	*	-	-	-	-	-	-
29	<i>A. pomi</i>	+*	+*	-	-	-	-	-
30	<i>A. schneideri</i>	+*	-	-	-	-	-	-
31	<i>A. solanella</i>	+*	+*	-	-	+	+	+
32	<i>A. subnitidae</i>	+	-	*	*	+*	+*	+*
33	<i>A. taraxacicola</i>	*	-	-	-	-	-	-
34	<i>A. viburni</i>	+*	+	-	-	-	-	-
35	<i>Aphis</i> sp.	+*	-	-	-	-	-	-
36	<i>Macrosiphoniella pulvera</i>	*	-	-	-	-	-	-
37	<i>Longicaudus trirhodus</i>	0	0	0	0	0	0	0
38	<i>Myzus cerasi</i>	*	-	-	-	-	-	-
39	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	0	0	0	0	0	0	0

	Продолжение таблицы							
1	2	3	4	5	6	7	8	9
40	<i>Delphiniobium junackianum</i>	0	–	–	–	–	–	–
41	<i>Hyperomyzus lactucae</i>	0	0	–	–	–	–	–
42	<i>Hyperomyzus pallidus</i>	0	–	0	0	0	0	0
43	<i>Macrosiphoniella artemisiae</i>	0	–	–	–	–	–	–
44	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	0	–	–	–	–	–	–
45	<i>Macrosiphum cholodkovskyi</i>	0	–	–	–	–	–	–
46	<i>Macrosiphum rosae</i>	0	0	–	–	–	–	–
47	<i>Megoura viciae</i>	0	0	0	0	0	0	0
48	<i>Megoura crassicauda</i>	0	–	–	–	–	–	–
49	<i>Metopeurum cf. matricariae</i>	+*	–	–	–	–	–	–
50	<i>Uroleucon (Uroleucon) sonchi</i>	0	0	0	0	0	0	0
51	<i>Uroleucon (Uromelan) tripartitum</i>	0	–	–	–	–	–	–
52	<i>Uroleucon (Uromelan) solidaginis</i>	0	–	–	–	–	–	–
	<b>Всего видов:</b>	<b>52</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>19</b>	<b>19</b>	<b>19</b>
	– мирмекофильных	<b>37</b>	<b>25</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>13</b>
	– немирмекофильных	<b>15</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>6</b>

Сборы тлей, проведенные на участке II в 2002–2003 гг., по видовому составу не отличались от данных 2001 г., однако наблюдалась тенденция формирования трофобиотических связей «новых» для данной территории тлей с муравьями «аборигенных» видов (*C. saxatilis*, *L. niger*, *M. rubra*, *F. fusca*). Отмечено посещение этими муравьями колоний четырех из семи «новых» для данной территории видов тлей (*G. betulae*, *Ch. populeti*, *Ch. populialbae*, *Rh. padi*).

Сравнительный анализ видового состава мирмекофильных тлей на экспериментальных полигонах показал, что на участках I и II до переселения он существенно различался. Коэффициент сходства (Жаккара) составил: для мирмекофильных тлей только 31% (с учетом немирмекофильных тлей – 42%). Однако спустя год после переселения в 2001 г. сходство составило уже 75% и 71%, соответственно, и в дальнейшем (до 2003 г.) не изменялось.

Таким образом, исследование видового состава тлей на участках лесопарков Новосибирска до и после переселения семей *F. aquilonia* показало, что рыжие лесные муравьи оказывают заметное влияние на формирование афидофауны. С появлением на участке жизнеспособных гнезд *F. aquilonia* видовой состав тлей значительно изменяется: увеличивается число мирмекофильных видов. На первых этапах освоения территории муравьи используют только тлей, ранее обитавших на данном участке. В течение последующих трех лет устанавливаются взаимосвязи с «новыми» для данной территории видами. Сначала подобные трофобиотические отношения характерны только для *F. aquilonia*, впоследствии – и для других муравьев (*C. saxatilis*, *L. niger*, *M. rubra*, *F. fusca*).

Эксперимент с переселением *F. aquilonia* на новый участок леса помог выявить новые аспекты взаимодействия муравьев с тлями, в частности, проследить за формированием трофобиотических связей в многовидовом сообществе и проанализировать влияние доминирующих *F. aquilonia* на многовидовые комплексы тлей. Полученные результаты позволяют предполагать, что, благодаря сложным поведенческим реакциям сборщиков пади, не только *F. aquilonia*, но и другие рыжие лесные муравьи вносят значительный вклад в формирование афидофауны и в потенциал численности мирмекофильных тлей.

В целом, наибольшее число видов тлей на территории каждого из исследованных регионов оказалось связано с муравьями *Lasius niger* и облигатными доминантами *Formica* s. str. Установлено, что число видов мирмекофильных тлей, связанных с этими муравьями зависит от состава и структуры сообщества муравьев. В сообществах с доминированием представителей *Formica* s. str. *L. niger* посещает колонии тлей значительно меньшего числа видов, чем в отсутствие этих муравьев. Наибольшее число видов тлей в сообществе обычно бывает связано с муравьями *Formica* s. str. Кроме того, широта спектра трофобиотических связей этих муравьев существенно увеличивается в присутствии представителей *F. (Serviformica)*, которые при поиске колоний тлей, по всей вероятности, служат «разведчиками» («наводчиками») для облигатных доминантов рода *Formica*.

Помимо большого числа видов тлей-симбионтов, трофобиотические связи представителей *Formica* s. str. характеризуются постоянством их видового состава. Устойчивость трофобиотических связей этих муравьев обусловлена особенностями их социальной и территориальной организации. Появление в сообществе муравьев группы *Formica rufa* приводит к увеличению числа видов мирмекофильных тлей, а также к расширению спектров связей с тлями «аборигенных» (ранее живших на данной территории) видов.

Влияние на выживаемость тлей другого вида-доминанта лесных сообществ муравьев – *L. fuliginosus*, также живущего крупными семьями, которые контролируют обширные территории, характеризуется меньшим числом связанных с ним видов тлей. Однако благодаря способности *L. fuliginosus* сохранять яйца тлей в своих гнездах в зимний период именно эти муравьи, по-видимому, являются основными «хранителями» резервного фонда популяций не только специализированных тлей, приспособленных к взаимодействию с этими муравьями, но и различных видов «общих симбионтов» в лесных сообществах.

## ГЛАВА 4

### ОРГАНИЗАЦИЯ СБОРА ПАДИ У МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ

Социальные насекомые (муравьи, пчелы, осы и термиты) доминируют во многих наземных экосистемах (Wilson, 1971). Самые крупные семьи включают от тысяч до миллионов рабочих особей (Beshers, Fewell, 2001; Jeanne, Taylor, 2009). Считается, что экологический успех этой группы, который проявляется в разнообразии и биомассе этих насекомых, обусловлен сложной организацией их сообществ, которая базируется на четком разделении функций (Захаров, 1981, 1995, 2005; Кипятков, 1991; Wilson, Hölldobler, 2005). Специализация позволяет наиболее эффективно решать различные жизненно важные для семьи задачи при наименьших энергетических затратах. Термин “полиэтизм” (фиксированные различия в выполнении разными рабочими определенного круга функций) был введен Уиром (Weir, 1958a, b), а само явление полиэтизма у *Formica* впервые описал Леббок (Леббок, 1884). В настоящее время выделяют три основных типа разделения труда в семьях социальных насекомых, в основе которых лежит: полиморфизм рабочих особей, возрастной полиэтизм и индивидуальные различия в специализации (Robinson, 1992). В последнее время вопросы разделения функций у муравьев активно исследуются как на уровне семьи, так и небольших рабочих групп («команд»), когда несколько особей объединены выполнением общей задачи (Jeanne, 1986, 1991; Anderson, Franks, 2001). Именно такие группы оказались удобным модельным объектом для изучения принципов и механизмов индивидуального взаимодействия. Примером могут служить «команды» у *Ectophasma burchelli* Westw., транспортирующие крупную добычу (Franks, 1986). В целом, разделение функций довольно часто проявляется у фуражиров при сборе и транспортировке пищи и других материалов (Rissing, 1981; Robson, Traniello, 1998, 2002; Anderson et al., 2001; Czaczkes, Ratnieks, 2013), хотя обычно даже наиболее успешно действующие «команды» недолговечны и распадаются по окончании работы (Franks et al., 2001).

Одним из ярких примеров «команд» (небольших групп фуражиров, объединенных общей задачей), существующих длительное время, являются

группы муравьев, ухаживающих за трофобионтами (насекомыми, питающимися соком растений), в частности тлями. Падь, выделяемая этими насекомыми, является одним из наиболее важных энергетических ресурсов для муравьев многих видов (Oliver et al., 2008).

Известно, что муравьи обычно сохраняют верность определенным деревьям и даже ветвям (Dobrzańska, 1958; Rosengren, 1971a, b; Horstmann, 1975; Rosengren, Sundström, 1987). Это позволяет наблюдать за длительными отношениями относительно постоянных групп рабочих особей, посещающих определенные колонии тлей (Новгородова, Резникова, 1996). Несмотря на большое число работ, посвященных симбиотическим отношениям муравьев и тлей (см. обзоры: Nixon, 1951; Sudd, 1987; Hölldobler, Wilson, 1990; Delabie, 2001; Новгородова, 2004), взаимодействие сборщиков пади между собой, а также организация сбора пади муравьями разных видов долгое время оставались слабо изученными. Обычно всех сборщиков пади описывали как пассивных фуражиров, обеспечивающих исключительно сбор и перенос пади в гнездо, которые не способны к самостоятельному поиску добычи и мобилизуются на источник пищи активными фуражирами (Dobrzańska, 1959; Захаров, 1972, 1991). Однако круг задач, связанных с трофобиозом муравьев и тлей (поиск колоний тлей, уход за тлями и их охрана, строительство убежищ и т.д.), столь разнообразен, что функции хотя бы части рабочих, участвующих в процессе сбора пади, должны быть значительно шире, чем простая транспортировка углеводной пищи. Кроме того, в ходе экспериментального исследования способов коммуникации у муравьев было обнаружено, что группы муравьев разных видов, объединенные поиском кормушки с сахарным сиропом в лабиринте (аналог сборщиков пади в природе), демонстрируют разные стратегии фуражировки и системы коммуникации (Резникова, Рябко, 1986, 1990; Reznikova, Ryabko 1990, 1994). Эти результаты позволили Ж.И. Резниковой предположить, что организация сбора пади также отличается у разных видов муравьев.

В 1993 году было начато комплексное исследование экологических и этологических аспектов трофобиотического взаимодействия муравьев и тлей в

многовидовых сообществах муравьев степных и лесных растительных ассоциаций. На ограниченном числе видов было показано, что организация сбора пади существенно отличается у разных видов муравьев (Новгородова, Резникова, 1996; Резникова, Новгородова, 1998а).

Исследование взаимодействия сборщиков пади на индивидуальном уровне является ключевым моментом для понимания принципов и механизмов взаимодействия муравьев с трофобионтами, а также стратегий фуражировки, используемых муравьями разных видов для получения необходимого количества углеводной пищи. В свою очередь, исследование организации сбора пади муравьями разных видов в многовидовом сообществе крайне важно для оценки степени влияния разных муравьев на выживаемость трофобионтов, а также роли разных членов многовидового сообщества муравьев в формировании трофобиотических отношений с различными насекомыми.

В данной главе основное внимание уделено организации сбора пади у разных членов многовидовых сообществ муравьев. Впервые суммированы и проанализированы данные, касающиеся поведения сборщиков пади разных видов муравьев, полученные к настоящему времени в ходе многолетних исследований; описаны основные типы организации сбора пади, используемые разными членами многовидового сообщества муравьев; проведена оценка влияния вида муравьев и тлей, размера семьи муравьев, сезонности и образа жизни трофобионтов на проявление «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади.

## **4.1 Организация сбора пади тлей у муравьев разных видов**

### **4.1.1 Специфика сбора и обработки материала**

**Районы исследований.** Исследование взаимоотношений муравьев и тлей проводили в 1994–1996, 1998–2003, 2007–2010 гг. в сосновых и осиново-березово-сосновых лесах (г. Новосибирск) и в разнотравно-злаковой степи с осиново-березовыми колками (г. Карасук) в Новосибирской области, а также в пихтово-кедровых лесах на территории Республики Алтай (окр. п. Артыбаш).

**Материалы и методы** подробно изложены в главе 2. Для всех исследованных семей муравьев была проведена оценка численности (см. раздел 2.2.1). Поведение насекомых изучали в естественных условиях с июня по август (см. раздел 2.2.2) на растениях, заселенных мирмекофильными тлями (табл. 4.1), на 3–10 колониях тлей каждого вида. Для муравьев *Formica* s. str. дополнительные исследования были проведены в сентябре / начале октября.

Практически все исследованные виды тлей, за исключением вида *Stomaphis quercus*, специализирующегося на взаимодействии с муравьями *L. fuliginosus*, являются «общими симбионтами» (т.е. посещаются разными муравьями). Наблюдения сопровождалось групповым и индивидуальным мечением насекомых нитрокрасками разных цветов, а также хронометрированием их поведения (см. раздел 2.2.2). Оценку уровня агрессивности муравьев проводили с помощью специально разработанной методики (см. раздел 2.2.2).

Материал исследований представлен в разделе 2.4. Методы обработки материала подробно изложены в разделе 2.3.2.

#### **4.1.2 Функциональная дифференциация в группах сборщиков пади**

Наблюдения за помеченными муравьями показали, что колонии тлей обслуживают относительно постоянные по составу группы рабочих муравьев: более 87% особей, помеченных в исследованных колониях тлей, регулярно посещали эти колонии. Положительная корреляция между количеством муравьев и тлей, одновременно находящихся на колониях, выявлена только для муравьев *Formica* s. str.: *F. polyctena* / *S. oblongus*,  $r=0.91$ ,  $p<0.05$ ,  $n=35$ ; *F. polyctena* / *A. grossularia*,  $r=0.96$ ,  $n=45$ ,  $p<0.01$ ; *F. aquilonia* / *Ch. populeti*,  $r=0.88$ ,  $p<0.05$ ,  $n=27$ ; *F. pratensis* / *Ch. populeti*,  $r=0.80$ ,  $p<0.05$ ,  $n=20$ ).

Применение кластерного анализа к бюджетам времени отдельных сборщиков пади позволило построить дендрограммы (рис. 4.1, 4.2), на которых отражено объединение муравьев с наиболее похожими бюджетами времени в группы, которые получили свои названия, исходя из основных функций, выполняемых муравьями.

Таблица 4.1

Данные муравьев исследованных видов: количество семей (n), размерный класс семьи (РК), виды тлей, «профгруппы» и тип сбора пади (I – неспециализированные фуражиры (НФ) в «неохраняемых» колониях тлей, II – НФ в «охраняемых» колониях тлей, III–V – «профессиональная» специализация: III – низкая, IV – средняя, V – высокая. Результаты наблюдений, проведенных осенью (с конца августа до начала октября), отмечены значком \*.

Вид муравьев	n	РК	«Профгруппы» сборщиков пади	Тип сбора пади	Исследованные виды тлей
1	2	3	4	5	6
<i>Formica (Formica) polyctena</i>	3	$10^5$	«Пастухи», «сторожа», «разведчики», «транспортировщики», «дежурные»*, НФ*	V; III*; I*	<i>Symydobius oblongus</i> , <i>Chaitophorus populeti</i> , <i>Aphis jacobaeae</i> , <i>A. grossulariae</i>
	1	$10^6$			
<i>F. (F.) aquilonia</i>	3	$10^5$	«Пастухи», «сторожа», «разведчики», «транспортировщики», «дежурные»*, НФ*	V; III*; I*	<i>S. oblongus</i> , <i>Ch. populeti</i>
	1	$10^6$			
<i>F. (F.) lugubris</i>	1	$10^4$	«Пастухи», «сторожа», «разведчики», «транспортировщики»	V	<i>S. oblongus</i> , <i>Cinara laricis</i>
	2	$10^5$			
<i>F. (F.) pratensis</i>	4	$10^4$	«Пастухи», «сторожа»; НФ*	IV; II*; I*	<i>S. oblongus</i> , <i>Ch. populeti</i> , <i>A. jacobaeae</i>
<i>F. (Serviformica) cunicularia</i>	3	$10^2$	НФ	I	<i>Ch. populeti</i> ,
	8	$10^3$	НФ, «дежурные», «пастухи», «сторожа», «разведчики»	I; II; III; IV	<i>Aphis craccivora</i>

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
<i>F. (S.) fusca</i>	3	10 <sup>2</sup>	НФ	I	<i>S. oblongus, Ch. populeti, A. craccivora</i>
	2	10 <sup>2</sup>	НФ	I; II	
<i>F. (S.) candida</i>	3	10 <sup>2</sup>	НФ	I	<i>S. oblongus, A. craccivora</i>
	2	10 <sup>3</sup>	НФ, «дежурные»	I; II; III	
<i>Camponotus saxatilis</i>	3	10 <sup>3</sup>	«Дежурные», «транспортировщики»	III	<i>S. oblongus, A. craccivora</i>
<i>Lasius niger</i>	4	10 <sup>3</sup>	НФ	II; I	<i>Ch. populeti, A. viburni, A. pomi, A. craccivora</i>
<i>L. fuliginosus</i>	3	10 <sup>5</sup>	НФ	II; II*; I*	<i>Ch. populeti, C. laricis, Stomaphis quercus</i>
<i>Myrmica rubra</i>	3	10 <sup>2</sup>	НФ	I	<i>Ch. populeti, A. pomi</i>
	2	10 <sup>3</sup>	НФ	I; II	
<i>M. ruginodis</i>	2	10 <sup>3</sup>	НФ	I	<i>Ch. populeti, A. jacobaeae</i>

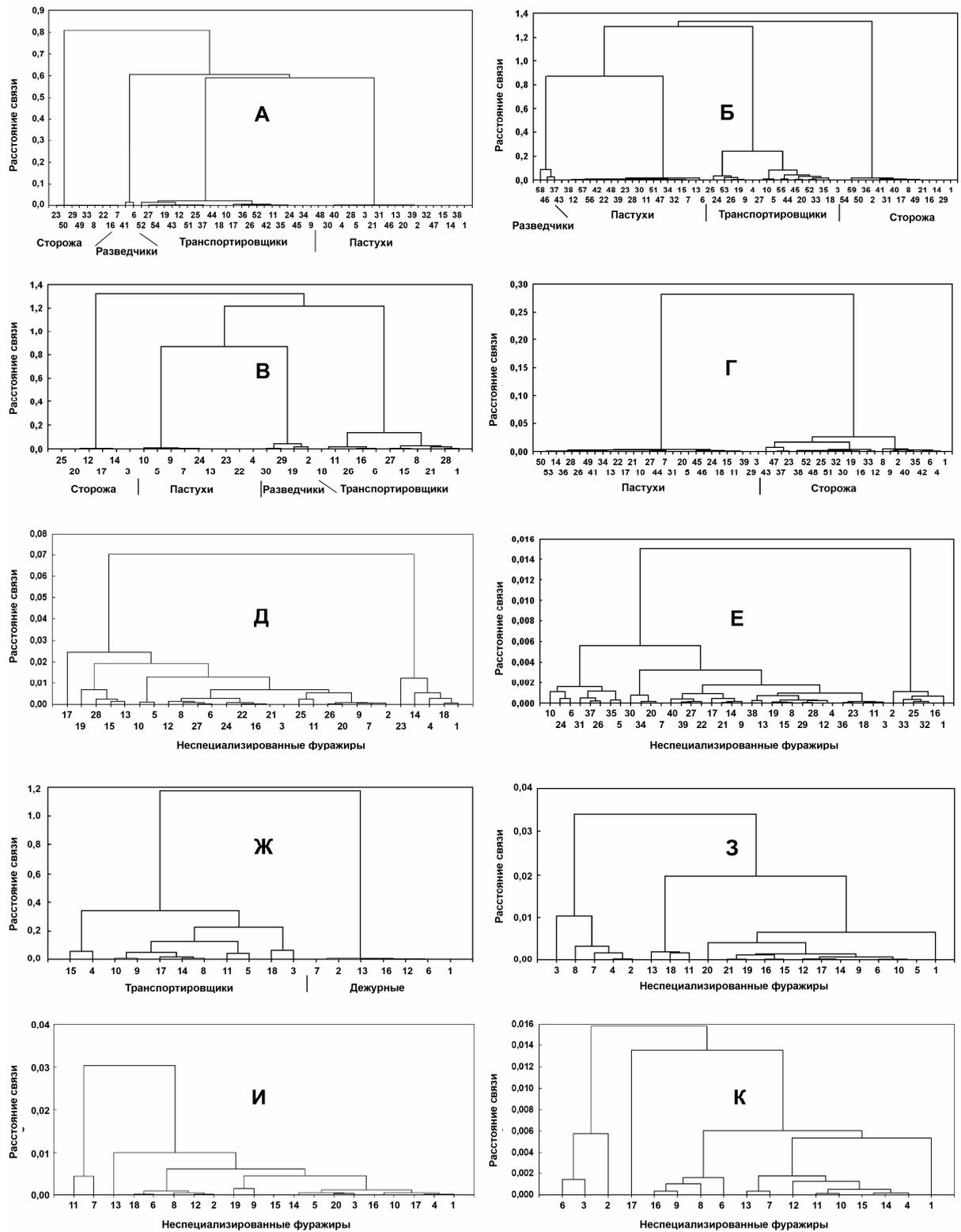


Рис. 4.1. Дендрограммы муравьев-сборщиков пади разных видов согласно их коэффициентам корреляции Пирсона (1-Pearson  $r$ ; метод полной связи): *Formica polyctena* (А) и *F. aquilonia* (Б) в колониях тлей *Chaitophorus populeti*; *F. lugubris* (В) в колониях тлей *Symydobius oblongus*; *F. pratensis* (Г), *Lasius fuliginosus* (Д) и *L. niger* (Е) в колониях тлей *Ch. populeti*; *Camponotus saxatilis* (Ж) в колониях тлей *S. oblongus*; *Myrmica ruginodis* (З), *M. rubra* из небольших (И) и больших (К) семей в колониях тлей *Ch. populeti*. X – номера фуражиров.

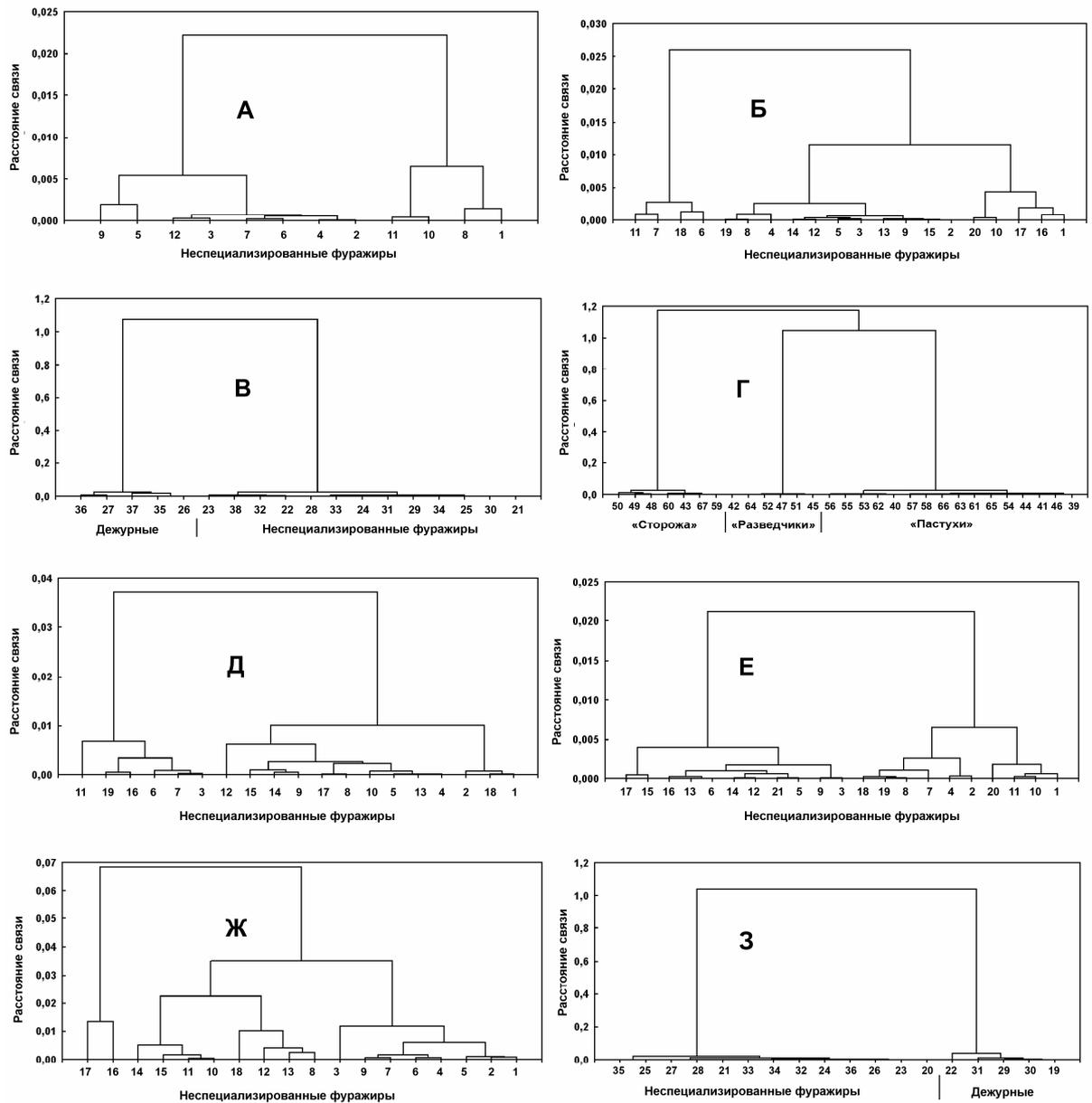


Рис. 4.2. Дендрограммы для муравьев-сборщиков пади разных видов *Formica* подрода *Serviformica* из семей разной численности согласно коэффициентам корреляции Пирсона (1-Pearson  $r$ ; метод полной связи). **А–Г** – *F. cunicularia* в колониях тлей *Chaitophorus populeti* (размер семьи: **А** –  $10^2$  рабочих в секционном гнезде, **Б–Г** –  $10^3$  рабочих в гнезде-капсуле (купольное)). **Д** – *F. fusca* в колониях тлей *Symydobius oblongus* (размер семьи:  $10^2$  рабочих в секционном гнезде), **Е–З** – *F. candida* в колониях тлей *S. oblongus* (размер семьи: **Е** –  $10^2$  рабочих в секционном гнезде, **Ж–З** –  $10^3$  рабочих в купольном гнезде-капсуле). X – номера фуражиров.

Количество «профгрупп» у разных видов варьирует от 1 до 4. У *L. fuliginosus*, *L. niger*, *F. fusca*, *M. rubra* и *M. ruginodis* специализация у муравьев отсутствует: все муравьи, посещавшие тлей, имели достаточно сходные бюджеты времени. Аналогичная ситуация наблюдалась в большинстве исследованных колоний тлей, посещавшихся муравьями *F. cunicularia* и *F. candida* (рис. 4.2).

Детальный анализ показал, что группы сборщиков пади состоят только из неспециализированных фуражиров, работающих независимо друг от друга и крайне редко взаимодействующих друг с другом в колонии тлей (обычно менее 3%; Приложение: табл. 5). Эти муравьи самостоятельно собирают и относят падь в гнездо, совершая регулярные рейсы между растением с тлями и муравейником.

Организация сбора пади у муравьев других видов более сложна. Методом ранговой корреляции Спирмена выявлены значимые различия между усредненными бюджетами времени муравьев из разных «профгрупп» внутри каждого вида, коэффициенты корреляции Спирмена ( $r_s$ ) варьировали от 0.17 до 0.74 ( $r_{s \text{ real}} = 0.17 - 0.74 < r_{s \text{ critical } 0.05} = 0.78_{n=7}$ ).

Основные различия в поведении муравьев из разных групп, включая преобладающие поведенческие реакции, которые муравьи демонстрировали в колониях тлей, представлены на рис. 4.3. Доли времени, проведенного сборщиками пади из разных «профгрупп» в колонии тлей и/или затраченного ими на демонстрацию различных элементов поведения (сбор пади, положение покоя (готовность к атаке), агрессивные реакции, исследовательская активность и трофаллаксис; рис. 3.3) значительно отличаются (критерий Краскела-Уоллеса,  $p < 0.05 - 0.0001$ ; критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони,  $p < 0.008$  (группа *Formica rufa*),  $p < 0.017$  (*F. cunicularia*),  $p < 0.05$  (*F. pratensis*, *F. candida*, *F. cunicularia*, *C. saxatilis*)). Кроме того, потенциальная агрессивность «сторожей» и «дежурных» муравьев рода *Formica*, независимо от вида, была значительно выше, чем у фуражиров из других «профгрупп» (рис. 3.4).

Поскольку количество «профгрупп» не зависит от вида тлей (табл. 4.2), на рисунках 4.3 и 4.4 представлены результаты наблюдений за муравьями из модельных семей в колониях тлей *Symydobius oblongus* и *Chaitophorus populeti*.

Сходные результаты получены для всех семей (одного вида и размерного класса), независимо от вида тлей. Список «профгрупп», выявленных для каждого из исследованных видов, представлен в таблице 4.1.

Таблица 4.2

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

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	d.f.	$\chi^2$	p
Тип сбора пади (для 12 исследованных видов)	Ординальное полиномиальное	Муравьи	11	156.52	<0.0001
		Размер семьи муравьев	3	98.41	<0.0001
Тип сбора пади: <i>F. polystena</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. 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 s. str.</i>	Ординальное полиномиальное	Тли	3	4.11	0.25
		Месяц	3	99.68	<0.0001
		Тли x Месяц	5	0.56	0.99

В целом, среди сборщиков пади было выявлено 6 отличающихся по своим функциям групп. «Пастухи» собирают падь и передают ее «транспортникам», которые относят ее в гнездо. «Сторожа» охраняют тлей от конкурентов. «Разведчики» многофункциональны: занимаются поиском новых колоний трофобионтов и организацией работы сборщиков пади в этих колониях, т.е. в определенной степени координируют действия сборщиков пади. Наблюдения показали, что «разведчики» мобилизуют «пастухов» и «сторожей» из близлежащих, посещаемых муравьями колоний тлей.

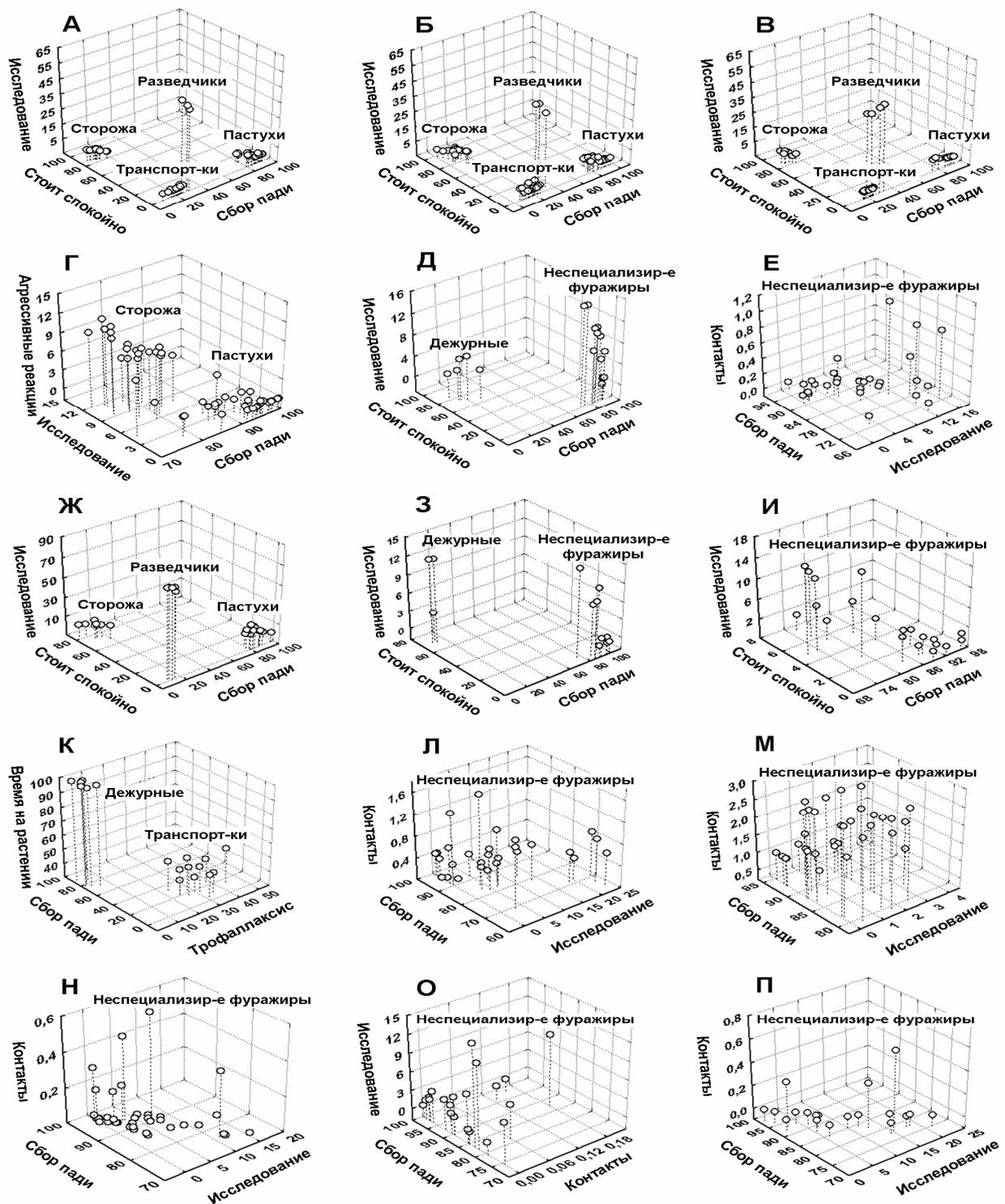


Рис. 4.3. Доля времени, затраченного муравьями из разных «профгрупп» на отдельные элементы поведения, а также проведенного в колонии тлей (в случае *C. saxatilis*). А – *F. polyctena*, Б – *F. aquilonia*, В – *F. lugubris*, Г – *F. pratensis*, Д – *F. candida* (размер семьи  $10^3$ ), Е – *F. candida* ( $10^2$ ), Ж – *F. cunicularia* ( $10^3$ ), З – *F. cunicularia* ( $10^3$ ), И – *F. cunicularia* ( $10^2$ ), К – *C. saxatilis*, Л – *L. fuliginosus*, М – *L. niger*, Н – *M. rubra*, О – *M. ruginodis*, П – *F. fusca*. Данные различных «профгрупп» существенно отличаются (критерий Манна-Уитни с поправкой бонферрони, А-В –  $p < 0.008$ , Ж –  $p < 0.017$ , Г-Д и З, К –  $p < 0.05$ ).

### Агрессивность, баллы

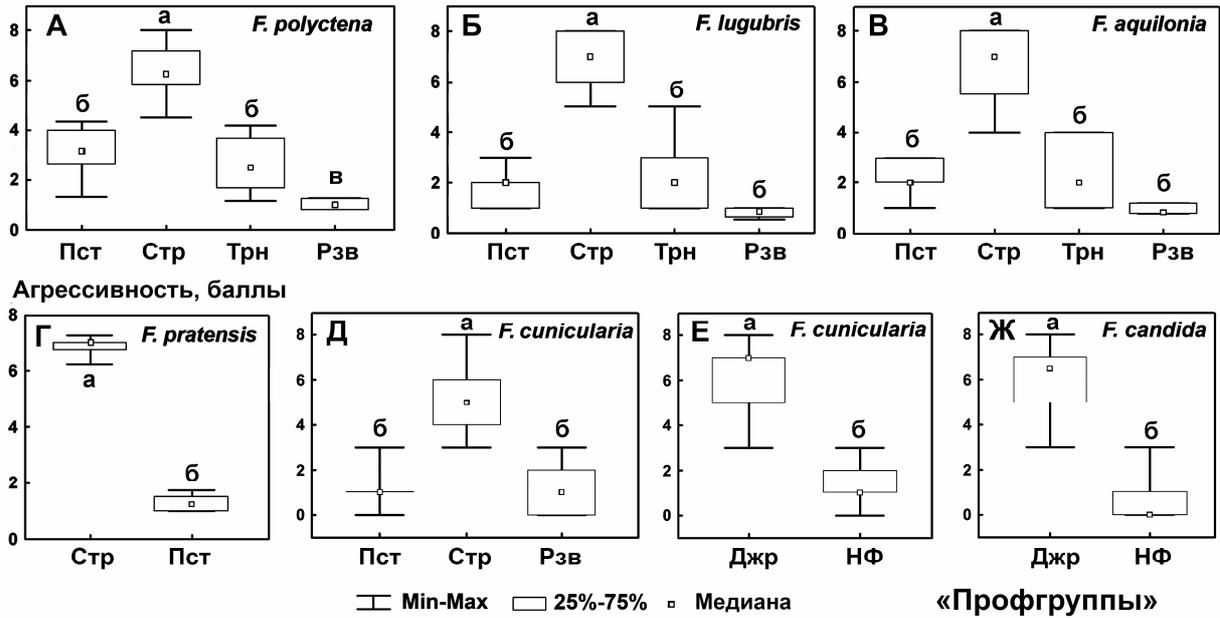


Рис. 4.4. Потенциальная агрессивность сборщиков пади из разных «профгрупп» (результаты теста на агрессивность). «Профгруппы»: Пст – «Пастухи», Стр – «Сторожа», Трн – «Транспортировщики», Рзв – «Разведчики», Джр – «Дежурные», НФ – неспециализированные фуражиры. Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони: А–В –  $p < 0.008$ ; Д –  $p < 0.017$ ; Г, Е–Ж –  $p < 0.05$ ).

Кроме того, они могут временно заменять «пастухов» и «сторожей», если те временно покидают колонию, что чаще всего происходит в периоды спада активности муравьев (Резникова, Новгородова, 1998а). «Дежурные» муравьи постоянно находятся в колонии тлей, собирают падь и защищают тлей от различных конкурентов. Неспециализированные фуражиры самостоятельно выполняют все функции, начиная от сбора пади и заканчивая ее транспортировкой в гнездо.

### 4.1.3 Типы организации сбора пади у муравьев разных видов

Анализ многообразия схем взаимодействия с тлями у муравьев разных видов из двух подсемейств (Formicinae – 10 видов, Murgicinae – 2) показал, что,

несмотря на небольшие различия, организация сбора пади у некоторых видов муравьев достаточно сходна. Принимая во внимание как степень специализации среди сборщиков пади (количество «профгрупп»), так и возможность защиты тлей муравьями (посредством постоянного присутствия более или менее специализированных рабочих на растении с трофобионтами) выделено пять основных типов организации сбора пади у муравьев. В соответствии с повышением уровня сложности (в частности, с появлением и углублением специализации) они располагаются следующим образом:

I – работа неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» колониях тлей (муравьи присутствуют в колонии менее 60% от времени наблюдений);

II – работа неспециализированных фуражиров в «охраняемых» колониях тлей (благодаря регулярной смене одних неспециализированных фуражиров другими, муравьи присутствуют в колонии более 95% времени);

III – низкая «профессиональная» специализация (появление «дежурных» муравьев, постоянно присутствующих в колонии тлей; ранее использовалось название – «частичное разделение ролей»);

IV–V – средняя (IV) и высокая (V) «профессиональная» специализация (четкое разделение между фуражирами ряда функций (по крайней мере, сбора пади «пастухами» и защиты трофобионтов «сторожами»); а также появление «транспортчиков» в V типе).

Характерные особенности различных типов приведены ниже.

**Работа неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» (I) и «охраняемых» (II) колониях тлей.** Группы муравьев, посещающих колонии тлей, состоят только из неспециализированных фуражиров, которые занимаются одиночной фуражировкой и крайне редко контактируют друг с другом. Наиболее активные фуражиры могут посещать несколько колоний тлей или растений с тлями, расположенных близко друг к другу (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2003а, 2005в). Экспериментальные исследования показали, что неспециализированные фуражиры многофункциональны и легко переключаются на выполнение других функций, например сбор белковой пищи (измельченное

вареное яйцо, помещенное на листья растения рядом с колонией тлей (Novgorodova, 2005). Принимая во внимание время присутствия/отсутствия муравьев на растении с тлями, колонии тлей были разделены на две категории: «неохраняемые» (часто остаются без присмотра муравьев, более 40% от времени наблюдений) и «охраняемые» (муравьи присутствуют практически постоянно (более 95% времени) благодаря регулярной смене одиночных фуражиров на растении, где они способны отпугивать других насекомых с помощью более или менее агрессивного поведения). I-й тип оказался характерен главным образом для муравьев *Myrmica* и *F. (Serviformica)*, живущих небольшими семьями ( $10^2$ ), обычно менее тысячи рабочих особей (табл. 3.1). II-й тип обычно наблюдается в колониях тлей, посещаемых муравьями *Lasius* (*L. niger*, *L. fuliginosus*), а также в некоторых колониях тлей, посещаемых муравьями *F. (Serviformica)* из крупных семей ( $10^3$ ), обычно более 1500-2000 особей.

**Низкая «профессиональная» специализация (III)** (ранее использовалось название – «частичное разделение ролей» (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2002б)). Муравьи, посещающие колонии тлей, четко делятся на две группы: «дежурные» муравьи, а также неспециализированные фуражиры (в случае *Formica cunicularia* и *F. candida*) или «транспортровщики» (у *Camponotus saxatilis*). «Дежурные» муравьи очень редко покидают растение и играют главную роль в сборе пади и защите тлей, в то время как другие специалисты регулярно относят собранную падь в гнездо. Одним из главных различий между неспециализированными фуражирами и «транспортровщиками» является способ получения пади. Первые собирают падь самостоятельно (более 85% времени), редко (менее 2%) взаимодействуя с другими муравьями (приложение: табл. 5). «Транспортровщики», напротив, более 60% времени тратят на контакты и трофаллакис с «дежурными» муравьями и, в то время как на сбор пади у них приходится лишь около 20%.

**Средняя (IV) и высокая (V) «профессиональная» специализация.** Для обоих типов (IV и V) характерно четкое разделение между фуражирами ряда функций (по крайней мере, сбора пади «пастухами» и защиты трофобионтов

«сторожами»). Неагрессивные «пастухи», а также «сторожа», которые являются наиболее агрессивными среди сборщиков пади (рис. 3.4), крайне редко покидают колонии тлей. «Разведчики», обладающие полифункциональным поведением (поиск новых колоний, сбор пади и координация действий «пастухов» и «сторожей»), также характерны для обоих типов организации сбора пади. По сравнению с IV типом главной отличительной чертой высокой «профессиональной» специализации (V) является появление в группах сборщиков пади «транспортировщиков», отвечающих за перенос пади в гнездо. Экспериментальные исследования показали, что сборщики пади муравьев как с высокой (V), так и со средней (IV) степенью «профессиональной» специализации не переключаются на сбор белковой пищи и сами не относят ее в гнездо (Novgorodova, 2005). Однако в некоторых случаях («сторожа» *F. pratensis*) могут привлекать (приводить) для выполнения этой работы пассивных фуражиров с ближайшей фуражировочной дороги исследуемой семьи муравьев (Новгородова, 2007). Кроме того, в отличие от муравьев, демонстрирующих более простые типы организации сбора пади, в данном случае выявлена положительная корреляция между количеством тлей и муравьев, ухаживающих за симбионтами (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2008; Новгородова, Бирюкова, 2010). IV-й тип отмечен для муравьев *F. pratensis*, *F. cunicularia* из крпанных семей ( $10^3$ ), V-й тип – для *Formica* s. str.

#### **4.1.4 Что оказывает влияние на организацию сбора пади у муравьев?**

Установлено, что организация сбора пади муравьями разных видов в значительной степени зависит от вида муравьев и размера их семей (табл. 4.2). Рост численности семей сопровождается появлением и углублением функциональной дифференциации среди сборщиков пади. Между размером семьи муравьев и сложностью организации сбора пади (т.е. ее типом) выявлена положительная корреляция ( $r_s=0.80$ ,  $p<0.0001$ ; рис. 4.5).

Влияние размера семьи прослеживается также на внутривидовом уровне, на примере муравьев *Formica* из подрода *Serviformica* (табл. 4.1). Доля колоний тлей,

охраняемых фуражирами, которые демонстрировали более сложные варианты организации сбора пади (II–IV), была значительно выше в крупных семьях ( $10^3$ ), чем в мелких (критерий Фишера: *F. (S.) cunicularia*,  $p=0.003$ ; *F. (S.) candida*,  $p=0.039$ ). Колонии тлей, охраняемые муравьями, составили около 5–13% от общего числа колоний тлей, посещаемых фуражирами одной семьи, и обычно располагались поблизости от гнезда (менее 0.8 м). Сборщики пади из небольших семей ( $10^2$ ) никогда не охраняли своих симбионтов и демонстрировали лишь самый простой тип организации сбора пади (I).

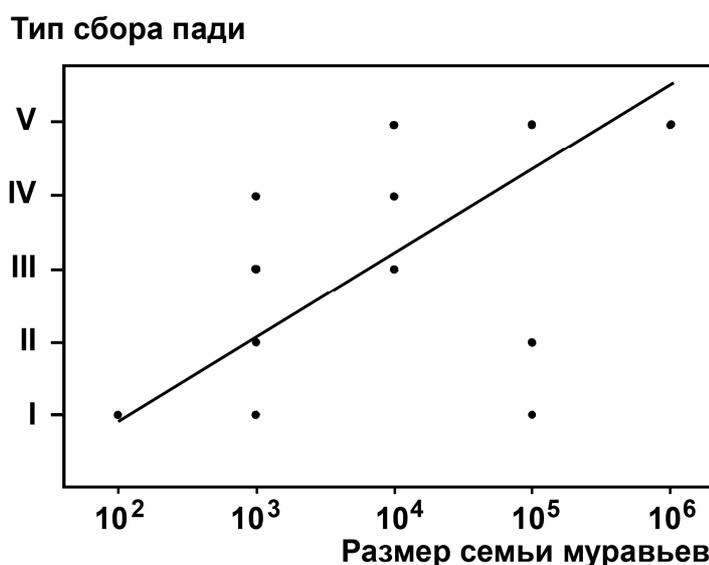


Рис. 4.5. Связь между размерным классом семьи муравьев и уровнем функциональной дифференциации среди сборщиков пади (тип сбора пади) 12 исследованных видов (см. табл. 4.1). Тип сбора пади: работа неспециализированных фуражиров в (I) «неохраняемых» и (II) «охраняемых» колониях тлей, (III) низкая, (IV) средняя и (V) высокая «профессиональная» специализация.

Вид тлей не оказывал существенного влияния на организацию сбора пади муравьями (табл. 4.2). Сходные результаты были получены для 4-х видов *Formica* (*F. polystena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. (S.) cunicularia*), *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, а также для объединенной группы из двух видов муравьев рода *Myrmica*. Фуражиры всех исследованных видов демонстрировали сходное поведение и степень функциональной дифференциации в колониях тлей разных видов. Однако

следует отметить, что это касается в первую очередь видов, живущих в открытых колониях и не формирующих галлы. Влияние образа жизни трофобионтов на поведение сборщиков пади, в частности, при ограниченной возможности контактов партнеров-симбионтов, подробно рассмотрено ниже (см. раздел 4.2).

На примере *Formica* s. str. показано, что поведение муравьев не зависит от вида тлей в течение всего полевого сезона (табл. 4.2). В то же время функциональная дифференциация среди сборщиков пади в значительной степени зависит от сезонной активности муравьев (месяц наблюдений) (табл. 4.2). К осени наблюдается упрощение организации сбора пади и уменьшение числа «профессиональных» групп у рыжих лесных муравьев и *F. pratensis* (табл. 4.1; рис. 4.6; Новгородова, 2008). Так, в конце августа–октябре количество рабочих, одновременно находящихся в колонии тлей и ухаживающих за ними, значительно сокращается (до 1–2 особей, независимо от размера колонии тлей). Соотношение числа муравьев и тлей меняется и становится непостоянным. В колониях тлей в этот период отмечены только неагрессивные фуражиры (бывшие «пастухи») с «транспортировщиками» или без них (Новгородова, 2007, 2008). Оставшиеся муравьи вынуждены выполнять все функции (сбор и транспортировка пади, а также защита тлей). Причины этого явления подробно рассмотрены в главе 7 (см. раздел 7.1).

В летний период поведение сборщиков пади зависит также от количества доступных пищевых ресурсов. Дефицит углеводной пищи, вызванный сокращением колоний тлей, также приводит к реорганизации работы сборщиков пади на оставшихся колониях и появлению постоянной охраны этих колоний. Подобные ситуации наблюдались в природе, когда в результате скашивания травы на экспериментальных участках исчезала большая часть колоний тлей, посещавшихся ранее муравьями *F. (S.) fusca*, *F. (S.) cunicularia*, *L. niger*. В этих случаях на растениях с выжившими тлями количество неспециализированных фуражиров этих видов значительно возрастало, что приводило к постоянному присутствию муравьев в колониях (*F. (S.) fusca* – 2 колонии тлей, *F. (S.)*

*cunicularia* – 3, *L. niger* – 5), которые обеспечивали своим симбионтам регулярную охрану от конкурентов.

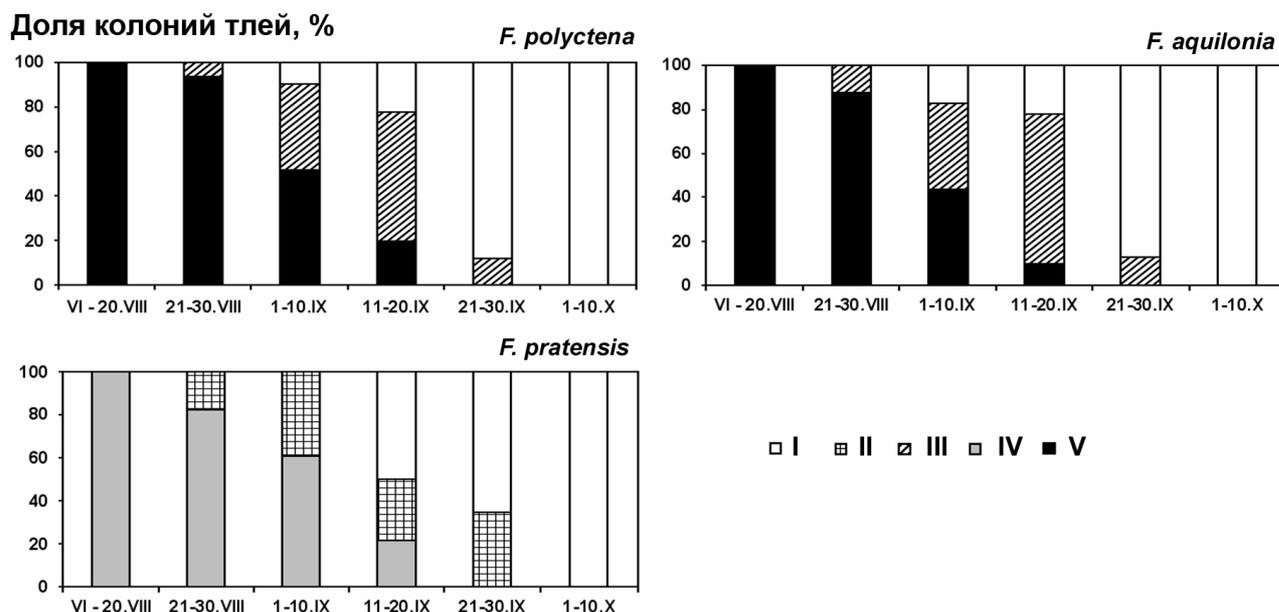


Рис. 4.6. Упрощение организации сбора пади у муравьев *Formica* s. str. к осени. I–V – типы сбора пади (обозначения как на рис. 4.5).

## 4.2 Особенности поведения рыжих лесных муравьев при взаимодействии с различными симбионтами

В связи с тем, что глубина специализации в группах сборщиков пади в значительной степени определяется численностью семьи и потребностями муравьев в углеводной пище, возникает вопрос: насколько жестко поведение муравьев детерминировано этими факторами? В частности, отличается ли поведение муравьев из одной семьи по отношению к различным трофобионтам в одних и тех же условиях?

Обычно муравьи взаимодействуют с открытоживущими трофобионтами, при этом формируется целый спектр коадаптаций партнеров к симбиозу (см. обзоры: Мордвилко, 1901; Way, 1963; Дусский, 1967; Новгородова, 2004). В районах исследований одним из основных источников углеводной пищи для муравьев являются тли. Однако на Алтае с июля по сентябрь муравьи, помимо тлей, активно посещают личинок папоротникового пилильщика *Blasticotoma filiceti* (Biryukova, 2007; Бирюкова, Новгородова, 2008).

#### 4.2.1 Характерные особенности трофобиоза муравьев и личинок *B. filiceti*

Уникальность трофобиоза муравьев и личинок *B. filiceti* заключается в том, что в отличие от других трофобионтов личинки пилильщика практически все время скрыты от муравьев (рис. 4.7). Они развиваются из яиц, отложенных имаго в рахис (стержень) вайи папоротника (Вержущий, 1981; Shcherbakov, 2006). Вскрытие участков рахиса с признаками обитания *B. filiceti* (изменения вайи: потемнения, отверстия; выделения личинок в местах их расположения; присутствие муравьев) показало, что личинки развиваются внутри короткого хода, который едва превышает их длину (рис. 4.8).

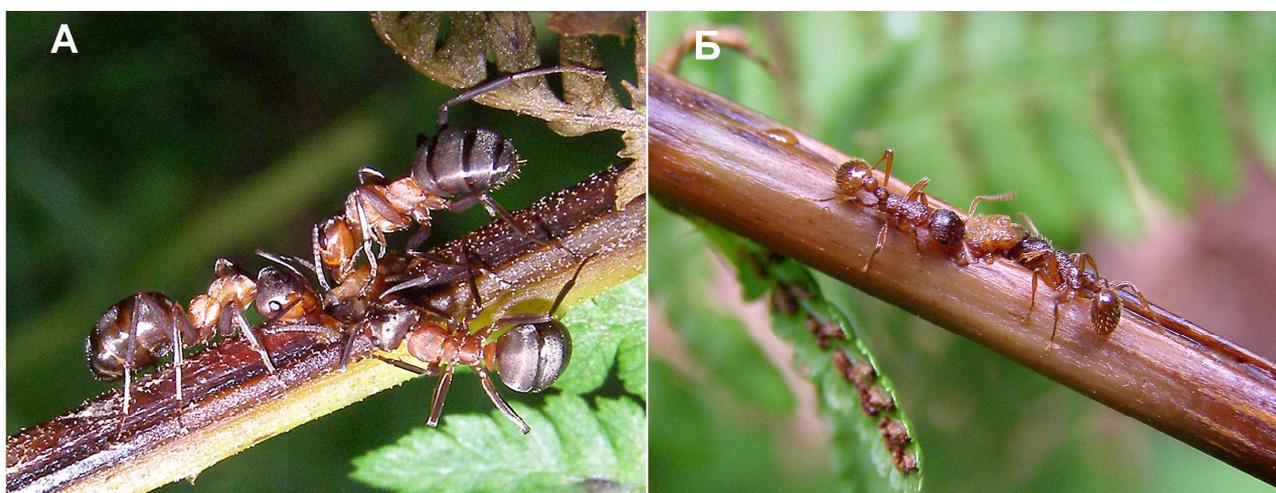


Рис. 4.7. Трофобиоз разных муравьев с личинкой папоротникового пилильщика *Blasticotoma filiceti*. А – *Formica polyctena*, Б – *Myrmica rubra*. (Фото автора).



Рис. 4.8. Ходы (А) и расположение личинок (Б) *Blasticotoma filiceti* внутри вай. (Фото О.Б. Бирюковой).

Со временем личинки *B. filiceti* проделывают отверстия в вайе, которые служат им для дыхания и выделения экскрементов. Диаметр отверстия увеличивается благодаря активности не только личинки, но и муравьев, которые подгрызают рахис папоротника с внешней стороны (рис. 4.9). Питание личинок происходит, по-видимому, главным образом за счет соков растения, т.к. основная часть выделений представлена жидкой фракцией, которая и привлекает различных насекомых, в том числе и муравьев.



Рис. 4.9. Ходы личинок пилильщика *Blasticotoma filiceti*, подгрызенные муравьями. (Фото О.Б. Бирюковой).

Первые случаи трофобиотических отношений муравьев и личинок пилильщика были отмечены с середины июля (Бирюкова, Новгородова, 2008). В это время личинки *B. filiceti* начинают проделывать небольшие отверстия в вайе. Именно с этого момента трофобиоз муравьев и личинок пилильщика становится возможным. Характер взаимодействия этих насекомых определяется скрытым образом жизни личинки *B. filiceti*. Все контакты происходят около отверстий в вайе папоротника (рис. 4.7). В ожидании появления выделений муравьи обследуют растение или перемещаются по стеблю от одной личинки к другой. Наблюдения показали, что муравьи либо собирают выделения личинок непосредственно в момент экскреции, либо соскребают остатки сладкой жидкости, оказавшейся на стебле папоротника вокруг отверстий (рис. 4.7).

Момент выделения личинкой экскрементов хорошо заметен по появлению жидкости внутри хода (создается впечатление, что весь ход заполнен жидкостью). По-видимому, личинка может некоторое время удерживать выделенные капли с помощью приспособлений на последних сегментах брюшка (рис. 4.10). Последний сегмент брюшка имеет слегка вогнутую форму и окаймлен склеротизированными зубцами, подобно «тачке» на заднем конце тела короедов и некоторых других древогрызущих жуков. Вероятно, это приспособление также служит для удаления экскрементов из хода. Кроме того, на 8 и 9 сегментах брюшка личинки находятся мягкие заостренные выросты, функции которых остаются невыясненными. Однако есть основания полагать, что они участвуют в формировании и удалении экскретов, а также во взаимодействии с муравьями в период покидания личинкой вайи.



Рис. 4.10. Личинка папоротникового пилильщика *Blasticotoma filiceti*. (Фото О.Б. Бирюковой).

Во время выделения личинкой жидких экскрементов муравьи собираются вокруг отверстий с жидкостью, при этом они ведут себя так же, как на кормушках с сахарным сиропом, собирают выделения личинки, а затем относят их в гнездо (Бирюкова, Новгородова, 2008). Поскольку личинка скрыта от муравьев в рахисе папоротника основную часть времени, большинство контактов муравьев с личинками происходит около отверстий и в момент выхода личинки из стержня вайи перед уходом в почву на зимовку. Наблюдения за 19 личинками старшего

возраста показали, что процесс ухода в почву не так прост. Личинки *B. filiceti*, посещаемые муравьями *Formica polyctena* и *F. truncorum* очень медленно покидают рахис папоротника. Сначала в отверстии периодически показываются 1-2 брюшных сегмента личинки. Это повторяется несколько раз. В этот период личинка избегает любых прикосновений к брюшку, в том числе и постукиваний антеннами муравьев. Спустя некоторое время (20-45 мин), несколько сегментов (до половины тела личинки) появляется в отверстии на более продолжительное время (3-120 с).

Что касается муравьев, после первого контакта с личинкой они обычно чистятся. В дальнейшем поведение муравьев напоминает действия фуражиров, ухаживающих за тлями. Они активно постукивают личинку антеннами, сложенными определенным образом (скапус и жгутик располагаются под острым углом друг к другу, при этом окончания антенн оказываются у самых жвал муравья). Однако личинка *B. filiceti* в этот период уже не продуцирует жидкие выделения. Муравьи просто соскребают остатки жидкости с поверхности личинки (рис. 4.11). Спустя несколько часов (4–24 ч) после первого появления последних сегментов тела личинки вне стержня вайи личинки обычно покидают свой ход и зарываются в землю. Зимуют личинки в гниющей древесине или крупных стеблях растений *Verbascum* (Achterberg, Altenhofer, 2013).



Рис. 4.11. Взаимодействие муравьев *Formica polyctena* с личинкой *Blasticotoma filiceti* в момент выхода из стержня вайи папоротника. (Фото автора).

Муравьи разных видов обычно не встречаются на одних и тех же вайях. Исключение составляют муравьи *Formica fusca*, которые отмечены на растениях с личинками, посещаемыми *Myrmica*, *Formica*, *Lasius*. Они собирали выделения личинок в тот момент, когда других муравьев не оказывалось рядом. В трех случаях муравьи *Myrmica* разных видов (*M. rubra* и *M. ruginodis*) одновременно находились на одних и тех же вайях. Кроме того, для мелких муравьев родов *Myrmica* и *Lasius* характерно посещение опустевших (покинутых личинками) ходов *B. filiceti* в кочедыжнике женском. По-видимому, муравьи собирали остатки жидких выделений пилильщиков, соскребая их с поверхности, а также отгрызая кусочки растения внутри хода (рис. 4.9). Подобное поведение зарегистрировано для муравьев *Myrmica* (5.98% случаев из 144 ходов личинок, посещаемых этими муравьями) и *L. platythorax* (11.11% из 9).

В целом, скрытый образ жизни делает взаимодействие муравьев с личинками пилильщика удобной моделью для сравнительного анализа поведения муравьев при взаимодействии с различными трофобионтами.

#### **4.2.2 Взаимодействие рыжих лесных муравьев с тлями и личинками *B. filiceti*: выбор объекта, специфика сбора и обработки материала**

**Объект исследования.** Рыжие лесные муравьи, доминирующие в многовидовых сообществах, представляют собой уникальный объект исследования для этологов. Это один из наиболее ярких примеров дифференциации функций в семье, основанных на поведенческих различиях – от обычного разграничения рабочих особей на функциональные группы (внутригнездовые рабочие, охотники, сборщики пади) до высокой «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади (Резникова, Новгородова, 1998а; Новгородова, 2008). Эти муравьи позволяют изучать стереотипы поведения различной степени сложности, в том числе в ситуациях, когда от них требуется определенная координация действий. Взаимодействие муравьев с различными выделяющими падь насекомыми (трофобионтами) является одной из наиболее удобных модельных ситуаций подобного рода.

Для выявления возможных отличий в поведении муравьев из одной семьи по отношению к различным трофобионтам в одних и тех же условиях проведен сравнительный анализ поведения рыжих лесных муравьев при трофобиозе с тлями, живущими в открытых колониях, и личинками пилильщика, скрытыми от муравьев в вайях папоротника.

**Специфика сбора и обработки материала.** Исследования проводили в пихтово-кедровых лесах в окрестностях п. Артыбаш (Республика Алтай) в июле-сентябре 2007–2008 гг. В качестве модельной была выбрана семья муравьев *Formica polyctena* (характеристики гнезда:  $d/D=170/230$  см,  $h/H=80/100$  см) с обширной охраняемой кормовой территорией (около 5000 м<sup>2</sup>) и развитой сетью фуражировочных дорог (10 дорог длиной от 14 до 65 м).

Поведение муравьев и организацию работы фуражиров в группах сборщиков пади исследовали на отдельных колониях тлей однодомного вида *Aphis grossulariae* на смородине (*Ribes rubrum* L.) и кустах кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth) с личинками *B. filiceti*. Для детальных исследований выбрано 5 колоний тлей на разных ветках одного куста смородины и 5 кустов папоротника, располагавшихся на расстоянии от 2 до 8 м друг от друга. Наблюдения сопровождалось групповым и индивидуальным мечением насекомых, а также хронометрированием их поведения (см. раздел 2.2.2). Оценку уровня агрессивности муравьев проводили с помощью специально разработанной методики (см. раздел 2.2.2).

В ходе изучения данного вопроса было помечено около 1500 особей. Поведение муравьев при трофобиозе с тлями было детально исследовано для 62 муравьев *F. polyctena*, при взаимодействии с личинками пилильщика – для 73 муравьев. Время наблюдений составило около 340 ч: 140 – для тлей, 200 – для личинок *B. filiceti*. Время наблюдений за муравьями в отдельных колониях тлей и на кустах папоротника составило от 20 до 40 часов. Методы статистической обработки данных представлены в главе 2 (см. раздел 2.3.2).

### 4.2.3 Состав и размер групп сборщиков пади

Наблюдения за помеченными муравьями показали, что отдельные кусты папоротника с личинками *B. filiceti*, так же как и отдельные колонии тлей, обслуживают относительно постоянные по составу группы муравьев *F. polyctena*. Единичные переходы муравьев были отмечены только на колониях тлей, находящихся на одной ветке на расстоянии менее 50 см друг от друга, а также на близкорасположенных кустах папоротника (расстояние между кустами менее 1 м). В случае исчезновения колонии тлей муравьи переключались на обслуживание соседних колоний тлей в пределах того же куста смородины. Кроме того, после ухода личинок *B. filiceti* в почву был зафиксирован переход сборщиков пади на соседний куст папоротника с личинками, который располагался на расстоянии одного метра от прежнего вдоль той же фуражировочной дороги муравьев.

Установлено, что размер группы сборщиков пади *F. polyctena* зависит от количества трофобионтов – тлей в колонии и личинок *B. filiceti* в вайях папоротника. Число фуражиров *F. polyctena* на вайе с несколькими личинками может достигать 20 особей. Путем учетов насекомых-симбионтов одновременно находящихся в колонии тлей или на вайях папоротника, выявлена положительная корреляция между количеством муравьев *F. polyctena* и тлей *A. grossulariae* ( $r=0.955$ ,  $n=45$ ,  $p<0.01$ ), а также муравьев и личинок *B. filiceti* ( $r=0.48$ ,  $n=353$ ,  $p<0.01$ ).

### 4.2.4 Функциональная дифференциация в группах сборщиков пади

Применение кластерного анализа к бюджетам времени отдельных сборщиков пади позволило построить дендрограммы, на которых отражено объединение в группы муравьев с наиболее похожими бюджетами времени (рис. 4.12). Анализ усредненных бюджетов времени муравьев из отдельных «профгрупп», а также времени, проведенного на растении с трофобионтами, позволил выявить основные выполняемые ими функции, согласно которым группы и получили свои названия.

**Взаимодействие муравьев с тлями.** Муравьи демонстрируют высокую «профессиональную» специализацию. В колониях тлей отмечены представители четырех «профгрупп»: «пастухи», «сторожа», «транспортировщики» и «разведчики» (рис. 4.12). Около 50% группы ( $47.89 \pm 3.59$ ;  $n=5$ ) составляют «пастухи» ( $31.14 \pm 3.00$ ,  $n=5$ ) и «сторожа» ( $16.75 \pm 1.45$ ,  $n=5$ ), которые практически постоянно дежурят на растении с тлями (рис. 4.13). «Пастухи» около 80% времени, проведенного в колонии тлей, занимаются сбором пади, при этом они постоянно «выпрашивают» падь (стимулируют тлей постукиванием антенн) и собирают выделенные капли (рис. 4.14).

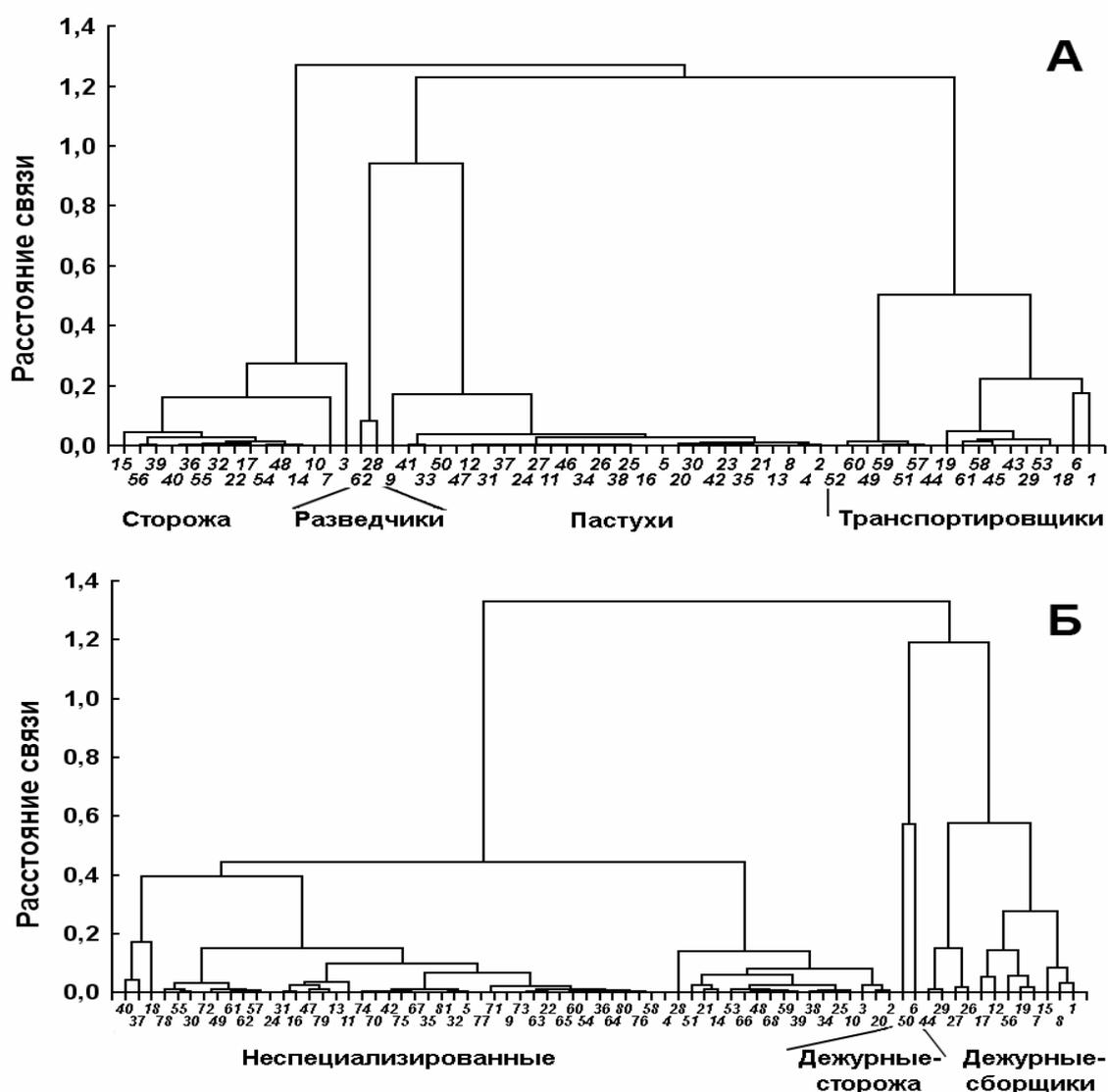


Рис. 4.12. Дендрограммы для отдельных особей вида *Formica polyctena* согласно коэффициентам корреляции Пирсона ( $r_p$ ) при взаимодействии с тлями *Aphis grossulariae* (А) и личинками *Blasticotoma filiceti* (Б). По оси X – номера фуражиров.

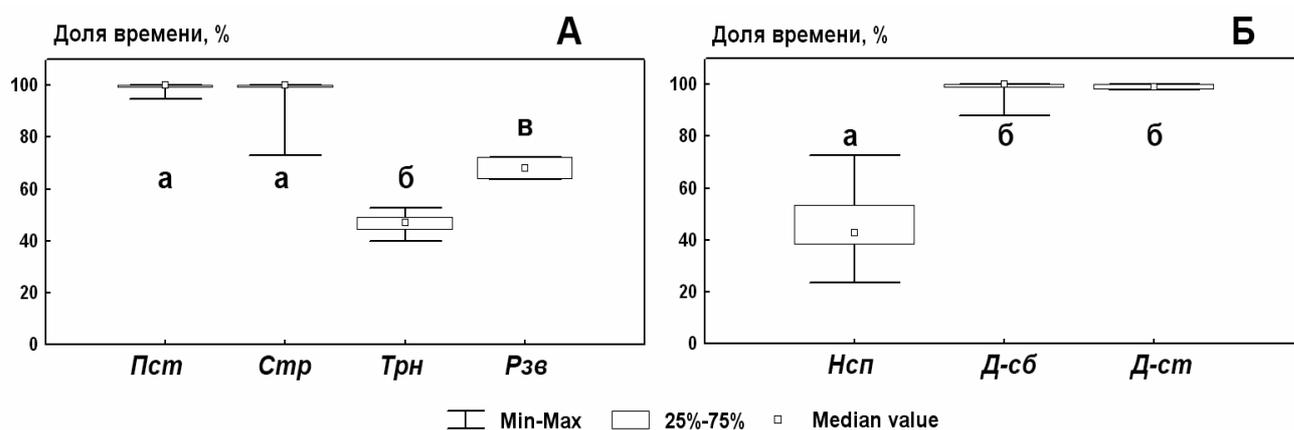


Рис. 4.13. Доля времени, проведенного на растении с трофобионтами сборщиками пади из разных «профгрупп» при трофобиозе с тлями (А) и личинками пилильщика (Б). Группы: Пст – «пастухи», Стр – «сторожа», Трн – «транспортировщики», Рзв – «разведчики», Нсп – неспециализированные фуражиры, Д-сб – дежурные-сборщики, Д-ст – дежурные-сторожа. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони, А –  $p < 0.008$ , Б –  $p < 0.017$ ).

«Сторожа» охраняют колонии симбионтов от конкурентов. Большую часть времени (около 78%) они спокойно стоят рядом с тлями, при этом мгновенно реагируют на любые раздражители. Доля агрессивных реакций в репертуаре этих муравьев в несколько раз выше, чем у других функционеров, ухаживающих за тлями (рис. 4.14).

«Транспортировщики» отвечают за доставку собранной пади в гнездо и составляют почти половину рабочей группы ( $46.26 \pm 4.65\%$ ,  $n=5$ ). В колонии тлей около 74% времени они тратят на антеннальные контакты с другими муравьями и трофаллаксис (рис. 4.14). «Разведчики» занимаются поиском новых колоний тлей, а также в определенной степени координируют действия фуражиров в группах. Это самая малочисленная подгруппа ( $5.85 \pm 1.57\%$  от всей группы;  $n=5$ ), выявлено всего два муравья, выполняющих подобные функции, каждый из которых контролировал на растении несколько колоний тлей. Около 64% времени, проведенного на растении с трофобионтами, у этих фуражиров приходится на исследовательское поведение, т.е. регулярное переобследование определенной

части растения. Усредненные бюджеты времени муравьев из выделенных «профессиональных» групп существенно отличаются (табл. 4.3). По результатам теста «сторожа» оказались значительно агрессивнее, чем муравьи из других групп (рис. 4.15). Смена «профессий» среди сборщиков пади *F. polystena* за время исследования не отмечена.

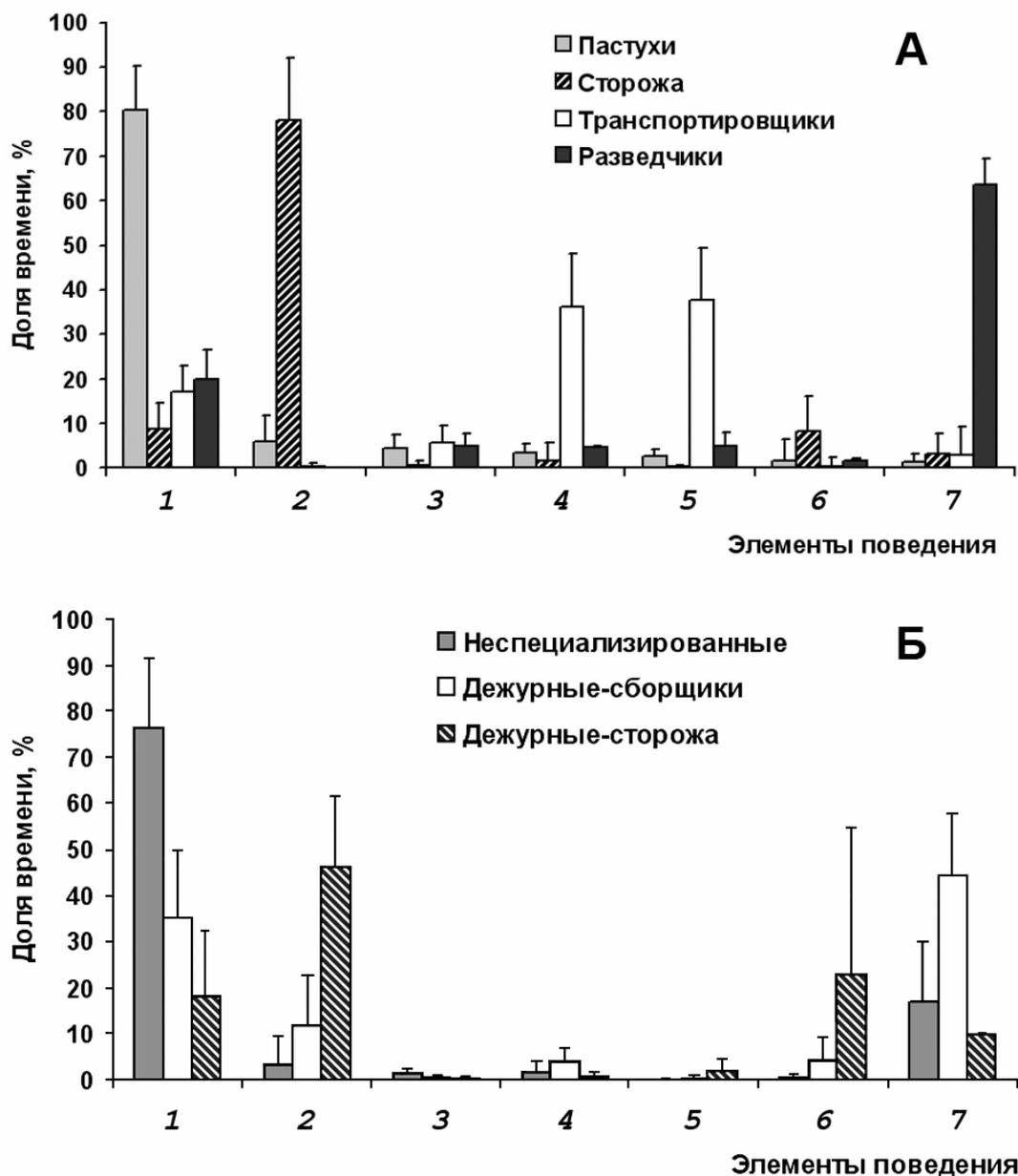


Рис. 4.14. Доля времени, затрачиваемого муравьями из разных «профгрупп» на выполнение отдельных элементов поведения при взаимодействии с тлями (А) и личинками пилильщика (Б). Элементы поведения: 1 – сбор пади; 2 – неподвижная поза (положение покоя); 3 – чистка; 4 – трофаллаксис; 5 – контакт муравьев; 6 – агрессивное поведение; 7 – исследовательское поведение.

**Взаимодействие муравьев с личинками пилильщика.** В результате кластерного анализа сборщики выделений личинок пилильщика четко разделились на три группы: неспециализированные фуражиры, «дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа» (рис. 4.12). Усредненные бюджеты времени муравьев из выявленных групп значительно отличаются (табл. 4.3). Однако сравнительный анализ результатов теста на агрессивность значимых отличий между группами не выявил (рис. 4.15).

Таблица 4.3

Сравнительный анализ усредненных бюджетов времени муравьев из разных «профгрупп», собирающих выделения тлей и личинок *B. filiceti*. \* – сходство достоверно ( $R_s \text{ real} \geq R_s \text{ critical } 0.05 = 0.78_{n=7}$ ).

Пары данных	n	r <sub>s</sub>
Пастухи & Сторожа	7	0.59
Пастухи & Транспортировщики	7	-0.31
Пастухи & Разведчики	7	0.05
Сторожа & Транспортировщики	7	-0.81
Сторожа & Разведчики	7	-0.05
Транспортировщики & Разведчики	7	0.14
Неспециализированные & Дежурные-сборщики	7	0.52
Неспециализированные & Дежурные-сторожа	7	0.07
Дежурные-сборщики & Дежурные-сторожа	7	0.62
Неспециализированные & Транспортировщики	7	0.17
Дежурные-сборщики & Пастухи	7	0.14
Дежурные-сборщики & Сторожа	7	0.76
Дежурные-сторожа & Пастухи	7	0.19
Дежурные-сторожа & Сторожа	7	0.79*

Неспециализированные фуражиры составляют около 95% всей группы ( $96.85 \pm 3.74\%$ ,  $n=5$ ). Эти муравьи постоянно курсируют между папоротником с

личинками и гнездом, что сближает их с «транспортёрщиками». Однако в отличие от последних, каждый муравей из данной группы собирает и относит падь в гнездо самостоятельно, при этом они почти не контактируют между собой и с другими фуражирами (рис. 4.14). Антеннальные контакты и трофаллаксис составили соответственно всего около 0.05% и 1.5% от времени, проведенного на вайе с личинками. Наибольшая доля времени (около 76.5%) приходится на сбор выделений личинок. Бюджеты времени неспециализированных фуражиров и «транспортёрщиков» оказались не сходны (табл. 4.3).

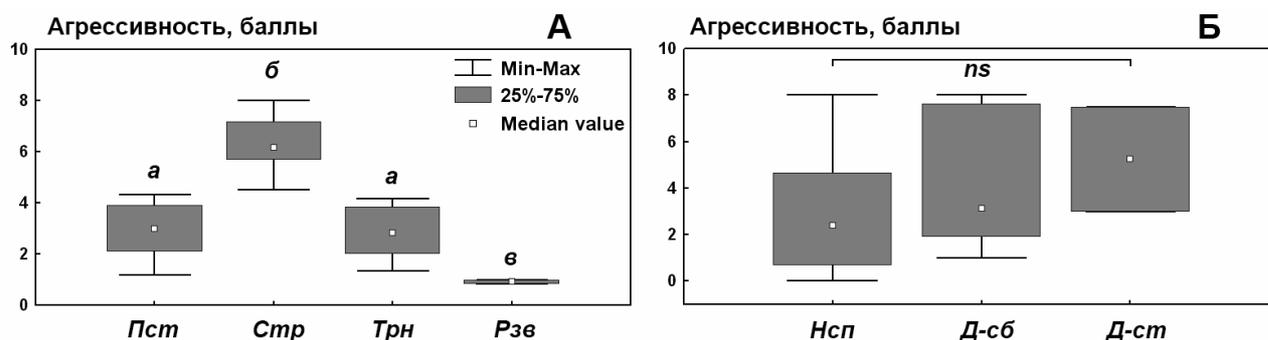


Рис. 4.15. Агрессивность муравьев из разных «профгрупп» при трофобиозе с тлями (А) и личинками пилильщика (Б). Группы: *Пст* – пастухи, *Стр* – сторожа, *Трн* – транспортёрщики, *Рзв* – разведчик, *Нсп* – неспециализированные фуражиры, *Д-сб* – дежурные-сборщики, *Д-ст* – дежурные-сторожа. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно отличаются (тест Манна Уитни с поправкой Бонферрони,  $p < 0.008$ ); ns – отличия между любыми парами данных не достоверны ( $p > 0.017$ ).

«Дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа» составляют около 5% группы. Эти муравьи почти постоянно находятся на папоротнике с личинками и проводят там значительно больше времени, чем неспециализированные фуражиры (рис. 4.13). Собранные выделения личинок «дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа» обычно передают неспециализированным фуражирам и редко покидают свой пост. «Дежурные-сборщики» основную часть времени, проведенного на вайе, тратят на сбор выделений личинок (35.5%) и исследовательское поведение

(43.4%) (рис. 4.12). Они совершают регулярный обход, методично обследуя все отверстия с личинками на предмет появления жидкости.

«Дежурные-сторожа» охраняют источник углеводной пищи от всевозможных конкурентов. Доля времени, затраченного на агрессивные реакции, у этих муравьев в несколько раз выше, чем у других функционеров, при этом на сбор выделений личинок они тратят значительно меньше времени (рис. 4.14). В отличие от муравьев из других групп «дежурные-сторожа» основную часть времени (45.4%) спокойно стоят поблизости от мест расположения личинок, мгновенно реагируя на любые внешние воздействия (движение, ветер, приближение других насекомых и т.п.). Однако эта «профгруппа» оказалось самой малочисленной (2 муравья). Муравьи с таким поведением были отмечены лишь на двух кустах папоротника из пяти исследованных.

«Дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа», так же как «пастухи» и «сторожа», ухаживающие за тлями, практически постоянно находятся на растении с трофобионтами, выполняя соответственно одинаковые функции. Однако сходными оказались только бюджеты времени «дежурных-сторожей» и «сторожей» (табл. 4.3). Отличия бюджетов времени «дежурных-сборщиков» и «пастухов», по-видимому, обусловлены образом жизни личинок. В первую очередь это связано с тем, что колония тлей достаточно компактна, а ходы личинок располагаются на некотором расстоянии друг от друга (4–25 см). «Дежурным-сборщикам» приходится постоянно курсировать между местами расположения личинок на вайе, проверяя отверстия ходов на наличие жидкости, при этом непосредственное взаимодействие с личинкой, а, соответственно, и «выпрашивание» пади практически отсутствуют.

Наблюдения за муравьями на одном из кустов папоротника с личинками пилильщика (№ 5) проводились в сентябре, при этом группа сборщиков пади состояла исключительно из неспециализированных фуражиров, «дежурные-сборщики» и «дежурные-сторожа» отсутствовали.

Таким образом, высокосоциальные рыжие лесные муравьи обладают достаточно гибким поведением. Исходя из сложившихся обстоятельств (в т.ч. под

влиянием образа жизни трофобионтов, а именно наличия возможности непосредственного контакта с ними), они способны быстро перестраивать организацию работы фуражиров, в частности сборщиков пади.

В целом, впервые показано, 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 определенных условиях в соответствии с потребностями семьи. Выявлено пять типов организации сбора пади муравьями разной сложности: работа неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» (I) и «охраняемых» (II) колониях тлей, низкая (III), средняя (IV) и высокая (V) «профессиональная» специализация. Установлено, что уровень специализации сборщиков пади определяется видовой спецификой, потребностями семьи в углеводной пище (размер семьи, сезонные вариации, дефицит ресурсов), а также образом жизни трофобионтов. Повышение уровня специализации в группах муравьев, посещающих колонии тлей, проявляется с увеличением размера семьи как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне, а также в условиях дефицита углеводных ресурсов. В то же время снижение активности муравьев осенью и отсутствие непосредственного контакта с трофобионтами приводит к упрощению организации сбора пади и снижению уровня специализации даже у высокосоциальных рыжих лесных муравьев из крупных семей.

## ГЛАВА 5

### ЗАЩИТА ТЛЕЙ ОТ АФИДОФАГОВ МУРАВЬЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ

Известно, что количество колоний мирмекофильных тлей значительно выше вблизи муравьиных поселений (Schmutterer, 1956; Bradley, Hinks, 1968), а процветание трофобионтов зависит от присутствия муравьев. Разные авторы неоднократно отмечали, что выживаемость колоний мирмекофильных тлей, посещаемых муравьями, значительно выше, чем непосещаемых (Addicott, 1978; Skinner, Whittaker, 1981; Bishop, Bristow, 2003; Nagy et al., 2007), а изоляция тлей от посещения муравьев приводит к сокращению их численности и в конечном итоге – к вымиранию (Bradley, Hinks, 1968; Karhu, 1998; Tilles, Wood, 1982; Shingleton, Foster, 2000; Новгородова, 2005а).

В присутствии муравьев жизнеспособность тлей повышается за счет снижения негативного влияния афидофагов (Way, 1963; Tilles, Wood, 1982; Fischer et al., 2001; Phillips, Willis, 2005), повышения интенсивности питания тлей и, как следствие, ускорения их развития (Banks, Nixon, 1958; Flatt, Weisser, 2000; Stadler et al., 2002). Сравнительный анализ скоростей вымирания колоний мирмекофильных тлей показал, что выживаемость тлей зависит от вида партнера-симбионта (Addicott, 1978; Bristow, 1984; Новгородова, 2002б, 2005а). По-видимому, это объясняется уровнем защиты, который муравьи в состоянии обеспечить своим симбионтам, спасая их от естественных врагов, способных существенно сократить численность или полностью уничтожить колонии тлей.

Есть все основания полагать, что успех трофобионтов (в частности, тлей) тесно связан с поведением муравьев, собирающих падь. Организация сбора пади тлей значительно отличается у муравьев разных видов, представляя собой определенный набор вариантов разной сложности от работы неспециализированных фуражиров, до «профессиональной» специализации с четким разделением основных функций в группах сборщиков пади (подробнее см. главу 3). Ряд разрозненных наблюдений за поведением муравьев в колониях тлей показывает, что муравьи по-разному относятся к имаго и личинкам афидофагов. Так, муравьи обычно активно реагируют на быстро передвигающихся афидофагов

(главным образом взрослых насекомых, включая паразитических наездников) и убивают или сбрасывают их с растения, и в то же время часто не обращают никакого внимания на медлительных личинок различных афидофагов: сирфид и златоглазок (Wellenstein, 1952; Тарбинский и др., 1967; Мариковский, 1979), мух серебрянок *Leucopis* sp. (Длусский, 1967). Однако такое поведение было отмечено лишь для отдельных видов муравьев, при этом специального исследования различий в поведении муравьев по отношению к афидофагам на разных стадиях развития не проводили.

Сравнительный анализ поведения различных представителей многовидового сообщества муравьев по отношению к естественным врагам трофобионтов может помочь выяснить роль муравьев разных видов в формировании и поддержании устойчивости трофобиотических связей с выделяющими падь насекомыми, в частности с тлями. В связи с этим возникает ряд вопросов. Какова степень различий в эффективности защиты, которую обеспечивают своим симбионтам разные представители многовидового сообщества муравьев? Есть ли различия в поведении муравьев разных видов по отношению к афидофагам?

В данной главе проведена оценка роли муравьев разных видов в защите тлей от афидофагов в едином многовидовом сообществе путем сравнительного анализа встречаемости афидофагов в колониях тлей, посещаемых муравьями разных видов, а также исследовано поведение муравьев и афидофагов при взаимодействии.

## **5.1 Степень защиты колоний тлей от афидофагов разными муравьями**

**Специфика сбора и обработки материала.** Исследования проводили в июне-августе 2003–2010 гг. в лесных и степных растительных сообществах трех регионов Западной Сибири: в пихтово-кедровых лесах (окр. п. Артыбаш, Республика Алтай; 2007–2010 гг.); в сосновых и осиново-березово-сосновых лесах (г. Новосибирск, Новосибирская область; 2003–2005) и в разнотравно-злаковой степи с осиново-березовыми колками (окр. г. Карасук, Новосибирская обл., 2007–2009; окр. г. Курган, Курганская обл., 2007–2008). В данном случае

проанализированы данные, полученные для многовидовых сообществ муравьев, различных по видовому составу, но со сходной иерархической структурой, включающей доминантов (группа *Formica rufa* (рыжие лесные муравьи) и *Lasius fuliginosus* – в лесных; *Formica pratensis* – в степных сообществах муравьев), субдоминантов и инфлюентов (табл. 5.1).

Методы выявления колоний тлей и сбора материала подробно изложены в главе 2 (см. раздел 2.2.1). После обнаружения колонии тлей в течение 1–2 минут наблюдали за поведением насекомых на растении, отмечали присутствие или отсутствие афидофагов в самих колониях или в непосредственной близости от них (рис. 5.1). Все колонии тлей были разделены на две категории: «с афидофагами» и «без афидофагов». К первой категории относили те случаи, когда: (1) афидофаги (в т.ч. личинки паразитоидов в мумифицированных тлях) находились непосредственно в колонии тлей, а муравьи при этом не демонстрировали никаких агрессивных реакций по отношению к ним; (2) афидофаги располагались в непосредственной близости от колонии тлей (на расстоянии менее 7–10 см) и успешно атаковали на тлей, несмотря на муравьев, собирающих падь. К категории «без афидофагов» относили все случаи, когда: (1) в колониях тлей афидофагов не было, (2) афидофаги были атакованы муравьями (сброшены с растения или убиты). В ходе обработки материала данные, полученные на маршрутах и рабочих участках в одинаковых растительных сообществах одного и того же региона, были объединены.

Колонии тлей, в которых не оказалось муравьев, были исключены из рассмотрения, т.к. сравнительный анализ встречаемости афидофагов в колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей в данном случае не был запланирован. Кроме того, достаточно трудно определить действительно ли данная колония является непосещаемой, или муравьи покинули ее на время, чтобы отнести собранную падь в гнездо.

Встречаемость афидофагов в колониях тлей определяли как долю колоний тлей «с афидофагами» от исследованных колоний тлей, посещаемых муравьями одних и тех же видов. Поскольку присутствие афидофагов (даже всего одной

особи), которые могут свободно нападать на тлей в колонии, посещаемой муравьями, губительно для трофобионтов и рано или поздно приводит к гибели тлей и исчезновению колонии, то количество афидофагов, тлей и муравьев в данном исследовании не учитывалось.



Рис. 5.1. Взаимодействие муравьев и афидофагов в/около колонии тлей: А – *Lasius fuliginosus* не обращает внимания на личинку мухи серебрянки (*Chamaemyiidae*) в колонии тлей *Chaitophorus populeti*; Б – *Formica rufa* и личинка сирфиды (*Syrphidae*); В – муравьи *F. pratensis* атакуют личинку златоглазки (*Chrysopidae*); Г – муравьи *Lasius niger* атакуют божью коровку (*Coccinellidae*). (Фото автора (А, Г) и А.В. Гаврилюка (Б, В)).

Всего было исследовано 3816 колоний тлей. Трофобиотические связи с тлями выявлены для муравьев 20-ти видов. Общее число обследованных колоний тлей, посещаемых разными муравьями, приведено в таблице 5.1. Оно во многом зависело от интенсивности их трофобиотических отношений с тлями.

Таблица 5.1

Исследованные виды муравьев. Колонии тлей были обследованы в: сосновых лесах (1) и осиново-березово-сосновых лесах (2) в Новосибирской области (окр. г. Новосибирск), разнотравно-злаковой степи с осиново-березовыми колками (окр. г. Карасук, Новосибирская область) – 3; разнотравно-злаковой степи с осиново-березовыми колками в Курганской области (окр. г. Курган) – 4; пихтово-кедровых лесах (окр. п. Артыбаш, Республика Алтай) – 5.

№	Вид муравьев	Иерархический статус	Кормовая территория	Размер семьи	Колонии тлей, исследованные в разных регионах				
					1	2	3	4	5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Formicinae</b>									
1	<i>Formica (Formica) rufa</i>	Доминант	Охраняемая	$10^5-10^6$	178	0	94	37	0
2	<i>F. (F.) aquilonia</i>	Доминант	Охраняемая	$10^5-10^6$	0	57	0	0	67
3	<i>F. (F.) polyclena</i>	Доминант	Охраняемая	$10^5-10^6$	12	188	2	42	82
4	<i>F. (F.) truncorum</i>	Содоминант	Охраняемая	$10^4-10^5$	100	0	0	0	41
5	<i>F. (F.) pratensis</i>	Доминант	Охраняемая	$10^4-10^5$	18	143	311	70	0
6	<i>F. (Raptiformica) sanguinea</i>	Содоминант	Частично охраняемая	$10^3-10^4$	10	23	30	2	0
7	<i>F. (Serviformica) cunicularia</i>	Субдоминант	Неохраняемая	$10^2-10^3$	8	40	41	37	0
8	<i>F. (S.) fusca</i>	Субдоминант	Неохраняемая	$10^2-10^3$	29	6	33	42	29
9	<i>F. (S.) candida</i>	Субдоминант	Неохраняемая	$10^2-10^3$	0	0	0	0	40
10	<i>F. (S.) lemani</i>	Субдоминант	Неохраняемая	$10^2-10^3$	0	0	0	0	32

Продолжение таблицы									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	<i>Camponotus saxatilis</i>	Субдоминант	Частично охраняемая	$10^2-10^3$	17	59	0	34	3
12	<i>C. herculeanus</i>	Субдоминант	Частично охраняемая	$10^2-10^3$	34	0	47	1	0
13	<i>Lasius fuliginosus</i>	Содоминант	Охраняемая	$10^5-10^6$	98	77	138	0	38
14	<i>L. niger</i>	Субдоминант	Частично охраняемая	$10^3-10^4$	179	227	269	205	55
15	<i>L. platythorax</i>	Субдоминант	Частично охраняемая	$10^3-10^4$	61	11	0	0	4
16	<i>L. alienus</i>	Субдоминант	Неохраняемая	$10^3-10^4$	0	0	36	8	0
<b>Myrmicinae</b>									
17	<i>Myrmica rubra</i>	Инфлюент	Неохраняемая	$10^2-10^3$	54	92	27	38	32
18	<i>M. ruginodis</i>	Инфлюент	Неохраняемая	$10^2-10^3$	12	31	1	0	9
19	<i>M. scabrinodis</i>	Инфлюент	Неохраняемая	$10^2-10^3$	0	0	10	0	0
20	<i>Tetramorium caespitum</i>	Инфлюент	Неохраняемая	$10^2-10^3$	52	7	1	2	3

Встречаемость афидофагов в колониях тлей проанализирована на примере облигатно-мирмекофильных тлей *Chaitophorus populeti*, посещаемых разными муравьями (только для Новосибирской области). Для того чтобы оценить степень защиты тлей муравьями в целом, были проанализированы данные по встречаемости афидофагов в колониях так называемых «общих симбионтов» (тлей, посещаемых муравьями разных видов). Именно эти тли представляют собой потенциальную общую ресурсную базу для муравьев в многовидовых сообществах. Для всех исследованных регионов степень защиты тлей от афидофагов была проанализирована для муравьев только тех видов, которые были отмечены более чем в 25 колониях тлей. В результате данные *M. scabrinodis* (10 колоний тлей) были исключены из рассмотрения, а сравнительный анализ был проведен для муравьев только 19 видов.

Методы статистической обработки материала изложены в разделе 2.4.3.

**Степень защиты тлей от афидофагов муравьями разных видов.** В ходе исследования в колониях тлей были 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 вида), Cecidomyiidae (3) и Chamaemyiidae (1); Neuroptera – Chrysopidae (9), Raphidiidae (2) и Hemerobiidae (3); Heteroptera – Nabidae (4), Anthocoridae (2) и Reduviidae (1). Видовой состав афидофагов разных групп представлен в Приложении (Список 3). Наиболее часто в колониях тлей в исследованных сообществах встречались представители Syrphidae, Coccinellidae, Chrysopidae и Aphidiidae.

Сравнительный анализ встречаемости афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями, проведен как на примере облигатно-мирмекофильных тлей *Chaitophorus populeti*, посещаемых разными муравьями, так и для «общих симбионтов» (тлей, посещаемых муравьями разных видов).

Для того чтобы избежать глобальных множественных сравнений, данные по муравьям одного рода/подрода в случае отсутствия значимых отличий между ними были объединены в следующие группы: *Formica* (*Formica* s. str.: *F. rufa*, *F.*

*aquilonia*, *F. polycтена*, *F. pratensis*, *F. truncorum*), *Dendrolasius* (*Lasius fuliginosus*), *Camponotus* (*C. saxatilis*, *C. herculeanus*), *Lasius* (*Lasius* s. str.: *L. niger*, *L. platythorax*, *L. alienus*), *Serviformica* (*Formica fusca*, *F. cunicularia*, *F. candida*, *F. lemani*), *Raptiformica* (*Formica sanguinea*), *Tetramorium* (*T. caespitum*) и *Myrmica* (*M. rubra*, *M. ruginodis*). Муравьи всех выделенных групп характеризуются сходным территориальным и фуражировочным поведением и однотипным иерархическим статусом (табл. 5.1).

Анализ встречаемости афидофагов в колониях тлей *Ch. populeti*, посещаемых разными муравьями в Новосибирской области, показал, что доля колоний тлей с афидофагами существенно отличается для муравьев разных видов (критерий Краскела-Уоллеса:  $\chi^2 = 73.245$ ,  $df=9$ ,  $p<0.0001$ ). Наиболее низкая встречаемость афидофагов оказалась характерной для колоний тлей, посещаемых облигатными доминантами *Formica* s. str. (*F. rufa*, *F. polycтена*, *F. pratensis*) и *L. (Dendrolasius) fuliginosus* – (рис. 4.2 Е, 4.3 Е). Наиболее высокая встречаемость афидофагов была отмечена в колониях тлей, посещаемых муравьями *Myrmica* (*M. rubra*) и представителями рода *Formica* подрода *Serviformica* (*F. fusca*, *F. cunicularia*). Муравьи *Camponotus* (*C. saxatilis*, *C. herculeanus*) и *Lasius* (*L. niger*) занимают промежуточное положение. Однако в то время как доля колоний тлей с афидофагами среди тлей, посещаемых муравьями *L. niger*, значительно отличается от данных, полученных для *M. rubra* и *Serviformica*, для муравьев *Camponotus* достоверных отличий не обнаружено не только с *L. niger*, но и с муравьями подрода *Serviformica* и *M. rubra*.

Сходная тенденция выявлена и для «общих симбионтов». Доля колоний таких тлей с афидофагами среди колоний, посещаемых разными муравьями, существенно отличается во всех исследованных сообществах (критерий Краскела-Уоллеса: Республика Алтай, окр. п. Артыбаш –  $\chi^2 = 52.107$ ,  $df=8$ ,  $p<0.0001$  (пихтово-кедровые леса); Курганская область, окр. г. Курган –  $\chi^2 = 40.322$ ,  $df=7$ ,  $p<0.0001$  (разнотравно-злаковая степь с осиново-березовыми колками); Новосибирская область, окр. г. Карасук –  $\chi^2 = 96.081$ ,  $df=9$ ,  $p<0.0001$  (разнотравно-злаковая степь с осиново-березовыми колками) и в окр. г. Новосибирск –  $\chi^2$

=70.999, df=8, p<0.0001 (сосновые леса),  $\chi^2 = 83.475$ , df=8, p<0.0001 (осиново-березово-сосновые леса)).

По доле колоний тлей с афидофагами муравьи разделились на 2–3 группы во всех исследованных регионах (рис. 5.2, 5.3). Наиболее высокая встречаемость афидофагов во всех случаях была отмечена для колоний тлей, посещаемых муравьями *Myrmica*, *Serviformica* и *Tetramorium caespitum*. Наиболее низкая встречаемость афидофагов характерна для колоний тлей, посещаемых облигатными доминантами – *Formica* s. str. (*F. rufa*, *F. aquilonia*, *F. polystena*, *F. pratensis*, *F. truncorum*). В Новосибирской области (окр. г. Карасук) и Республике Алтай (окр. п. Артыбаш) данные для муравьев *L. fuliginosus* (*Dendrolasius*) не отличались от данных для муравьев *Formica* s. str. Однако в лесных сообществах в Новосибирской области (окр. г. Новосибирск) доля колоний тлей с афидофагами для *L. fuliginosus* была значительно выше, чем для *Formica* s. str. (рис. 5.3). В этом регионе по степени защиты тлей *L. fuliginosus* занимает промежуточное положение вместе с муравьями *Lasius* s. str. и *C. saxatilis*, которые в свою очередь значительно (в осиново-березово-сосновых лесах) или на уровне тенденции (в сосновых лесах) отличаются от данных для *Formica fusca*, *M. rubra* и *T. caespitum*.

Данные для муравьев *Camponotus saxatilis*, *C. herculeanus*, *Lasius niger* и *L. platythorax* оказались наиболее вариабельными. Эти муравьи могут занимать как промежуточное, так и наиболее низкое положение в соответствии со степенью защиты, которую они обеспечивают тлям.

Во всех исследованных регионах доля колоний тлей с афидофагами имеет обратную связь с размером семьи муравьев. Результаты, полученные с использованием минимальных и максимальных значений численности семей (табл. 5.1), сходны (Республика Алтай, окр. п. Артыбаш –  $R_s = -0.944$ , n=9, p=0.0001; Новосибирская область, окр. г. Новосибирск –  $R_s = -0.789$ , n=9, p=0.012 (осиново-березово-сосновые леса) и  $R_s = -0.843$ , n=9, p=0.004 (сосновые леса); окр. г. Карасук –  $R_s = -0.756$ , n=10, p=0.011; Курганская область, окр. г. Курган –  $R_s = -0.742$ , n=8, p=0.036).

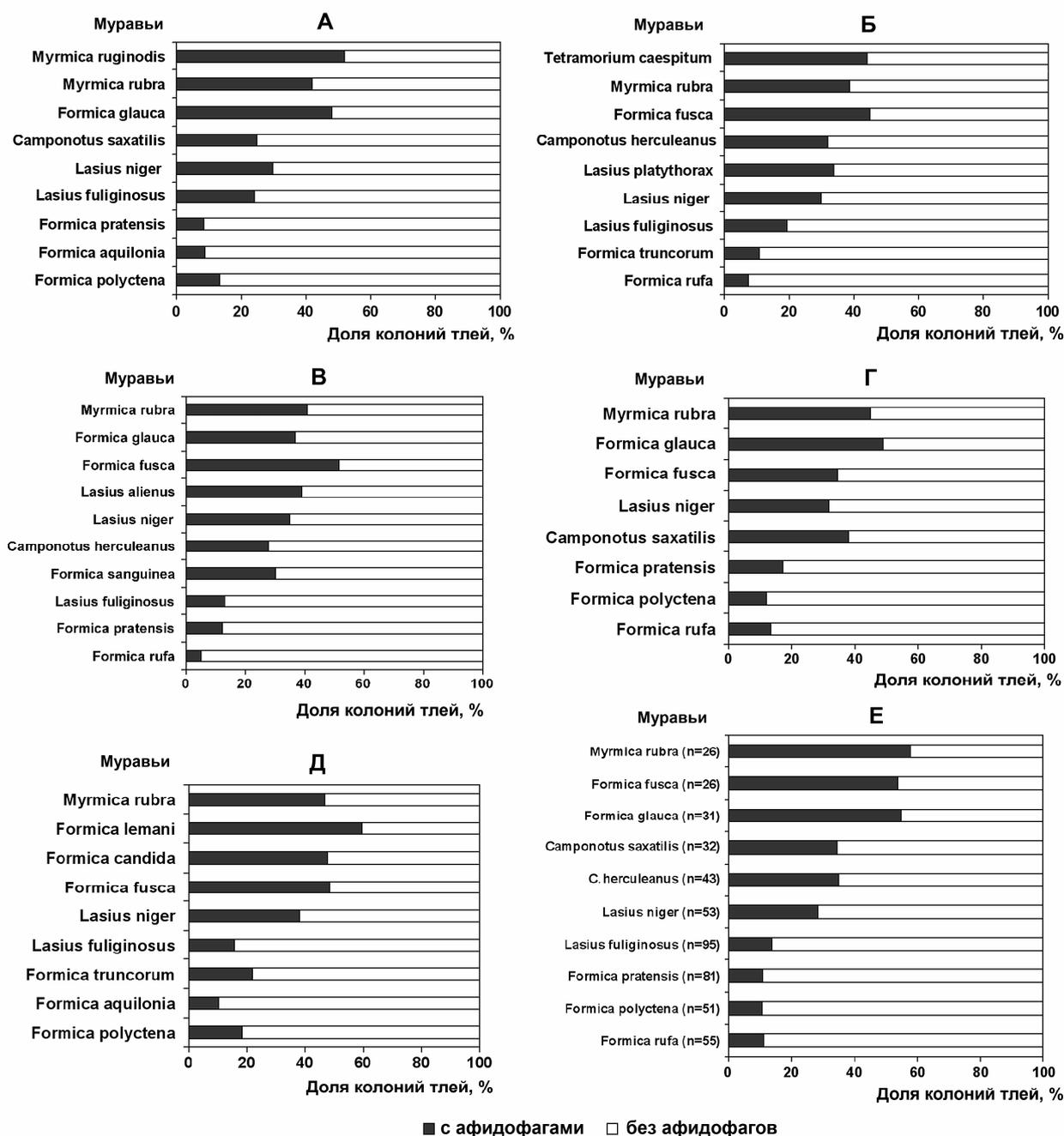


Рис. 5.2. Доля колоний мирмекофильных тлей с афидофагами. А–Д – Результаты для колоний тлей, посещаемых муравьями разных видов («общих симбионтов») в разных регионах.: А – осиново-березово-сосновые леса, Б – сосновые леса в окрестностях г. Новосибирска (Новосибирская область); В – разнотравно-злаковая степь с осиново-березовыми колками в окрестностях г. Карасук (Новосибирская область); Г – разнотравно-злаковая степь с осиново-березовыми колками в окрестностях г. Курган (Курганская область); Д – пихтово-кедровые леса в окрестностях п. Артыбаш (Республика Алтай). Е – Результаты для колоний тлей *Chaitophorus populeti* (Panz.), исследованных в Новосибирской области.

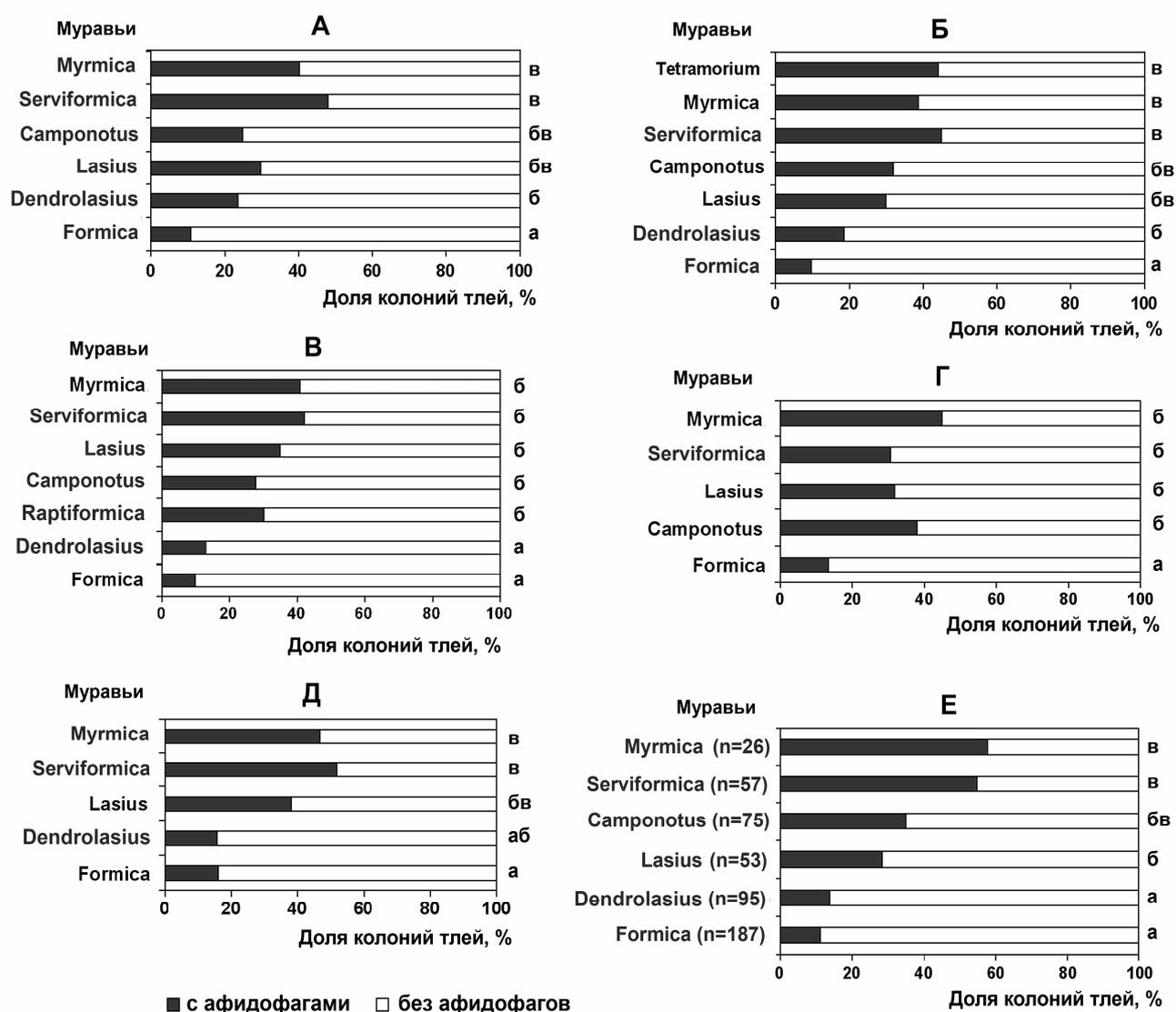


Рис. 5.3. Доля колоний мирмекофильных тлей с афидофагами. А–Д – Результаты для колоний тлей, посещаемых муравьями разных видов («общих симбионтов»): А – осиново-березово-сосновые леса, Б – сосновые леса в окрестностях г. Новосибирска (Новосибирская область); В – разнотравно-злаковая степь с осиново-березовыми колками в окрестностях г. Карасук (Новосибирская область); Г – разнотравно-злаковая степь с осиново-березовыми колками в окрестностях г. Курган (Курганская область); Д – пихтово-кедровые леса в окрестностях п. Артыбаш (Республика Алтай). Е – Результаты для колоний тлей *Chaitophorus populeti*, исследованных в Новосибирской области. Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются между собой ( $\chi^2$  с поправкой Йейтса и с поправкой Бонферрони): А и Е –  $p < 0.004$ , Д и Г –  $p < 0.005$ , Б и В –  $p < 0.0024$ . Данные, отмеченные одинаковыми буквами, отличаются незначительно.

## 5.2 Поведение муравьев по отношению к различным афидофагам

Сравнительный анализ реакций муравьев при встрече с наиболее обычными и многочисленными в исследованных сообществах хищниками тлей показал, что поведение муравьев по отношению к афидофагам отличается у разных видов. Наибольшее число «агрессивных» реакций было отмечено для муравьев доминирующих видов *F. rufa*, *F. pratensis* и *L. fuliginosus*, а также субдоминанта *L. niger* (рис. 5.4). У этих муравьев укусы обычно преобладают над остальными «агрессивными» реакциями (рис. 5.5). Единственным исключением стали муравьи *L. fuliginosus*, которые чаще демонстрировали выпады в сторону противника.

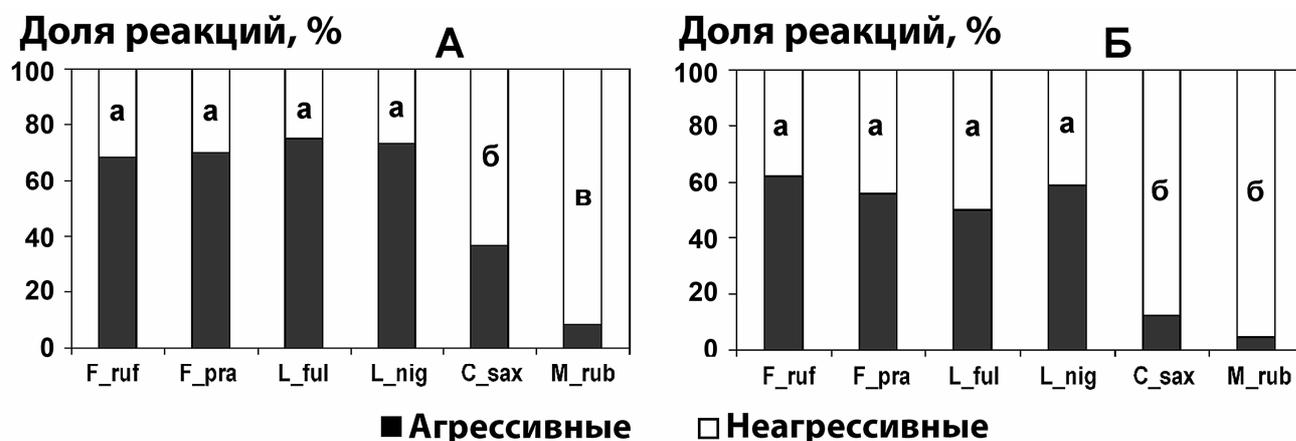


Рис. 5.4. Поведение сборщиков пади разных видов муравьев по отношению к имаго (А) и личинкам (Б) афидофагов в тестах парного ссаживания. Муравьи: F\_ruf – *Formica rufa*, F\_pra – *F. pratensis*, L\_ful – *Lasius fuliginosus*, L\_nig – *L. niger*, C\_sax – *Camponotus saxatilis*, M\_rub – *Myrmica rubra*. «Агрессивные» реакции: выпады, наскоки, укусы и «мертвая хватка». «Неагрессивные» реакции: избегание, нейтральная реакция, исследовательская активность, поза «настороже». Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются (критерий  $\chi^2$  с поправкой Йейтса,  $p < 0.003$  (поправка Бонферрони)).

Муравьи всех четырех видов активно атакуют как взрослых, так и личинок афидофагов (рис. 5.4, 5.6). Наименьшее число «агрессивных» реакций по отношению к естественным врагам тлей было отмечено для муравьев инфлюентов *M. rubra* (рис. 5.4). Эти муравьи редко проявляли «агрессивные» реакции по

отношению как ко взрослым особям (8.3% – выпад), так и к личинкам (3.3% – выпад; 1.1% – укусы) афидофагов (рис. 5.5). Муравей-субдоминант *C. saxatilis* занимает промежуточное положение среди исследованных видов. Сборщики пади этого вида достаточно терпимо относились к афидофагам: в экспериментах преобладала нейтральная реакция, а «агрессивные» реакции были представлены в основном выпадом в сторону противника (рис. 5.5).

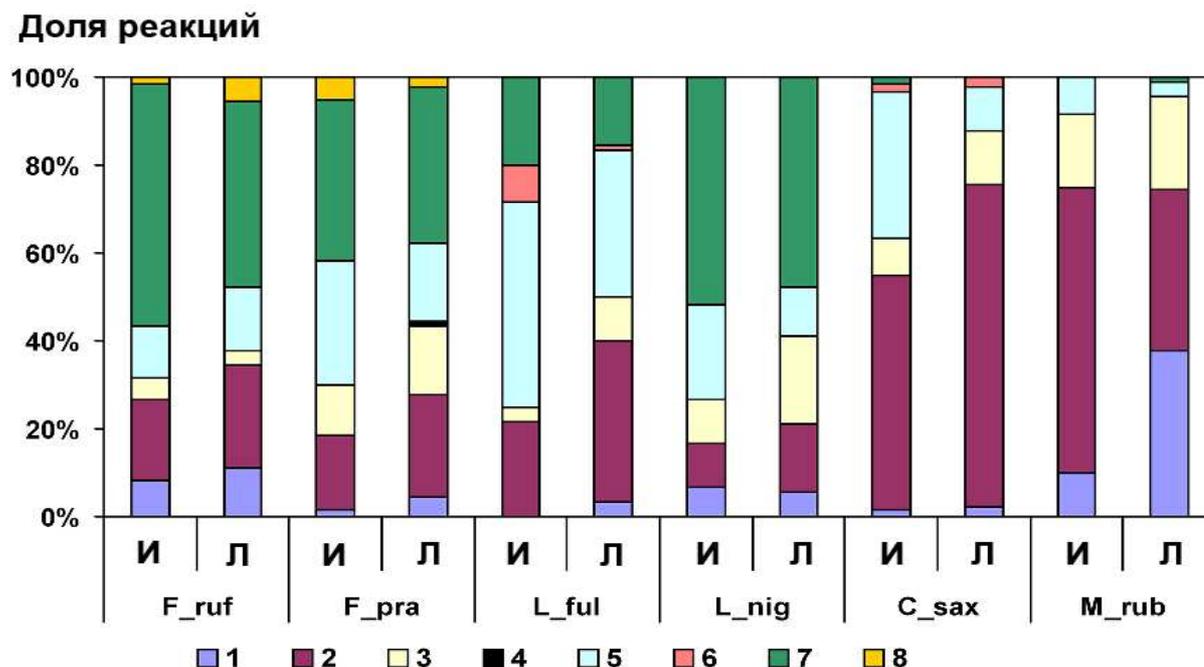


Рис. 5.5. Доля различных поведенческих реакций муравьев в тестах парного ссаживания с личинками (Л) и имаго (И) афидофагов. Муравьи: F\_ruf – *Formica rufa*, F\_pra – *Formica pratensis*, L\_ful – *Lasius fuliginosus*, L\_nig – *Lasius niger*, C\_sax – *Camponotus saxatilis*, M\_rub – *Myrmica rubra*. Поведенческие реакции: 1 – избегание, 2 – нейтральная реакция, 3 – исследовательская активность, 4 – поза «настороже» («неагрессивные»); 5 – выпад, 6 – наскоки, 7 – укусы (включая серии укусов), 8 – «мертвая хватка» («агрессивные»).

Значительные отличия в реакциях на личинок и имаго афидофагов выявлены для муравьев только двух видов – *L. fuliginosus* и *C. saxatilis* ( $\chi^2_{\text{real/critical}}=8.36/3.84$ ,  $p=0.0038$  и  $\chi^2_{\text{real/critical}}=11.15/3.84$ ,  $p=0.0008$ , соответственно). Эти муравьи были более агрессивны по отношению к имаго афидофагов (рис. 5.4).

Детальный анализ реакций муравьев по отношению к наиболее часто встречающимся в колониях тлей афидофагам на различных стадиях развития (личинки, имаго) показал, что муравьи *Formica* s. str. более или менее одинаково агрессивны по отношению ко всем протестированным афидофагам на любой стадии их развития (рис. 5.6).

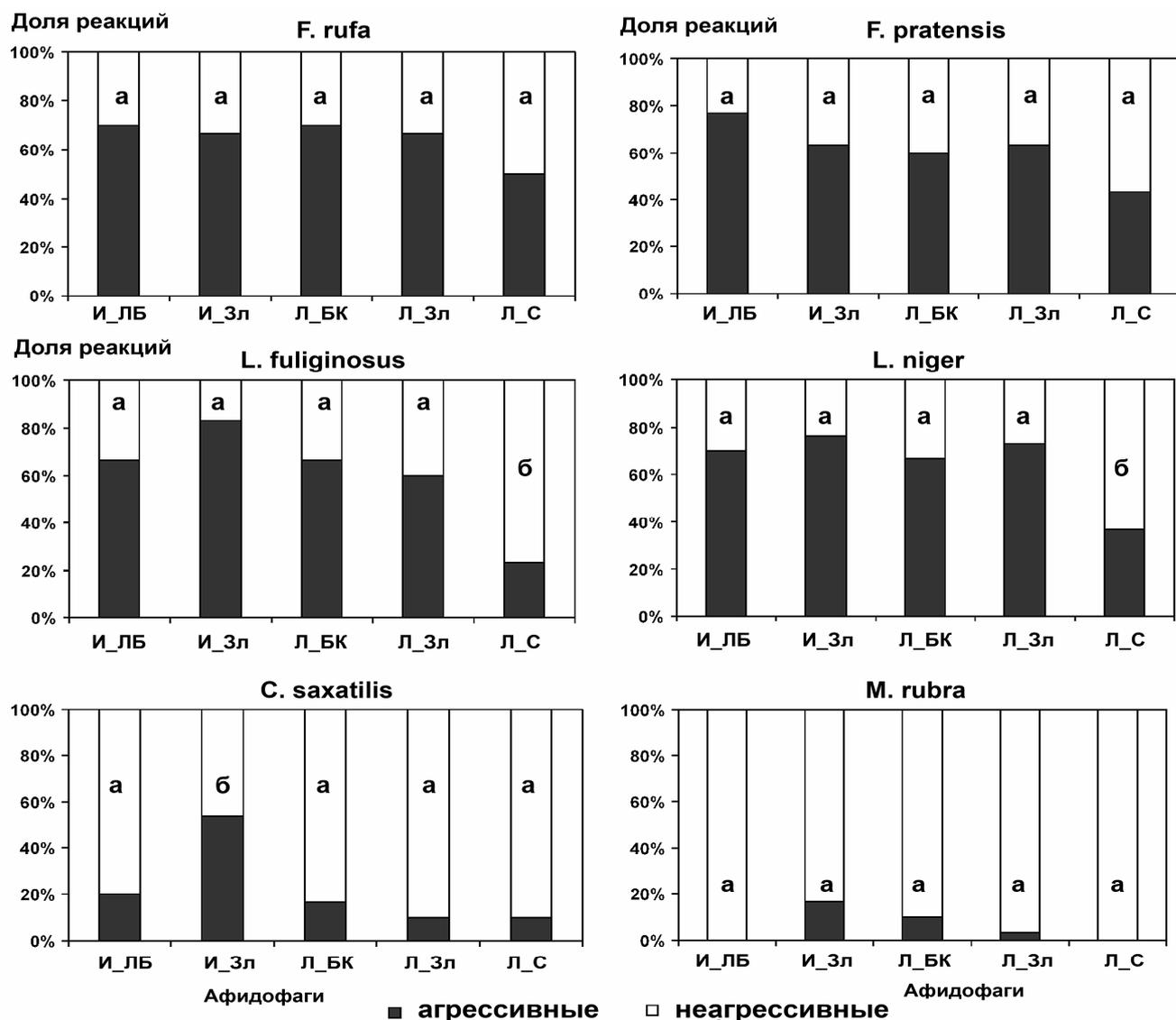


Рис. 5.6. Поведение сборщиков пади различных видов муравьев по отношению к имаго (И) и личинкам (Л) афидофагов (С – сирфиды, БК – божьи коровки, Зл – златоглазки) в тестах парного ссаживания. «Агрессивные» реакции: выпады, наскоки, укусы и «мертвая хватка». «Неагрессивные» реакции: избегание, нейтральная реакция, исследовательская активность, поза «настороже». Данные, отмеченные различными буквами, достоверно отличаются (тест  $\chi^2$  с поправкой Йейтса,  $p < 0.005$  (поправка Бонферрони)).

Личинки сирфид вызывали меньше агрессивных реакций этих муравьев, однако значительных отличий в поведении муравьев по отношению к личинкам сирфид не было выявлено ( $\chi^2$  с поправкой Йейтса,  $p > 0.005$  (поправка Бонферрони)). Муравьи обоих видов рода *Lasius* были значительно менее агрессивны по отношению к личинкам сирфид (рис. 5.6). Сборщики пади *S. saxatilis* были наиболее агрессивны по отношению к имаго златоглазок. Что касается *M. rubra*, отличий в реакции этих муравьев на личинок и имаго афидофагов не обнаружено.

### **5.3 Как избежать агрессии муравьев? Особенности поведения афидофагов**

Поведение афидофагов на растениях с мирмекофильными тлями направлено главным образом на то, чтобы успешно поохотиться и/или отложить яйца, избежав при этом агрессии муравьев. Известно, что насекомые, в том числе и афидофаги, используют различные способы защиты от врагов (Gromysz-Kałkowska, Unkiewicz-Winiarczyk, 2011; Unkiewicz-Winiarczyk, Gromysz-Kałkowska, 2012). Одним из самых простых и распространенных из них является избегание опасности, когда насекомое убегает, улетает или спрыгивает с растения. Довольно часто насекомые демонстрируют замирание (прекратив движение, они прижимаются к субстрату, втянув или поджав конечности и антенны). На растениях с мирмекофильными тлями такое поведение было отмечено для имаго божьих коровок (Majerus et al., 2007) и наездников (Hübner, 2000). Кроме того, для защиты от врагов насекомые могут использовать различные химические вещества (Unkiewicz-Winiarczyk, Gromysz-Kałkowska, 2012). Некоторые афидофаги подражают кутикулярным углеводородам тлей (Liepert, Dettner 1993, 1996; Lohman et al., 2006) и муравьев (Völkl et al., 1996), что служит им хорошей маскировкой и позволяет беспрепятственно проникать в колонии мирмекофильных тлей. Личинки златоглазок с той же целью используют шкурки убитых ими тлей, закрепляя их на своей спине (Milbrath et al., 1993; Szentkirályi, 2001).

Афидофагам, которые подверглись атаке, приходится прибегать к более активной химической защите, используя вещества, которые могут отпугнуть и/или на некоторое время вывести нападающего из строя (Szentkirályi, 2001; Majerus et al., 2007). Божьи коровки в ответ на раздражение выделяют из сочленений ног (имаго) и спинной поверхности (личинки) токсичную жидкость – гемолимфу, насыщенную различными алкалоидами, такими как адалин и кокцинеллин (Majerus et al., 2007; Unkiewicz-Winiarczyk, Gromysz-Kałkowska, 2012). Личинки златоглазок выделяют неприятную для муравьев жидкость из заднего конца тела (Kennett, 1948; LaMunyon, Adams, 1987). Приподняв и изогнув его над головой в скорпионоподобной манере, они наносят каплю токсичной жидкости на нападающего (рис. 5.7). Личинки сирфид обездвигивают нападающих с помощью вязкого секрета, выделяемого из ротовой полости, который обычно служит им для удержания тли при питании (Büsgen, 1891; Eisner, 1972; Rotheray, 1986).

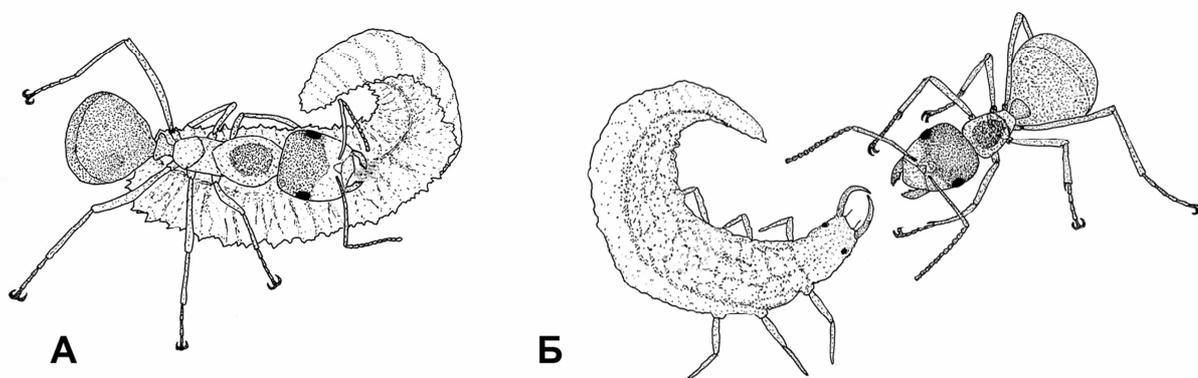


Рис 5.7. Активная химическая защита личинки сирфиды (А) и златоглазки (Б) при нападении муравья *Formica pratensis*. (Прорисовка с фото А.В. Гаврилюка)

В связи с таким разнообразием способов защиты возникает ряд вопросов, в частности: отличается ли поведение афидофагов при столкновении с разными муравьями, а также насколько эффективна химическая защита афидофагов при нападении муравьев?

**Поведение афидофагов при встрече с муравьями.** В ходе экспериментов как в лаборатории, так и в природе при столкновении с муравьями афидофаги

демонстрировали одинаковые тактики поведения: избегание, замирание и химическую защиту (рис. 5.8, 5.9). В поведении имаго и личинок божьих коровок и златоглазок преобладала реакция избегания (рис. 5.8, 5.9), которая составила от 75% до 100%. В лабораторных экспериментах имаго златоглазок во всех тестах демонстрировали только избегание (100%). Медлительные личинки сирфид, наоборот, чаще использовали тактику замирания (рис. 5.8), а также применяли химическую защиту.

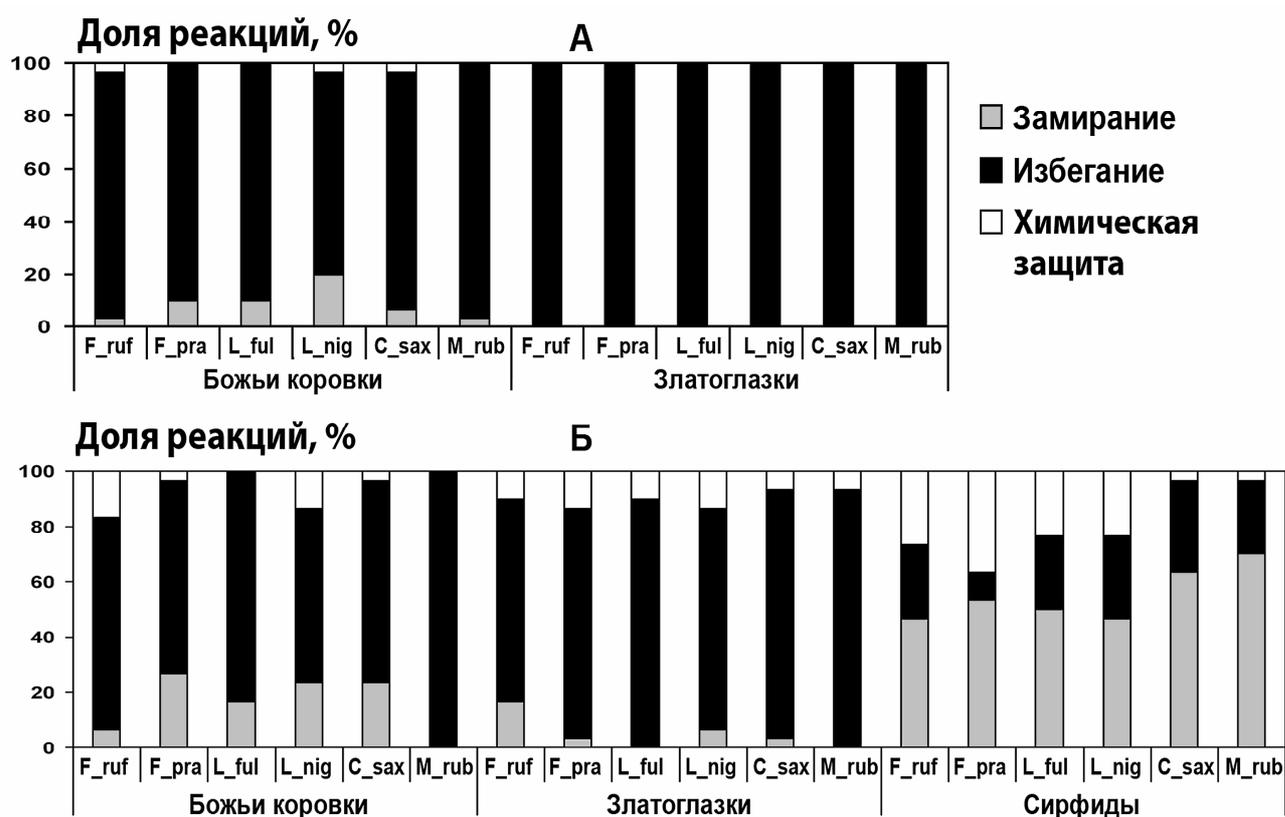


Рис. 5.8. Реакции имаго (А) и личинок (Б) афидофагов при столкновении с разными муравьями при парном ссаживании. Муравьи: F\_ruf – *Formica rufa*, F\_pra – *F. pratensis*, L\_ful – *Lasius fuliginosus*, L\_nig – *L. niger*, C\_sax – *Camponotus saxatilis*, M\_rub – *Myrmica rubra*.

Наиболее часто личинки использовали свой клейкий секрет при взаимодействии с муравьями *F. pratensis* (36.7%), *F. rufa* (26.7%), *L. fuliginosus* и *L. niger* (по 23.3 %). Значимые отличия в частоте проявления активной химической защиты в ходе тестов выявлены между парами данных муравьев *M.*

*rubra* – *F. pratensis*, а также *C. saxatilis* – *F. pratensis* (точный тест Фишера,  $p=0.001 < 0.008$  (поправка Бонферрони)).

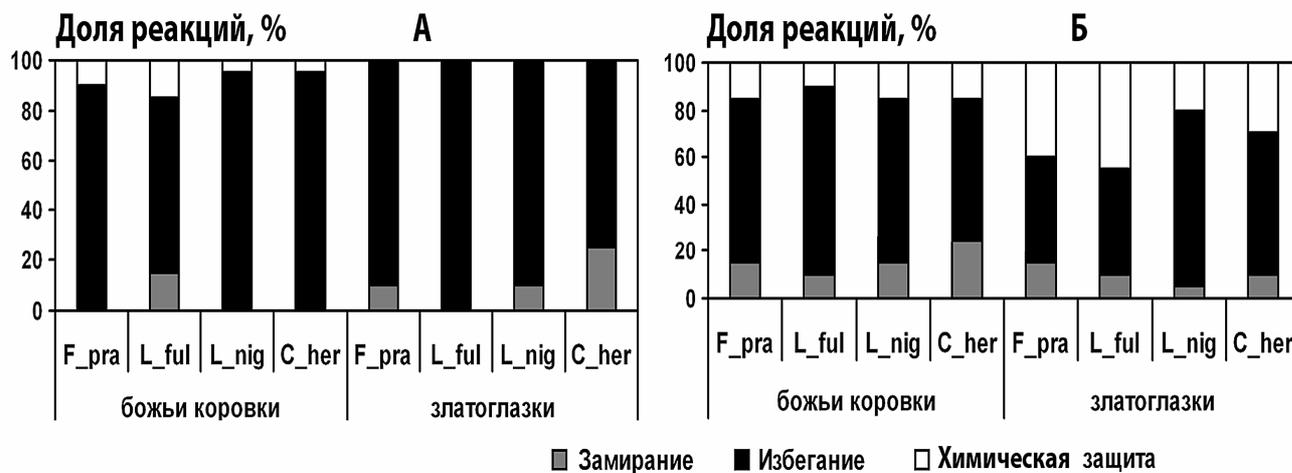


Рис. 5.9. Реакции имаго (А) и личинок (Б) афидофагов при столкновении с разными муравьями при подсаживании в колонии тлей *Chaitophorus populeti*, посещаемых разными муравьями. Муравьи: F\_ruf – *F. rufa*, F\_pra – *F. pratensis*, L\_ful – *L. fuliginosus*, L\_nig – *L. niger*, C\_sax – *C. saxatilis*, M\_rub – *M. rubra*.

Химическая защита афидофагов обычно применялась в ответ на агрессивное поведение со стороны муравьев (наскоки, укусы). В некоторых случаях личинки сирфид и златоглазок также использовали химическую защиту, для того чтобы избавиться от муравьев, слишком активно исследовавших личинку (более 10 с). Для личинок сирфид отмечено 7 подобных случаев (*M. rubra* – 1, *C. saxatilis* – 1, *L. fuliginosus* – 5), для личинок златоглазок – 2 (*M. rubra* – 1, *C. saxatilis* – 1). После контакта с выделениями божьих коровок, личинок златоглазок и сирфид муравьи обычно сразу же отпускали жертву и были вынуждены заняться чисткой жвал и антенн. В ходе лабораторных экспериментов установлено, что муравьям требуется значительно больше времени на чистку от вязкого секрета личинок сирфид, чем от выделений личинок божьих коровок и златоглазок (рис. 5.10). В связи с отсутствием значимых отличий в продолжительности чистки разных муравьев от выделений одних и тех же афидофагов (критерий Манна-Уитни,  $p > 0.05$ ), при анализе эти данные были объединены.

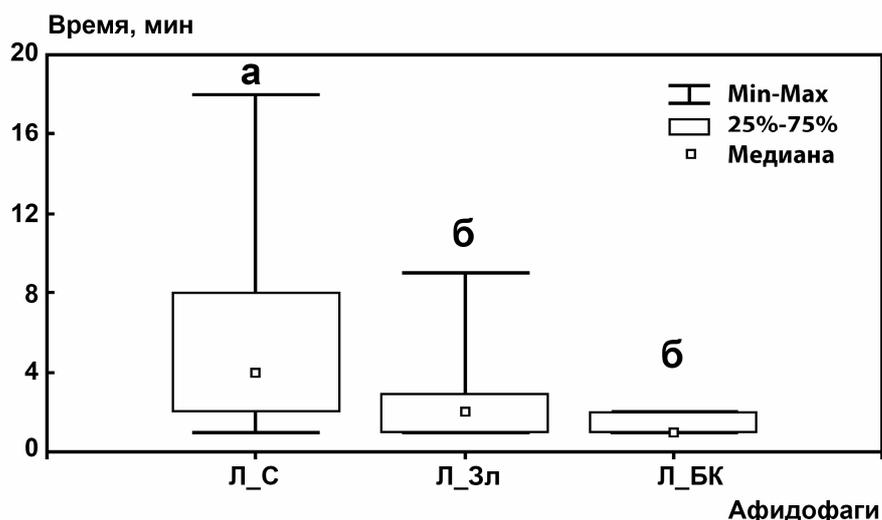


Рис. 5.10. Время, затраченное муравьями на чистку после столкновения с химической защитой личинок сирфид (Л\_С), златоглазок (Л\_Зл) и божьих коровок (Л\_БК) в лабораторных экспериментах. Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни,  $p < 0.017$  (поправка Бонферрони)).

При столкновении с химической защитой личинок божьих коровок и златоглазок этот процесс занимал у муравьев 1–2 и 1–9 минут, соответственно. Что касается личинок сирфид, использование вязкого и быстротвердеющего секрета позволяет им обездвиживать муравьев на значительно более продолжительное время (до 18 минут) (рис. 5.10). В трех случаях муравьи даже не смогли самостоятельно очиститься от выделений личинки. И это несмотря на то, что выделения божьих коровок и личинок златоглазок также характеризуются определенной степенью вязкости и быстро сохнут, склеивая щетинки и блокируя работу чувствительных рецепторов на голове и антеннах муравьев (LaMunyon, Adams, 1987), а также затрудняя движение жвал (Bhatkar, 1982). По всей видимости, значительная разница в продолжительности чистки обусловлена количеством выделяемого разными насекомыми секрета (Новгородова, Гаврилюк, 2013).

По частоте применения химической защиты в ответ на нападение муравьев личинки сирфид также существенно выделяются среди других афидофагов. Они значительно чаще использовали клейкий секрет, чтобы остановить атаку (рис.

5.11; сравнительный анализ проведен только для тех видов, для которых удалось получить достаточное количество данных для анализа). Кроме того, благодаря своей гибкости личинка способна противостоять муравьям, нападающим на нее практически с любой стороны, в том числе и сзади (рис. 5.7).

В то же время при взаимодействии с личинками златоглазок в некоторых случаях муравьям удавалось избежать их химической защиты. Так, в ходе экспериментальных исследований в природе некоторые муравьи *Camponotus herculeanus* проводили молниеносную атаку, совершая наскок на личинку сзади и завершая нападение «мертвой хваткой» в области сочленения головы и груди с последующим откусыванием головы личинки. В результате, из 11 нападений муравьев *C. herculeanus* личинки златоглазки успели применить химическую защиту только в шести случаях (54.4%). При взаимодействии с муравьями наиболее агрессивных видов в лаборатории доля атак муравьев, сопровождавшихся химической защитой личинок златоглазок, не превышала 33.3%.

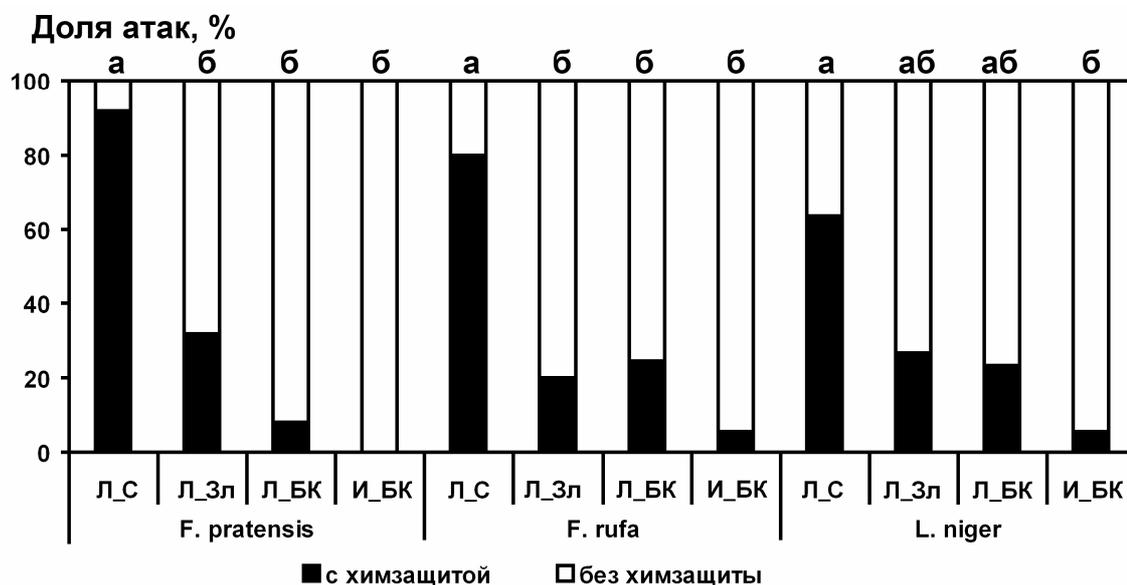


Рис. 5.11. Доля атак муравьев, сопровождавшихся химической защитой афидофагов. Данные каждого вида муравьев, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются (точный тест Фишера,  $p < 0.008$  (поправка Бонферрони)).

В целом, применение химической защиты для снижения агрессивности муравьев достаточно широко распространено среди афидофагов. Так, в ходе исследований (включая наблюдения в природе) элементы химической защиты при взаимодействии с муравьями отмечены для имаго и личинок божьих коровок четырех видов (*Coccinella magnifica* Redt., *Coccinella septempunctata* L., *Harmonia axyridis* (Pall.), *Propylea quatuordecimpunctata* (L.)), личинок златоглазок трех видов (*Chrysotropia ciliata* (Wesm.), *Chrysopa carnea* Steph., *Chrysopa perla* L.), а также личинок сирфид шести видов (*Syrphus ribesii* (L.), *Syrphus vitripennis* Meig., *Meligramma triangulifera* (Zett.), *Meligramma guttata* (Fall.), *Eupeodes lapponicus* (Zett.), *Epistrophe* sp.).

#### **5.4 Защищают ли муравьи тлей от заражения энтомопатогенными грибами?**

Одним из серьезных врагов тлей, помимо афидофагов, являются энтомопатогенные грибы. Воздействуя непосредственно через покровы тлей, они могут вызывать эпизоотии и приводить к быстрому сокращению численности популяций этих насекомых (Steinkraus, 2006). Несмотря на множество работ, посвященных защите тлей муравьями от естественных врагов (Nixon, 1951; Длусский, 1967; Fischer et al., 2001; Phillips & Willis, 2005), практически все они касаются насекомых-афидофагов, в то время как эффективность защиты тлей от энтомопатогенных грибов до сих пор остается практически не исследованной.

Способность рыжих лесных муравьев выявлять тлей, инфицированных спорами гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., и предотвращать заражение остальных тлей в колонии, была изучена экспериментальным путем в естественных условиях.

Исследования проводили в 2014 г. в дендрологическом парке г. Новосибирска на примере двух семей рыжих лесных муравьев разных видов (*Formica rufa* и *F. polyctena*) и двух видов тлей (*Symydobius oblongus* и *Aphis pomi*). В колонии тлей, посещаемые муравьями модельных видов, с интервалом 30–60 мин. с разной очередностью подсаживали по одной зараженной и незараженной особи тлей того же вида. Заражение проводили путем нанесения на тлей

суспензии спор гриба *B. bassiana* (сар 31) ( $2 \times 10^7$ ; 200 мг на 100 мл дистиллированной воды). В качестве контроля использовали особей, обработанных дистиллированной водой. Тлей для тестов собирали непосредственно перед проведением эксперимента из других колоний того же вида, расположенных на том же растении и посещаемых фуражирами из тестируемой семьи муравьев. Обработку тлей суспензией спор гриба (группа зараженных тлей) или водой (контроль) в течение 2–3 с, и последующую «просушку» на бумажной салфетке (4–5 с) проводили непосредственно перед подсаживанием на растение рядом с колонией тлей. За поведением насекомых наблюдали до момента удаления тли с растения муравьями или в течение 5 минут после первого контакта муравьев с тлей. Отмечали количество муравьев и тлей в колонии на момент начала эксперимента, время, проведенное тлей в колонии после 1-го контакта с муравьем, способ удаления тли из колонии (уносит подальше от колонии и оставляет на веточке или листе растения, бросает вниз, уносит вниз и оставляет на земле у основания растения).

Всего было проведено 60 тестов в 30 колониях тлей: *F. rufa* / *S. oblongus* – 12 колоний, *F. polyclteta* / *S. oblongus* – 7, *F. polyclteta* / *A. pomi* – 11. Влияние зараженности тлей, вида, количества и соотношения муравьев и тлей, а также порядка предъявления зараженных и незараженных тлей на поведение муравьев и время пребывания тли в колонии было исследовано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ) и точного теста Фишера.

Установлено, что сборщики пади *F. rufa* и *F. polyclteta* способны не только отличить тлю, зараженную энтомопатогенным грибом, но и защитить своих симбионтов от заражения путем удаления потенциально опасного объекта, сбрасывая его вниз или унося подальше от колонии тлей на землю или соседние ветви (рис. 5.12). Доля удаленных из колонии зараженных тлей оказалась значительно выше, чем незараженных (более 85% и около 5%, соответственно). При этом порядок предъявления не оказывал влияния на результат как в случае зараженных тлей, так и в контроле (точный тест Фишера,  $p > 0.05$ ).

Доля муравьев (из числа контактировавших с тлей), проявивших агрессивные реакции по отношению к зараженным тлям, оказалась значительно (в 5 раз и более) выше, чем по отношению к незараженным (рис. 5.13).

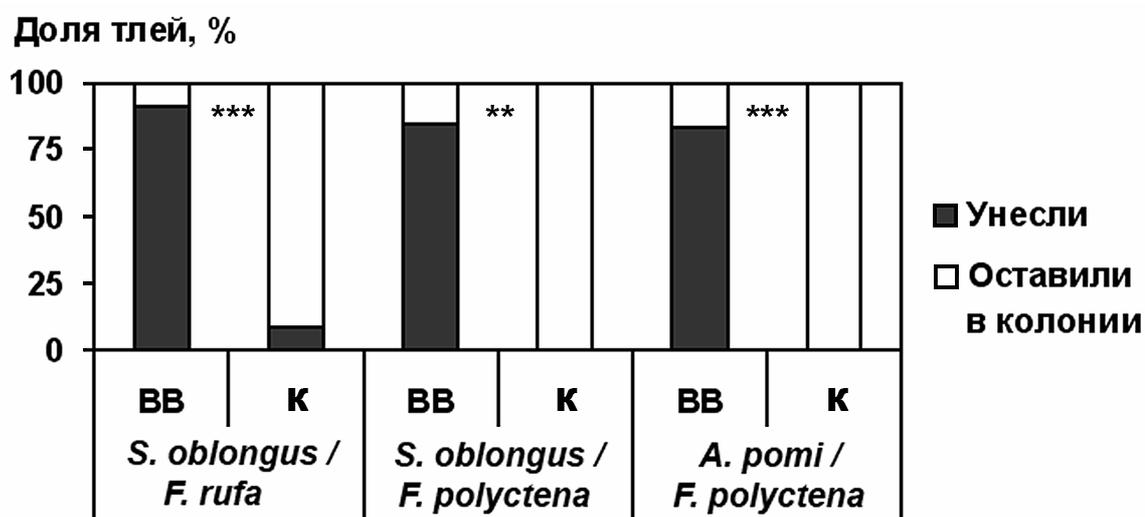


Рис. 5.12. Реакция муравьев на появление в колонии тлей того же вида зараженных энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana* (BB), и незараженных тлей из контрольной группы (К). Данные достоверно отличаются (точный критерий Фишера): \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ .

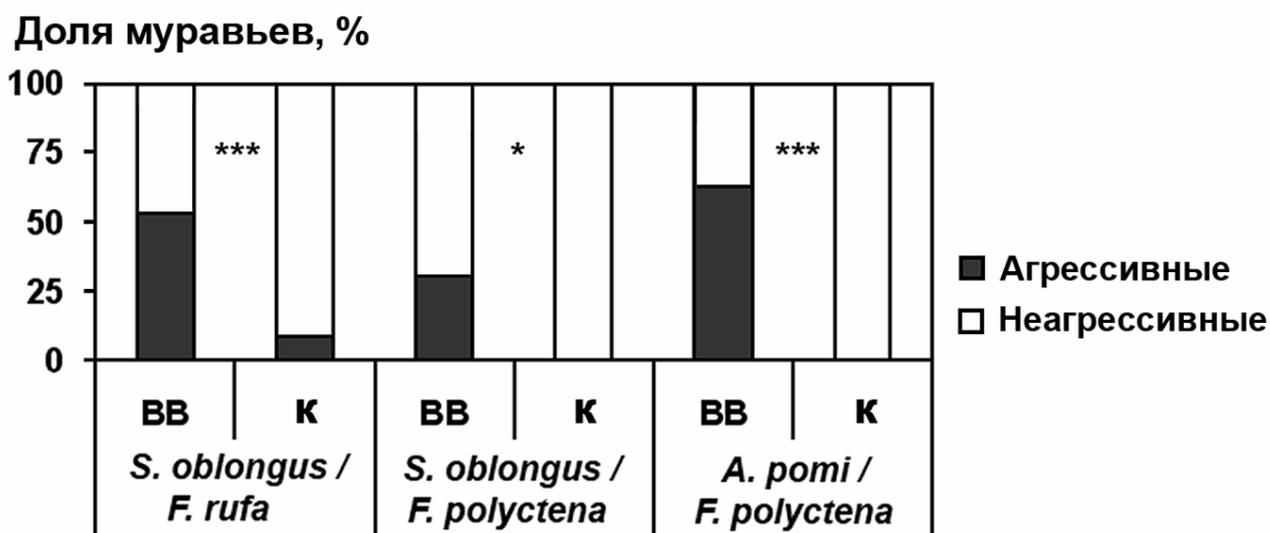


Рис. 5.13. Соотношение муравьев, проявивших агрессивные и неагрессивные реакции по отношению к тлям, зараженным энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana* (BB), и незараженным особям из контрольной группы (К). Данные достоверно отличаются (точный критерий Фишера): \* –  $p < 0.05$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ .

Исход столкновения рыжих лесных муравьев с тлями, зараженными энтомопатогенным грибом *B. bassiana*, не зависел от вида как муравьев, так и тлей (табл. 5.2). Количество тлей, муравьев и их соотношение в колониях тлей также не влияло на поведение муравьев (табл. 5.2). Зараженные тли проводили в колонии значительно меньше времени, чем особи из контрольной группы: *F. rufa* / *S. oblongus* – в 2.1 раза (критерий Манна-Уитни,  $U=18$ ,  $p=0.002$ ), *F. polycтена* / *S. oblongus* – в 3.7 ( $U=1$ ,  $p=0.003$ ), *F. polycтена* / *A. pomi* – в 1.5 раза меньше ( $U=23$ ,  $p=0.014$ ). При этом время, проведенное зараженными тлями на растении, не зависело от вида муравья (критерий Манна-Уитни,  $U=103$ ,  $p=0.83$ ).

Таблица 5.2

Влияние вида и количества муравьев и тлей, а также зараженности тлей на поведение сборщиков пади муравьев

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	d.f.	$\chi^2$	p
Поведение муравьев по отношению к тлям (удаляют / не удаляют)	Биномиальное	Вид муравьев	1	0.33	0.56
		Вид тлей	1	0.05	0.82
		N муравьев	1	1.11	0.29
		N тлей	1	1.82	0.18
		N муравьев x N тлей	1	0.79	0.37

Возраст тли также не оказывал влияния на поведение муравьев. При взаимодействии с тлями из контрольной группы муравьи не проявляли агрессивных реакций как к нимфам, так и ко взрослым особям (точный критерий Фишера,  $p=1$ ). Что касается зараженных тлей, несмотря на то, что значимых отличий не выявлено, наблюдается некоторая тенденция к снижению агрессивности по отношению к взрослым особям ( $p=0.06$ ). Так, у зараженных тлей младших (2 и 3) возрастов продолжительность пребывания на растении с тлями по сравнению с более взрослыми особями (нимфы 4-го возраста и взрослые тли) оказалась значительно ниже (рис. 5.14; критерий Манна-Уитни,  $U=59.5$ ,  $p=0.04$ ;

данные разных видов тлей объединены в связи с отсутствием влияния вида тли на поведение муравьев по отношению к подсаженным особям из обеих групп). Несмотря на явную тенденцию к снижению агрессивности муравьев по отношению к взрослым особям, зараженным грибом, этот вопрос требует более детальных исследований.

В целом, сборщики пади рыжих лесных муравьев (*Formica rufa* и *F. polyctena*) достаточно быстро распознают инфицированных тлей и сразу же удаляют потенциально опасный объект с растения, тем самым, предотвращая возможное заражение других тлей в колонии.

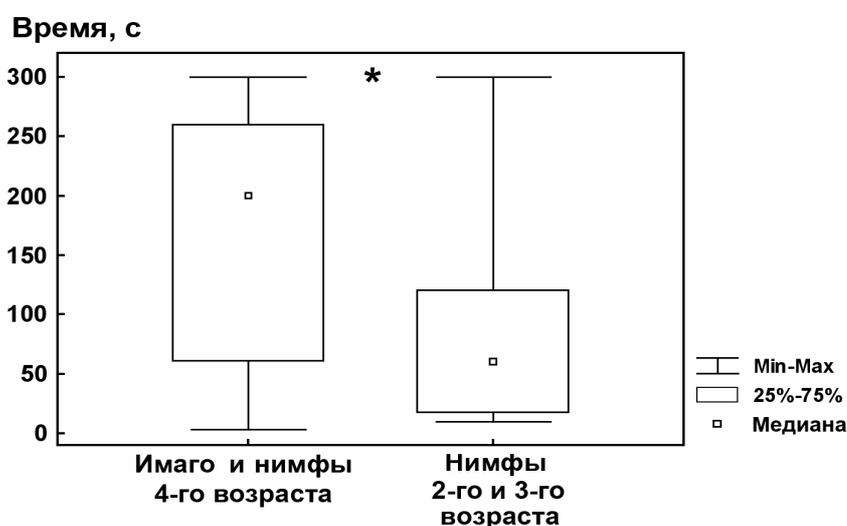


Рис. 5.14. Продолжительность пребывания на растении с тлями зараженных тлей разного возраста: нимф младших возрастов (2 и 3 возраст) и более взрослых особей (нимфы 4 возраста и имаго). \* – Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни,  $p < 0.05$ ).

Таким образом, сравнительный анализ встречаемости афидофагов в колониях облигатно мирмекофильных тлей (на примере *Ch. populeti*), а также «общих симбионтов» показал, что эффективность защиты тлей, посещаемых муравьями разных видов, неравнозначна и зависит от численности семьи: чем выше численность, тем ниже доля колоний с афидофагами среди обследованных колоний, посещаемых муравьями определенного вида. Результаты лабораторных экспериментов отражают различия в потенциальном уровне агрессивности

сборщиков пади исследованных видов по отношению к врагам тлей. Наиболее агрессивными являются представители облигатных доминантов *Formica* (*Formica* s. str.), они активно атакуют афидофагов всех типов. Муравьи *Lasius fuliginosus* и *L. niger* также проявляют высокую степень агрессивности («агрессивные» реакции составили более 40%) по отношению ко всем протестированным афидофагам, кроме личинок сирфид. Муравьи *Camponotus saxatilis* менее агрессивны, нападают в основном на имаго златоглазок. Наименее агрессивны муравьи *Myrmica rubra*, они практически не атакуют афидофагов.

При столкновении с муравьями афидофаги демонстрируют три основных тактики поведения: избегание, замирание и активную химическую защиту. Афидофаги предпочитают уклоняться от опасных взаимодействий и применяют активную химическую защиту только в крайнем случае, в ответ на агрессивные действия муравьев или раздражение покровов в ходе исследовательской активности сборщиков пади. Применение химической защиты афидофагами немедленно прекращает атаку муравьев, вынуждая их приступить к чистке, что позволяет афидофагам избежать повреждений. Использование клейкого секрета медлительными личинками сирфид оказалось наиболее эффективным: муравьям требовалось значительно больше времени для чистки.

В целом, степень защиты тлей от афидофагов муравьями в значительной степени определяется уровнем социальной и территориальной организации семьи. Наиболее эффективно тлей защищают доминирующие в сообществах муравьи *Formica* s. str. и *Lasius 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 видов с частично охраняемой территорией (*Camponotus*, *Lasius* s. str.), и в 4–6 раз меньше, чем для видов 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 трофобионтов муравьями, в частности, в охране тлей от афидофагов, является распознавание этих насекомых как потенциально опасных объектов. Способность муравьев отличать членов своей семьи от «чужих» (представителей других видов или конспецификов из других семей) является основой общественной жизни этих насекомых (Захаров, 1978; Hölldobler, Wilson, 1990). Известно также, что муравьи рода *Formica* способны отличать своих конкурентов (по крайней мере, некоторых из них) от других объектов, которые не представляют для них или их ресурсов никакой угрозы. Экспериментально было показано, что охотники и охранники *Formica aquilonia* значительно более агрессивны по отношению к своим топическим конкурентам – хищным жужелицам (Coleoptera: Carabidae) по сравнению с видами миксофитофагами (Дорошева, Резникова, 2006).

Сборщики пади *Formica aserva* For. активно атакуют имаго божьих коровок, в то время как на нехищных мух-мусцид они практически не обращают внимания (Phillips, Willis, 2005). Однако вопрос о том, как у сборщиков пади формируется стереотип поведения, лежащий в основе защиты тлей от их естественных врагов, в частности, способны ли неопытные сборщики пади распознать в афидофаге врага и атаковать его при первом же столкновении, до сих пор оставался неизученным.

Представители *Formica* s. str., живущие крупными семьями ( $10^4$ – $10^6$  особей) и доминирующие в многовидовых сообществах, являются наиболее перспективным объектом для изучения взаимодействия муравьев и афидофагов. Как было показано, для этих муравьев характерен наиболее высокий уровень «профессиональной» специализации среди сборщиков пади – IV и V тип (Резникова, Новгородова, 1998а; Новгородова, 2008; см. главу 3) и агрессии при столкновении с афидофагами (Novgorodova, Gavriluyuk, 2012; см. главу 5). Благодаря этому муравьи обеспечивают своим симбионтам наиболее

эффективную защиту от естественных врагов (Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavrilyuk, 2012; см. главу 5). Кроме того, агрессивное поведение сборщиков пади этих видов по отношению к афидофагам в большей степени связано именно с защитой симбионтов от потенциальных конкурентов, а не с хищничеством. Так, в отличие от муравьев с более простой организацией сбора пади (работа неспециализированных фуражиров (I и II тип) и низкая «профессиональная» специализация (III тип)), сборщики пади облигатных доминантов *Formica* не переключаются на сбор белковой пищи (Novgorodova, 2005). Они обычно прогоняют афидофага или убивают его, но при этом не относят в гнездо мертвых или поврежденных насекомых.

Для ответа на вопрос о том, узнают ли неопытные сборщики пади афидофагов при первом же контакте, исследовано поведение доминирующего в луговых и степных сообществах лугового муравья *F. pratensis* при взаимодействии с различными врагами тлей. Сравнительный анализ поведения неопытных («наивных») муравьев, которые никогда не встречались не только со взрослыми конспецификами, но и с тлями, и с афидофагами, а также сборщиков пади из природы, которые могут использовать как свой собственный опыт, так и опыт других членов семьи, позволяет понять роль социального и индивидуального опыта в формировании поведенческих стереотипов, лежащих в основе защиты трофобионтов от их естественных врагов.

### **6.1 Узнают ли муравьи афидофагов при первом контакте?**

Тип афидофага оказывал существенное влияние на поведение муравьев (табл. 6.1). Муравьи значительно агрессивнее реагировали на имаго, чем на личинок афидофагов. Опыт как сам по себе, так и в комбинации с типом афидофага также оказывал существенное влияние на соотношение «агрессивных» и «неагрессивных» реакций во время первого контакта муравьев с врагами тлей (табл. 6.1).

Сравнительный анализ поведения муравьев показал, что агрессивность по отношению к афидофагам у сборщиков пади *F. pratensis*, взятых из природы

(контроль), достаточно высока: они агрессивно реагировали практически на всех насекомых, участвовавших в тестах. Значимых отличий в их реакции на разных афидофагов не выявлено (точный тест Фишера,  $p > 0.005$  (поправка Бонферрони)), хотя на уровне тенденции можно говорить о более низкой агрессивности по отношению к личинкам сирфид по сравнению с их реакциями на имаго божьих коровок ( $p = 0.017 > 0.005$  (поправка Бонферрони) (рис. 6.1). В группе «наивных» рабочих выявлены значимые отличия в поведении при взаимодействии с имаго и личинками афидофагов. Неопытные муравьи более агрессивно реагировали на имаго, чем на личинок (рис. 6.1).

Таблица 6.1

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

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	df	$\chi^2$	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 муравьев из природы	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 «наивных» муравьев	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 муравьев	12	122.97	<0.001

Сравнительный анализ поведения «наивных» муравьев и сборщиков пади из природы позволил выявить ряд существенных отличий. Так, в тестах с личинками «наивные» значительно реже демонстрировали агрессивные реакции, чем муравьи из контрольной группы (рис. 6.2). В ходе тестов с имаго златоглазок, напротив, «наивные» проявляли значительно больше агрессивных реакций, чем сборщики пади из природы. Достоверных отличий между обеими группами муравьев не было выявлено лишь в тестах с имаго божьих коровок (рис. 6.2).

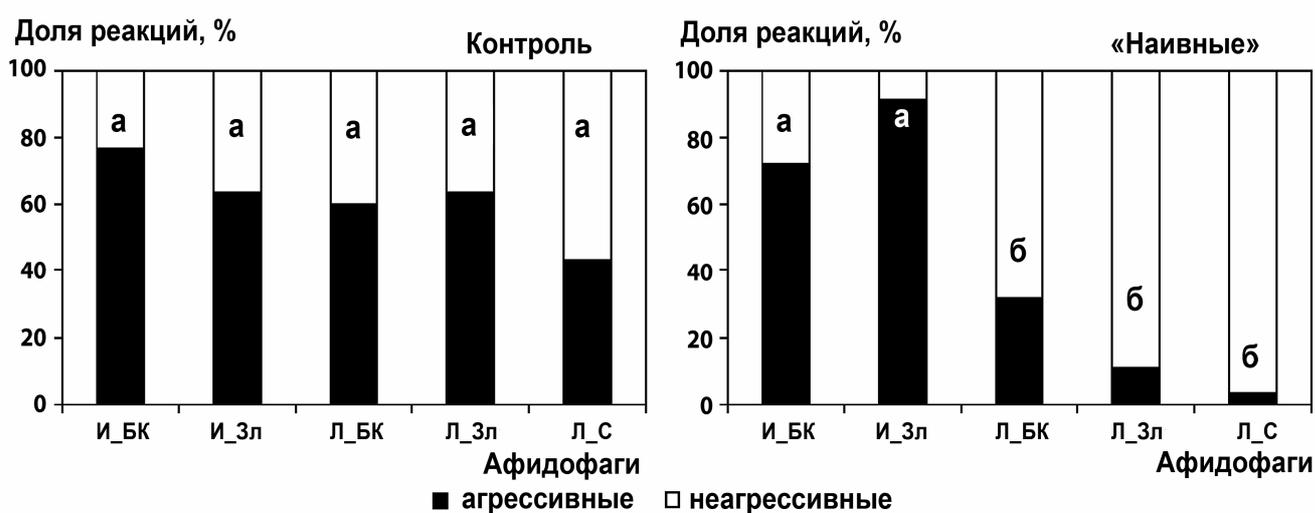


Рис. 6.1. Соотношение агрессивных и неагрессивных реакций у муравьев *Formica pratensis* из контрольной и «наивной» групп по отношению к имаго (И) и личинкам (Л) афидофагов (С – сирфиды, БК – божьи коровки, Зл – златоглазки) в тестах парного ссаживания. «Агрессивные» реакции: выпады, наскоки, укусы и «мертвая хватка». «Неагрессивные» реакции: избегание, нейтральная реакция, исследовательская активность, агрессивные позы. Данные, отмеченные буквами а и б, достоверно отличаются между собой (критерий Фишера с поправкой Бонферрони,  $p < 0.005$ ).

Детальный анализ встречаемости отдельных реакций в поведении муравьев из разных групп показал (рис. 6.3), что достоверные отличия проявляются только при взаимодействии муравьев с личинками. «Наивные» муравьи значительно чаще исследовали личинок, независимо от их таксономической принадлежности, чем сборщики пади из контрольной группы (точный тест Фишера;  $p < 0.0001$ ).

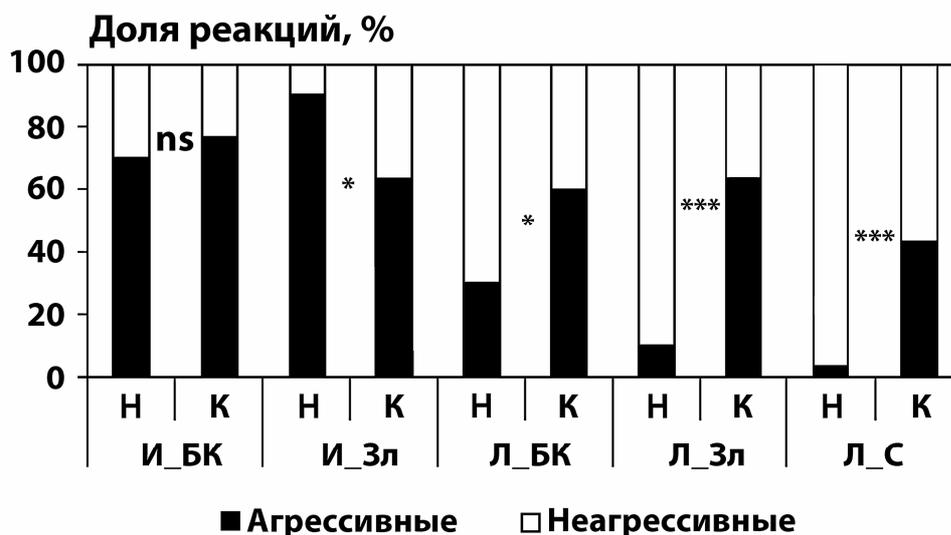


Рис. 6.2. Различия в соотношении реакций *Formica pratensis* на имаго (И) и личинок (Л) афидофагов у сборщиков пади из природы (К) и «наивных» (Н) муравьев (прочие обозначения как на рис. 6.1). Данные достоверно отличаются: \* –  $p < 0.05$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ , ns –  $p > 0.05$  (точный тест Фишера).

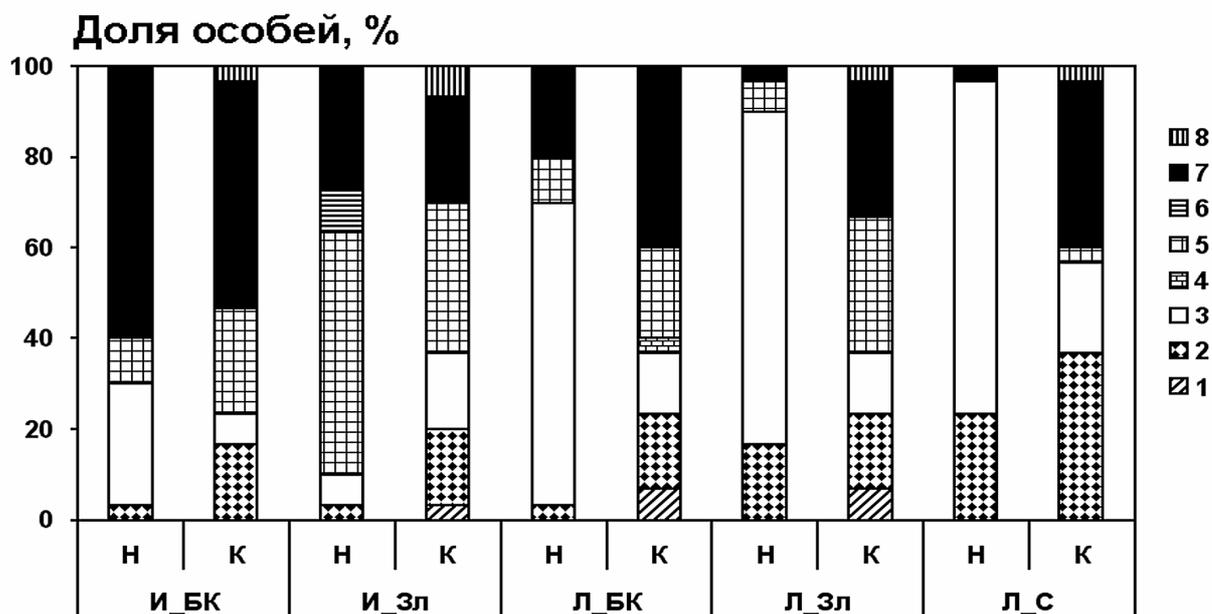


Рис. 6.3. Соотношение различных реакций в поведении сборщиков пади из природы (К) и «наивных» (Н) муравьев *F. pratensis* по отношению к имаго и личинкам афидофагов в тестах парного ссаживания (прочие обозначения как на рис. 6.1). Реакции: 1 – избегание; 2 – нейтральная реакция; 3 – исследовательская активность; 4 – агрессивные позы; 5 – выпады; 6 – наскоки; 7 – укусы; 8 – «мертвая хватка».

Муравьи из природы (контроль) чаще демонстрировали агрессивные реакции при контакте с личинками: златогазок – выпадения и укусы ( $p < 0.05$  и  $p < 0.01$ , соответственно), сирфид – укусы ( $p < 0.01$ ).

Год проведения эксперимента не оказывал значимого влияния на поведение сборщиков пади из контрольных групп, использованных в экспериментах 2009 и 2012 гг. (табл. 6.1). Поведение муравьев зависело только от типа афидофага. В результате анализа данных для «наивных» муравьев разного возраста установлено, что только тип афидофага оказывает значимое воздействие на поведение муравьев (табл. 6.1). Муравьи значительно агрессивнее реагировали на имаго божьих коровок, чем на личинок сирфид: доля агрессивных реакций составила более 70% и около 5%, соответственно. Возраст рабочих как сам по себе, так и в сочетании с типом афидофага существенного влияния на соотношение «агрессивных» и «неагрессивных» реакций в поведении муравьев не оказывал (табл. 6.1, рис. 6.4).

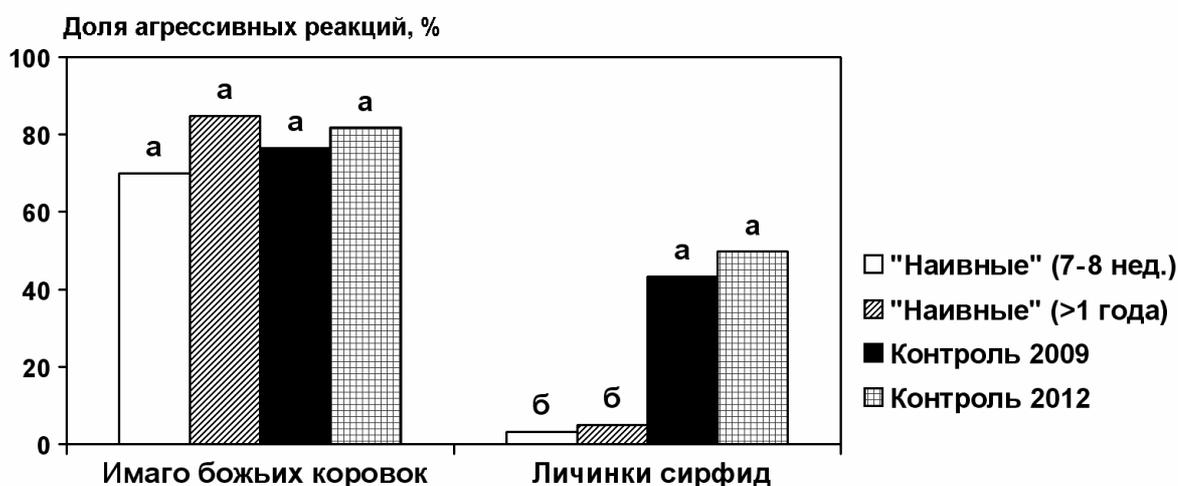


Рис. 6.4. Доля агрессивных реакций в поведении «наивных» муравьев разного возраста (7–8 недель и более одного года) и сборщиков пади *Formica pratensis* из природы (контроль) по отношению к различным афидофагам. Данные (отдельно для имаго и личинок), отмеченные буквами **a** и **б**, достоверно отличаются между собой (точный тест Фишера,  $p < 0.008$  (поправка Бонферрони)).

Поведение афидофагов в значительной степени зависело от того, к какой группе они относились, от агрессивности и опыта муравьев, а также комбинации

опыта муравьев и типа афидофага (табл. 6.1). Взрослые афидофаги чаще избегали контактов с муравьями, в то время как личинки часто демонстрировали тактику замирания и химическую защиту. Воздействие опыта, определяется главным образом значительно более агрессивным поведением сборщиков пади из природы по отношению к личинкам афидофагов (рис. 6.2). В ответ на более агрессивное поведение муравьев личинки значительно чаще применяли тактику избегания. Существенные отличия выявлены для личинок божьих коровок и златоглазок. При взаимодействии с «наивными» муравьями эти афидофаги значительно чаще демонстрировали замирание, в то время как в тестах с контрольной группой в поведении преобладала тактика избегания контактов с муравьями (рис. 6.5).

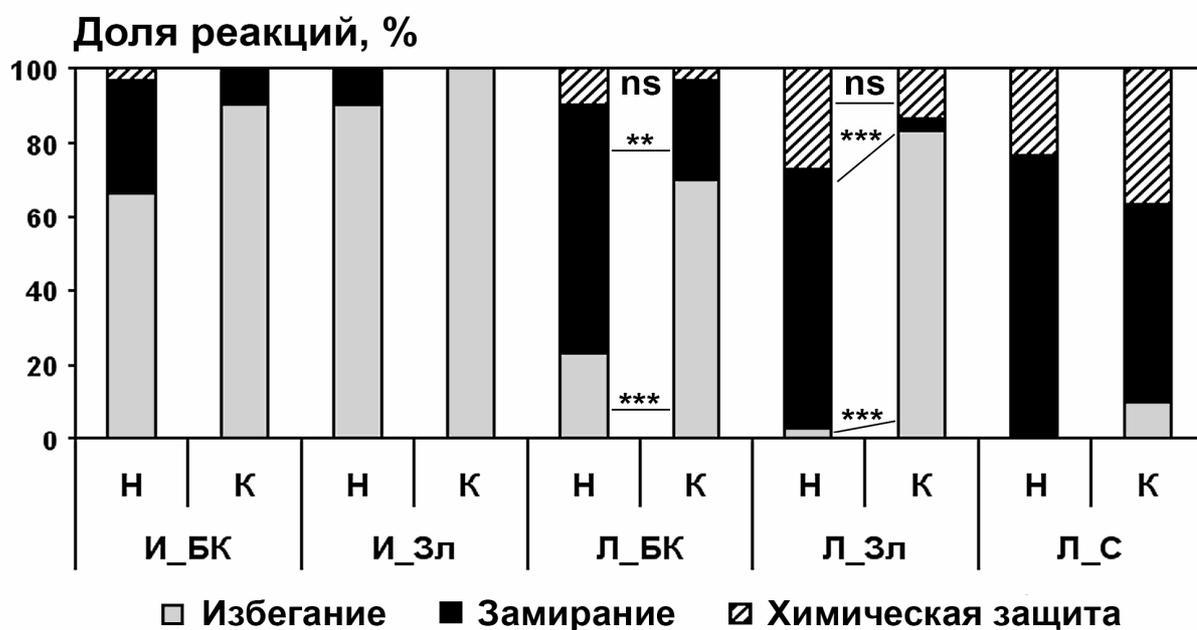


Рис. 6.5. Тактики поведения афидофагов при столкновении с «наивными» муравьями (Н) и сборщиками пади *Formica pratensis* из природы (К). Афидофаги: И\_БК – имаго божьих коровок, И\_Зл – имаго златоглазок, Л\_БК – личинки божьих коровок, Л\_Зл – личинки златоглазок, Л\_С – личинки сирфид. Данные достоверно отличаются (точный тест Фишера): \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ . ns – отличия незначимы ( $p > 0.05$ ).

Однако в ходе проведения экспериментов было замечено, что наиболее агрессивные реакции муравьев часто провоцируют афидофагов к использованию химзащиты, которая может вывести муравья из строя на некоторое время. В связи

с этим муравьи вынуждены балансировать между повышением агрессивности для изгнания афидофага из колонии и риском столкновения с его химзащитой. Возникает вопрос о существовании у муравьев определенной тактики поведения для защиты от афидофагов и роли опыта в ее формировании.

## 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 значимых отличий между данными «наивных» муравьев из разных семей по агрессивности («общая»:  $\chi^2=0.061$ ,  $p=0.804$ ; до 1-ой химзащиты:  $\chi^2=0.058$ ,  $p=0.810$  рис. 6.6), частоте атак ( $\chi^2=0.01$ ,  $p=0.919$ ) и степени агрессивности первой реакции на афидофагов ( $\chi^2=0.703$ ,  $p=0.402$ ) данные муравьев из обеих семей были объединены.

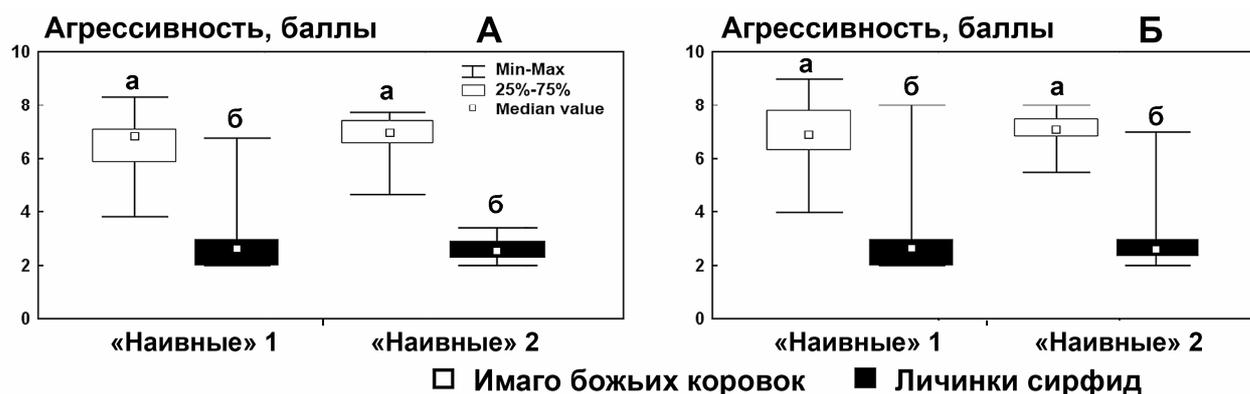


Рис. 6.6. Агрессивность муравьев *F. pratensis* из двух «наивных» семей при взаимодействии с имаго божьих коровок (*H. axyridis*) и личинками сирфид (*M. triangulifera*). Агрессивность: А – «общая» за время наблюдений, Б – до первого столкновения с химической защитой афидофагов. Данные муравьев из разных семей по отношению к одним и тем же афидофагам, обозначенные одинаковыми буквами, отличаются незначительно (критерий Манна-Уитни,  $p>0.05$ ). Данные муравьев из одной семьи по отношению к разным афидофагам, обозначенные разными буквами, достоверно отличаются (критерий Уилкоксона,  $p<0.0001$ ).

Афидофаги оказывали существенное влияние на поведение муравьев (табл. 6.2). Муравьи значительно агрессивнее реагировали на имаго божьих коровок,

чем на личинок сирфид. Как среди «наивных» муравьев, так и в контроле, выявлены достоверные отличия в агрессивности муравьев из одной и той же семьи по отношению к разным афидофагам (критерий Уилкоксона,  $p < 0.0001$ ; рис. 6.6), частоте нападений на афидофагов (критерий Уилкоксона,  $p < 0.0001$ ), а также первой реакции («агрессивная» / «неагрессивная») по отношению к врагам тлей (тест Фишера,  $p < 0.001$ ). Опыт как сам по себе, так и в комбинации с типом афидофага не оказывал существенного влияния на соотношение «агрессивных» и «неагрессивных» реакций во время первого контакта муравьев с врагами тлей (табл. 6.2). Большая часть «наивных» муравьев и сборщиков пади из природы (90% и 80%, соответственно) проявляла агрессивные реакции по отношению к имаго божьей коровки при первом же контакте, немедленно атакуя их без какого-либо предварительного обследования. Что касается личинок сирфид, при первом контакте с ними у муравьев преобладали неагрессивные реакции («наивные» – 87.5%, контроль – 85%). Уровень агрессивности первой реакции муравьев в значительной степени зависел от афидофага и его сочетания с опытом муравьев, но не зависел от опыта (табл. 6.2). Муравьи из контрольной группы исследовали личинок сирфид значительно чаще, в то время как «наивные» муравьи часто не обращали на них внимания.

Агрессивность муравьев значительно варьировала в зависимости от афидофага (табл. 6.2). Оба параметра агрессивности («общая» и до 1-го контакта с химической защитой афидофагов) снижалась в случае взаимодействия с личинками сирфид. Опыт не оказывал существенного влияния на оба параметра агрессивности (табл. 6.2), в то время как при комбинации этого фактора с типом афидофага значимый эффект проявляется (табл. 6.2, рис. 6.7). В тестах с божьими коровками «общая» агрессивность была значительно выше у «наивных» муравьев (рис. 6.7). В тестах с личинками сирфид агрессивность муравьев до первого контакта с химзащитой этих насекомых была существенно выше в контрольной группе (рис. 6.7).

Таблица 6.2

Влияние опыта муравьев, афидофагов и числа контактов с их химической защитой на поведение муравьев, а также влияние опыта и агрессивности муравьев на поведение афидофагов (применение химической защиты)

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	d.f.	$\chi^2$	p
1	2	3	4	5	6
Первая реакция на афидофага («агрессивная» / «неагрессивная»)	Биномиальное	Афидофаг	1	84.24	<0.001
		Опыт	1	0.05	0.84
		Афидофаг x Опыт	1	2.36	0.13
Первая реакция (уровень агрессивности) на афидофага	Ординальное полиномиальное	Афидофаг	1	98.46	<0.001
		Опыт	1	2.18	0.14
		Афидофаг x Опыт	1	4.33	0.04
Агрессивность муравьев (общая)	Гамма	Афидофаг	1	219.71	<0.001
		Опыт	1	0.17	0.68
		Афидофаг x Опыт	1	4.86	0.03
Агрессивность муравьев до 1-го контакта с химзащитой афидофага	Гамма	Афидофаг	1	141.81	<0.001
		Опыт	1	0.49	0.48
		Афидофаг x Опыт	1	8.59	<0.01
Частота атак	Гамма	Афидофаг	1	6870.13	<0.001
		Опыт	1	54.00	<0.001
		Афидофаг x Опыт	1	14.79	<0.001

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
Избегание контактов с афидофагом	Биномиальное	Афидофаг	1	0.05	0.82
		Опыт	1	16.19	<0.001
		Афидофаг x Опыт	1	0.56	0.45
Химическая защита взрослых божьих коровок	Биномиальное	Опыт	1	0.07	0.79
		Агрессивность	5	133.52	<0.001
		Опыт x Агрессивность	3	8.34	0.04
Химическая защита личинок сирфид	Биномиальное	Опыт	1	35.00	<0.001
		Агрессивность	2	121.92	<0.001
		Опыт x Агрессивность	1	0.69	0.41
Агрессивность муравьев по отношению к имаго божьих коровок	Гамма	Опыт	1	1.83	0.18
		Хим. защита	6	7.73	0.26
		Опыт x Химзащита	5	2.14	0.83
Агрессивность муравьев по отношению к личинкам сирфид	Гамма	Опыт	1	0.01	0.93
		Хим. защита	3	13.95	<0.01
		Опыт x Химзащита	2	2.16	0.34

Частота атак муравьев в значительной степени определяется опытом муравьев и типом афидофага (табл. 6.2). «Наивные» муравьи значительно чаще атаковали божьих коровок, чем сборщики пади из контрольной семьи (рис. 6.8).

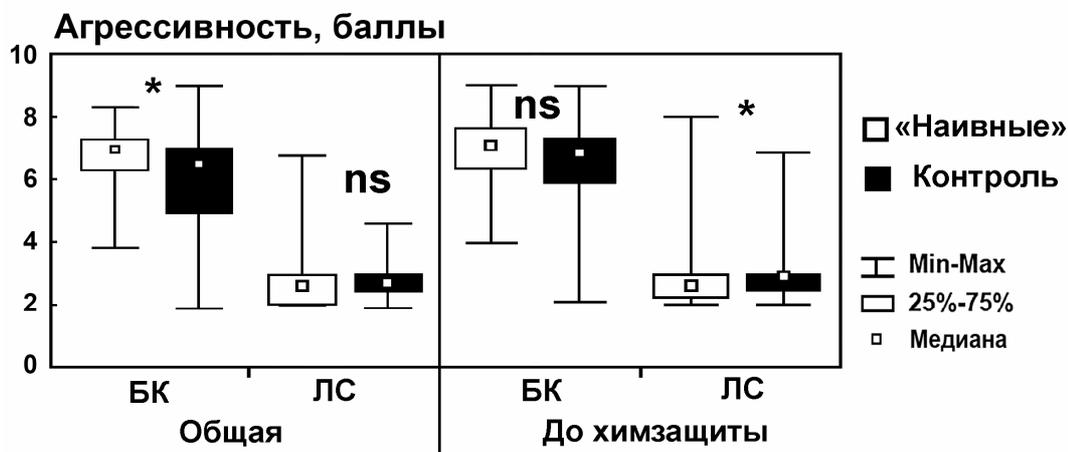


Рис. 6.7. Агрессивность сборщиков пади из природы (контроль) и «наивных» муравьев *F. pratensis* при взаимодействии с имаго божьих коровок (БК) и личинками сирфид (ЛС) общая за время наблюдений (общая) и до первого столкновения с активной химической защитой афидофагов (до химзащиты). \* – данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни,  $p < 0.05$ ), ns – достоверных отличий нет ( $p > 0.05$ ).

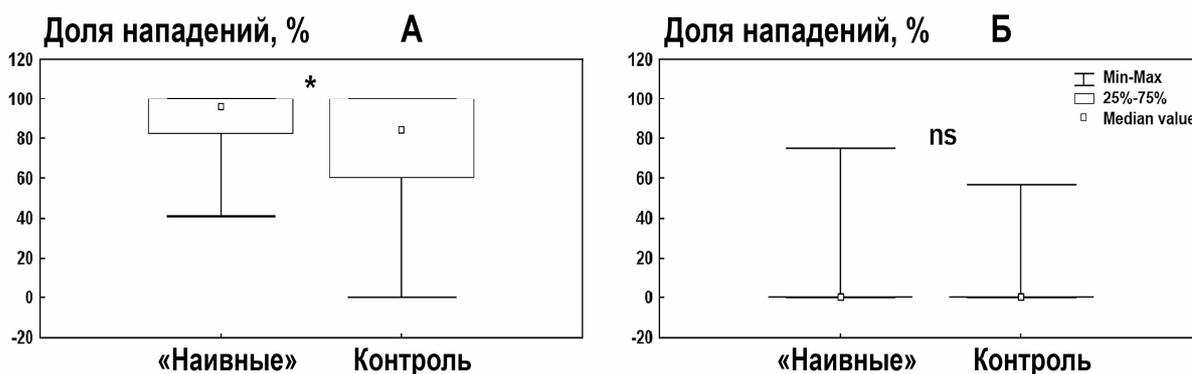


Рис. 6.8. Частота нападений муравьев из контрольной и «наивных» семей на имаго божьих коровок *Harmonia axyridis* (А) и личинок сирфид *Meligramma triangulifera* (Б). \* – данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни,  $p < 0.05$ ), ns – достоверных отличий нет ( $p > 0.05$ ).

Кроме того, при взаимодействии с божьими коровками «наивные» муравьи значительно чаще демонстрировали наиболее агрессивные реакции (серии коротких и продолжительных укусов и «мертвую хватку») по сравнению с контролем (рис. 6.9 А). Серии укусов доминировали в поведении «наивных» муравьев вместе с короткими укусами. Что касается сборщиков пади из контрольной семьи, они предпочитали использовать «короткие» укусы. 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,  $p<0.001$ ).

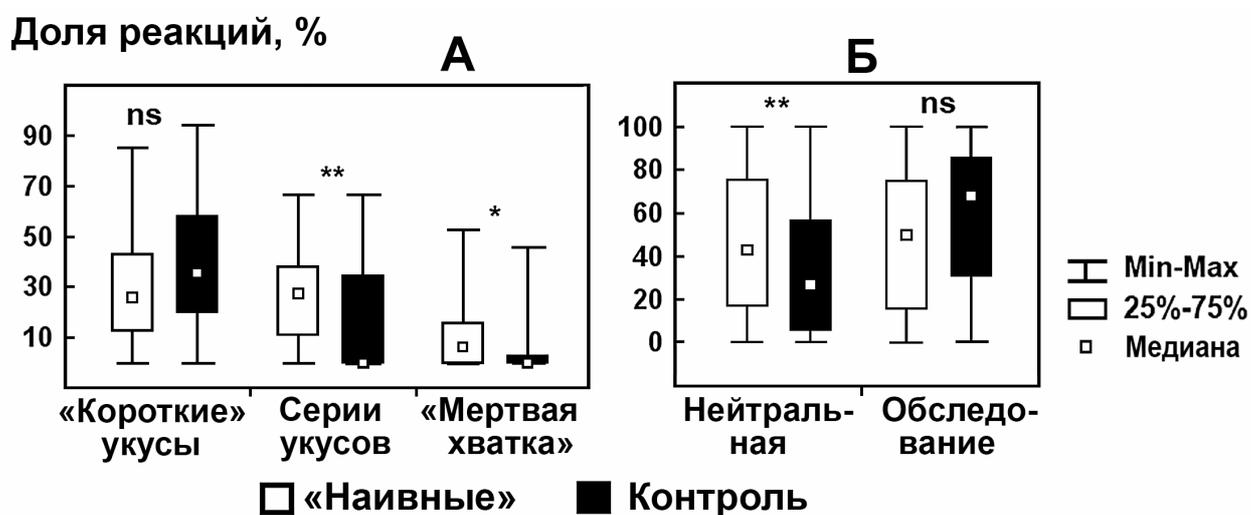


Рис. 6.9. Частота основных поведенческих реакций в репертуаре «наивных» муравьев *F. pratensis* и муравьев из контрольной семьи при взаимодействии с имаго божьей коровки *H. axyridis* (А) и личинками сирфиды *M. triangulifera* (Б). Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни): \* –  $p<0.05$ , \*\* –  $p<0.01$ . ns – достоверных отличий нет ( $p>0.05$ ).

На проявление химической защиты божьими коровками в значительной степени влияла агрессивность муравьев, как сама по себе, так и в сочетании с опытом муравьев (табл. 6.2). Следует отметить, что продолжительные атаки значительно чаще провоцировали божьих коровок на использование химической защиты, чем короткие укусы, как в контроле, так и в группе «наивных» муравьев ( $\chi^2$  с поправкой Йейтса,  $p=0.040$  и  $p=0.037$ , соответственно).

При контакте с личинками сирфид «наивные» муравьи значительно чаще проявляли нейтральную реакцию, в то время как муравьи из контрольной семьи, на уровне тенденции, чаще обследовали личинку ( $U=608$ ,  $p=0.064$ ) (рис. 6.9 Б). Использование химзащиты личинками сирфид в значительной степени зависело как от опыта, так и агрессивности муравьев (табл. 6.2). «Наивные» муравьи значительно чаще провоцировали этих афидофагов к использованию химзащиты.

Для того чтобы понять, влияет ли негативный опыт столкновений с химической защитой афидофагов на дальнейшее поведение муравьев, был проведен сравнительный анализ поведения муравьев до и после очередного столкновения с химической защитой афидофага.

**Влияние негативного опыта столкновений с химической защитой афидофагов на поведение муравьев.** Химическая защита как божьих коровок, так и личинок сирфид приводит к тому, что муравьи прекращают атаковать и начинают чиститься, при этом чистка может занять более 15 минут, что дает афидофагам возможность избежать дальнейшего нападения. В ходе исследований существенные изменения в поведении муравьев по мере накопления негативного опыта столкновений с химической защитой афидофагов были отмечены лишь в случае взаимодействия муравьев с личинками сирфид (табл. 6.2). Значительное снижение агрессивности муравьев было выявлено для сборщиков пади из природы (контроль) (рис. 6.10).

Столкновение с химической защитой божьих коровок не оказывало значимого влияния на поведение муравьев. Существенное снижение агрессивности наблюдалось только для муравьев *F. pratensis* из контрольной семьи после первого столкновения с активной химической защитой имаго божьих коровок (Уилкоксон,  $n=29$ ,  $Z=2.516$ ,  $p=0.012$ ) (табл. 6.3). Однако в ходе дальнейшего взаимодействия и повторного столкновения с активной химзащитой этих афидофагов муравьи демонстрировали прежний уровень агрессивности. «Наивные» муравьи не изменяли своего поведения даже

после первого контакта с химзащитой кокцинеллид (Уилкоксон,  $n=30$ ,  $Z=0.084$ ,  $p=0.933$ ).

Анализ встречаемости (частоты демонстрации) отдельных реакций в репертуаре поведения муравьев из разных групп («наивные» и контроль) показал, что доля муравьев, которые демонстрировали реакцию избегания афидофагов, была значительно выше у муравьев из контрольной семьи (табл. 6.2, рис. 6.11).

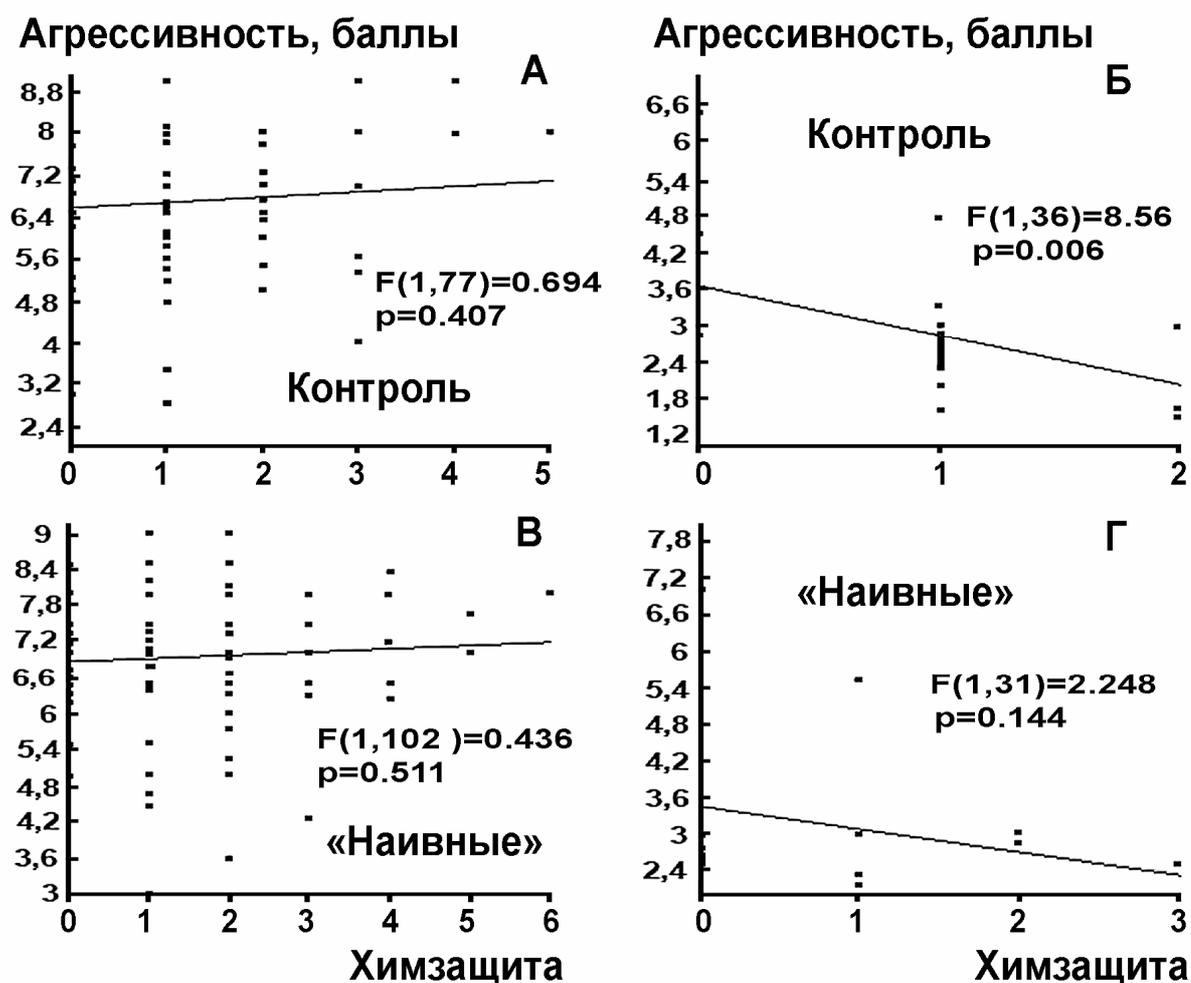


Рис. 6.10. Влияние опыта столкновений с химической защитой (число столкновений) имаго божьих коровок (А, В) и личинок сирфид (Б, Г) на агрессивность сборщиков пади из природы (контроль) и «наивных» муравьев.

Таблица 6.3

Сравнение агрессивности муравьев *Formica pratensis* при взаимодействии с афидофагами до и после столкновения с их активной химической защитой (критерий Уилкоксона). \* – отличия достоверны ( $p < 0.05$ ).

Опыт столкновений с активной защитой афидофага	N	Me [25; 75]	T	Z	p
<b>Муравьи из контрольной семьи</b>					
<b>Взаимодействие с божьими коровками <i>Harmonia axyridis</i></b>					
До 1-го столкновения и после 1-го столкновения	29	7.0 [6.8; 7.6] и 6.5 [5.8; 7.0]	92.5	2.52	<b>*0.01</b>
До 1-го и после 2-го	14	7.0 [7.0; 7.8] и 6.9 [6.0; 7.3]	17	1.42	0.16
До 1-го и после 3-го	7	7.0 [7.0; 7.8] и 7.0 [5.6; 8.0]	2	0.54	0.59
<b>Взаимодействие с личинками сирфид <i>Meligramma triangulifera</i></b>					
До 1-го и после 1-го	17	3.0 [3.0; 3.0] и 2.7 [2.4; 2.8]	22	2.16	<b>*0.03</b>
До 1-го и после 2-го	4	3.0 [2.7; 4.8] и 1.6 [1.6; 2.3]	0	1.60	0.11
<b>«Наивные» муравьи</b>					
<b>Взаимодействие с божьими коровками <i>Harmonia axyridis</i></b>					
До 1-го столкновения и после 1-го столкновения	30	7.0 [6.5; 7.5] и 7.0 [6.4; 7.5]	185.5	0.08	0.93
До 1-го и после 2-го	22	7.0 [6.3; 7.8] и 7.2 [6.3; 8.0]	113	0.09	0.93
До 1-го и после 3-го	13	7.0 [6.3; 7.8] и 7.0 [6.5; 7.5]	28	0.86	0.39
До 1-го и после 4-го	6	7.5 [7.0; 8.0] и 7.6 [6.5; 8.0]	6	0.41	0.69
<b>Взаимодействие с личинками сирфид <i>Meligramma triangulifera</i></b>					
До 1-го и после 1-го	10	2.8 [2.5; 3.0] и 3.0 [3.0; 3.0]	16	0.77	0.44
До 1-го и после 2-го	6	2.7 [2.6; 3.0] и 3.0 [3.0; 3.0]	5	0.67	0.50



Рис. 6.11. Встречаемость реакции избегания в репертуаре *Formica pratensis* из разных групп («наивные» и контроль) при взаимодействии с имаго божьих коровок *H. axyridis* и личинками сирфид *M. triangulifera*. Данные достоверно отличаются (точный тест Фишера): \* –  $p < 0.05$ , \*\*\* –  $p < 0.01$ .

«Наивные» муравьи не учились на опыте избегать столкновений с химической защитой афидофагов. Агрессивность муравьев не изменялась даже после первого столкновения с химзащитой кокцинеллид (Уилкоксон,  $n=30$ ,  $Z=0.084$ ,  $p=0.933$ ). Более того, «наивным» муравьям требовалось значительно меньше времени, чтобы придти в себя и начать новую атаку после контакта с токсичной гемолимфой насекомых. Период времени от момента получения негативного опыта до возобновления контактов с божьими коровками у «наивных» оказался значительно меньше, чем в контроле (рис. 6.12). В случае личинок сирфид различия между «наивными» муравьями и сборщиками пади из контрольной семьи оказались недостоверны.

### 6.3 Полученные данные в свете современного состояния исследований в данной области науки

В результате постоянного взаимодействия муравьев, тлей и афидофагов у насекомых выработались определенные поведенческие механизмы, направленные на получение максимальной выгоды.

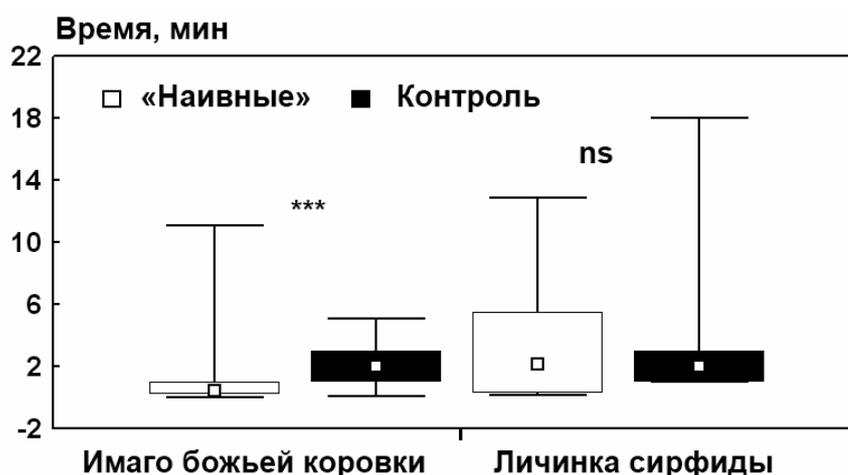


Рис. 6.12. Время от момента получения негативного опыта до возобновления контактов с афидофагом. \*\*\* – данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни,  $p < 0.001$ ). ns – достоверных отличий нет ( $p > 0.05$ ).

Мирмекофильные тли демонстрируют целый спектр поведенческих адаптаций для привлечения муравьев (Мордвилко, 1901; Way, 1963; Douglas, Sudd, 1980; Новгородова, 2002a), которые в свою очередь, совершенствуют навыки сбора пади и защиты своих симбионтов от различных конкурентов, в том числе и афидофагов (Мордвилко, 1901; Nixon, 1951; Way, 1963; Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2008). Что касается последних, они активно наращивают арсенал всевозможных тактик поведения, направленных на избегание столкновений с муравьями или снижение их агрессивности (Rotheray, 1986; Szentkirályi, 2001; Majerus et al., 2007; Новгородова, Гаврилюк, 2013; подробнее см. главу 4). При таких тесных взаимоотношениях насекомым необходимо различать сигналы друг друга. Эффективность защиты от естественных врагов, которую муравьи обеспечивают своим симбионтам, в значительной степени зависит от способности рабочих, занимающихся сбором пади, узнавать своих конкурентов и немедленно их атаковать.

Известно, что формирование агрессивных поведенческих реакций происходит у муравьев в ходе онтогенеза постепенно, причем речь идет не столько о совершенствовании, сколько о «дозревании» реакций (Яковлев,

2010). Начало активной фуражировочной деятельности муравьев рода *Formica*, как было показано ранее в ходе лабораторных экспериментов, соответствует возрасту около 3–5 недель (Резникова, Новгородова, 1998а). Отдельные особи могут начать посещать колонии тлей даже раньше, в возрасте от 1 недели, однако формирование («созревание») агрессивного поведения у муравьев требует значительно больше времени, от 5 до 8 недель (Яковлев, 2010). В возрасте 7–11 недель муравьи уже демонстрируют полный спектр агрессивных реакций, характерный для представителей облигатных доминантов рода *Formica*, а также уровень агрессивности, сходный с таковым у охранников (Яковлев, 2010). Для того чтобы максимально снизить вероятность влияния возраста на поведение муравьев в данной работе в экспериментах были использованы только «зрелые» особи (от 7 недель и старше). Кроме того, проведен сравнительный анализ поведения «наивных» муравьев возраста 7–8 недель и старше одного года. «Наивных» муравьев разного возраста тестировали в разные годы, при этом тестирование в первом случае (в 2009 г.) проводили в контейнерах, а во втором (2012 г.) – в чашках Петри, поэтому предварительно для сборщиков пади из контрольных групп был проведен анализ возможного влияния на поведение муравьев года проведения эксперимента (включая все отличия методики проведения эксперимента). Достоверных отличий обнаружено не было, что позволило адекватно оценить влияние возраста «наивных» муравьев на их поведение по отношению к афидофагам. Возраст «наивных» муравьев в данном случае не оказывал существенного влияния на поведение «наивных» муравьев в ходе первого столкновения с афидофагом.

Согласно данным лабораторных экспериментов, в случае взаимодействия с имаго афидофагов (божьих коровок и златоглазок) проявление ключевых поведенческих реакций, лежащих в основе защиты симбионтов от естественных врагов, не зависит от наличия у муравьев индивидуального и социального опыта. Более 70% «наивных» муравьев воспринимали этих насекомых как врагов. Так же как и сборщики пади из

природы они немедленно (без какого либо предварительного обследования) атаковали афидофагов при первом же столкновении. В случае взаимодействия со златоглазками агрессивность «наивных» особей была даже выше, чем в контроле. Это позволяет предполагать, что муравьи обладают врожденной способностью узнавать конкурентов по определенному набору ключевых стимулов, вызывающих агрессивную реакцию. Благодаря этому даже неопытные рабочие немедленно реагируют на появление взрослых афидофагов в колониях тлей и успевают прогнать их, предотвратив тем самым возможные потери тлей. Более того, как показывают наши исследования, у «наивных» муравьев распознавание имаго афидофагов происходит даже быстрее, чем распознавание самих тлей. Так, «наивные» рабочие *Formica polyclteta* при первом контакте с тлями не обращают на них особого внимания до того момента, пока не попробуют падь, выделенную этими тлями (Резникова, Новгородова, 1998б). Именно в этот момент происходит запуск постепенного формирования специфического стереотипа поведения сборщиков пади (поглаживание тлей антеннами, сложенными определенным образом, и сбор капель пади непосредственно при их выделении тлями). Процесс достройки полного стереотипа занимает от 60 до 90 минут (Резникова, Новгородова, 1998б). В случае взаимодействия с имаго афидофагов дополнительные стимулы для проявления полного спектра агрессивных реакций «наивным» муравьям не требуются.

Впервые гипотеза о существовании врожденного шаблона для восприятия и распознавания «образа врага» у муравьев была предложена Ж.И. Резниковой и протестирована путем инициирования столкновений между муравьями *F. aquilonia* и хищными жужелицами (Дорошева и др., 2011). Авторами было показано, что при распознавании этих жуков опытные фуражиры используют ряд визуальных стимулов (движение, темная окраска, симметрия тела и наличие «выростов» (конечностей и антенн)), при этом неопытные («наивные») рабочие наиболее агрессивно реагируют на целостный «образ врага» (Дорошева и др., 2011). Результаты наших

исследований позволяют предположить, что выявленные авторами стимулы универсальны, а врожденный шаблон соответствует генерализованному «образу врага» и позволяет муравьям распознавать различных потенциальных конкурентов, включая взрослых афидофагов. Большинство «наивных» муравьев *F. pratensis* сразу атакуют имаго божьих коровок и златоглазок. Нейтральная реакция по отношению к божьим коровкам наблюдается у муравьев только в тех случаях, когда жуки замирают, прижавшись к субстрату и втянув конечности. Такая тактика поведения, наряду с избеганием контактов, является одной из наиболее обычных и часто используемых божьими коровками, для того чтобы избежать агрессии муравьев (Majerus et al., 2007; Новгородова, Гаврилюк, 2013). Одними из самых важных визуальных стимулов, используемых муравьями для распознавания объектов и отвечающих за проявление агрессивных реакций, по всей видимости, являются двигательная активность и наличие выростов. В ряде случаев это может приводить к так называемым «ошибкам», когда сборщики пади облигатных доминантов *Formica* активно атакуют и прогоняют не только божьих коровок, но и различных жуков-фитофагов (например, Curculionidae), которые оказываются в непосредственной близости от колонии тлей. Такие ситуации в природе на растениях с тлями можно наблюдать довольно часто.

Что касается распознавания личинок афидофагов, ситуация не так проста и однозначна. В ходе первого эксперимента с этой задачей «наивные» муравьи справлялись значительно хуже, в целом по трем группам менее 15% неопытных муравьев демонстрировали агрессивные реакции по отношению к личинкам. Наименьшее число агрессивных реакций (около 3%) было отмечено при взаимодействии «наивных» муравьев с личинками *S. ribesii*. В ходе второго эксперимента при взаимодействии муравьев с личинками сирфид другого вида (*M. triangulifera*) как «наивные» муравьи, так и сборщики пади из природы достаточно редко атаковали личинок:

агрессивные реакции при первом контакте проявили 15% и 12% особей, соответственно.

Высокий уровень толерантности муравьев по отношению к личинкам сирфид, по-видимому, объясняется сразу несколькими причинами, в первую очередь – особенностями их морфологического строения и поведения. В отличие от личинок златоглазок и кокцинееллид у червеобразных личинок сирфид отсутствуют конечности и сложные глаза, чем и обусловлены особенности их поведения, в частности медлительность и осторожность. Так, при столкновении с муравьем личинка сирфиды обычно замирает, прижавшись к субстрату, и остается неподвижной до тех пор, пока он не потеряет к ней интерес (Новгородова, Гаврилюк, 2013). Замирание – одна из тактик поведения, наиболее часто используемых различными насекомыми и эффективных для избегания опасности (Hübner, 2000; Majerus et al., 2007; Gromysz-Kałkowska, Unkiewicz-Winiarczyk, 2011). Отсутствие активности (движения) обычно «выключает» интерес муравья к объекту. В ходе исследований поведения муравьев и афидофагов при взаимодействии мы неоднократно наблюдали резкое снижение интереса муравьев к объекту после прекращения его движения (Новгородова, Гаврилюк, 2013). Этот механизм хорошо работает даже при взаимодействии муравьев со взрослыми божьими коровками. В случае, когда жук успевает замереть, втянув конечности под надкрылья и прижавшись к субстрату, муравей, как правило, на него вообще не нападает. В ходе второго эксперимента (наблюдение 10–20 мин.) большинство «наивных» муравьев игнорировали личинок в течение всего теста или после беглого (несколько секунд) обследования неподвижной личинки.

Другим возможным объяснением толерантности муравьев по отношению к личинкам сирфид является хемомимикрия или хемокамуфляж с использованием кутикулярных углеводов, т.е. способность к биосинтезу ключевых компонентов, характерных для хозяев, или получения их от хозяев пассивным или активным путем (Hölldobler, Wilson, 1990; Akino, 1998, 2008).

Как оказалось, личинки сирфид также могут использовать хемомимикрию для предотвращения атак муравьев: кутикулярные углеводороды личинок *Syrphus ribesii* достаточно сходны с таковыми у тлей (Lohman et al., 2006). Ранее в ходе депривационного эксперимента было показано, что «наивные» сборщики пади *F. polyctena*, впервые столкнувшиеся с тлями, ощупывают их прямыми антеннами, как и любой другой незнакомый объект (Резникова, Новгородова, 1998б). Можно предположить, что муравьи обладают врожденной способностью различать «врагов» и «друзей», используя не только визуальные, но и химические стимулы. Для формирования жизненно важных для муравьев трофобиотических связей с тлями рабочим особям необходимо, если не узнавать потенциальных симбионтов, то, по крайней мере, не воспринимать их как врагов. Возможно, у муравьев есть некий врожденный «запрет» на проявление агрессии при столкновении с определенными ольфакторными стимулами. В этом случае толерантное отношение к личинкам сирфид, обладающим сходными с тлями кутикулярными углеводородами, может являться результатом срабатывания механизма защиты потенциальных симбионтов от возможной агрессии муравьев. Однако эта гипотеза требует более детального исследования.

В целом, муравьи довольно часто используют химические сигналы для распознавания различных объектов: по составу кутикулярных углеводородов они легко распознают «чужих» среди своих сородичей (Lahav et al., 1999; d'Ettoire, Lenoir, 2010), а муравьи-рабовладельцы – своих потенциальных рабов (Delattre et al., 2013). Хорошо известно, что многие виды беспозвоночных животных способны реагировать на универсальные химические сигналы («запах хищника»), связанные с питанием животной пищей (Grostal, Dicke, 1999). Экспериментальным путем было показано, что при распознавании своих топических конкурентов – жуужелиц – рабочие *F. aquilonia*, взятые из природы, также в значительной степени используют запах (Дорошева и др., 2011). Однако вопрос о том, врожденная эта

способность или нет, до сих пор остается открытым и требует специальных исследований.

Различия в поведении «наивных» муравьев и сборщиков пади из природы отражаются и на поведении афидофагов. Выбор тактики поведения этих насекомых при столкновении с муравьями в значительной степени зависит от агрессивности муравьев. Личинки значительно чаще применяют тактику избегания в ответ на более агрессивное поведение. Так, личинки божьих коровок и златоглазок предпочитают избегать контактов со сборщиками пади из природы, в то время как при взаимодействии с менее агрессивными «наивными» муравьями они значительно чаще демонстрируют тактику замиранья. Влияние опыта муравьев на поведение афидофагов определяется главным образом более агрессивным поведением сборщиков пади из природы по отношению к личинкам афидофагов.

Результаты экспериментов отражают различный потенциальный уровень агрессивности муравьев *F. pratensis* по отношению к имаго божьих коровок и личинок сирфид, независимо от социального и индивидуального опыта рабочих. Многие авторы отмечали, что муравьи активно атакуют взрослых афидофагов и при этом часто игнорируют их личинок (Wellenstein, 1952; Тарбинский и др., 1967; Длусский, 1967; Мариковский, 1979). Однако специально этот вопрос не изучался. В ходе данного исследования показано, что поведение разных представителей многовидового сообщества муравьев по отношению к афидофагам может существенно отличаться. Лишь для отдельных видов отмечены существенные различия в агрессивности по отношению к имаго и личинкам (см. главу 4). Поведение «наивных» муравьев (потенциальных сборщиков пади), которые не имели опыта столкновений с афидофагами, тлями и даже опытными взрослыми рабочими муравьями, было исследовано впервые.

Выявлен ряд отличий в поведении сборщиков пади из природы (контроль) и «наивных» муравьев. В ходе взаимодействий с имаго божьих коровок агрессивность и частота атак оказалась значительно выше у

«наивных» муравьев. Кроме того, они значительно чаще демонстрировали продолжительные атаки (серии укусов и «мертвую хватку»). Муравьи из контрольной группы предпочитали использовать короткие укусы в ходе взаимодействия с жуками. В действительности, для защиты тлей от афидофагов использование «мертвой хватки» необязательно (даже излишне), т.к. божьи коровки обычно спасаются бегством даже после менее агрессивного и в то же время менее энергозатратного отпора, включающего «наскоки» или короткие укусы. Кроме того, «мертвая хватка» и серии укусов значительно чаще провоцируют афидофага использовать химическую защиту, способную обезвредить муравья на некоторое время: выделение токсичной гемолимфы из сочленений ног божьих коровок (Majerus et al., 2007) и использование клейкой слюны личинками сирфид (Eisner, 1972; Rotheray, 1986). Эти химические вещества не смертельны для муравьев, но дают афидофагам возможность выиграть время и избежать других нападений, т.к. муравьи, столкнувшиеся с химзащитой афидофагов, вынуждены прекратить атаку и приступить к чистке. Химическая защита афидофагов оказалась достаточно эффективна при взаимодействии как с «наивными» муравьями, так и с контрольной группой, обезвреживая нападающего на несколько минут (до 18 мин.). Доля муравьев, избегающих имаго божьих коровок и личинок сирфид после столкновения с их химической защитой, в контрольной группе была значительно выше (в 4.5 и 11 раз, соответственно). Негативный опыт, полученный в ходе контактов с клейкой слюной личинок сирфид, оказывал существенное влияние на поведение сборщиков пади из природы, значительно снижая их агрессивность. В случае взаимодействия с божьими коровками снижение агрессивности муравьев после первого столкновения с химзащитой носило временный характер.

Таким образом, в случае индивидуального контакта с имаго божьих коровок и златоглазок собственный и социальный опыт особи оказался не важен для проявления ключевых поведенческих реакций, лежащих в основе

защиты симбионтов от естественных врагов. В тоже время «наивные» муравьи не узнают афидофагов на стадии личинки и, как правило, не проявляют агрессии. Поведение муравьев из природы, по-видимому, направлено на снижение энергетических затрат. При столкновении с афидофагами они используют стратегию, сочетающую тактики коротких укусов и избегания столкновений с химзащитой афидофагов. Такое поведение более выгодно для муравьев, поскольку оно достаточно эффективно для того, чтобы прогнать афидофагов и снизить вероятность столкновения с их химической защитой. Что касается «наивных» муравьев, негативный опыт, полученный в ходе столкновений с химзащитой афидофагов, не влияет на их поведение. Уровень агрессивности «наивных» муравьев не изменялся. Однако, возможно, муравьям требуется больше времени и/или контактов для накопления их собственного опыта и формирования оптимальной стратегии поведения, которая достаточно эффективна и при этом способствует снижению энергозатрат.

В целом, есть основания полагать, что наличие социального и/или накопление индивидуального опыта играет важную роль в узнавании конкурентов на личиночной стадии, а также в формировании оптимальной стратегии поведения муравья в отношении афидофагов, которая позволяет сборщикам пади прогнать афидофага при минимальном риске столкновения с его химической защитой.

## ГЛАВА 7

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

В ходе исследований впервые показано, что при добывании жидкой углеводной пищи муравьи используют различные стратегии поведения, которые отличаются по степени эффективности взаимодействия партнеров-симбионтов и обусловлены потребностями семьи в углеводной пище, а также видовой спецификой. Ключевым моментом является способность муравьев защищать свои пищевые ресурсы, в частности, колонии тлей, от всевозможных конкурентов, включая афидофагов. Это позволяет им контролировать и поддерживать стабильность ресурсной базы и таким образом получать достаточное количество пищи для выживания и увеличения численности семьи. Эффективность защиты в свою очередь тесно связана с поведением сборщиков пади при трофобиозе, а именно их потенциальной агрессивностью (в частности, по отношению к афидофагам) и уровнем «профессиональной» специализации.

#### 7.1 Специализация в группах сборщиков пади

Пять выявленных типов организации сбора пади муравьями (работа неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» (I) и «охраняемых» (II) колониях тлей, а также низкая (III), средняя (IV) и высокая (V) «профессиональная» специализация) отражают диапазон изменчивости поведения (от одиночной до групповой фуражировки) и степени специализации сборщиков пади.

Исследования показали, что специализация в группах рабочих, посещающих колонии тлей, носит факультативный характер, поведение сборщиков пади может включать целый набор вариантов разной сложности, которые используются муравьями в соответствии с потребностями семьи и видовой спецификой.

Потребности семьи в углеводной пище, как известно, в первую очередь зависят от размера семьи: чем выше численность семьи, тем больше углеводной пищи необходимо собрать муравьям для выживания и нормального существования. Основные пути решения этой проблемы – это либо расширение сферы влияния (кормового участка семьи), либо повышение эффективности использования уже имеющихся ресурсов путем усложнения территориального и фуражировочного поведения, в частности, за счет появления охраны территории или отдельных пищевых ресурсов (например, колоний тлей), а также использования функциональной дифференциации среди фуражиров, участвующих в сборе пади.

**Размер семьи муравьев.** Существование тесной связи между поведением социальных насекомых (например, выбор стратегии фуражировки и проявление разделения труда) и размером их семей известно относительно давно (Beckers et al., 1989; Anderson, McShea, 2001; Jeanson et al., 2007). Наиболее высокий уровень разделения труда характерен для больших колоний различных социальных насекомых, включая ос (Karsai, Wenzel, 1998; Jeanne, Taylor, 2009) и муравьев (Thomas, Elgar, 2003; Mailleux et al., 2003). Однако все исследования муравьев, связанные с изучением данного вопроса, касались исключительно сбора белковой пищи. Влияние размера семьи на поведение сборщиков пади ранее не изучалось.

В данной работе впервые показано, что степень специализации в группах сборщиков пади муравьев различных видов зависит от размера семьи. Работа одиночных неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» (I тип) колониях тлей характерна главным образом для муравьев, живущих небольшими семьями – обычно менее одной тысячи особей (*Myrmica*, *Serviformica*), в то время как высокая «профессиональная» специализация свойственна только доминирующим в сообществе муравьям *Formica* s. str., для которых типичны крупные семьи численностью порядка  $10^4$ – $10^6$  рабочих особей.

Кроме того, на внутривидовом уровне, на примере муравьев рода *Formica* подрода *Serviformica* (*F. cunicularia* и *F. candida*), показано, что увеличение численности семей приводит к существенной реорганизации работы сборщиков пади этих видов и проявлению в отдельных колониях тлей более сложных типов организации сбора пади (II–IV). С увеличением численности семьи муравьев *F.* (*Serviformica*) в условиях возросшей динамической плотности рабочих на участке появляется более или менее стабильная защита трофобионтов. В колониях тлей значительно возрастает количество неспециализированных фуражиров – II тип организации сбора пади (Новгородова, 2003а), что, в свою очередь, приводит к увеличению уровня агрессивности сборщиков пади (по крайней мере отдельных особей) (Новгородова, 2003а) и способствует разделению функций между фуражирами (III и IV типы). Муравьи не оставляют колонии тлей без присмотра благодаря постоянному присутствию муравьев на растении с тлями. Однако следует отметить, что муравьи охраняют лишь те колонии тлей, которые располагаются близко к гнезду (Новгородова, 2003а).

Эти результаты согласуются с данными о том, что увеличение динамической плотности муравьев приводит к изменениям в поведении муравьев, в частности, к повышению их агрессивности и появлению охраны всей территории или ее отдельных участков. Подобное явление не раз наблюдалось в полевых экспериментах, например, для муравьев *Cataglyphis setipes* For. (Захаров, 1975), *L. niger* (Sakata, Katayama, 2001), *Formica cunicularia* (= *F. cunicularia glauca*) и *F. candida* (= *F. picea* Nyl.) (Резникова, Шиллерова, 1978; Резникова, 1983; Новгородова, 2003а). Так, при увеличении численности семьи муравьев *F. cunicularia* до одной тысячи особей и более муравьи начинают строить купольные гнезда и защищать свою кормовую территорию, по крайней мере частично (ближайшую к гнезду область) (Резникова, 1983; Резникова, Богатырева, 1984). Следует отметить, что кормовая территория семьи при этом не увеличивается (Резникова, 1983), т.е. муравьи решают проблему возросших потребностей в

углеводной пище не путем расширения сферы своего влияния, а за счет повышения эффективности фуражировки, в том числе уровня специализации сборщиков пади (Новгородова, 2003а).

Таким образом, достижение семей численности 1–1.5 тысячи особей запускает процесс количественных и качественных изменений в поведении муравьев, что, по всей видимости, связано с обострением конкурентных отношений среди муравьев. Однако следует отметить, что облигатные доминанты *Formica* s. str. обычно строго контролируют размер семей муравьев-субдоминантов (Резникова, 1983, 1999), в случае повышения динамической плотности рабочих подчиненных видов на кормовой территории доминант атакует этих муравьев, сокращая их численность. Это явление получило название – «межвидовой социальный контроль» (Резникова, 1999, 2003).

**Видовая специфичность.** Несмотря на значительное влияние численности семьи на поведение муравьев, видоспецифические особенности также играют немаловажную роль в выборе типа организации сбора пади. Это в первую очередь касается муравьев рода *Lasius*, для которых «профессиональная» специализация среди сборщиков пади не обнаружена, несмотря на достаточно высокую численность семей отдельных видов (*L. niger* –  $10^3$  рабочих особей, и *L. fuliginosus* –  $10^5$ ). Эти муравьи демонстрируют работу неспециализированных фуражиров в «неохраняемых» и «охраняемых» колониях тлей (I и II типы), причем II-й тип отмечен только в тех колониях тлей, которые располагались достаточно близко к гнезду или к основным фуражировочным дорогам (в случае *L. fuliginosus*). В данном случае эффективность работы сборщиков пади повышается за счет большого числа неспециализированных фуражиров, постоянно сменяющих друг друга в колониях тлей. В случае *L. fuliginosus* это становится возможным благодаря системе фуражировочных дорог (Dobrzańska, 1966; Beckers et al., 1989). Кроме того, экспериментальным путем установлено, что сборщики пади обоих видов демонстрируют достаточно высокую степень агрессии по

отношению к афидофагам, их агрессивные реакции составили более 40% (см. главу 4; Novgorodova, Gavriyuk, 2012).

**Доступность ресурсов углеводной пищи.** Поведение муравьев, как известно, определяется не только размером семьи. Оно может зависеть от доступности и обилия углеводной пищи (Sakata, 1995). Так, появление альтернативных источников углеводной пищи приводит к росту хищничества среди муравьев *L. niger* по отношению к тлям, за которыми они ухаживают (Offenberg, 2001). В то же время, как было показано, дефицит углеводной пищи сопровождается реорганизацией работы сборщиков пади. Сокращение доступных колоний тлей в результате скашивания травы на участках приводит к увеличению числа неспециализированных фуражиров в редких выживших колониях и, как следствие, – к появлению охраны этих колоний благодаря постоянной смене фуражиров (II тип организации сбора пади), появлению «дежурных» муравьев (III тип) или «пастухов» и «сторожей» (IV). Это подтверждается результатами экспериментальных исследований в лабораторных условиях (Новгородова, 2003а). Сокращение числа колоний тлей, доступных для посещения муравьев *F. cunicularia* (от 10 до 1), приводит к углублению специализации среди сборщиков пади (Новгородова, 2003). Вместо работы «неспециализированных» фуражиров, которая обычно характерна для муравьев *F. cunicularia* из небольших семей ( $10^2$  особей), сборщики пади из семьи данного вида численностью около 600 рабочих демонстрировали частичное разделение ролей (III) и первичную «профессиональную» специализацию (IV) на 1–2 оставшихся колониях.

**Сезонные изменения в поведении сборщиков пади.** Другим важным фактором, влияющим на фуражировочное поведение муравьев, является сезонность (Cook et al., 2011). Сборщики пади не исключение. Установлено, что организация работы трофобионтов на надземных колониях тлей может меняться в течение сезона. Упрощение организации сбора пади в осенний период наблюдается даже у высокосоциальных рыжих лесных муравьев, живущих крупными ( $10^5$ – $10^6$ ) семьями (Новгородова, 2008). В конце августа

и в сентябре количество сборщиков пади в колониях тлей резко сокращается у всех исследованных видов муравьев. Исчезает функциональная дифференциация в группах активных («сторожа» и «разведчики») и пассивных («пастухи» и «транспортировщики») фуражиров. Активные муравьи на растениях практически не появляются. Из пассивных особей продолжают работать только «пастухи», которые в этих условиях вынуждены выполнять все функции (сбор и транспортировку пади, а также защиту трофобионтов), что существенно снижает эффективность защиты тлей от врагов (Novgorodova, 2007; Новгородова, 2008). Поскольку известно, что муравьи избирательно относятся к выбору партнеров-трофобионтов, ориентируясь главным образом на состав сахаров и количество выделенной пади (Bristow, Yanity, 1999; Völkl et al., 1999; Blüthgen, Fiedler, 2004; Woodring et al., 2004), это явление может быть объяснено как результат изменений в количестве и качестве пади. Известно, что продуцирование пади тлями зависит от различных факторов, включая возраст трофобионтов (Auclair, 1963; Fischer et al., 2005), состояние растения, взаимодействие тлей с муравьями (Banks, 1958; Banks, Nixon, 1958; Del-Claro, Oliveira, 1993; Fischer et al., 2001; Fischer et al., 2005). Тем не менее, несмотря на большое количество работ, посвященных данной проблеме (Lundgren, 2009), по-прежнему неизвестно, что происходит с падью тлей конкретного вида в ответ на сезонные изменения.

Другим возможным объяснением может служить снижение активности муравьев к осени. Известно, что интенсивность движения рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) на кормовых деревьях, заселенных тлями, осенью (сентябрь) значительно ниже, чем при тех же значениях температуры летом (Domisch et al., 2009). В связи с тем, что активность тлей (как и других Hemiptera) также снижается с падением температуры (Richardson et al., 2002), можно предположить, что более простая организация сбора пади осенью объясняется снижением как активности муравьев, так и продуктивности тлей. Однако эта гипотеза требует дополнительных исследований.

### **Образ жизни трофобионтов (возможность прямого контакта).**

Характер источника пищи также может оказывать существенное влияние на поведение муравьев. Известно, что фуражиры высокосоциального вида *Formica truncorum* Fabr. из одной семьи могут одновременно демонстрировать различные стратегии фуражировки при использовании разных ресурсов: стабильных (долговременных) и временных (эфемерных) источников пищи (Sundström, 1993).

Трофобионты являются достаточно стабильным источником углеводной пищи для муравьев и отличаются друг от друга в основном образом жизни, количеством и качеством пади. Поведение муравьев из одной и той же семьи в колониях открытоживущих (неформирующих галлы) тлей разных видов оказалось достаточно сходным (Новгородова 2007, 2008), муравьи демонстрировали одинаковые типы организации сбора пади. Сравнительный анализ поведения высокосоциальных *F. polyctena* из одной и той же семьи при взаимодействии с открыто- и скрытоживущими трофобионтами (тлями *A. grossulariae*, живущими в открытых колониях, и личинками пилильщика *B. filiceti*, скрытыми от контактов с муравьями в рахисе папоротника) показал, что рыжие лесные муравьи демонстрируют различные уровни специализации в группах сборщиков пади при взаимодействии с этими насекомыми (Новгородова, Бирюкова, 2010; Novgorodova, Viryukova, 2011).

Муравьи *F. polyctena*, посещавшие тлей, демонстрировали высокую «профессиональную» специализацию с четким разделением сборщиков пади на «пастухов», «сторожей», «разведчиков» и «транспортников» (V тип). В то же время для муравьев, посещавших личинок пилильщика, была отмечена низкая (III) и, крайне редко, средняя (IV) «профессиональная» специализация. Группы фуражиров, посещавших личинок пилильщика, состояли главным образом из неспециализированных фуражиров и нескольких «дежурных» муравьев (III), которые в двух случаях разделились на «дежурных-сборщиков» и «дежурных-сторожей» (IV тип) (глава 4; Новгородова, Бирюкова, 2010).

Однако взаимодействие муравьев с трофобионтами включает в себя не только организацию работы фуражиров в группе (наличие и глубину функциональной дифференциации), но и сам процесс получения муравьем пади (комплекс действий, необходимых для получения «вознаграждения» в виде пади). Получение выделений тлей требует от муравьев существенно больших усилий и наличия определенных навыков. У партнеров-симбионтов сформировался целый ряд морфологических и поведенческих адаптаций к взаимодействию (см. обзоры: Hölldobler, Wilson, 1990; Новгородова, 2004). Одной из таких адаптаций является «выпрашивание» муравьями пади у тлей. Передвигаясь от одной особи к другой, муравьи аккуратно постукивают («поглаживают») антеннами всех тлей в колонии, стимулируя их к выделению капель. Тли в свою очередь демонстрируют готовность поделиться падью с помощью характерных движений задними ногами в воздухе (так называемые «медовые сигналы»), после чего муравьи аккуратно снимают каплю пади с перианальных волосков тли (Way, 1963; Новгородова, 2004). Этот процесс требует от фуражиров определенных навыков. Неопытные муравьи не всегда способны собрать капли без потерь. Это было показано в ходе депривационного эксперимента на примере «наивных» муравьев *F. polystena*, впервые встретившихся с тлями (Резникова, Новгородова, 1998б), а также в экспериментах с удалением «пастухов» (главных специалистов по сбору пади) из колоний тлей, когда «сторожа» *F. polystena* были вынуждены собирать падь самостоятельно (Резникова, Новгородова, 1998а). В обоих случаях были отмечены существенные потери при сборе пади. Капли часто оказывались на антеннах, мандибулах и наличнике муравьев, так что рабочим приходилось часто и подолгу чиститься.

При трофобиозе муравьев с личинками пилильщиков непосредственный контакт партнеров-симбионтов практически отсутствует, а соответственно отсутствует и стадия «выпрашивания» пади. Это объясняется образом жизни личинок *B. filiceti*, которые обитают в стержне вайи папоротника внутри

короткого хода и удаляют свои экскременты через небольшие отверстия в вайе (Вержущий, 1981; Shcherbakov, 2006). Обычно муравьи собирают выделения *B. filiceti* непосредственно в момент экскреции личинок. При появлении жидкости внутри хода муравьи окружают отверстие в стержне вайи и наполняют зобики. В ожидании появления выделений личинок «дежурные» муравьи регулярно обследуют отверстия ходов личинок и соскребают остатки сладкой жидкости с растения. Непосредственное взаимодействие партнеров-симбионтов обычно происходит лишь перед самым уходом личинки в почву во время выхода из стержня вайи (Бирюкова, Новгородова, 2008). Поведение муравьев в этот момент сходно с «выпрашиванием» пади у тли. Однако поскольку в этот период личинки уже не производят выделений, муравьи не столько стимулируют их к выделению капель, сколько просто соскребают с них остатки сладкой жидкости. В целом, при сборе выделений личинок пилильщиков, скрытых от непосредственного контакта, муравьи демонстрируют более простой комплекс действий и ведут себя так же как на углеводных кормушках.

Установлено, что глубина специализации среди сборщиков пади тесно связана с образом жизни трофобионтов. Возможность непосредственного контакта с тлями позволяет муравьям влиять на количество собранной пади. Так, муравьи активно постукивают тлей антеннами, в результате чего последние выделяют значительно больше пади (Nixon, 1951; Way, 1963; Takeda et al., 1982). Кроме того, чтобы избежать необходимости соскребать подсохшую падь с растения, капли пади тлей необходимо собирать непосредственно в момент выделения. В связи с этим возникает потребность не только в охране долговременного и обильного пищевого ресурса, но и в специалистах по «выпрашиванию» и сбору пади («пастухах»), а соответственно, и в «транспортниках», которые будут относить падь в гнездо. В случае взаимодействия с личинками *B. filiceti* объем выделений личинок не зависит от активности сборщиков пади из-за практически полного отсутствия контактов между симбионтами. Однако личинки *B.*

*filiceti*, так же как и тли, представляют собой относительно стабильный и легкодоступный источник углеводной пищи, привлекающий самых разных насекомых, включая муравьев, ос и мух. В связи с этим муравьи вынуждены защищать ресурс от конкурентов, что приводит к появлению «дежурных» муравьев на вайях с личинками.

Таким образом, тенденция к углублению специализации в группах муравьев, собирающих падь, с увеличением размера семьи муравьев наблюдается как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне. В процессе углубления дифференциации функций среди муравьев, участвующих в сборе пади, отмечено четыре ключевых этапа, на которых повышается эффективность трофобиотических отношений для обоих партнеров: (1) увеличение количества муравьев, посещающих трофобионтов, с последующим появлением защиты этих насекомых благодаря постоянному присутствию муравьев, регулярно сменяющих друг друга на растении (II тип организации сбора пади); (2) появление «дежурных» муравьев, редко покидающих своих симбионтов (III тип); (3) четкое разделение двух основных функций – сбора пади и защиты трофобионтов – благодаря появлению «пастухов» и «сторожей» (IV тип); (4) появление специалистов по переносу собранной пади в гнездо – «транспортировщиков» (V тип).

Установлено, что пороговая численность семьи, запускающая процесс количественных и качественных изменений в поведении муравьев, составляет около 1–1.5 тысяч рабочих особей. Увеличение численности семьи до этой величины приводит к кардинальным изменениям в поведении муравьев, появлению охраны пищевых ресурсов (хотя бы частично), а также запуску процесса дифференциации функций (по крайней мере, у муравьев рода *Formica* подрода *Serviformica*).

Однако следует отметить, что, несмотря на высокую численность семей *Lasius fuliginosus* ( $10^5$  особей), функциональная дифференциация среди сборщиков пади этого вида не выражена. Для повышения эффективности трофобиотических отношений и получения максимальной выгоды поведение

этих муравьев направлено на взаимодействие со специализированными видами тлей (в частности, *Stomaphis quercus*), за которыми они ухаживают круглый год, сохраняя тлей и их яйца в своих гнездах в зимний период.

В целом, 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 определенных условиях в соответствии с потребностями семьи. Тенденция к углублению специализации в группах муравьев, посещающих колонии тлей, проявляется с увеличением размера семьи как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне, а также в условиях дефицита углеводных ресурсов. Кроме того, уровень специализации в группах муравьев, собирающих падь, определяется характером их отношений с трофобионтами, в частности возможностью прямого контакта.

## **7.2 Роль муравьев разных видов в защите тлей от естественных врагов**

Усложнение поведения муравьев с увеличением численности их семей согласуется с результатами лабораторных экспериментов по изучению потенциальной агрессивности сборщиков пади разных видов по отношению к афидофагам и отражается на степени защиты тлей: доля колоний тлей с афидофагами уменьшается с увеличением численности семьи муравьев, посещающих тлей.

Наиболее высокая встречаемость афидофагов отмечена в колониях тлей, посещаемых муравьями инфлюентами (*Myrmica*, *Tetramorium*) и муравьями-субдоминантами (*Formica* (*Serviformica*)) из небольших семей ( $10^2$  рабочих особей), не охраняющих свой кормовой участок. В лабораторных экспериментах фуражиры *Myrmica rubra* демонстрировали наименее агрессивное поведение по отношению к афидофагам: агрессивные реакции не превышали 9%, т.е. *M. rubra* практически не защищает своих симбионтов от естественных врагов.

В ходе исследования у муравьев *Formica* из подрода *Serviformica* (*F. cunicularia*, *F. fusca*, *F. candida*) и *Myrmica* (*M. rubra*, *M. ruginodis*) специализация среди сборщиков пади не выявлена (см. главу 4). Колонии тлей посещают неспециализированные фуражиры, которые собирают и транспортируют падь в гнездо самостоятельно. Для муравьев *M. rubra* сходные данные были получены С.Н. Пантелеевой (1999, 2004). Вследствие отсутствия специализации среди сборщиков пади и отсутствия координации действий неспециализированных фуражиров, собирающих падь, колонии тлей часто остаются незащищенными как от других муравьев, так и от естественных врагов.

Промежуточное положение в списке по степени защиты тлей от естественных врагов занимают в основном виды-субдоминанты, которые живут семьями численностью около нескольких тысяч особей (*Lasius* и *Camponotus*) и обладают небольшими частично охраняемыми кормовыми участками (обычно охраняется только территория вокруг гнезда). В некоторых случаях такое же положение занимают муравьи доминирующего в сообществе вида *L. fuliginosus*. В экспериментах парного ссаживания с афидофагами *L. fuliginosus* и *L. niger* проявляли достаточно высокую степень агрессивности («агрессивные» реакции составили более 40%) по отношению ко всем протестированным афидофагам, кроме личинок сирфид. Сборщики пади *C. saxatilis* оказались менее агрессивны, они нападали в основном на имаго златоглазок. Несмотря на то, что муравьи *L. niger* были более агрессивны по отношению к афидофагам, чем *C. saxatilis*, значимых отличий в степени защиты тлей этими муравьями не обнаружено. По-видимому, это объясняется тем, что неспециализированные муравьи *L. niger* (II тип организации сбора пади) демонстрируют менее сложное поведение в колониях тлей (Новгородова, 2005в). В связи с этим, колонии тлей, посещаемые муравьями *L. niger*, часто остаются без присмотра, когда муравьи относят собранную падь в гнездо. У муравьев рода *Camponotus* выявлена низкая степень «профессиональной» специализации (III тип) среди

сборщиков пади: несколько «дежурных» практически постоянно находятся на растении с тлями, защищая своих симбионтов от всевозможных конкурентов, в том числе и афидофагов (Новгородова, Резникова, 1996).

Наиболее низкая встречаемость афидофагов была отмечена в колониях тлей, посещаемых муравьями *Formica* s. str., которые живут крупными семьями ( $10^4$ – $10^6$  особей). В тестах парного ссаживания с афидофагами они демонстрировали наиболее агрессивное поведение. Представители этой группы являются облигатными доминантами в многовидовых сообществах муравьев, обладают обширными охраняемыми территориями и демонстрируют наиболее сложное поведение (Hölldobler, Wilson, 1990; Захаров, 1991), в том числе и при трофобиозе с тлями. Для сборщиков пади характерен наиболее высокий уровень специализации (IV и V тип) с четким разделением ряда функций (по крайней мере, сбора пади и охраны трофобионтов), что позволяет этим муравьям повысить эффективность трофобиотических отношений (Резникова, Новгородова, 1998а; Новгородова, 2005а, 2008; Новгородова, Бирюкова, 2010).

По численности семьи (около  $10^5$ – $10^6$  рабочих) и организации кормовой территории (вторичное деление территории – деление кормового участка между конкретными постоянными группами фуражиров (Dobrzańska, 1966)) муравьи *L. fuliginosus* наиболее близки к представителям *Formica* s. str., чем любому другому из исследованных видов муравьев. Однако в некоторых случаях степень защиты тлей этими муравьями от афидофагов оказывается ниже, чем при посещении тлей муравьями *Formica* s. str. и сходна с таковой у муравьев *Camponotus* и *L. niger*. Вероятнее всего, это также объясняется более простой организацией сбора пади у муравьев *L. fuliginosus* по сравнению с *Formica* s. str. Группы сборщиков пади *L. fuliginosus*, посещающих отдельные колонии тлей, состоят из «неспециализированных» фуражиров, которые не только собирают падь, но и относят ее в гнездо (Новгородова, 2005в). Таким образом, эти муравьи защищают своих партнеров-симбионтов только тогда, когда находятся в колонии тлей. Однако

следует отметить, что трофобионты, посещаемые муравьями *L. fuliginosus*, редко остаются без присмотра благодаря постоянной смене фуражиров на растении с тлями (II тип).

В целом, степень защиты мирмекофильных тлей от их естественных врагов зависит от потенциального уровня агрессивности муравьев и типа организации сбора пади, который в свою очередь тесно связан с численностью семьи муравьев. Таким образом, степень защиты, которую обеспечивают своим трофобионтам разные муравьи, значительно отличается и зависит от уровня социальной и территориальной организации семьи, а также организации сбора пади (наличие и уровень специализации среди сборщиков пади).

### **7.3 Стратегии разных муравьев при добывании углеводной пищи**

Анализ ресурсной базы отдельных видов муравьев (используемых источников углеводной пищи) в сочетании с этологическими аспектами взаимодействия муравьев и тлей показал, что в многовидовых сообществах муравьев с доминированием *Formica* s. str. при добывании углеводной пищи муравьи используют различные стратегии поведения, в основе которых лежат одноименные типы использования ресурсов: экстенсивный (экстенсивная стратегия), интенсивный (интенсивная стратегия) и смешанный (смешанная стратегия).

#### **7.3.1 Экстенсивная стратегия**

Эта стратегия характерна для муравьев, живущих небольшими семьями ( $10^2$ – $10^3$  рабочих особей) с неохраняемыми кормовыми участками (например, *F. (Serviformica)*, *Myrmica*, *Tetramorium*, *Leptothorax*). Отличительной чертой является отсутствие или низкая степень защиты симбионтов от конкурентов, включая афидофагов. В связи с этим основной принцип действий – «быстрая выгода»: фуражиры стремятся найти любые незанятые другими муравьями источники углеводной пищи и собрать и унести сколько успеют. При благоприятном стечении обстоятельств, муравьи могут посещать одни и те

же колонии тлей в течение продолжительного времени (пока ресурс не истощится или не будет захвачен другими муравьями). Обычно это колонии тлей, расположенные в непосредственной близости от гнезда, часто располагающиеся на корнях растений или в прикорневой зоне. В этом случае муравьи обычно строят земляные укрытия над колониями тлей, что позволяет защитить их от конкурентов. Как правило, эти муравьи используют любую возможность для сбора углеводной пищи: в течение всего сезона собирают нектар цветов и сок растений, соскребают подсохшие капли пади, в том числе отброшенные немирмекофильными тлями, а также могут «воровать» падь на колониях тлей, посещаемых другими видами. Располагаясь поблизости, они выжидают момент, когда «хозяева» тлей окажутся достаточно далеко, а затем проникают в колонию тлей и собирают падь непосредственно в момент ее выделения тлями (характерно для представителей *Formica* подрода *Serviformica*). В результате муравьи могут быть связаны с тлями достаточно большого числа видов, при этом состав тлей-симбионтов отличается непостоянством (как в качественном, так и в количественном плане) и может существенно меняться из года в год (см. гл. 3, раздел 3.4; Новгородова, 2012).

### **7.3.2 Интенсивная стратегия**

Данная стратегия характерна для доминирующих в многовидовых сообществах муравьев, живущих крупными семьями ( $10^4$ – $10^6$  рабочих особей) с обширными охраняемыми территориями (представители *Formica s. str.* и *L. fuliginosus*). Как и при экстенсивном типе использования ресурсов, муравьи могут быть связаны с достаточно большим количеством видов тлей. Это, в частности, характерно для муравьев *Formica s. str.* Однако главной отличительной чертой интенсивного типа использования ресурсов является высокая степень постоянства видового состава мирмекофильных тлей, связанных с этими муравьями (см. главу 2, раздел 2.4; Новгородова, 2012), а также высокая эффективность защиты симбионтов от различных

конкурентов, включая афидофагов (см. главу 4; Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavriilyuk, 2012). Это связано с экологическими и этологическими особенностями этих муравьев. Доминирующие в сообществах муравьи *Formica* s. str. и *L. fuliginosus* характеризуются сложной социальной организацией семей, а также обладают значительными по размерам охраняемыми кормовыми участками (Dobrzańska, 1966; Длусский, 1967; Брайен, 1986; Захаров, 1991), что позволяет им контролировать обширные территории.

Важной составляющей структуры охраняемых кормовых участков семей муравьев является дорожная сеть. Это способствует более эффективному использованию имеющихся ресурсов, при этом наиболее стабильными являются дороги, ведущие к поселениям трофобионтов (Брайен, 1986; Захаров, 1978, 1991). Ежегодное восстановление дорожной сети позволяет быстро находить тлей на растениях (деревьях и кустарниках), посещавшихся муравьями в предыдущие годы, и таким образом восстанавливать существовавшие ранее трофобиотические связи. Кроме того, доминирующие в сообществах муравьи охраняют своих симбионтов от конкурентов и естественных врагов практически постоянно. В случае *L. fuliginosus* это происходит благодаря присутствию в колониях тлей неспециализированных фуражиров, регулярно сменяющих друг друга (Новгородова, 2005в), у муравьев *Formica* s. str. – благодаря глубокой «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади (Новгородова, Резникова, 1996; Резникова, Новгородова, 1998а; Новгородова, 2008). В результате, в колониях тлей, посещаемых этими муравьями, афидофаги встречаются значительно реже (Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavriilyuk, 2012).

Муравьи вида *L. fuliginosus*, как правило, связаны с меньшим числом видов тлей (см. главу 2; Новгородова, 2003б, 2012), однако, в отличие от представителей *Formica* s. str., рабочие этого вида проявляют заботу о тлях не только в летний, но и в зимний период, сохраняя яйца тлей в своих

гнездах. Подобное поведение характерно и для других представителей рода *Lasius* (Matsuura, Yashiro, 2006). Благодаря более интенсивному уходу за тлями, для муравьев данного рода характерно формирование видоспецифичных трофобиотических связей со специализированными видами тлей, приспособленными к взаимодействию именно с этими муравьями. Примером могут служить трофобиотические отношения *L. fuliginosus* и *S. quercus* (Новгородова, 2005в). Согласно данным наших многолетних сборов, в Западной Сибири этот вид тлей встречается только с *L. fuliginosus*.

### 7.3.3 Смешанная стратегия

Особое положение занимают виды с частично охраняемой территорией (такие как *C. saxatilis* и *L. niger*), для которых характерен смешанный тип использования ресурсов (смешанная стратегия). Эффективность эксплуатации тлей повышается за счет постоянного присутствия муравьев в колонии. Это достигается с помощью определенной организации фуражировки: (1) у *C. saxatilis* – за счет частичного разделения ролей и появления «дежурных» муравьев, которые постоянно находятся в колонии тлей, собирают падь и охраняют трофобионтов в той или иной степени (III тип – низкая степень «профессиональной» специализации); (2) у *L. niger* – за счет большого количества неспециализированных сборщиков пади, регулярно сменяющих друг друга в колонии тлей (II тип – работа неспециализированных фуражиров в «охраняемых» колониях тлей). В обоих случаях на растении с тлями постоянно находятся фуражиры, которые обеспечивают трофобионтам защиту от конкурентов (в первую очередь от муравьев других видов), а также определенную степень защиты от афидофагов. По нашим данным, муравьи по степени защиты своих симбионтов в данном случае занимают промежуточное положение: встречаемость афидофагов в колониях тлей, посещаемых этими муравьями, как правило, значительно выше, чем в колониях доминантов и ниже, чем у

инфлюентов (см. главу 4; Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavriilyuk, 2012).

Комплексы видов тлей, связанных с муравьями данной группы, могут существенно варьировать по числу. При этом, так же как и при экстенсивном типе использования ресурсов, они характеризуются непостоянством состава и могут существенно меняться из года в год (см. главу 2, раздел 2.4).

Муравьи рода *Lasius* (как и *L. fuliginosus*) могут взаимодействовать со специализированными видами тлей. Однако, несмотря на то, что в колониях ряда видов тлей были отмечены только фуражиры *L. niger*, для ясного ответа на вопрос, специализируются эти виды на взаимодействии с *L. niger* или нет, данных пока недостаточно. Таким образом, вопрос о наличии трофобиотических связей *L. niger* со специализированными видами тлей остается открытым и требует дополнительных исследований.

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, неохраняющих 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.

## СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

**Биотоп** – относительно однородный по абиотическим факторам среды участок геопространства (суши или водоема), занятый определенным биоценозом.

**Вторичное деление территории** – разделение кормового участка семьи на элементарные поисковые участки, обслуживаемые отдельными фуражирами или небольшими группами муравьев (Захаров, 1991).

**Гнездо капсульное (гнездо–капсула)** – гнездо частично или целиком локализованное в наземном куполе или в капсуле в кроне или в полости внутри ствола дерева (Захаров и др., 2013).

**Гнездо секционное** – гнездо, состоящее из повторяющихся модулей – секций, имеющих стереотипные конструкции и размеры (Захаров и др., 2013).

**Двудомные виды тлей** – тли, в жизненном цикле которых происходит периодическая смена первичных и вторичных растений-хозяев (Шапошников, 1964).

**Доминант облигатный** – вид муравьев, неизменно доминирующий в многовидовых сообществах муравьев, в состав которых он входит. Имеет высокую динамическую плотность на кормовом участке, обладает самым длительным периодом суточной активности. Кроме того, способен к деятельности во всех ярусах биоценоза (Захаров, 1991; Сейма, 2008).

**Доминант факультативный** – вид, который играет роль субдоминанта в многовидовых сообществах муравьев с облигатным доминантом, но при отсутствии такого, занимает его место (Захаров, 1991; Сейма, 2008).

**Инфлюенты** – муравьи, имеющие короткий период суточной активности, и в большей мере связанные с почвенным ярусом (Сейма, 2008).

**Кормовая дорога** – дорога, используемая муравьями для выхода в зону фуражировки и транспортировки добычи (Захаров, 1991).

**Кормовой участок (территория)** – участок, используемый муравьями для добычи пищи (Захаров, 1978, 1991).

**Мирмекофильные тли** – тли, посещаемые муравьями (Nixon, 1951) и обладающие специфическими адаптациями к взаимодействию с муравьями (Мордвилко, 1901; Way, 1963).

**Многовидовое сообщество муравьев** – семьи разных видов, обитающие на совместно используемой территории, которые связаны пространственно-функциональными отношениями (Сейма, 2008).

**Мутуализм** – разновидность симбиоза, взаимовыгодные отношения организмов.

**Немирмекофильные тли** – тли, не посещаемые муравьями (Nixon, 1951) обладающие специфическими адаптациями к самостоятельной защите от врагов (Nixon, 1951; Новгородова, 2002).

**«Общественный желудок»** - зоб у продвинутых муравьев (Formicinae, Dolichoderinae); благодаря сложному строению проventрикулюса (наличие клапанов), может раздуваться до больших размеров.

**«Общие симбионты»** – тли, посещаемые разными видами муравьев.

**Охраняемая территория** – участок, охраняемый семьей от посещения чужими особями своего или близких видов (Захаров, 1991).

**«Общие симбионты»** – тли, посещаемые разными видами муравьев.

**Падь («медвяная роса»)** – содержащие сахар выделения трофобионтов (тлей и других сосущих насекомых), вступающих в трофобиоз с муравьями.

**Растительное сообщество** – совокупность видов растений на однородном участке, находящихся в сложных взаимоотношениях между собой и с условиями окружающей среды.

**Сборщики пади** – группа фуражиров, занимающихся сбором пади трофобионтов (Захаров, 1978).

**Семья** – основная форма существования общественных насекомых. Состоит из репродуктивных (самка, самцы) и функционально бесполой особей (рабочие).

**Симбиоз** – совместное сосуществование разных видов (Sapp, 1994).

**Содоминанты** - в сообществе играют роль доминанта, но в борьбе за территорию уступают облигатным доминантам.

**Субдоминанты** – муравьи, принадлежащие большей частью к средней размерной категории, потребляют меньше животной пищи, чем доминанты. Период их суточной активности короче, чем у видов более высокого ранга, но длиннее, чем у инфлюентов (Сейма, 2008).

**Трофобиоз** - форма симбиоза, когда один организм получает питательные вещества от другого (трофобионта), не нанося ему вреда.

**Трофобионты** – насекомые, как правило, питающиеся соком растений и выделяющие сладкие экскременты (падь), которые муравьи используют в качестве углеводной пищи (Nixon, 1951).

**Химическая защита насекомых** – использование насекомыми, в частности, афидофагами, вязких и/или токсичных веществ для защиты от нападающих.

**Эусоциальность** - наивысший уровень социальной организации животных (Wilson, 1971).

## ЛИТЕРАТУРА

Алеева, М.Н. Энтомофаги злаковых тлей / М.Н. Алеева, Н.Г. Бабушкина // Эффективность химизации сельского хозяйства в Сибири. Сб. научных трудов СибНИИЗХим. № 3. Новосибирск. – 1977. – С. 69–78.

Атлас юного туриста-краеведа Новосибирской области / Федеральная служба геодезии и картографии России. – М., 1998. – 52 с.

Баранник, А.П. Эффективный паразит тлей *Lysiphlebus ambiguus* Halid. (Hymenoptera, Aphidiidae) / А.П. Баранник, Р.С. Мирзашаехов // Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск. – 1981. – С. 127–129.

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.

Бирюкова, О.Б. К вопросу о трофобиотических отношениях муравьев с разными насекомыми / О.Б. Бирюкова, А.П. Расницын, Т.А. Новгородова // Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии». - 2006. - С. 203-205.

Богатырева, О.А. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Богатырева Ольга Александровна – Новосибирск, 1986. – 216 с.

Бокина, И.Г. Злаковые тли и их энтомофаги в лесостепи Западной Сибири / И.Г. Бокина – Новосибирск, 2009. – 182 с.

Брайен, М.В. Общественные насекомые. / М.В. Брайен – М.: Мир, 1986. – 400 с.

Бугрова, Н.М. Методические указания по изучению экологии и определению муравьев / Н.М. Бугрова, Ж.И. Резникова // Новосибирск: НГУ, 1989. – 42 с.

Бугрова, Н.М. Трансформация пространственной структуры травяного покрова вокруг гнезд *Formica aquilonia* / Н.М. Бугрова, Л.Б. Пшеницына // Успехи современной биологии. – 2003. – Т. 123. – № 3. – С. 273–277.

Вагина, Т.А. Луга Барабы / Т.А. Вагина - Новосибирск: Наука. 1962. 186с.

Вержущий, Б.Н. Трофические связи пилильщиков с папоротниками Сибири и Дальнего Востока / Б.Н. Вержущий // Фауна и экология членистоногих Сибири. Материалы V совещания энтомологов Сибири. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 25–27.

Выгоняйлова, О.Б. Многоплановые пространственные взаимодействия мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев / О.Б. Выгоняйлова, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова // Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы териологии». Новосибирск. – 2012. – С. 93.

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.

Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – М.: Практика, 1999. – 459 с.

Горб, Е.В. Гнезда муравьев как места произрастания мирмекофилов: дают ли местообитания на муравейниках *Formica polyctena* Foerst. преимущества для особей фиалки *Viola odorata* L.? / Е.В. Горб, С.Н. Горб // Журнал общей биологии. – 1996. – Т. 57. – № 4. – С. 452–456.

Гридина, Т.И. Пространственное взаимодействие муравьев рода *Formica* с паукообразными в разных ландшафтных условиях / Т.И. Гридина // Овчаренко В.И. (ред.): Фауна и экология пауков, скорпионов и ложноскорпионов СССР. Труды Зоологического института АН СССР. – 1992. – Т. 226. – С.29–37.

Гринфельд, Э.К. Возникновение симбиоза у муравьев и тлей / Э.К. Гринфельд // Вестник Ленинградского государственного университета. – 1961. – № 15. – С. 73–84.

Давидьян Е.М. Сем. Aphidiidae / Е.М. Давидьян // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. - 2007. - С. 192-255.

Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. / Д. Дьюсбери - М.: Мир, 1981. – 480 с.

Длусский, Г.М. Муравьи рода *Formica* / Г.М. Длусский. – М.: Наука, 1967. – 236 с.

Длусский, Г.М. Муравьи пустынь / Г.М. Длусский. – М.: Наука, 1981. – 230 с.

Длусский, Г.М. Принцип организации семьи общественных насекомых / Г.М. Длусский // Поведение насекомых. – М.: Наука, 1984. С. 3–25.

Длусский, Г.М. Организация групповой фуражировки у муравьев рода *Myrmica* / Г.М. Длусский, О.В. Вольцит, А.В. Сулханов // Зоологический журнал. – 1978. – Т. 57. – № 1. – С. 65–77.

Длусский, Г.М. Таблицы для определения видов рода *Formica* / Г.М. Длусский, В.А. Зрянин // Мониторинг муравьев *Formica* (ред. А.А. Захаров, Г.М. Длусский, Д.Н. Горюнов, А.В. Гилев, В.А. Гилев, Е.Б. Федосеева, Е.А. Гороховская, А.Г. Радченко). – М.: КМК, 2013. – 99 с.

Длусский, Г.М. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев / Г.М. Длусский, А.П. Расницын // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127. – № 2. – С. 118–134.

Дмитриенко, В.К. Муравьи таежных биоценозов Сибири / В.К. Дмитриенко, Е.С. Петренко. – Новосибирск: Наука, 1976. – 220 с.

Дорошева, Е.А. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia*) и жуужелиц (Carabidae) / Е.А. Дорошева, Ж.И. Резникова // Журнал общей биологии. – 2006. – Т. 67. – № 5. – С. 344–360.

Дорошева, Е.А. Распознавание «образа врага» у рыжих лесных муравьев / Е.А. Дорошева, И.К. Яковлев, Ж.И. Резникова // Зоолический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 2. – С. 184 – 191.

Захаров, А.А. Внутривидовые отношения у муравьев / А.А. Захаров. – М.: Наука, 1972. – 220 с.

Захаров, А.А. Муравей, семья, колония / А.А. Захаров. – М.: Наука, 1978. – 144 с.

Захаров, А.А. Динамическая плотность и поведение муравьев / А.А. Захаров // Журнал общей биологии. – 1975. – Т. 36. – Вып. 2. – С. 34–58.

Захаров, А.А. Эволюция социального образа жизни муравьев / А.А. Захаров // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54. – № 6. – С. 861–872.

Захаров, А.А. Поведенческая организация семьи у муравьев // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1981. – С. 34–58.

Захаров, А.А. Организация сообществ у муравьев / А.А. Захаров – М.: Наука, 1991. – 277 с.

Захаров, А.А. Альянсы рабочих в семье муравьев рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) / А.А. Захаров // Успехи современной биологии. – 1995. – Т. 115. – № 6. – С. 459–469.

Захаров, А.А. Дифференциация функций и доминирование в развитии биосоциальности / А.А. Захаров // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – № 1. – С. 38–53.

Захаров, А.А. Коалиции гнезд в поселении муравьев *M. rubra* (Hymenoptera, Formicidae) и их статус / А.А. Захаров, Е.Б. Федосеева // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – Вып. 6. – С. 651–665.

Зорина, З.А. Основы этологии и генетики поведения / З.А. Зорина, И.И. Полетаева, Ж.И. Резникова. – М.: 1999. – 225 с.

Захаров, А.А. Мониторинг муравьев Формика / А.А. Захаров, Г.М. Длусский, Д.Н. Горюнов, А.В. Гилев, В.А. Гилев, Е.Б. Федосеева, Е.А. Гороховская, А.Г. Радченко – М.: КМК, 2013. – 99 с.

Зрянин, В.А. Гнездостроение и почвообразовательная роль муравьев в луговых и лесных биогеоценозах центра Русской равнины. Автореф. дис. ...

канд. биол. наук / Зрянин Владимир Александрович. – Нижний Новгород, 1998. – 22 с.

Зрянин, В.А. Анализ растительных группировок вокруг муравейников рыжих лесных муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) / В.А. Зрянин, Н.А. Новоселова, Е.С. Петрушова // Поволжский экологический журнал. – 2004. – № 1. – С. 48–58.

Ивановская, О.И. Тли Западной Сибири. Часть 1. / О.И. Ивановская. – Новосибирск: Наука, 1977. – 272 с.

Ивановская, О.И. Тли Западной Сибири. Часть 2. / О.И. Ивановская. – Новосибирск: Наука, 1977. – 328 с.

Ильина, И.С. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина. – Новосибирск: Наука, 1985. – 256 с.

Ильина, И.С. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта – 1:1500000. / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, В.Д. Махно, Е.А. Романова. – М.: Главное управление геодезии и картографии, 1976.

Кипятков, В.Е. Мир общественных насекомых / В.Е. Кипятков. – Л.: Издательство Ленинградского университета, 1991. – 408 с.

Кротова, И.Г. Хищные клопы семейства Nabidae (Hemiptera), истребляющие тлей в Приобской лесостепи / И.Г. Кротова // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – Вып. 10. – С. 59–68.

Кротова, И.Г. Энтомофаги злаковых тлей на посевах зерновых культур в северной лесостепи Приобья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Кротова Ирина Геннадьевна. – Новосибирск, 1992. – 18 с.

Куминова, А.В. Формирование геоботанических комплексов на стыке подтаежных и лесостепных районов Приобья / А.В. Куминова // Растительность Приобья и ее хозяйственное использование. – Новосибирск, 1973. – С. 19–97.

Купянская, А.Н. Муравьи Дальнего Востока СССР / А.Н. Купянская. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 260 с.

Леббок, Д. Муравьи, пчелы, осы / Д. Леббок. – Санкт-Петербург, 1884. – 491 с.

Малоземова, Л.А. Трофобиоз муравьев с тлями / Л.А. Малоземова // Материалы 4-го Всесоюзного симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса «Муравьи и защита леса». – М., 1971. – С. 56–57.

Малоземова, Л.А. Избирательное питание *Formica aquilonia* в условиях Висимского заповедника (Средний Урал) / Л.А. Малоземова // Материалы 10 Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». – М., 1998. – С. 77–78.

Мариковский П.И. К вопросу о мирмекофильных растениях / П.И. Мариковский // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1961. – Т. 66. – № 5. – С.98–101.

Мариковский, П.И. Муравьи пустынь Семиречья / П.И. Мариковский. – Алма-Ата: Наука, 1979. – 264 с.

Мордвилко, А.К. К биологии и морфологии тлей / А.К. Мордвилко // Труды Русского энтомологического общества. – 1901. – Т. 33. – С. 418–475.

Мордвилко, А.К. Злаковые тли (Aphidoidea) / А.К. Мордвилко // Известия Петроградской области станции защиты растений от вредителей. – 1921. – Т. 3. – С. 1–72.

Мордвилко, А.К. Муравьи и тли / А.К. Мордвилко // Природа. – 1936. – № 4. – С. 44–55.

Новгородова, Т.А. Исследования адаптаций тлей (Homoptera, Aphidinea) к взаимодействию с муравьями: сравнительный анализ мирмекофильных и немирмекофильных видов / Т.А. Новгородова // Зоологический журнал. – 2002а. – Т. 81. – № 5. С. 589–596.

Новгородова, Т.А. Этологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Новгородова Татьяна Александровна.– Новосибирск, 2002б. – 161 с.

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

Новгородова, Т.А. Мирмекофильные комплексы тлей в лесных и степных местообитаниях Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. – 2003б. – Т.2. – Вып.4. – С.243–250.

Новгородова, Т.А. Симбиотические отношения муравьев и тлей / Т.А. Новгородова // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 2. – С. 152–166.

Новгородова, Т.А. Долевой вклад членов многовидовой ассоциации муравьев в потенциал численности общих симбионтов-тлей / Т.А. Новгородова // Доклады Академии наук. – 2005а. – Т. 401. – № 6. – С. 848–849.

Новгородова, Т.А. Влияние рыжих лесных муравьев (Formicidae) на многовидовые комплексы тлей (Aphididae) в рекреационных лесах Новосибирска / Т.А. Новгородова // Евразийский энтомологический журнал. – 2005б. – Т. 4. – № 2. – С. 117–120.

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

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.

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.

Новгородова, Т.А. Тестирование агрессивности муравьев / Т.А. Новгородова // Материалы 13-го Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». – Нижний Новгород, 2009. – С. 274–275.

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.

Новгородова, Т.А. Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera: Formicidae) и тлей (Homoptera: Aphidoidea) Северного Алтая // Материалы III Международной конференции «Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее». – Горно-Алтайск, 2013. – С. 103-106.

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.

Новгородова, Т.А. Как избежать агрессии муравьев: некоторые особенности поведения афидофагов / Т.А. Новгородова, А.В. Гаврилюк // Труды Русского энтомологического общества. – 2013. – Т. 84(2). – С. 80–87.

Новгородова, Т.А. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка / Т.А. Новгородова, Ж.И. Резникова // Сибирский экологический журнал. – 1996. – № 3–4. – С. 239–245.

Новгородова, Т.А. Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Hemiptera, Aphidoidea) в Южном Зауралье / Т.А. Новгородова, А.С. Рябинин // Известия Саратовского университета. Серия Химия. Биология. Экология. – 2015. – Т.13. Вып. 4. С. \_\_\_\_.

Официальный сайт ГУ «Новосибирский ЦГМС-РСМЦ». Официальные данные наблюдений. Официальные прогнозы. ГУ «Новосибирский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды с функциями регионального специализированного метеорологического центра Всемирной службы погоды». – 2010. – Режим доступа: <http://www.meteo-nso.ru/index.php> (дата обращения 5.10.2010).

Пантелеева, С.Н. Особенности взаимодействия муравья *Murmica rubra* с тлями / С.Н. Пантелеева // Проблемы почвенной зоологии. Материалы Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М., 1999.– С. 203 – 204.

Пантелеева, С.Н. Взаимодействие муравьев и ногохвосток как охотников и массовой добычи: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Пантелеева Софья Николаевна. – Новосибирск, 2004. – 107 с.

Панфилова, А.Н. Энтомофаги гороховой тли в Курганской области / А.Н. Панфилова // Защита растений. – 1972. – № 11. – С. 29–30.

Пащенко, Н.Ф. Подотряд Aphidinea – Тли / Н.Ф. Пащенко // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. – 1988. – Т. 2. – С. 546–686.

Перковский, Е.Э. О влиянии широтного изменения летних температур на позднеэоценовых тлей *Germaraphis* (Homoptera, Aphidoidea) и их симбиоз с муравьями / Е.Э. Перковский // Vestnik zoologii. – 2012. – Т. 46. – № 1. – С. 51–58.

Перфильева, К.С. К вопросу о роли муравьев как опылителей / К.С. Перфильева // Материалы 13-го Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Нижний Новгород. – 2009. – С. 35–78.

Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287с.

Радченко, А.Г. Определительные таблицы муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Южной Сибири. / А.Г. Радченко // Труды заповедника «Даурский»: Перепончатокрылые Сибири и Дальнего Востока. – 1994а. – Вып. 3. – С. 95–118.

Радченко, А.Г. Определительная таблица муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики / А.Г. Радченко // Зоологический журнал. – 1994б. – Т. 73. – Вып. 7, 8. – С. 130–145.

Радченко, А.Г. Определительная таблица муравьев рода *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae) Азиатской части Палеарктики / А.Г. Радченко // Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75. – Вып. 8. – С. 1195–1203.

Расницын, А.П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых / А.П. Расницын // Труды Палеонтологического института АН СССР. – М: Наука, 1969. – 196 с.

Расницын, А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых / А.П. Расницын // Труды Палеонтологического Института АН СССР. – М.: Наука, 1980. – Т. 174. – С. 1–192.

Расницын, А.П. Процесс эволюции и методологии систематики / А.П. Расницын // Труды Русского энтомологического общества. – 2002. – Т. 73. – С. 1–108.

Резникова, Ж.И. Взаимодействие муравьев разных видов, обитающих на одной территории / Ж.И. Резникова // Материалы 4-ого Всесоюзного симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса «Муравьи и защита леса». – М., 1971. – С. 62–65.

Резникова, Ж.И. Способы мобилизации и взаимодействия муравьев доминирующего и субдоминирующего видов / Ж.И. Резникова // Материалы 5-ого Всесоюзного симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса «Муравьи и защита леса». – М., 1975а. – С.160–166.

Резникова, Ж.И. Неантагонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши / Ж.И. Резникова // Зоологический журнал. – 1975б. – № 54. – Вып. 7. – С.1020-1031.

Резникова, Ж.И. Межвидовые отношения муравьев / Ж.И. Резникова. – Новосибирск: Наука, 1983. – 207 с.

Резникова, Ж.И. Этологические механизмы регуляции численности в коадаптивных комплексах муравьев / Ж.И. Резникова // Экология. – 1999. – № 3. – С. 210–215.

Резникова, Ж.И. Между драконом и яростью: Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории, хищники и жертвы). Ч. 2. / Ж.И. Резникова– М.: Научный мир, 2000. – 208 с.

Резникова, Ж.И. Популяции и виды на весах войны и мира: Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (конкуренция, паразитизм, симбиоз). Ч. 3. / Ж.И. Резникова. – М.: «Логос», 2001. – 272 с.

Резникова, Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82. – № 7. – С. 816 – 824.

Резникова Ж.И. Методы исследования поведения и межвидовых отношений муравьев в полевых условиях / Ж.И. Резникова // Евразийский энтомологический журнал. – 2009. – Т. 8. – № 3. – с. 265 – 278.

Резникова, Ж.И. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке / Ж.И. Резникова, О.А. Богатырева // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63. – № 10. – С. 1494–1503.

Резникова, Ж.И. Экспериментальный подход к изучению онтогенеза поведения муравьев / Ж.И. Резникова, Л.Л. Васильева // Материалы VII Всесоюзного симпозиума «Муравьи и защита леса», Новосибирск, 1987. – С. 189-194.

Резникова, Ж.И. Особенности питания и взаимодействия разных видов степных муравьев (*Humenopera*, *Formicidae*) / Ж.И. Резникова, А.В. Куликов // Энтомологическое обозрение. – 1978. – V. LVII. – № 1. – С. 68–81.

Резникова, Ж.И. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев / Ж.И. Резникова, Т.А. Новгородова // Успехи современной биологии. – 1998а. – Т. 118. – № 3. С. 345–357.

Резникова, Ж.И. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами / Ж.И. Резникова, Т.А. Новгородова // Доклады Академии наук. – 1998б. – Т. 359. – № 4. – С. 572–574.

Резникова, Ж.И. Анализ языка муравьев методами теории информации / Ж.И. Резникова, Б.Я. Рябко // Проблемы передачи информации. – 1986. – Т. 22. – №. 3. – С. 103–108.

Резникова, Ж.И. Теоретико-информационный анализ "языка" муравьев / Ж.И. Резникова, Б.Я. Рябко // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 5. С. – 601–609.

Резникова, Ж.И. Роль муравьев как хищников в степных биогеоценозах / Ж.И. Резникова, Н.М. Самошилова // Экология. – 1981. – № 1. – С. 69–75.

Резникова, Ж.И. Организация кормового участка и особенности индивидуального поведения у прыткого степного муравья *Formica cunicularia glauca* / Ж.И. Резникова, О.А. Шиллерова // Вопросы экологии. Новосибирск: НГУ, 1978. – С. 157–170.

Рябинин, А.С. Фауна и трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Hemiptera, Aphidomorpha) Южного Зауралья: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Рябинин Артем Сергеевич. – Новосибирск, 2014. – 240 с.

Рыбалов, Л.Б. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике / Л.Б. Рыбалов, Г.Л. Рыбалов, Т.Е. Россолимо // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118. – № 3. – С. 313–322.

Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас). – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2009. – 154 с.

Сейма, Ф.А. Структура населения муравьев тайги / Ф.А. Сейма. – Пермь: Пермский государственный университет, 2008. – 166 с.

Слепцова, Е.В. Воздействие переселенных мирмекокомплексов на биоразнообразие беспозвоночных / Е.В. Слепцова, Е.А. Дорошева, Н.М. Бугрова, Т.А. Новгородова // Материалы 12 Всероссийского мирмекологического симпозиума "Муравьи и защита леса". – 2005. – С. 124–128.

Стебаев, И.В. 1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* Retz. и взаимодействие муравьев одного и разных видов / И.В. Стебаев // Зоологический журнал. – Т.50. – № 10. – С.1504–1519.

Суворов, А.А. Влияние муравьев *Formica aquilonia* при разной плотности поселения на распределение подстилочных беспозвоночных / А.А. Суворов // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66. – №. 10. – С. 1516–1522.

Тарбинский, Ю.С. Пищевые взаимосвязи муравьев, тлей и журчалок в плодовых лесах Киргизии / Ю.С. Тарбинский, Л.В. Пэк, К.И. Ибрагимова // Зоологический журнал. – 1967. – Т. XLVI. – Вып. 7. – С. 1063–1068.

Тобиас, В.И. Сем. Aphidiidae–Афидииды / В.И. Тобиас, И.Г. Кирияк // Определитель насекомых европейской части СССР. Л.: Наука. – 1986. – Т. 3. – Ч. 5. – С. 232–283.

Тыщенко, В.П. Физиология насекомых / В.П. Тыщенко. – М.: Высшая школа, 1986. – 303 с.

Урбах, В.Ю. Биометрические методы / В.Ю. Урбах. – М.: Наука, 1964. – 415 с.

Фабри, К.Э. Основы зоопсихологии / К.Э. Фабри // М.: Издательство МГУ, 1976. – 287 с.

Филатова, И.Т. Коровки (Coleoptera, Coccinellidae) Обь-Енисейского междуречья / И.Т. Филатова // Фауна Сибири. Новосибирск: Наука. – 1970. – С. 88–100.

Шапошников, Г.Х. Наставление к собиранию тлей / Г.Х. Шапошников. – М.: Издательство Академии наук СССР, 1952. – 19 с.

Шапошников, Г.Х. Подотряд Aphidinea – Тли / Г.Х. Шапошников // Определитель насекомых европейской части СССР. – Т. 1. – М.; Л.: Наука, 1964. – С. 489–616.

Яковлев, И.К. Поведенческая специализация рабочих особей в семье рыжих лесных муравьев: экспериментальные исследования на разных этапах имагинального онтогенеза / И.К. Яковлев. – Автореф. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, 2010. – 22 с.

Abe, Y. The advantage of attending ants and gall aggregation for the gall wasp *Andricus symbioticus* (Hymenoptera: Cynipidae) / Y. Abe // Oecologia. – 1992. – № 89. – P. 166–167.

Addicott, J.F. Competition for mutualists: aphids and ants / J.F. Addicott // Canadian Journal of Zoology. – 1978 – V. 56. – P. 2093–2096.

Addicott, J.F. A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects / J.F. Addicott // Canadian Journal of Zoology. – 1979. – V. 57. – P. 558–569.

Akino, T. Chemical mimicry in the root aphid parasitoid *Paralipsis eikoeae* Yasumatsu (Hymenoptera: Aphidiidae) of the aphid-attending ant *Lasius sakagamii* Yamauchi, Hayashida (Hymenoptera: Formicidae) / T. Akino, R. Yamaoka // Chemoecology. – 1998. – V. 8. – P. 153–161.

Akino, T. Chemical strategies to deal with ants: a review of mimicry, camouflage, propaganda, and phytomimesis by ants (Hymenoptera: Formicidae) and other arthropods / T. Akino // Myrmecological News. – 2008. – V. 11. – P. 173–181.

Akmal, M. Efficacy of *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hypomycetes) Against Different Aphid Species Under Laboratory Conditions. Pakistan / M. Akmal, S. Freed, M.N. Malik, H.T. Gul // Journal of Zoology. – 2013. – V. 45. – No. 1. – P. 71–78.

Anderson, C. Teams in animal societies / C. Anderson, N.R. Franks // Behavioral Ecology. – 2001. – V. 12. – No. 5. – P. 534–540.

Anderson, C. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies / C. Anderson, N.R. Franks, D.W. McShea // Animal Behavior. – 2001. V. 62. – 643–651.

Anderson, C. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies / C. Anderson, D.W. McShea // Biological Reviews. – 2001 – V. 76. – 211–237.

Aoki, S. *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae), on aphid species with 'soldiers' / S. Aoki // Kontyu. – 1977. – V. 45. – P. 276–282.

Auclair, J.L. Aphid feeding and nutrition / J.L. Auclair // Annual Review of Entomology. – 1963. – V. 8. – P. 439–490.

Axén, A.H. Signaling in a mutualistic interaction / A.H. Axen, O. Leimar, V. Hoffman // Animal Behaviour. – 1996. – V. 52. – P. 321–333.

Bolton, B. 2015. An Online Catalog of the Ants of the World [Электронный ресурс] / B. Bolton // – Режим доступа: <http://www.antcat.org>.

Banks, C.J. Effects of the ant *Lasius niger* on the behavior and reproduction of the aphid *Aphis fabae* / C.J. Banks // Bulletin of Entomological Research. – 1958. – V. 49. – P. 701–714.

Banks, C.J. Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. / C.J. Banks, H.L. Nixon // The Journal of Experimental Biology. – 1958. – V. 35. – P. 703–711.

Beattie, A.J., Hughes, L. Ant-plant interactions / A.J. Beattie, L. Hughes // In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (Eds.): Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach. Blackwell Science, Oxford. – 2002. - P. 211–235.

Beckers, R. Colony size, communication and ant foraging strategy / R. Beckers, S. Goss, J.L. Deneubourg, J.M. Pasteels // Psyche. – 1989. – V. 96. – P. 239–256.

Beckers, R. 1989: Colony size, communication and ant foraging strategy / R. Beckers, S. Goss, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels // Psyche. – V. 96. – P. 239–256.

Beshers, S.N. Models of division of labor in social insects / S.N. Beshers, J.H. Fewell // Annual Review of Entomology. – 2001. – V. 46. – P. 413–440.

Billick, I. Ant – aphid interactions: are ants friends, enemies, or both? / I. Billick, S. Hammer, J.S. Reithel, P. Abbot // Annals of the Entomological Society of America. – 2007. – V. 100. No. 6. P. 887–892.

Bishop, D.B. Effects of the presence of the Allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) in providing enemy-free space to myrmecophilous aphid and soft scale populations / D.B. Bishop, C.M. Bristow // Annals of The Entomological Society of America. – 2003. – V. 96 (3). – P. 202–210.

Biryukova, O.B. On the trophobiotic interaction of ants (Hymenoptera: Formicidae) with sawfly larvae of Blasticotomidae (Hymenoptera) / O.B. Biryukova // Myrmecological News. – 2007. – V. 10. – P. 101.

Blackman, R.L. Aphids on the World's Trees / R.L. Blackman, V.F. Eastop // CAB International, Wallingford, Oxon, UK. – 1994. – 1004p.

Blackman, R.L. Aphids on the World's Crops, An Identification and Information Guide, 2nd Edition / R.L. Blackman, V.F. Eastop // Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 2000. – 476 p.

Blackman, R.L. Additions and amendments to “Aphids on the World's Plants” / R.L. Blackman, V.F. Eastop // Zootaxa. – 2011. – V. 2774. – P. 57–68.

Blackman, R.L. An online identification and information guide «Aphids on the World's Plants» [Электронный ресурс] / R.L. Blackman, V.F. Eastop // – 2015. – Режим доступа: <http://www.aphidsonworldsplants.info/>.

Blackman, R.L. Aphids on the Worlds Herbaceous Platns and Shrubs / R.L. Blackman, V.F. Eastop. – John Wiley & Sons, Chichester, 2006. – 1439 p.

Blüthgen, N. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community / N. Blüthgen, K. Fiedler // Journal of Animal Ecology. – 2004. – V. 73. – P. 155–166.

Blüthgen, N. Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a speciesrich ant community / N. Blüthgen, G. Gebauer, K. Fiedler // Oecologia. – 2003. – V. 137. – P. 426–435.

Blüthgen, N. Ant-hemipteran trophobioses in a Bornean rainforest – diversity, specificity and monopolization / N. Blüthgen, D. Mezger, K.E. Linsenmair // Insectes Sociaux. – 2006. – V. 53. – P. 194–203.

Blüthgen, N. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew / N. Blüthgen, M. Verhaagh, W. Goitía, K. Jaffé, W. Morawetz, W. Barthlott // Oecologia. – 2000. – V. 125. – P. 229–240.

Boevé, J.L. Gustatory perception and metabolic utilization of sugars by *M. rubra* ant workers / J.L. Boevé, F.L. Wäckers // Oecologia. – 2003. – V. 136. – P. 508–514.

Bolton, B. An Online Catalog of the Ants of the World [Электронный ресурс] / B. Bolton // Antcat. – 2015. – Режим доступа: <http://www.antcat.org/>

Bradley, G.A. Ants, aphids and jack pine in Manitoba / G.A. Bradley, J.D. Hinks // Canadian Entomologist. – 1968. – V. 100. – P. 40–50.

Bristow, C.M. Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. / C.M. Bristow // Journal of Animal Ecology. – 1984. – V. 53. – P. 715–726.

Bristow, C.M. Seasonal response of workers of the Allegheny mound ant, *Formica exsectoides* (Hymenoptera: Formicidae), to artificial honeydews of varying nutritional content / C.M. Bristow, E. Yanity // Great Lakes Entomol. – 1999. – V. 32. – P. 15–27.

Bronstein, J.L. The exploitation of mutualism / J.L. Bronstein // Ecology Letters. – 2001. – V. 4. – P. 277–287.

Büsgen, M. Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen / M. Büsgen // Zeitschrift für Naturwissenschaft (Jena). – 1891. – Bd. XXV. – 90 p.

Chen, Ch.Yu. Temperature effect on the growth of Buchnera endosymbiont in *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) / Ch.Yu. Chen, Ch.Yu. Lai, M.H. Kuo // Symbiosis. – 2009. – V. 49. – No. 1. – P. 53–59.

Cherix, D. Note prelinminaire sur la structure, la phenologie et la regime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. / D. Cherix // Insects Sociaux. – 1980. – V. 27. – No. 3. – P. 226–236.

Cherix, D. Relation between diet and polyethizm in *Formica* colonies / D. Cherix // From individual to collective behavior in social insects. – 1987. – V. 54. – P. 93–115.

Czaczkes, T.J. Cooperative Transport in Ants (Hymenoptera: Formicidae) and elsewhere / T.J. Czaczkes, F.L.W. Ratnieks // Myrmecological News. – 2013. – V. 18. – P. 1–11.

Czechowski, W. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland // W. Czechowski, A. Radchenko, W. Czechowska. – Warsaw: Museum and Institute of Zoology PAS, 2002. – 199 p.

Cook, S.C. Seasonality Directs Contrasting Food Collection Behavior and Nutrient Regulation Strategies in Ants / S.C. Cook, M.D. Eubanks, R.E. Gold, S.T. Behmer // PLoS ONE. – 2011. – V. 6(9). e25407.

Daniels, H. Facultative butterfly-ant interactions – the role of variation in composition of nectar secretions / H. Daniels // dissertation. – Bayreuth: University of Bayreuth, 2004. – 150 p.

Daniels, H. Nutrient composition of larval nectar secretions from three species of myrmecophilous butterflies / H. Daniels, G. Gottsberger, K. Fiedler // Journal of Chemical Ecology. – 2005. – V. 31. – No. 12. – P. 2805–2821.

Davidson, E.W. Microorganisms influence the composition of honeydew produced by the silverleaf whittfly, *Bemisia argentifolii* / E.W. Davidson, B.J. Segura, T. Steele, D.L. Hendrix // Journal of insect Physiology. – 1994. – V. 40. – P. 1069–1076.

Davidson, D.W. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies / D.W. Davidson, S.C. Cook, R.R. Snelling and T.H. Chua // Science. – 2003. – V. 300. – P. 969-972.

Davidson, D.W. Liquidfeeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications / D.W. Davidson, S.C. Cook, R.R. Snelling // Oecologia. – 2004. – V. 139. – P. 255-266.

Dejean, A. Influence of interspecific competition on the recruitment behavior and liquid food transport in the tramp ant species *Pheidole megacephala* / A. Dejean, J.L. Le Breton, J.P. Suzzoni, J. Orivel, C. Saux-Moreau // Naturwissenschaften. – 2005. – V. 92. P. 324–327.

Dejean, A. Surface tension strengths in the service of a ponerine ant: A new kind of nectar transport / A. Dejean, J.P. Suzzoni // Naturwissenschaften. – 1997. – V. 84. – P. 76–79.

Delabie, J.H.C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview / J.H.C. Delabie // Neotropical entomology. – 2001. – V. 30. – No. 4. – P. 501–516.

Delattre, O. Opportunist slave-making ants *Myrmoxenus ravouxi* discriminate different host species from a non-host species / O. Delattre, N. Chaline, S. Chameron, E. Lecoutev, P. Jaisson // *Insectes Sociaux*. - 2013. - V. 60. - No. 1. - P. 7-13.

Del-Claro, K. Ant-Homoptera interactions: do alternative sugar sources distract tending ants? / K. Del-Claro, P.S. Oliveira // *Oikos*. - 1993. - V. 68:- P. 202-206.

D'ettorre, P. Nestmate Recognition / P. D'ettorre, A. Lenoir // *Ant Ecology*. - 2010. - P. 194-209.

Dixon, A.F.G. Escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid, *Adalia decempunctata* (L.) / A.F.G. Dixon // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. - 1958. - V. 10. - P. 319-334.

Dobrzańska, J. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants / J. Dobrzańska // *Acta Biologicae*. - 1958. - V. 18. - P. 56-67.

Dobrzańska, J. Studies of the division of labour in ants genus *Formica* / J. Dobrzańska // *Acta Biologicae Experimentalis*. - 1959. - V. 19. - P. 57-81.

Dobrzańska, J. The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. / J. Dobrzańska // *Acta Biologicae Experimentalis*. - 1966. - V. 26. - No. 2. - P. 193-213.

Domisch, T. Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests / T. Domisch, L. Finér, S. Neuvonen, P. Niemelä, A.C. Risch, J. Kilpeläinen, M. Ohashi, M.F. Jurgensen // *Ecological Entomology*. - 2009. - V. 34. - P. 369-377.

Douglas, A.E. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions / A.E. Douglas // *J. Experimental Botany*. - 2006. - V. 57. - No. 4. - P. 747-754.

Douglas J.M. Behavioural coordination between an aphid (*Symydobius ablongus* von Heyden; Hemiptera: Callaphidae) and the ant that attends it (*Formica lugubris* Zetterstedt: Hymenoptera: Formicidae): an ethological analysis / J.M. Douglas, J.H. Sudd // *Animal Behaviour*. - 1980. - V. 28. - P. 1127-1139.

Eastop V.F. Some new synonyms in Aphididae (Hemiptera: Sternorrhyncha) / V.F. Eastop, R.L. Blackman // *Zootaxa*. – 2005. – V. 1089. – P. 1–36.

Eisner, T. A comparative study of the proventriculus of ants / T. Eisner // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. – 1957. – V. 116. – P. 439–490.

Eisner, T. The evolution and social significance of the ant proventriculus / T. Eisner, W.L. Brown // *Proceedings tenth international congress of entomology*. – 1958. – P. 503–508.

Eisner, T. Chemical ecology: on arthropods and how they live as chemists / T. Eisner // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. – 1972. – V. 65. – P. 123–137.

Fauna Europaea [Электронный ресурс] / Режим доступа: <http://www.faunaeur.org/>

Favret, C. Aphid Species File. Version 5.0/5.0 [дата обращения: 15.05.2015] / C. Favret // – 2015. – Режим доступа: <http://Aphid.SpeciesFile.org>.

Fiedler, K. Ant-associates of Palaearctic lycaenid butterfly larvae (hymenoptera: Formicidae; Lepidoptera: Lycaenidae) – a review / K. Fiedler // *Myrmecologische Nachrichten*. – 2006. – V. 9. – P. 77–87.

Fischer, M.K. 1997. Hierarchien im Mutualismus zwischen *Lasius niger* und verschiedenen honigtauproduzierenden Blattlausarten / M. Fischer, W. Völkl, K.H. Hoffmann // *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* – 1997. – V. 11. – P. 721–724.

Fischer, M.K. Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance / M. Fischer, K.H. Hoffmann, W. Völkl // *Oikos*. – 2001. – V. 92. – P. 531–541.

Fischer, M.K. Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids / M.K. Fischer, A.W. Shingleton // *Functional Ecology*. – 2001. – V. 15. – P. 544–550.

Fischer, M.K. Honeydew production and honeydew sugar composition of polyphagous black bean aphid, *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae) on various

host plants and implications for ant-attendance / M. Fischer, W. Völkl, K.H. Hoffmann // *European Journal of Entomology*. – 2005. - V. 102. – P. 155–160.

Fischer, M.K. Age-specific patterns in honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance / M.K. Fischer, W. Völkl, R. Schopf, K.H. Hoffmann // *Journal of Insect Physiology*. – 2002. – V. 48. – P. 319–326.

Fischer, M.K. Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids / M.K. Fischer, A.W. Shingleton // *Functional Ecology*. – 2001. – № 15. – P. 544–550.

Flatt, T. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits / T. Flatt, W.W. Weisser // *Ecology*. – 2000. – V. 81. – № 12. – P. 3522–3529.

Fokkema, N.J.I. Aphid honeydew, a potential stimulant of *Cochliobolus sativus* and *Septoria nodorum* and the competitive role of saprophytic mycoflora / N.J.L. Fokkema, I. Riphagen, R.J. Poot, C. deJong // *Transactions of the British Mycological Society*. – 1983. – V. 81. – P. 355–363.

Forbes, S.A. The corn root-aphis and its attendant ant. (*Aphis maidiradicis* Forbes and *Lasius niger* L., var. *americanus* Emery) / S.A. Forbes // U.S. Department of Agriculture, Division of Entomology. – 1906. – Bulletin 60. – P. 29–39.

Franks, N.R. Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae) / N.R. Franks // *Behavioral ecology and sociobiology*. – 1986. – V. 18, – P. 425–429.

Franks, N.R. Division of labour within teams of New World and Old World army ants / N.R. Franks, A.B. Sendova-Franks, C. Anderson // *Animal Behavior*. – 2001. – V. 62. – P. 635–642.

Gibernau, M. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp / M. Gibernau, A. Dejean // *Oecologia*. – 2001. – V. 126. – P. 53–57.

Gomez, J.M. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats / J.M. Gomez, R. Zamora, D.G.J.A. Hodar // *Oecologia*. – 1996. – V. 105. – P. 236–242.

Grasso, D.A. Extrafloral-nectar-based partner manipulation in plant–ant relationships / C. Pandolfi, N. Bazihizina, D. Nocentini, M. Nepi, S. Mancuso // *AoB PLANTS*. - 2015. – No. 7. - plv002. - doi:10.1093/aobpla/plv002

Gridina, T.I. Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the Distribution of Predatory Arthropods in Forest Ecosystems / T.I. Gridina // *Memorabilia Zoologica. Bulletin of the Polish Academy of Sciences*. – 1990. – V. 44. – P.21–36.

Gromysz-Kałkowska, K. Ethological defence mechanisms in insects. II. Active defence / K. Gromysz-Kałkowska, A. Unkiewicz-Winiarczyk // *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska*. – 2011. – Polonia, LXVI(1). – Sectio C. – P. 143–153.

Grostal, P. Direct and Indirect Cues of Predation Risk Influence Behavior and Reproduction of Prey: a Case for Acarine Interactions / P. Grostal, M. Dicke // *Behavioral Ecology*. – 1999. – V. 10. – P. 422–427.

Hartbauer, M. Collective Defense of *Aphis nerii* and *Uroleucon hypochoeridis* (Homoptera, Aphididae) against Natural Enemies / M. Hartbauer // *PLoS ONE*. - 2010. – V. 5. – No. 4. - e10417. doi:10.1371/journal.pone.0010417

Heie, O.E. Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea) / O.E. Heie // *Spolia Zool. Musei Hauniensis*. – 1967. – V. 26. – P. 1–274.

Heie, O.E. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. III. Family Aphididae: subfamily Pterocommatinae & tribe Aphidini of subfamily Aphidinae / O.E. Heie. – Leiden: E.J. Brill/Scandinavian Science Press Ltd., 1986. – 317 p.

Holman, J. Host plant catalog of aphids: Palearctic Region / J. Holman. – Netherlands: Springer, 2009. – 1140 p.

Horstmann, K. The behavior of foraging wood ants *Formica polyctena* workers outside the nest / K. Horstmann // *Waldhygiene*. – 1975. – V. 11. – P. 1–12.

Hölldobler, B. The ants / B. Hölldobler, E.O. Wilson. – Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 1990. – 732 p.

Huber, P. Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes / P. Huber. – Paris, 1810. – 328 p.

Huber, P. The natural history of ants / P. Huber. – London, 1820. – 398 p.

Hussain, A. Sugar, organic acid, phenolic acid and plant growth regulator content of extracts of honeydew of the aphid *Myzus persicae* (Hom. Aphididae) and of its host plant *Raphanus sativus* / A. Hussain, J.M.S. Forrest, A.F.G. Dixon // *Annals of Applied Biology*. – 1974. – V. 78. – № 1. – P. 65–73.

Hübner, G. Differential interactions between an aphid endohyperparasitoid and three honeydew-collecting ant species: a field study of *Alloxysta brevis* (Thomson) (Hymenoptera: Alloxystidae) / G. Hübner // *Journal of Insect Behavior*. – 2000. – V. 13. – No. 5. – P. 771–784.

Inouye, B.D. Ant mutualists alter the composition and attack rate of the parasitoids community for the gall wasp *Disholcaspis eldoradensis* (Cynipidae) / B.D. Inouye, A.A. Agrawal // *Ecological Entomology*. – 2004. – V. 29. – P. 692–696.

Jeanne, R.L. The organization of work of in *Polybia occidentalis*: the costs and benefits of specialization in a social wasp. / R.L. Jeanne // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1986. – V. 19. – P. 333–341.

Jeanne, R.L. Polyethism. The Social Biology of Wasps / R.L. Jeanne. – New York: Cornell University Press, 1991. – P. 389–425.

Jeanne, R.L. Foraging in Social Wasps. Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches (contemporary topics in entomology) / R.L. Jeanne, B.J. Taylor. – CRC Press, 2009. – P. 53–79.

Jeanson, R. Emergence of increased division of labor as a function of group size / R. Jeanson, J.H. Fewell, R. Gorelick, S.M. Bertram // Behavioral ecology and socio-biology. – 2007. – V. 62. – P. 289–298.

Johnson, C. *Acropyga* and *Azteca* Ants (Hymenoptera: Formicidae) with Scale Insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 Million Years of Intimate Symbiosis / C. Johnson, D. Agosti, J.H. Delabie, K. Dumpert, D.J. Williams, M. Tschirnhaus, U. Maschwitz // American Museum Novitates. – 2001. – N. 3335. – P. 1–18.

Kaneko, S. Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoid / S. Kaneko // Ecological research. – 2003. – V. 18. – P. 199–212.

Kaneko, S. Predator and parasitoid attacking ant-attended aphids: Effects of predator presence and attending ant species on emerging parasitoid numbers / S. Kaneko // Ecological Research. – 2007. – V. 22. – No. 3. – P. 451–458.

Karsai, I. Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequences of colony size / I. Karsai, J.W. Wenzel // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1998. – V. 95. – P. 8665–8669.

Karhu, K.J. Effects of ant exclusion during outbreaks of a defoliator and a sap-sucker on birch / K.J. Karhu // Ecological Entomology. – 1998. – V. 23. – P. 185–194.

Katayama, N. Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae) / N. Katayama, N. Suzuki // Applied Entomology and Zoology. – 2003. – V. 38. – P. 427–433.

Kennett, C.E. Defense mechanism exhibited by larvae of *Chrysopa californica* Coq. (Neuroptera, Chrysopidae) / C.E. Kennett // Pan-Pacific Entomologist. - 1948. – V. 24. - P. 209-211.

Kiss, A. Melezitose, aphids and ants / A. Kiss // *Oikos*. – 1981. – V. 37. – P. 382.

Kloft, W. Versuche einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen zwischen Ameisen und Aphiden / W. Kloft // *Biologisches Zentralblatt* Bd. – 1959. – Bd. 78. – S. 863–870.

Kunkel, H. Fortschritte auf dem Gebiet der Honigtau-Forschung / H. Kunkel, W. Kloft // *Apidologie*. – 1977. – Bd. 8. – S. 369–391.

Lahav, S. Direct Behavioral Evidence for Hydrocarbons as Ant Recognition Discriminators / S. Lahav, V. Soroker, A. Hefetz, R.K. Vander Meer // *Naturwissenschaften*. – 1999. – V. 86. – P. 246–249.

LaMunyon, C.W. Use and effect of an anal defensive secretion in larval Chrysopidae (Neuroptera). / C.W. LaMunyon, P.A. Adams // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1987. – V. 80. – P. 804–808.

LaPolla, J.S. Ants and the Fossil Record / J.S. LaPolla, G.M. Dlussky, V. Perrichot // *Annu. Rev. Entomol.* - 2013. – V. 58. – P. 609–630.

Liepert, C. Recognition of aphid parasitoids by honeydew-collecting ants: the role of cuticular lipids in a chemical mimicry system / C. Liepert, K. Dettner // *Journal of Chemical Ecology*. – 1993. – V. 19. – P. 2143–2153.

Liepert, C. Role of cuticular hydrocarbons of aphid parasitoids in their relationship to aphid-attending ants / C. Liepert, K. Dettner // *J. Chem. Ecol.* – 1996. – V. 22. – P. 695–707.

Lohman, D.J. Convergence of chemical mimicry in a guild of aphid predators / D.J. Lohman, Q. Liao, N.E. Pierce // *Ecological Entomology*. – 2006. - V. 31(1). – P. 41–51.

Losey, J. E., The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behavior. / J.E. Losey, R.F. Denno // *Ecological Entomology*. – 1997. – V. 23. – P. 53–61.

Lundgren, J.G. Relationships of natural enemies and non-prey foods / J.G. Lundgren // *Progress in biological control*. – 2009. – V. 7. – P. 1–439.

Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L. and Detrain, C. How does colony growth influence communication in ants? / A.-C. Mailleux, J.-L. Deneubourg, C. Detrain // *Insectes Sociaux*. – 2003. – V. 50. – P. 24–31.

Majerus, M.E.N. Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds / M.E.N. Majerus, J.J. Sloggett, J. Godeau, J. Hemptinne // *Population Ecology*. – 2007. – V. 49. – P. 15–27.

Maschwitz, U. New trophobiotic symbioses of ants with south east asian bugs / U. Maschwitz, B. Fiala, W.R. Dolling // *Journal of Natural History*. – 1987. – V. 21. – P. 1097–1107.

Matsuura, K. Aphid egg protection by ants: a novel aspect of mutualism between the tree-feeding aphid *Stomaphis hirukawai* and its attendant ant *Lasius productus* / K. Matsuura, T. Yashiro // *Naturwissenschaften*. – 2006. – V. 93. – P. 506–510.

Maurizio, A. Honigtau – Honigtauhonig / A. Maurizio // *Waldtracht und Waldhonig in der Imkerei*. – Munich: Ehrenwirth, 1985. – P. 268–295.

Michel, E. Beiträge zur Kenntnis von *Lachnus (Pterochlorus) roboris* L., einer wichtigen Honigtauerzeugerin an der Eiche / E. Michel // *Z. Angew. Entomol.* – 1942. – V. 29. – P. 243–281.

Miñarro, M. Role of ants in structuring the aphid community on apple / M. Miñarro, G. Fernández-Mata, P. Medina / M. Minarro, G. Fernandez-Mata, P. Medina // *Ecological Entomology*. – 2010. – V. 35. – P. 206–215.

Milbrath, L.R. Prey specificity in *Chrysopa*: an interspecific comparison of larval feeding and defensive behavior / L.R. Milbrath, M.J. Tauber, C.A. Tauber // *Ecology*. – 1993. – V. 74. – P. 1384–1393.

Mittler, T.E. Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae) - II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew / T.E. Mittler // *Journal of experimental biology*. – 1958. – V. 35. – P. 74–84.

Mondor, E. Ontogeny of alarm pheromone secretion in Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum* / E. Mondor, D.S. Baird, K.H. Slessor, B.D. Roitberg // Journal of chemical ecology. – 2000. – V. 26. – No. 12. – P. 2875–2882.

Mondor, E.B. Cornicle length in Macrosiphini aphids: a comparison of ecological traits / E.B. Mondor, B.D. Roitberg, B. Stadler // Ecological entomology. – 2002. – V. 27. – P. 758–762.

Morales, M.A. Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracid mutualism / M.A. Morales // Ecology. – 2000. – V. 81. – No. 2. – P. 482–489.

Moreau, C.S., Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. / C.S. Moreau, C.D. Bell, R. Vila, S.B. Archibald, N.E. Pierce // Science. – 2006. – V. 312. – P. 101-104.

Müller, C.B. Indirect interactions in aphid-parasitoid communities / C.B. Müller, H. C. J. Godfray // Res Popul Ecol. – 1999. – V. 41. – P. 93–106.

Nagy, C. Effects of exclusion or supplementary honey feeding on the common black ant, *Lasius niger* (L.), on aphid populations and natural enemies on apple / C. Nagy, V. Marko, J. Cross // IOBC/WPRS Bulletin. – 2007. – V. 30. – P. 43–50.

Nixon, G.E.J. The association of ants with aphids and coccids / G.E.J. Nixon // Commonwealth Institute of Entomology. – 1951. – P. 1–35.

Novgorodova, T.A. Ant-aphid interactions in multispecies ant communities: Some ecological and ethological aspects / T.A. Novgorodova // European Journal of Entomology. – 2005. – V. 102. – P. 495–501.

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

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.

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

Novgorodova, T.A. The degree of protection different ants (Hymenoptera: Formicidae) provide aphids (Homoptera: Aphididae) against aphidophages / T.A. Novgorodova, A.V. Gavrilyuk // *European Journal of Entomology*. – 2012. – V. 109. – P. 187-196.

Oekland, F. Maur og blanus / F. Oekland // *Naturen (Bergen)*. – 1930a. – V. 54. – P. 304–309.

Oekland, F. Wieviel «Blattlauszucker» verbraucht die Rote Waldameise (*Formica rufa* L.) / F. Oekland // *Biol. Zbl.* – 1930b. – V. 50. – P. 449–459.

Offenberg, J. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids / J. Offenberg // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2001. – V. 49. – P. 304–310.

Oliver, T.H. When are ant-attractant devices a worthwhile investment? *Vicia faba* extrafloral nectarines and *Lasius niger* ants / T.H. Oliver, J.M. Cook, S.R. Leather // *Popul. Ecol.* – 2007. – V. 49. – P. 265–273.

Oliver, T.H. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants / T.H. Oliver, S.R. Leather, J.M. Cook // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2008. – V. 21. – P. 1597–1608.

Özdemir, I. Investigations of the associated between aphids and ants on wild plants in Ankara province (Turkey) / I.Özdemir, N. Aktaç, S. Toros, N. Kılınçer and M.O. Gürkan // *Munis Entomology & Zoology*. - 2008. – V.3. – No.2. – P. 606-613.

Pålsson, K.J. Ants tending host-alternating aphids in different habitats: mutualism or exploitation? / K.J. Pålsson // *Department of ecology and crop production sciences*. – 2002. – V. 53. – P. 1–12.

Perkovsky, E.E. Syninclusions of Ants *Lasius schiefferdeckeri* (Hymenoptera, Formicidae) and Aphids *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) in Rovno and

Saxonian Ambers / E.E. Perkovsky // Vestnik Zoologii. – 2007. – V. 41. – No. 2. – P. 181–185.

Perkovsky, E.E. On Finding a Single-Clawed Aphid, *Germaraphis unguate* (Homoptera, Aphidinea), in a Syninclusion with the Ant *Monomorium mayrianum* (Hymenoptera, Formicidae) in the Saxonian Amber / E.E. Perkovsky // Paleontological Journal. – 2009. – V. 43. – No. 9. P. 1006–1007.

Phillips, I.D. Defensive behavior of ants in a mutualistic relationship with aphids / I.D. Phillips, C.K.R. Willis // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2005. – V. 59. – P. 321–325.

Pierce, N.E. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera) / N.E. Pierce, M.F. Braby, A. Heath, D.J. Lohman, J. Mathew, D.B. Rand, M.A. Travassos // Annual Review of Entomology. – 2002. – V. 47. – P. 733–771.

Pontin, A.J. Observations on the keeping of aphid eggs by ants of the genus *Lasius* (Hym., Formicidae) / A.J. Pontin // Entomologist's Monthly Magazine. – 1960. – V. 96. – P. 198–199.

Pontin, A.J. The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.) / A.J. Pontin // Ecological Entomology. – 1978. – V. 3. – P. 203–207.

Quednau, F.V. Atlas of the Drepanosiphini aphids of the world. Part II: Panaphidini Oestlund, 1923 - Panaphidina Oestlund, 1923 (Hemiptera: Aphididae: Calaphidinae) / F. V. Quednau. – Gainesville: The American Entomological Institute, 2003. – 302p.

Rauch, G. The influence of ant-attendance on aphid behaviour investigated with the electrical penetration graph technique / G. Rauch, J.-C. Simon, B. Chaubet, L. Haack, T. Flatt, W.W. Weisser // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2002. – V. 102. – P. 13–20.

Remaudière, G. Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphididae) / G. Remaudière, M. Remaudière. – Paris: INRA, 1997. – 473 p.

Reznikova, Zh.I. Interspecific communication among ants / Zh.I. Reznikova // Behaviour. – 1982. – V. 80. – P. 84–95.

Reznikova, Zh. Information theory approach to communication in ants / Zh. Reznikova, B. Ryabko // Sensory Systems and Communication in Arthropods, Advances in Life Science. – 1990. – P. 305-308.

Reznikova, Zh. Experimental study of the ants' communication system, with the application of the Information Theory approach / Zh. Reznikova, B. Ryabko // Memorabilia Zoologica. – 1994. – V. 48. – No. 2. – P. 219–236.

Reznikova, Zh.I. Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition / Zh. I. Reznikova. – Cambridge: Cambridge University Press, 2007. – 488 p.

Richardson, S.J. How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub-Arctic heath. / S.J. Richardson, M.C. Press, A.N. Parsons, S.E. Hartley // Journal of Ecology. – 2002. – Vol. 90. – P. 544–556.

Rissing, S.W. Foraging specialization of individual seed-harvester ants / S.W. Rissing // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 1981. – V. 9. – P. 149–152.

Robinson, G.E. Regulation of division of labor in insect societies / G.E. Robinson // Annual Review of Entomology. – 1992. – V. 37. – P. 637–665.

Robson, S.K. Resource assessment, recruitment behavior and the organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae) / S.K. Robson, J.F.A. Traniello // Journal of Insect Behavior. – 1998. – V. 11. – P. 1–22.

Robson, S.K. Transient division of labor and behavioral specialization in the ant *Formica schaufussi* / S.K. Robson, J.F.A. Traniello // Naturwissenschaften. – 2002. – V. 89. – P. 128–131.

Rosengren, R. Foraging strategy of wood ants, *Formica rufa* group. Pt 1. Age polyethism and topographic traditions / R. Rosengren // Annales Zoologici Fennici. – 1971a. – V. 149. – P. 1–30.

Rosengren, R. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) / R. Rosengren // *Annales Zoologici Fennici*. – 1971b. – V. 133. – P. 1–105.

Rosengren, R. The foraging system of a red wood ant colony (*Formica* s. str.) - collecting and defending food through an extended phenotype / R. Rosengren, L. Sundstrom // *Experientia Supplementum*. – 1987. – V. 54. – P. 117–137.

Rosengren, R. The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines: a ghost of mutualism past? / R. Rosengren, L. Sundström // *Ant-plant interactions*. – 1991. – P. 80–91.

Rotheray, G.E. Colour, shape and defense in aphidophagous syrphid larvae (Diptera) / G.E. Rotheray // *Zoological Journal of The Linnean Society*. – 1986. – V. 88. – P. 201–216.

Sakata, H. How an ant decides to prey or to attend aphids / H. Sakata // *Review of Population Ecology*. – 1994. – V. 36. – № 1. – P. 45–51.

Sakata, H. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae) / H. Sakata // *Review of Population Ecology*. – 1995. – V. 37. – No. 2. – P. 159–164.

Sakata, H., Katayama N. Ant defence system: a mechanism organizing individual responses into efficient collective behaviour / H. Sakata, N. Katayama // *Ecological research*. – 2001. – № 16. – P. 395–403.

Sapp, J. 1994. *Evolution by Association: A History of Symbiosis* / J. Sapp. – Oxford: Univ. Press, 1994. – P. 255.

Schmutterer, H. Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen-Trophobie / H. Schmutterer // *Z. Angew. Entomol.* – 1956. – Bd. 39. – H. 2. – S. 178–185.

Seifert, B. 2000. A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera, Formicidae)

Shapiro-Ilan, D.I. Virulence of Hypocreales fungi to pecan aphids (Hemiptera: Aphididae) in the laboratory / D.I. Shapiro-Ilan, T.E. Cottrell, M.A.

Jackson, B.W. Wood // *Journal of Invertebrate Pathology*. – 2008. – V. 99. – No. 3. – P. 312–317.

Shcherbakov, D.E. Fern sawfly larvae *B. fuliceti* Klug, 1834 (Hymenoptera: Blasticotomidae) are visited by ants: a new kind of trophobiosis / D.E. Shcherbakov // *Russian Entomological Journal*. – 2006. – V. 15. – No. 1. – P. 67–72.

Shingleton, A.W. The origin of a mutualism: a morphological trait promoting the evolution of ant-aphid mutualisms / A.W. Shingleton, D.L. Stern, W.A. Foster // *Evolution*. – 2005. – V. 59. – No. 4. – P. 921–926.

Shingleton, A.W. Ant tending influences soldier production in a social aphids / A.W. Shingleton, W.A. Foster // *Proceedings of the Royal Society of London*. – 2000. – V. 267. – P. 1863–1868.

Shiran, E., Mossadegh, M.S. and Esfandiari, M. 2013. Mutualistic ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with aphids in central and southwestern parts of Iran / E. Shiran, M.S. Mossadegh and M. Esfandiari // *Journal of Crop Protection*. - 2013. – V.2 – No.1 – P. 1-12.

Skinner, G.J. An experimental investigation of interrelationships between the wood ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores / G.J. Skinner, J.B. Wittaker // *Journal of Animal Ecology*. – 1981. – V. 50. – P. 313–326.

Smith, R.A. Coexistence of three specialist aphids on common milkweed, *Asclepias syriaca* / R.A. Smith, K.A. Mooney, A.A. Agrawal // *Ecology*. – 2008. – V. 89. – No. 8. – P. 2187–2196.

Stadler, B. The relative importance of host plant, natural enemies and ants in the evolution of life-history characters of aphids. / B. Stadler // *Springer Verlag*. – 1997. – P. 241–256.

Stadler, B. Ecology and evolution of aphid-ant interaction / B. Stadler, A.F.G. Dixon // *Annual Review Of Ecology Evolution And Systematics*. – 2005. – V. 36. – P. 345–372.

Stadler, B. Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants / B. Stadler B., A.F.G. Dixon, P. Kindlmann // Ecology Letters. – 2002. – V. 5. P. 216–222

Stadler, B. A comparative analysis of morfological and ecological characters of European aphids and lycaenids in relation to ant attendance / B. Stadler, P. Kindlmann, P. Smilauer, K. Fiedler // Oecologia. – 2003. – V. 135. – P. 422–430.

Stebaev, I.V. Two interaction types of ants living in steppe ecosystems in South Siberia / I.V. Stebaev, J. Reznikova // Ecologia Polska. – 1972. – V.20. – P.103–109.

Steinkraus, D.C. Factors affecting transmission of fungal pathogens of aphids / D.C. Steinkraus // J. Invertebr. Pathol. – 2006. – V. 92. – P. 125–131. (doi:10.1016/j.jip.2006.03.009)

Stern, D.L. The evolution of soldiers in aphids / D.L. Stern, W.A. Foster // Biological Reviews. – 1996. – V. 71. – P. 27–79.

Styrsky, J.D. Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects / J.D. Styrsky, M.D. Eubanks // Proceedings of the Royal Society. – 2007. – V. 274. – P. 151–164.

Sudd, J.H. Ant aphid mutualism / J.H. Sudd // Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control. – 1987. – V. A. – P. 355–365.

Sundström, L. Foraging responses of *Formica truncorum* (Hymenoptera; Formicidae): exploiting stable vs spatially and temporally variable resources / L. Sundström // Insectes Sociaux. – 1993. – V. 40. – P. 147–161.

Szentkirályi, F. Ecology and habitat relationships / F. Szentkiralyi // Lacewings in the Crop Environment. – 2001. – P. 82–115.

Takeda, S. Effects of ant-attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid *Aphis craccivora* Koch. / S. Takeda, K. Kinomura, H. Sakurai // Applied Entomology and Zoology. – 1982. – V. 17. – P. 133–135.

Thomas, M.L. Colony size affects division of labour in the ponerine ant *Rhytidoponera metallica* / M.L. Thomas, M.A. Elgar // *Naturwissenschaften*. – 2003. – V. 90. – P. 88–92.

Tilles D.A. The influence of the carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids (*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) in a giant sequoia forest / D.A. Tilles, D.L. Wood // *Canadian Entomologist*. – 1982. – V. 114. – P. 1133–1142.

Tobin, J.E. Ants as primary consumers: diet and abundance in Formicidae / J.E. Tobin // In: J.H. Hunt, C.A. Nalepa (Eds.): *Nourishment and evolution in insect societies*. – 1994. – Westview Press, Boulder. - P. 279-307.

Tokunaga, E. Colony growth and dispersal in the ant-tended aphid, *Aphis craccivora* Koch, and the non-ant-tended aphid, *Acyrtosiphon pisum* Harris, under the absence of predators and ants / E.Tokunaga, N. Suzuki // *Population Ecology*. – 2008. – V. 50. – P. 45–52.

Traniello, J.F.A. Social and individual responses to environmental factors in ants / J.F.A. Traniello // *Experientia Supplementum. Behavior in Social Insects*. – 1987. – V. 54. – P.63–80.

Traniello, J.F.A. Variation in foraging behavior among workers of the ant *Formica schaufussi*: ecological correlates of search behavior and the modification of search pattern / J.F.A. Traniello // *Interindividual behavioral variability in social insects*. – 1988. – P. 91–112.

Vandenberg, J.D. Standardized bioassay and screening of *Beauveria bassiana* and *Paecilomyces fumosoroseus* against the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) / J.D. Vandenberg // *Journal of Economic Entomology*. – 1996. – V. 89. – P. 1418–1423.

Vepsäläinen, K. Ant-aphid interaction and territorial dynamics of wood ants / K. Vepsäläinen, R. Savoläinen // *Memorabilia Zoologica*. – 1994. – V. 48. – P. 251–259.

Unkiewicz-Winiarczyk, A. Ethological defence mechanisms in insects. III. Chemical defence. / A. Unkiewicz-Winiarczyk, K. Gromysz-Kałkowska // *Annales*

Universitaetis Mariae Curie-Sklodowska. – 2012. – LXVII(2). – Sectio C. – P. 63–73.

Völkl, W. Chemical and tactile communication between the root aphid parasitoid *Paralipsis enervis* and trophobiotic ants: consequences for parasitoid survival / W. Völkl, C. Liepert, R. Birnbach, G. Hubner, K. Dettner // *Experientia*. – 1996. – V. 52. – No. 7. – P. 731–738.

Völkl, W. Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences / W. Völkl, J. Woodring, M. Fischer, M.W. Lorenz, K.H. Hoffmann // *Oecologia*. – 1999. – V. 118. – P. 483–491.

Waldkircher, G. Description of new shieldbug (Heteroptera: Plataspidae) and its close association with a species of ant (Hymenoptera, Formicidae) in Southeast asia / G. Waldkircher, M.D. Webb, U. Maschwitz // *Tijdschrift voor entomologie*. – 2004. – V. 147. – P. 21–28.

Way, M.J. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // *Annual Review of Entomology*. – 1963. – V. 8. – P. 307–344.

Weir, J.S. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Part I / J.S. Weir // *Insectes Sociaux*. – 1958a. – V. 1. – P. 87–128.

Weir, J.S. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Part II / J.S. Weir // *Insectes Sociaux*. – 1958b. – V. 3. – P. 315–339.

Wellenstein, G. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*F.rufa* L.) / G. Wellenstein // *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten*. – 1952. – V. 59. – P. 430–451.

Wheeler, N.A. 1914. The ants of the Baltic amber / N.A. Wheeler // *Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg*. - 1914. – V. 55. – P. 1–142.

Wilson, E.O. *The Insect Societies* / E.O. Wilson. – Harvard University Press, 1971. – pp. 1–548.

Wilson, E.O. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily / E.O. Wilson, F.M. Carpenter, W.L.J. Brown // *Psyche*. – 1967. – V. 74. – P. 1–19.

Wilson, E.O. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation / E.O. Wilson, B. Hölldobler // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2005. – V. 102. – P. 7411–7414.

Woodring, J. Honeydew amino acids in relation to sugars and their role in the establishment of ant-attendance hierarchy in eight species of aphids feeding on tansy (*Tanacetum vulgare*) / J. Woodring, R. Wiedemann, M.K. Fischer, K.H. Hoffmann, W. Völkl // Physiological Entomology. – 2004. – V. 29. – P. 311–319.

Woodring, J. Oligosaccharide synthesis regulates gut osmolality in the antattended aphid *Metopeurum fuscoviride* but not in the unattended aphid/*Macrosiphoniella tanacetaria* / J. Woodring, R. Wiedemann, W. Volkl, K.H. Hoffmann // Journal of Applied Entomology. – 2007. – V. 131. – P. 1–7. doi:10.1111/j.1439-0418.2006.01091.x

Yao, I., Ant attendance changes the sugar composition of the honeydew of the depanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola* / I. Yao, A. Akimoto // Oecologia. – 2001. – V. 128. – P. 36–43.

Zoebelein, G. Versuche zur Feststellung des Honigtauertrages von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen / G. Zoebelein // Z. Angew. Entomol. – 1954. – Bd. 36. – H. 3. – S. 358–362.

Zoebelein, G. Der Honigtau als Nahrung der Insecten. Teil II / G. Zoebelein // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. – 1956. – Bd. 39. – S. 129–167.

## **ПРИЛОЖЕНИЕ**

## **Список 1. Районы и пункты сбора на исследованной территории**

**Новосибирская область:** Новосибирский район (г. Новосибирск (включая Академгородок, с. Нижняя Ельцовка и дендрологический парк), с. Боровое, с. Жеребцово, п. Железнодорожный, с. Барышево), Черепановский район (с. Романово), Сузунский район (с. Виноград, с. Мереть), Болотнинский район (г. Болотное), Бердский район (окр. г. Бердск) и Карасукский район (окр. г. Карасук, п. Троицкое), Тогучинский район (с. Буготак, с. Лебедево, д. Калаганово).

**Курганская область:** Притобольный район (с. Темляково, с. Глядянское, д. Боровлянка, с. Утятское), Лебяжье-евский район (с. Лисье, п. Лебяжье), Юргамышский район (д. Острова, с. Окуневское), Кетовский район (с. Костоусово, с. Колташово, п. Утяк, с. Бараба, с. Белый Яр, с. Шепотково, п. Увал), Курган (п. Глинки, п. Керамзитный, п. Сиреневый), Куртамышский район (г. Куртамыш, с. Узково), Каргапольский район (с. Осиновское), Шадринский район (с. Соровское), Мокроусовский р-н (с. Мокроусово, д. Михайловка), Белозерский р-н (д. Нижнее Тобольное), Целинный район (с. Костыгин Лог, с. Приозерное), Шумихинский район (г. Шумиха).

**Республика Алтай:** Турочакский район (п. Артыбаш, п. Иогач, с. Кебезень, с. Верх-Бийск, п. Яйлю, кордоны Обога и Беле, на склонах и вершинах гор Арча (1904 м н.у.м.) и Эвричала (2050 м н.у.м.)), Шебалинский район (с. Черга, п. Усть-Сема, с. Верх-Кукуя, с. Мухорчерга, с. Ильинка, на склонах и в окр. гор Гладких и Белок-Мухор-Черга, хребет Чергинский), Кош-Агачский район (с. Курай, южный склон Курайского хребта, северный склон Северо-Чуйского хребта, долина р. Актру, р. Нарын-Гол, плато Укок (долины рек: Тара, Джазатор, Аккалаха, Карабулак, Жумалы; озера Кальджинкуль и Кальджинкуль-Бас), Усть-Коксинский район (с. Мульта), Майминский район (с. Рыбалка).

**Алтайский край:** Солтонский район (окр. с. Сайдып, с. Нижняя-Ненинка), Алтайский район (окр. с. Алтайское, с. Сараса, п. Басаргино).

## Список 2. Биотопы, в которых проводился сбор материала

**Новосибирская и Курганская область:** сосновые боры; березово-сосновые и сосново-березовые леса; осиново-березовые колки; разнотравные луга; приколочные остепненные луга; разнотравно-дерновинно-злаковые степи; солончаки; сады; поля.

**Алтай:** пихтово-кедровая тайга (в т.ч. на вырубках); березово-осиновые леса; березово-еловые долинные леса; елово-кедровая и елово-пихтово-кедровая тайга; кедровая тайга; редколесья с лугами и ерниками (в т.ч. на скалах); ерниковая, каменистая и каменисто-луговая тундра; луговые степи и остепненные луга; остепненные луга с лиственнично-березовыми перелесками; лиственнично-березовые леса; осиново-березовые леса; сосново-березовые леса; сильно разреженные березово-лиственничные леса; парковые лиственничные леса; мелколиственно-хвойные леса с преобладанием ели; лиственнично-кедровые леса (в т.ч. на вырубках); крупные поселки в пределах лугово-степных низкогорий; малые поселки в пределах лесостепных и лесных среднегорий; поля.



Рис. 1. Фотографии рабочих участков. А - Разнотравно-злаковая степь с березовым колком в окр. г. Карасук, Новосибирская обл. Б - Пихтово-кедровый лес в окр. п. Артыбаш, Республика Алтай.

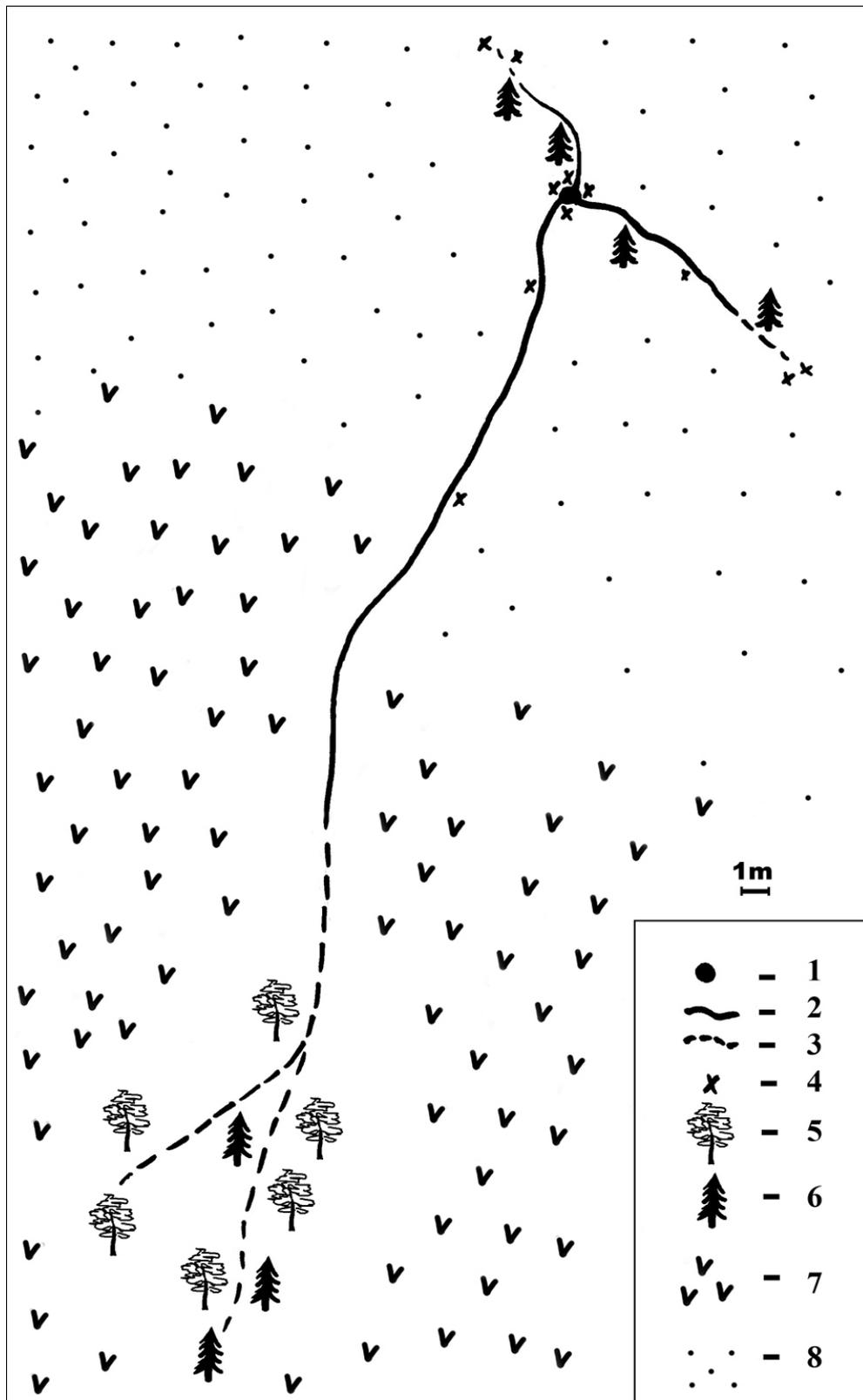


Рис. 2. Схема кормового участка исследованной семьи *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). 1 – гнездо; кормовая дорога: углубленная часть – 2, неуглубленная – 3; кормовые растения: 4 – карликовая березка, 5 – сосна сибирская, 6 – лиственница. 7 – лиственнично-кедровый лес, 8 - ерниковая тундра.

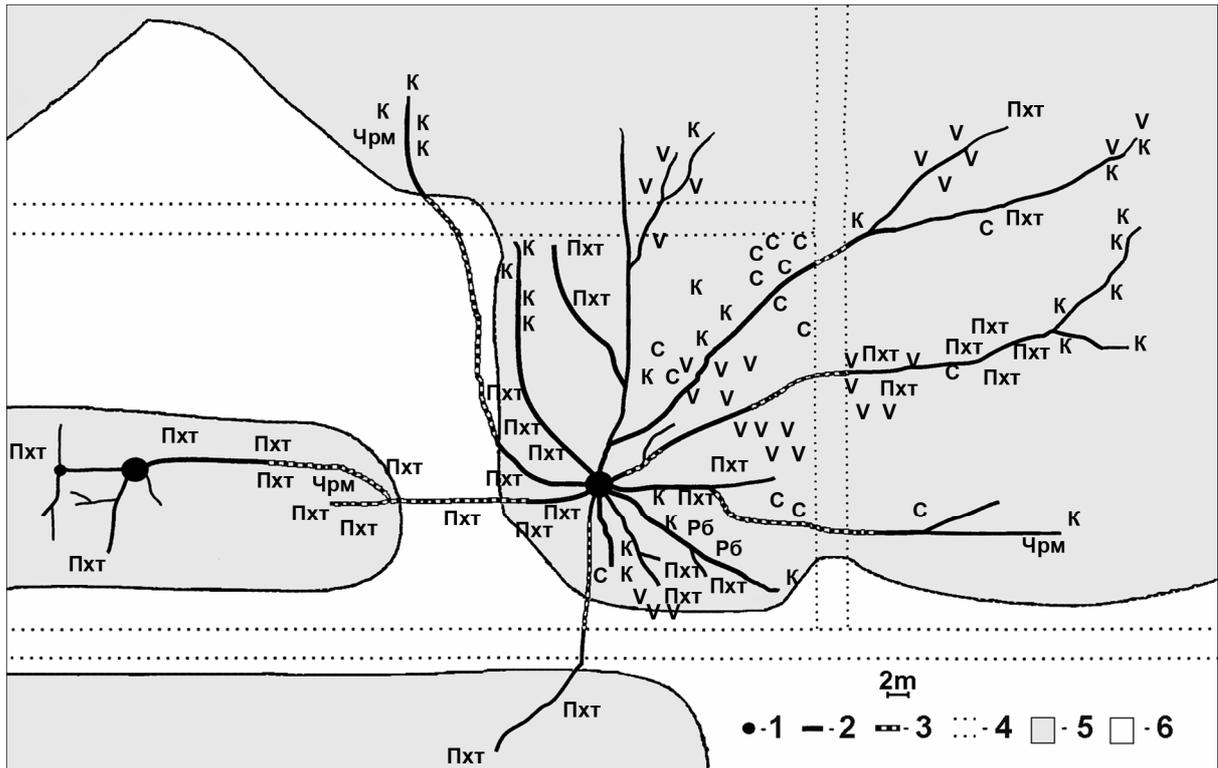


Рис. 3. Схема кормового участка *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae). 1 – гнездо; кормовая дорога: неуглубленная часть (поток фуражиров) – 2, углубленная – 3; 4 – лесные грунтовые дороги; 5 – пихтово-сосновый лес, 6 – опушка леса (злаково-разнотравный луг). Кормовые растения: Пхт – пихта, К – кедр, Чрм – черемуха, Рбн – рябина, С – смородина, V – папоротник.

Таблица 1

Использование муравьями различных источников углеводной пищи на исследованной территории. ( - – нет данных, ± – используют источник посредством рабов)

	Муравьи	Тли	Кокциды	Цикадки	Личинки <i>B. filiceti</i>	Сок древесных растений	Флоральные нектарники	Экстрафлоральные нектарники	Личинки голубя-нок
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	<b>Formicinae</b>								
1	<i>Formica (Formica) aquilonia</i> Yarr.	+	-	-	+	+	-	+	-
2	<i>F. (F.) lugubris</i> Zett.	+	-	-	+	+	-	-	-
3	<i>F. (F.) polyclena</i> Först.	+	-	-	+	+	-	+	-
4	<i>F. (F.) rufa</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-
5	<i>F. (F.) truncorum</i> Fabr.	+	-	-	+	+	-	-	-
6	<i>F. (F.) pratensis</i> Retz.	+	+	+	-	+	+	-	-
7	<i>F. (Raptiformica) sanguinea</i> Latr.	+	-	+	-	-	-	-	-
8	<i>F. (Serviformica) candida</i> F. Smith	+	+		-	-	+	-	-
9	<i>F. (Serviformica) cinerea</i> Mayr	+	-	-	-	-	-	-	-
10	<i>F. (Serviformica) fusca</i> L.	+	+	+	+	+	+	-	-
11	<i>F. (Serviformica) gagatoides</i> Ruzs.	+	+	-	-	-	+	-	-
12	<i>F. (Serviformica) cunicularia</i> Latr.	+	-	+	-	+	+	-	-
13	<i>F. (Serviformica) kozlovi</i> Dluss.	+	-	-	-	-	+	-	-

Продолжение таблицы									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
14	<i>F. (Serviformica) lemani</i> Bondr.	+	-	-	-	-	+	-	-
15	<i>F. (Serviformica) rufibarbis</i> (Fabr.)	+	-	-	-	-	-	-	-
16	<i>F. (Serviformica) subpilosa</i> Ruzs.	+	-	-	-	-	+	-	-
17	<i>F. (Serviformica) uralensis</i> Ruzs.	+	-	-	-	-	-	-	-
18	<i>F. (Coptoformica) exsecta</i> Nyl.	+	+	+	+	-	+	-	-
19	<i>F. (Coptoformica) forsslundi</i> Lohm.	+	-	-	-	-	+	-	-
20	<i>F. (Coptoformica) manchu</i> Wheel.	+	-	-	-	-	+	-	-
21	<i>F. (Coptoformica) pisarskii</i> Dluss.	+	-	-	-	-	+	-	-
22	<i>F. (Coptoformica) pressilabris</i> Nyl.	+	-	+	-	-	-	-	-
23	<i>Polyergus rufescens</i> (Latr.)	±	-	-	-	-	-	-	-
24	<i>Lasius (Cautolasius) flavus</i> (Fabr.)	+	+	-	-	-	-	-	-
25	<i>L. (Dendrolasius) fuliginosus</i> (Latr.)	+		-	-	+	-	-	-
26	<i>L. (Lasius) alienus</i> (Först.)	+	+	-	-	-	+	-	+
27	<i>L. (L.) niger</i> (L.)	+	+	-	+	+	+	+	+
28	<i>L. (L.) platythorax</i> Seif.	+	+	-	+	+	-	+	-
29	<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzs.	+	+	-	+	+	-	-	-
30	<i>Camponotus herculeanus</i> (L.)	+	+	-	+	+	-	-	-
	<b>Myrmicinae</b>								
31	<i>Myrmica angulinodis</i> Ruzs.	-	-	-	-	-	+	-	-
32	<i>Myrmica karavajevi</i> (Arnol.)	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
33	<i>Myrmica kamchatica</i> Kupian.	-	-	-	-	-	-	-	-
34	<i>Myrmica lobicornis</i> Nyl.	+	-	-	-	-	+	-	-
35	<i>Myrmica rubra</i> (L.)	+	+	-	+	-	+	+	+
36	<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	+	+	-	+	-	+	+	+
37	<i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl.	+	-	+	+	-	+	-	-
38	<i>Myrmica schencki</i> Emer.	+	+	-	-	-	+	-	-
39	<i>Myrmica slovacca</i> Sadil	+	-	-	-	-	-	-	-
40	<i>Myrmica sulcinodis</i> Nyl.	-	-	-	-	-	-	-	-
41	<i>Leptothorax acervorum</i> (Fabr.)	+	+	-	-	-	+	-	-
42	<i>Leptothorax muscorum</i> (Nyl.)	+	+	-	-	-	+	-	-
43	<i>Temnothorax nassonovi</i> (Ruzs.)	-	-	-	-	-	+	-	-
44	<i>Harpagoxenus sublaevis</i> (Nyl.)	±	-	-	-	-	-	-	-
45	<i>Cardiocondyla koshewnikovi</i> Ruzs.	+	-	-	-	-	+	-	-
46	<i>Cataglyphis aenescens</i> (Nyl.)	-	-	-	-	-	+	-	-
47	<i>Tetramorium caespitum</i> (L.)	+	+	+	-	-	-	-	-
	<b>Dolichoderinae</b>								
48	<i>Dolichoderus sibiricus</i> Emer.	+	-	-	-	-	-	-	-
	<b>Всего видов:</b>	<b>42</b>	<b>18</b>	<b>8</b>	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>25</b>	<b>6</b>	<b>4</b>

Таблица 2

Видовой состав тлей (Hemiptera: Aphidinea) на исследованной территории с указанием растений хозяев, степени мирмекофилии (М – мирмекофильные, Н – немирмекофильные), а также муравьев-симбионтов. \* - непосредственное взаимодействие между насекомыми отсутствует, муравьи соскребают падь тлей с растения. В квадратных скобках [...] указаны виды муравьев-рабовладельцев, в семьях которых сбором пади занимаются только «рабы». Тли, найденные на территории впервые, отмечены: **1** – для Западной Сибири, **2** – для России, **3** – для Республики Алтай.

№ п/п	Тли	Растение-хозяин	Мирмеко- филия	Муравьи	Число видов муравьев
1	2	3	4	5	6
	<b>Подотряд APHIDINEA</b>				
	<b>Надсемейство ADELGOIDEA</b>				
	<b>Семейство ADELGIDAE</b>				
1	<i>Adelges laricis</i> Vallot, 1836	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Н	нет	0
2	<sup>1,2, 3</sup> <i>Pineus strobi</i> (Hartig, 1839)	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	Н	нет	0
	<b>Надсемейство APHIDOIDEA</b>				
	<b>Семейство ERIOSOMATIDAE</b>				
3	<i>Colopha compressa</i> (Koch, 1856)	<i>Ulmus laevis</i>	Н	нет	0
4	<i>Eriosoma</i> cf. <i>lanigerum</i> (Hausmann, 1802)	<i>Malus</i> sp.	Н	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
5	<i>E. lanuginosum</i> Hartig, 1841	<i>Ulmus</i> sp.	H	нет	0
6	<i>Eriosoma ulmi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Ulmus laevis</i> , <i>Ulmus</i> sp.	H	нет	0
7	<i>Forda formicaria</i> von Heyden, 1837	<i>Poa</i> sp., <i>Agropyrum</i> <i>repens</i> L.	M	<i>L. niger</i> , <i>T. caespitum</i>	2
8	<i>Forda marginata</i> Koch, 1857	<i>Festuca</i> sp.	M	<i>L. flavus</i>	1
9	<i>Forda pawlowae</i> Mordvilko, 1901	<i>Dactylis glomerata</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
10	<i>Geoica utricularia</i> (Passerini 1856)	Poaceae	M	<i>L. alienus</i> , <i>T. caespitum</i>	2
11	<sup>3</sup> <i>Pachypappa tremulae</i> L.	<i>Populus tremula</i> L.	M	<i>L. niger</i> , <i>F. fusca</i>	1
12	<i>Pachypappella</i> sp.	<i>Populus tremula</i>	M	<i>L. niger</i>	1
13	<sup>3</sup> <i>Paracletus cimiciformis</i> von Heyden, 1837	<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	M	<i>L. niger</i> , <i>T. caespitum</i>	2
14	<sup>3</sup> <i>Pemphigus bursarius</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Populus</i> sp.	H	нет	0
15	<i>P. immunis</i> Buckton, 1896	<i>Populus nigra</i> L.	H	нет	0
16	<sup>1,2,3</sup> <i>P. mongolicus</i> Holman et Szelegiewicz, 1974	<i>Populus</i> sp.	H	нет	0
17	<i>P. phenax</i> Börner & Blunck, 1916	<i>Populus nigra</i> L.	H	нет	0
18	<i>P. populinigrae</i> (Shrank, 1801)	<i>Populus nigra</i> L.	H	нет	0
19	<i>P. protospirae</i> Lichtenstein, 1884	<i>Populus nigra</i> L.	H	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
20	<i>P. spyrothecae</i> Passerini, 1860	<i>Populus nigra</i> L.	H	нет	0
21	<i>Tetraneura ulmi</i> (Linnaeus, 1758)	Poaceae	M	<i>L. alienus, L. flavus, L. niger, T. caespitum</i>	4
22	<sup>3</sup> <i>Thecabius affinis</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Ranunculus repens</i> L., <i>Anemonoides baicalensis</i>	M	<i>L. niger</i>	1
<b>Семейство LACHNIDAE</b>					
23	<i>Cinara cembrae</i> (Seitner, 1936)	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	M	<i>F. aquilonia, F. lugubris,</i>	3
24	<sup>3</sup> <i>C. confinis</i> (Koch, 1856)	<i>Abies sibirica</i> Ledeb., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour (?)	M	<i>F. lugubris, F. polyclena, F. truncorum, L. fuliginosus, M. rubra</i>	5
25	<sup>3</sup> <i>C. costata</i> (Zetterstedt, 1828)	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	M	<i>F. exsecta</i>	1
26	<i>C. cuneomaculata</i> del Guercio, 1909	<i>Larix</i> sp.	M	<i>F. aquilonia, F. lugubris, F. pratensis, F. cunicularia, F. fusca, F. gagatoides, F. kozlovi, L. fuliginosus, L. niger, C. saxatilis</i>	10
27	<sup>3</sup> <i>C. kochiana</i> (Börner, 1939)	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	M	<i>F. pratensis, F. fusca, L. fuliginosus, L. niger, C. saxatilis</i>	5
28	<i>C. laricis</i> (Hartig, 1839)	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	M	<i>F. rufa, F. polyclena, F. aquilonia, F. pratensis, F. gagatoides, F. exsecta, L. fuliginosus, C. saxatilis</i>	8

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
29	<sup>1,3</sup> <i>Cinara longipennis</i> Matsumura, 1983	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	M	<i>F. polycтена, F. truncorum, M. rubra</i>	3
30	<sup>3</sup> <i>C. mongolica</i> Szelegiewicz & Holman, 1980	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	M	<i>F. aquilonia, F. polycтена, F. truncorum, F. fusca, F. gagatoides, L. fuliginosus, L. niger, M. rubra</i>	7
31	<sup>3</sup> <i>C. pectinatae</i> (Nördlinger, 1880)	<i>Abies sibirica</i> Ledeb., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	M	<i>F. rufa, F. cunicularia, L. niger</i>	3
32	<sup>1,2,3</sup> <i>C. piceicola</i> (Cholodkovsky, 1896)	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	M	<i>F. lugubris</i>	1
33	<sup>3</sup> <i>C. pilicornis</i> (Hartig, 1841)	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	M	<i>F. polycтена, F. candida, F. cunicularia, L. niger, C. saxatilis</i>	5
34	<sup>1</sup> <i>C. pilosa</i> (Zetterstedt, 1938)	<i>Pinus sylvestris</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
35	<i>C. pinea</i> (Mordvilko, 1895)	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour; <i>P. sylvestris</i> L.	M	<i>F. rufa, F. polycтена, F. aquilonia, F. truncorum, F. pratensis, F. cunicularia, F. fusca, M. rubra, L. fuliginosus, L. niger, C. saxatilis</i>	11

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
36	<i>C. pini</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Pinus sylvestris</i> L.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycтена</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>C. saxatilis</i>	10
37	<i>Cinara pinihabitans</i> (Mordvilko, 1895)	<i>Pinus sylvestris</i> L.	M	<i>F. aquilonia</i>	1
38	<i>Eulachnus agilis</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.	H	нет	0
39	<i>Maculolachnus submacula</i> (Walker, 1848)	<i>Rosa</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
40	<i>Protrama</i> cf. <i>longitarsus</i> (Ferrari, 1872)	<i>Artemisia</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
41	<sup>3</sup> <i>Schizolachnus pineti</i> (Fabricius, 1781)	<i>Pinus sylvestris</i> L.	H	нет	0
42	<sup>1</sup> <i>Stomaphis quercus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Betula</i> sp.	M	<i>L. fuliginosus</i>	1
43	<i>Stomaphis</i> cf. <i>longirostris</i> (Fabricius, 1787)	<i>Populus tremula</i> L.	M	<i>L. fuliginosus</i>	1
44	<i>Trama rara</i> Mordvilko, 1908	<i>Taraxacum</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
45	<i>Trama troglodytes</i> von Heyden, 1837	<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh., <i>Matricaria chamomilla</i> L., <i>Crepis</i> sp.	М	<i>L. alienus</i> , <i>L. niger</i>	2
<b>Семейство MINDARIDAE</b>					
46	<sup>1,3</sup> <i>Mindarus japonicus</i> Takahashi, 1931	случайно на разных растениях	Н	нет	0
<b>Семейство ANOECIIDAE</b>					
47	<sup>1</sup> <i>Anoecia (Paranoecia) pskovica</i> Mordvilko, 1916	<i>Carex</i> sp.	М	<i>L. alienus</i> , <i>M. scabrinodis</i>	2
48	<i>Anoecia corni</i> (Fabricius, 1775)	<i>Cornus alba</i> L., <i>Elymus caninus</i> (L.) L., <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	М	<i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i>	2
<b>Семейство THELAXIDAE</b>					
49	<i>Glyphina betulae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Betula pendula</i> Roth.	М	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycтена</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. platythorax</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>C. Herculeanus</i>	13

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
50	<sup>3</sup> <i>Glyphina pseudoschrankiana</i> Blackman, 1989	<i>Betula</i> sp.	M	<i>M. ruginodis</i>	1
51	<i>Hamamelistes betulinus</i> (Horvath, 1896) <b>Сем. DREPANOSIPHIDAE</b>	<i>Betula krylovii</i> G.V.Krylov	H	нет	0
52	<i>Boernerina</i> sp.	<i>Alnus glutinosa</i>	H	нет	0
53	<sup>3</sup> <i>Calaphis flava</i> Mordvilko, 1928	<i>Betula</i> sp.	H	нет	0
54	<i>Callipterinella tuberculata</i> (Heyden, 1837)	<i>Betula pendula</i> Roth., <i>Betula krylovii</i> G.V.Krylov, <i>Betula</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycltena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. candida</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i> , <i>C. saxatilis</i>	14
55	<sup>1,3</sup> <i>Euceraphis betulae</i> (Koch, 1855)	<i>Betula pendula</i> Roth.	H	нет	0
56	<sup>3</sup> <i>Euceraphis punctipennis</i> (Zetterstedt, 1828)	<i>Betula pendula</i> Roth., <i>Betula nana</i> L., <i>Betula</i> sp.	H	* <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. scabrinodis</i>	*6
57	<i>Euceraphis</i> aff. <i>quednau</i> Blackman ex Blackman et De Boise, 2002	<i>Betula</i> sp.	H	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
58	<i>Symydobius oblongus</i> (Heyden, 1837)	<i>Betula pendula</i> Roth., <i>Betula</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycтена</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. candida</i> , <i>F. lemani</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>C. herculeanus</i> , [ <i>Polyergus rufescens</i> ]	17
59	<i>Therioaphis (Pterocallidium) trifolii</i> (Monell, 1882)	–	M	<i>F. subpilosa</i>	1
60	<i>Macropodaphis primigenius</i> Ivanovskaja, 1965	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O.Schwarz.	H	нет	0
61	<i>Monaphis antennata</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Betula</i> sp.	H	нет	0
<b>Сем. CHAITOPHORIDAE</b>					
62	<i>Atheroides serrulatus</i> Haliday, 1839	–	H	нет	0
63	<i>Chaitophorus crinitus</i> Ivanovskaja, 1973	<i>Salix alba</i> L.	H	нет	0
64	<sup>1</sup> <i>Chaitophorus horii beuthani</i> (Börner, 1950)	<i>Salix alba</i> L.	M	<i>F. aquilonia</i> , <i>L. niger</i>	2

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
65	<i>Chaitophorus leucomelas</i> Koch, 1854	<i>Populus nigra</i> L.	M	<i>L. niger, C. herculeanus</i>	2
66	<i>Chaitophorus</i> sp. aff. <i>nassonowi</i> Mordvilko, 1894	<i>Populus tremula</i>	M	<i>L. fuliginosus</i>	1
67	<i>Chaitophorus</i> cf. <i>niger</i> Mordvilko, 1929	<i>Salix caprea</i>	M	<i>L. niger</i>	1
68	<i>Chaitophorus populialbae</i> (Boyer de Fonscolombe, 1841)	<i>Populus</i> sp.	M	<i>F. rufa, F. polyclena, F. aquilonia, F. pratensis, F. fusca, L. niger, L. platythorax, M. scabrinodis, M. ruginodis, C. saxatilis</i>	10
69	<i>Chaitophorus populeti</i> (Panzer, 1801)	<i>Populus tremulae</i> L., <i>Populus</i> sp.	M	<i>F. rufa, F. polyclena, F. aquilonia, F. lugubris, F. pratensis, F. sanguinea, F. cunicularia, F. rufibarbis, F. exsecta, L. fuliginosus, L. niger, L. platythorax, M. lobicornis, M. rubra, M. ruginodis, M. scabrinodis, C. saxatilis, C. herculeanus, F. fusca,</i>	19
70	<sup>1,2</sup> <i>Chaitophorus populeti</i> ssp. <i>sensoriatus</i> Mimeur, 1934	<i>Populus tremulae</i> L.,	M	<i>F. polyclena, F. aquilonia, F. rufibarbis, L. fuliginosus, L. niger</i>	5

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
71	<i>Chaitophorus ramicola</i> (Börner, 1949)	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. aquilonia</i>	1
72	<sup>1,3</sup> <i>Chaitophorus saliapterus saliapterus</i> Shinji, 1924	<i>Salix</i> sp.	H	нет	0
73	<i>Chaitophorus salicti</i> (Schrank, 1801)	<i>Salix caprea</i> L., <i>Salix</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycltena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. cinerea</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. platythorax</i> , <i>M. rubra</i> , <i>C. saxatilis</i>	12
74	<sup>1,2,3</sup> <i>Chaitophorus salijaponicus szelegiewiczi</i> Pintera, 1987	<i>Salix</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
75	<i>Chaitophorus tremulae</i> ssp. <i>tremulae</i> Koch, 1854	<i>Populus tremula</i> L.	M	<i>F. polycltena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i> , <i>C. saxatilis</i>	8
76	<sup>1</sup> <i>Chaitophorus tremulae sorini</i> Pintera, 1987	<i>Populus tremula</i> L.	H	нет	0
77	<i>Chaitophorus vitellinae</i> (Schrank, 1801)	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. aquilonia</i> , <i>F. polycltena</i>	2
78	<i>Sipha (Rungisia) arenari</i> Mordvilko, 1921	<i>Elymus repens</i> L.	M	<i>F. fusca</i>	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
79	<i>Sipha (Rungisia) elegans</i> del Guercio, 1905	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski., Poaceae	M	<i>F. pratensis, F. cunicularia, F. fusca, L. niger, [Polyergus rufescens]</i>	4
80	<i>Sipha (Rungisia) maydis</i> Passerini, 1860	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski., Poaceae	M	<i>F. pratensis, F. sanguinea, F. cunicularia, F. fusca, L. alienus, L. niger, M. scabrinodis</i>	7
81	<i>Laingia psammae</i> Theobald, 1922	<i>Calamagrostis epigeios glomerata</i> (Boiss. & Buhse)	M	<i>F. fusca,</i>	1
<b>Сем. APHIDIDAE</b>					
<b>Подсем. PTEROCOMMATINAE</b>					
82	<sup>3</sup> <i>Plocamaphis amerinae</i> (Hartig, 1841)	–	H	нет	0
83	<i>Plocamaphis flocculosa</i> (Weed, 1891)	<i>Salix</i> sp.	H	нет	0
84	<i>Pterocomma jacksoni</i> Theobald, 1921	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. cunicularia, L. niger, C. herculeanus</i>	3
85	<sup>1,3</sup> <i>Pterocomma konoi</i> Hari ex Takahashi, 1939	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. rufa, F. polycltena, F. aquilonia, L. niger, M. rubra, M. Ruginodis</i>	6

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
86	<i>Pterocomma pilosum</i> Buckton, 1879	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. aquilonia</i>	1
87	<i>Pterocomma populeum</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Salix caprea</i> L., <i>Populus nigra</i>	M	<i>F. polycтена, F. pratensis, L. fuliginosus, L. niger</i>	4
88	<i>Pterocomma rufipes</i> (Hartig, 1841)	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. aquilonia, L. niger, L. platythorax</i>	3
89	<sup>3</sup> <i>Pterocomma salicis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Salix</i> sp.	M	<i>F. rufa, F. polycтена, F. aquilonia, F. pratensis, F. exsecta, L. niger, C. saxatilis</i>	7
90	<sup>1</sup> <i>Pterocomma tremulae</i> Börner, 1940 <b>Подсем. APHIDINAE</b> <b>Триба Aphidini</b> <b>Подтриба Rhopalosiphina</b>	<i>Populus tremula</i> L.	M	<i>F. rufa, F. pratensis</i>	2
91	<i>Hyalopterus pruni</i> Geoffroy, 1762	<i>Prunus</i> sp., <i>Malus</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
92	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Festuca pratensis</i> Huds., <i>Glyceria maxima</i> (Hartm.) Holmb., <i>Prunus padus</i> L., <i>Geranium</i> sp., <i>Phleum</i> sp.	M	<i>F. rufa, F. polycтена, F. aquilonia, F. lugubris, F. pratensis, L. fuliginosus, L. niger, C. herculeanus, M. rubra</i>	9

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
93	<i>Rhopalosiphum oxyacanthae</i> (Schrank, 1801)	<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Malus</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	6
94	<i>Schizaphis agrostis</i> Hille Ris Lambers, 1947	<i>Elymus</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
95	<i>S. graminum</i> (Rondani, (1847) 1852)	Poaceae	M	<i>L. niger</i>	1
<b>Подтриба Aphidina</b>					
96	<sup>3</sup> <i>Aphis acetosae</i> Linnaeus, 1761	<i>Rumex confertus</i> Willd.	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>F. forsslundi</i> , <i>L. niger</i>	3
97	<i>Aphis achilleaeradicis</i> Pashtshenko, 1992	<i>Achillea millefolium</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
98	<sup>3</sup> <i>Aphis affinis</i> Del Guercio, 1911	<i>Mentha</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	
99	<sup>3</sup> <i>Aphis alchemillae</i> (Börner, 1940)	<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
100	<i>Aphis agrimoniae</i> Shinji, 1922	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb	H	нет	0
101	<sup>1</sup> <i>Aphis astragalicola</i> Holman & Szelegiewicz, 1971	<i>Astragalus danicus</i> Retz.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> ,	2
102	<sup>3</sup> <i>Aphis brohmeri</i> Börner, 1952	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Veratrum</i> <i>lobelianum</i> Bernh.	M	<i>F. polyclena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>L.</i> <i>platythorax</i> , <i>M. rubra</i>	4
103	<sup>1,3</sup> <i>Aphis brunellae</i> Schouteden, 1903	<i>Prunella vulgaris</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
104	<i>Aphis bupleuri</i> (Börner, 1932)	<i>Bupleurum</i> sp.	H	* <i>M. ruginodis</i>	*1
105	<sup>1,3</sup> <i>Aphis cacaliasteris</i> Hille Ris Lambers, 1947	<i>Senecio</i> sp.	M	<i>F. aquilonia</i>	1
106	<sup>1,3</sup> <i>Aphis coronillae</i> Ferrari, 1872	<i>Medicago</i> sp., <i>Trifolium montanum</i> L., <i>T. pratense</i> L.	M	<i>F. pratensis</i>	1
107	<i>Aphis craccae</i> Linnaeus, 1758	<i>Rumex confertus</i> Willd., <i>Vicia cracca</i> L., <i>Lathyrus</i> sp.	M	<i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i>	4
108	<i>Aphis craccivora</i> Koch, 1854	<i>Atriplex tatarica</i> L., <i>Pedicularis</i> sp., <i>Vicia</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycтена</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. candida</i> , <i>F. subpilosa</i> , <i>C. saxatilis</i>	9
109	<sup>1,3</sup> <i>Aphis dasiphorae</i> Holman & Shelegiewicz, 1971	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz.	H	нет	
110	<i>Aphis elegantula</i> Szelegiewicz, 1963	<i>Urtica dioica</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
111	<i>Aphis eryngiiglomerata</i> Bozhko, 1963	<i>Eryngium planum</i> L.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. alienus</i> , <i>C. saxatilis</i>	4

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
112	<sup>1</sup> <i>Aphis esulae</i> (Börner, 1940)	<i>Euphorbia virgata</i> Waldst., <i>Euphorbia</i> sp.	M	<i>F. sanguinea</i> , <i>F. cunicularia</i>	2
113	<sup>1</sup> <i>Aphis euphorbiae</i> Kaltenbach, 1843	<i>Euphorbia</i> sp.	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>L. niger</i>	2
114	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Anthriscus sylvestrus</i> (L.) Hoffm., <i>Arctium</i> sp., <i>Pedicularia comosa</i> L., <i>Rhinanthus</i> sp., <i>Veratrum</i> <i>lobelianum</i> Bernh., <i>Viburnum opulus</i> L., <i>Viburnum</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polyclteta</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F. pisarskii</i> , <i>F. manchu</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. candida</i> , <i>F. lemani</i> , <i>F. gagatoides</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. alienus</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. platythorax</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i> , <i>M. scabrinodis</i> , <i>M. schenki</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>C. herculeanus</i> , <i>Leptothorax</i> <i>acervorum</i> , <i>L. muscorum</i> , <i>T. caespitum</i> , <i>Dolichoderus sibiricus</i> , [ <i>Harpagoxenus sublaevis</i> ]	29

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
115	<sup>3</sup> <i>Aphis farinosa</i> J.F. Gmelin, 1790	<i>Salix caprea</i> L., <i>Salix pentandra</i> L., <i>Salix</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycytena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. subpilosa</i> , <i>L. alienus</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. platythorax</i> , <i>M. rubra</i>	11
116	<i>Aphis filipendulae</i> Matsumura, 1917	<i>Filipendula</i> sp.	M	<i>F. exsecta</i>	1
117	<i>Aphis forbesi</i> Weed, 1889	<i>Fragaria vesca</i> L., <i>Fragaria moschata</i> Duch.	M	<i>L. niger</i>	1
118	<i>Aphis frangulae</i> Kaltenbach, 1845	<i>Epilobium angustifolium</i> L., <i>Hieracium umbellatum</i> L.	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>L. niger</i>	2
119	<i>Aphis frangulae</i> ssp. <i>beccabungae</i> Koch, 1855	<i>Lamium album</i> L.	M	<i>F. uralensis</i>	1
120	<sup>1,3</sup> <i>Aphis franzi</i> Holman, 1975	<i>Seseli</i> sp.	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>F. subpilosa</i>	2
121	<i>Aphis</i> cf. <i>funitecta</i> (Börner, 1950)	<i>Bupleurum longifolium</i> L.	H	нет	0
122	<sup>3</sup> <i>Aphis galiiscabri</i> Schrank, 1801	<i>Gallium ruthenicum</i> Willd.	H	нет	0
123	<sup>1,2,3</sup> <i>Aphis gerardiana</i> e Mordvilko, 1929	<i>Euphorbia</i> sp.	M	<i>F. candida</i>	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
124	<i>Aphis gentianae</i> (Börner, 1940)	<i>Gentiana cruciata</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
125	<i>Aphis grosmanae</i> (Börner, 1952)	<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	H	нет	
126	<i>Aphis gossypii</i> Glover, 1877	<i>Picris hieracioides</i> L.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. (C.) pressilabris</i> , <i>L. niger</i> , <i>T. caespitum</i>	5
127	<i>Aphis hieracii</i> Schrank, 1801	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	M	<i>F. fusca</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>Myrmica slovacca</i> , <i>Cardiocondila</i> <i>koshewnikovi</i>	5
128	<i>Aphis idaei</i> van der Goot, 1912	<i>Rubus idaeus</i> L.	M	<i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	3
129	<i>Aphis intybi</i> Koch, 1855	<i>Cichorium intubus</i> L.	H	нет	0
130	<i>Aphis jacobaeae</i> Schrank, 1801	<i>Sonchus</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycтена</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	9
131	<sup>1,3</sup> <i>Aphis kamtchatica</i> Pashtshenko, 1994	<i>Spiraea</i> sp.	M	<i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i>	2
132	<i>Aphis korshunovi</i> Ivanovskaja, 1971	<i>Veronica</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
133	<i>Aphis lindae</i> Danielsson ex Heie, 1986	<i>Tripleurospermum</i> <i>inodorum</i> (L.)	M	<i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	2

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
134	<sup>1</sup> <i>Aphis longirostrata</i> Hille Ris Lambers, 1966	<i>Plantago aritima</i> L., <i>Plantago</i> sp.	M	<i>L. alienus</i> , <i>L. niger</i>	2
135	<sup>1</sup> <i>Aphis mohelnensis</i> Holman, 1998	<i>Hieracium</i> sp.	H	нет	0
136	<sup>1</sup> <i>Aphis molluginis</i> (Börner, 1950)	<i>Galium ruthenicum</i>	M	<i>F. aquilonia</i> , <i>L. platythorax</i> , <i>M. rubra</i>	3
137	<sup>1,3</sup> <i>Aphis mutini</i> Pashtshenko, 1994	<i>Spiraea</i> sp.	M	<i>C. saxatilis</i>	1
138	<i>Aphis nasturtii</i> Kaltenbach, 1843	<i>Berteroa incana</i> (L.) DC., <i>Galatella punctata</i> (Waldst. & Kit.) Nees, <i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser., <i>Pelargonium</i> sp., <i>Rumex</i> sp.	M	<i>F. candida</i>	1
139	<sup>1,3</sup> <i>A. neothalictri</i> Pashtshenko, 1994	<i>Thalictrum flavum</i> L.,	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>L. niger</i>	3
140	<i>Aphis origani</i> Passerini, 1860	<i>Mentha</i> sp.	M	<i>L. alienus</i>	1
141	<sup>3</sup> <i>Aphis plantaginis</i> Goeze, 1778	<i>Plantago major</i> L.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>F. sanguinea</i> , <i>F.</i> <i>cunicularia</i> , <i>F. (C.) pressilabris</i> , <i>L.</i> <i>alienus</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. scabrinodis</i>	7
142	<sup>3</sup> <i>Aphis podagrariae</i> Schrank 1801	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	M	<i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	3

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
143	<i>Aphis polygonata</i> (Nevsky, 1929)	<i>Polygonum aviculare</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
144	<i>Aphis pomi</i> de Geer, 1773	<i>Malus</i> sp.	M	<i>F. polyclena, F. aquilonia, F. pratensis, L. alienus, L. niger</i>	5
145	<sup>1</sup> <i>Aphis pseudocomosa</i> Stroyan, 1972	<i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Onobrychis</i> sp., <i>Vicia</i> sp.	M	<i>F. fusca, L. niger</i>	2
146	<sup>1,3</sup> <i>A. pulsatillaephaga</i> Pashtshenko, 1994	<i>Pulsatilla</i> sp.	M	<i>F. pressilabris</i>	1
147	<sup>1,2</sup> <i>Aphis rostellum</i> G.-x. Zhang, Chen, Zhong et Li ex G.-x. Zhang, 1999	<i>Lavatera thuringiaca</i>	M	<i>L. niger</i>	1
148	<sup>3</sup> <i>Aphis rumicis</i> Linnaeus, 1758	<i>Rumex confertus</i> (Willd.)	M	<i>F. pratensis, L. niger</i>	2
149	<sup>1</sup> <i>Aphis sanguisorbicola</i> Takahashi, 1966	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	M	<i>F. cunicularia, L. niger, M. rubra</i>	3
150	<i>Aphis sedi</i> Kaltenbach, 1843	<i>Orostachys</i> sp.	M	<i>F. pratensis</i>	1
151	<sup>1,3</sup> <i>Aphis septentrionalis</i> Pashtshenko, 1994	<i>Crepis</i> sp., <i>Pedicularis comosa</i> L.	H	нет	0
152	<i>Aphis silaumi</i> Bozhko, 1976	<i>Silaum silaus</i> (L.)	M	<i>F. fusca</i>	1

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
153	<i>Aphis solanella</i> Theobald, 1914	<i>Matricaria chamomilla</i> L., <i>Solanum nigrum</i> L.	M	<i>F. aquilonia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. platythorax</i> , <i>M. rubra</i>	5
154	<sup>1,3</sup> <i>Aphis spiraeicola</i> Patch, 1914	<i>Spiraea chamaedryfolia</i> L., <i>Spiraea</i> sp.	M	<i>L. platythorax</i>	1
155	<sup>3</sup> <i>Aphis spiraeophaga</i> Müller, 1961	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>Spiraea</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
156	<i>Aphis subnitida</i> (Börner, 1940)	<i>Anisum vulgare</i> Gaertn.	M	<i>F. polyclena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>L. niger</i>	4
157	<sup>1,3</sup> <i>Aphis takagii</i> Takahashi, 1966	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	M	<i>F. aquilonia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. lemani</i> , <i>L. niger</i>	4
158	<sup>1,2, 3</sup> <i>Aphis talgarica</i> Kadyrbekov, 2001	<i>Bupleurum aureum</i> Fisch., <i>B. multinerve</i> DC.	H	нет	0
159	<i>Aphis taraxacicola</i> (Börner, 1940)	<i>Taraxacum officinale</i> Weber, <i>Taraxacum</i> sp.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>F. pressilabris</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>L. niger</i>	4
160	<i>Aphis terricola</i> Rondani, 1847	<i>Centaurea</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
161	<sup>1,3</sup> <i>A. ucrainensis</i> Zhuravlyov, 1997	<i>Spiraea</i> sp.	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>L. alienus</i>	3
162	<i>Aphis ulmariae</i> Schrank, 1801	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>Spiraea</i> sp.	M	<i>F. polyclena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	7

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
163	<sup>1,3</sup> <i>Aphis umbelliferarum</i> (Shaposhnikov, 1950)	<i>Seseli</i> sp.	M	<i>F. cunicularia</i> , <i>F. pressilabris</i> , <i>L. niger</i>	
164	<i>Aphis urticata</i> J.F. Gmelin, 1790	<i>Urtica dioica</i> L.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycltena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. candida</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L.</i> <i>fuliginosus</i> , <i>L. alienus</i> , <i>L. niger</i> , <i>C.</i> <i>saxatilis</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i>	3
165	<i>Aphis</i> cf. <i>veratri</i> Walker, 1852	<i>Crepis sibirica</i> L., <i>Veratrum</i> sp.	M	<i>F. aquilonia</i> , <i>M. rubra</i>	12
166	<sup>3</sup> <i>Aphis viburni</i> Scopoli, 1763	<i>Viburnum</i> sp.	M	<i>F. polycltena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>L. niger</i>	2
167	<i>Apis</i> sp. n. 1		M	<i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i>	4
168	<i>Apis</i> sp. n. 2		M	<i>F. cunicularia</i>	1
169	<sup>3</sup> <i>Aphis (Bursaphis) grossulariae</i> Kaltenbach 1843	<i>Ribes rubrum</i> L.,	M	<i>F. polycltena</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F.</i> <i>fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>C. saxatilis</i>	5
170	<i>Aphis (Bursaphis) schneideri</i> (Börner, 1940)	<i>Ribes rubrum</i> L., <i>R.</i> <i>nigrum</i> L.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polycltena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F.</i> <i>truncorum</i> , <i>F. candida</i> , <i>L.</i> <i>fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>C. herculeanus</i> , <i>M. rubra</i>	9

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
171	<i>Aphis (Bursaphis) varians</i> Patch, 1914	<i>Epilobium palustre</i> L., <i>Ribes</i> sp.	М	<i>F. aquilonia</i>	1
172	<sup>1,2</sup> <i>Aphis (Pseudoprotaphis)</i> <i>picridicola</i> Holman, 1966	<i>Picris hieracioides</i> L.	М	<i>L. niger</i>	1
173	<sup>1,2</sup> <i>Protaphis anthemidis</i> Börner, 1940	<i>Matricaria discoidea</i> DC.	М	<i>L. alienus, L. niger</i>	2
174	<sup>1,2</sup> <i>Protaphis elatior</i> (Nevsky, 1928)	<i>Artemisia</i> sp.	М	<i>L. niger</i>	1
175	<i>Protaphis</i> sp. n. <b>Триба Macrosiphini</b> <b>Подтриба Anuraphidina</b>	<i>Salsola colina</i> Pall.	М	<i>L. niger</i>	1
176	<sup>1</sup> <i>Anuraphis farfarae</i> (Koch, 1854)	<i>Hieracium</i> sp.	М	<i>F. fusca</i>	1
177	<i>Brachycaudus (Brachycaudus)</i> <i>helichrysi</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Solidago virgaurea</i> L.	Н	нет	0
178	<sup>3</sup> <i>Brachycaudus (Brachycaudus)</i> <i>spiraeeae</i> Börner, 1932	<i>Spiraea</i> sp.	М	<i>F. pratensis, L. niger</i>	2
179	<i>Brachycaudus (Acaudus) cardui</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Carduus</i> sp.	М	<i>F. polyclena, F. truncorum, L. niger</i>	3
180	<i>Brachycaudus (Acaudus) jacobi</i> Stroyan, 1957	<i>Myosotis</i> sp.	М	<i>M. rubra</i>	1

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
181	<i>Brachycaudus (Acaudus) lychnidis</i> (L.)	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke, <i>Silene</i> sp.	H	нет	0
182	<sup>1</sup> <i>Brachycaudus (Appelia) prunicola</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Prunus</i> sp.	M	<i>L. niger</i>	1
183	<sup>1,2,3</sup> <i>Brachycaudus (Appelia) tragopogonis setosus</i> (Hille Ris Lambers, 1948)	<i>Tragopogon</i> sp.	M	<i>M. rubra</i> , <i>F. candida</i>	1
184	<i>Brachycaudus (Brachycaudina) aconiti</i> (Mordvilko, 1928)	<i>Aconitum</i> sp., <i>Delphinium</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. polyclena</i> , <i>F. aquilonia</i> , <i>F. lugubris</i> , <i>F. truncorum</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. niger</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>C. herculeanus</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i>	11
185	<sup>1,2,3</sup> <i>Brachycaudus (Nevskyaphis) bicolor</i> (Nevsky, 1929)	<i>Tragopogon</i> sp.	M	<i>F. candida</i>	1
186	<sup>3</sup> <i>B. (Prunaphis) cardui</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Brunnera sibirica</i> Steven, <i>Carduus nutans</i> L.	M	<i>F. polyclena</i> , <i>L. niger</i>	2
187	<sup>3</sup> <i>B. (P.) jacobi</i> Stroyan, 1957	<i>Myosotis</i> sp.	M	<i>M. rubra</i>	1
188	<i>Dysaphis</i> sp. aff. <i>affinis</i> (Mordvilko, 1928)	<i>Malus</i> sp.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>F. fusca</i>	2

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
189	<i>Dysaphis</i> cf. <i>crataegi</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Peucedanum officinalis</i> L.	М	<i>L. niger</i>	1
190	<i>Dysaphis</i> sp. aff. <i>foeniculus</i> (Theobald, 1923)	Umbelliferae	М	<i>L. niger</i>	1
191	<i>Dysaphis</i> ( <i>Pomaphis</i> ) <i>sorbi</i> Kaltenbach, 1843		М	<i>F. pressilabris</i> , <i>L. alienus</i>	2
192	<i>D.</i> ( <i>Pomaphis</i> ) <i>pavlovskyana</i> Narzikulov, 1957	<i>Artemisia</i> sp. (случайно?), <i>Dactylis glomerata</i> L.	Н	нет	0
193	<i>Dysaphis</i> sp.		М	<i>F. pratensis</i> , <i>F. fusca</i> , <i>L. alienus</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i>	5
<b>Подтриба Liosomaphidina</b>					
194	<i>Brevicoryne brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Sinaphis</i> sp.	Н	нет	0
195	<i>Cavariella aegopodi</i> (Scopoli, 1763)	<i>Epilobium angustifolium</i> L. (? случайно)	Н	* <i>F. fusca</i> , <i>F. cunicularia</i>	*2
196	<sup>1,3</sup> <i>Cavariella angelicae</i> (Matsumura, 1918)	<i>Anthriscus sylvestrus</i> (L.) Hoffm., <i>Angelica</i> sp., <i>Heracleum sibiricum</i> L., <i>Heracleum</i> sp.	Н	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
197	<sup>3</sup> <i>Cavariella archangelicae</i> (Scopoli, 1763)	<i>Seseli</i> sp.	H	* <i>F. fusca</i>	*1
198	<sup>1,3</sup> <i>Cavariella intermedia</i> Hille Ris lammers, 1969	<i>Anthriscus sylvestrus</i> (L.) Hoffm.	H	нет	0
199	<sup>3</sup> <i>Cavariella pastinacae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Heracleum sibiricum</i> L., <i>Heracleum</i> sp.	H	* <i>F. fusca</i>	*1
200	<sup>3</sup> <i>Cavariella theobaldi</i> (Gillette et Bragg, 1918)	<i>Heracleum sibiricum</i> L., Apiaceae	H	нет	0
201	<i>Cavariella (Cavariellia) aquatica</i> (Gillette & Bragg, 1916)	<i>Salix</i> sp.	H	нет	0
202	<sup>1,2</sup> <i>Diuraphis (Holcaphis) agrostidis</i> (Muddathir, 1965)	<i>Poa annua</i> L.	H	нет	0
203	<i>Hyadaphis</i> cf. <i>coriandri</i> (Das, 1918)	<i>Peucedanum</i> sp.	H	нет	0
204	<sup>3</sup> <i>H. tataricae</i> (Aizenberg, 1935)	<i>Lonicera tatarica</i> L., <i>Thalictrum minus</i> L.	H	* <i>F. lemani</i>	0
205	<i>Hydaphias</i> sp. aff. <i>helvetica</i> Hille Ris Lambers, 1947		M	<i>F. forsslundi</i>	1
206	<i>Hydaphias hofmanni</i> Börner, 1950	<i>Galium ruthenicum</i> Willd., <i>Gallium</i> sp.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>L. niger</i>	2

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
207	<sup>1,2,3</sup> <i>Hydaphias molluginis</i> Börner, 1939	<i>Galium ruthenicum</i> Willd., <i>Gallium</i> sp.	M	<i>L. niger</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>C. herculeanus</i> , <i>L. alienus</i>	4
208	<sup>1,3</sup> <i>Hydaphias mosana</i> Hille Ris Lambers, 1956	<i>Galium verum</i> L., <i>Gallium</i> sp.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>L. niger</i>	3
209	<sup>3</sup> <i>Longicaudus trirhodus</i> (Walker, 1849)	<i>Thalictrum minus</i> L.	H	* <i>F. fusca</i> , <i>C. herculeanus</i>	*2
210	<i>Myzaphis rosarum</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O.Schwarz, <i>Rosa</i> sp.	H	* <i>F. candida</i>	*1
211	<i>Semiaphis anthrisci</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Pastinaca</i> sp., <i>Peucedanum</i> sp., <i>Seseli</i> sp.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. lemani</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>M. ruginodis</i> , <i>C. saxatilis</i> , <i>L. niger</i>	8
212	<sup>1,3</sup> <i>Semiaphis nolintangere</i> Aizenberg, 1954	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	M	<i>F. polyclena</i>	1
213	<sup>1</sup> <i>Semiaphis pimpinellae</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	H	нет	0
214	<sup>3</sup> <i>Semiaphis sphondylii</i> (Koch, 1854)	<i>Heracleum sibiricum</i> L., <i>Lonicera pallasii</i> Ledeb., <i>Peucedanum</i> sp.	H	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
	<b>Подгриба Myzina</b>				
215	<sup>1,3</sup> <i>Aspidophorodon</i> ( <i>Aspidophorodon</i> ) <i>salicis</i> Miyazaki, 1971	<i>Salix caprea</i> L.	H	нет	0
216	<sup>1,2,3</sup> <i>A. (Eoessigia) vera</i> <b>sp. n.</b> Stekolschikov et Novgorodova, 2010	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O.Schwarz	H	нет	0
217	<sup>1,3</sup> <i>Aulacortum cylactis</i> Börner, 1942	<i>Rubus saxatilis</i> L.	H	нет	0
218	<i>Aulacorthum solani</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Anthriscus sylvestrus</i> (L.) Hoffm., <i>Urtica dioica</i> L.	H	* <i>L. platythorax</i>	*1
219	<i>Myzus cerasi</i> (Fabricius, 1775)	<i>Cerasus</i> sp.	M	<i>L. niger</i> , <i>L. platythorax</i>	2
220	<sup>1,3</sup> <i>Myzus padellus</i> Hille Ris Lambers et Rogerson, 1946	<i>Rhinanthus</i> sp.	H	нет	0
221	<sup>1</sup> <i>Myzus (Galiobium) langei</i> (Börner, 1933)	<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	M	<i>L. niger</i>	1
222	<i>Myzus (Nectarosiphon) persicae</i> (Sulzer, 1776)	<i>Rhodiola rosea</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
223	<sup>1,2,3</sup> <i>Ovatus crataegarius</i> (Walker, 1850)	<i>Mentha</i> sp.	M	<i>L. fuliginosus</i>	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
224	<sup>1,3</sup> <i>Tubaphis ranunculina</i> (Walker, 1852) <b>Подтриба Macrosiphina</b>	<i>Ranunculus polyanthemus</i> L., <i>Ranunculus</i> sp.	H	нет	0
225	<i>Acaudinum centaureae</i> (Koch, 1854)	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
226	<i>Acyrtosiphon caraganae</i> (Cholodkovsky, (1907) 1908)	<i>Caragana arborescens</i> Lam., <i>Caragana</i> sp.	H	нет	0
227	<i>A. ignotum</i> Mordvilko, 1914	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz, <i>Spiraea</i> sp.	H	* <i>F. fusca</i>	*1
228	<sup>1,2,3</sup> <i>Acyrtosiphon loti</i> (Theobald, 1913)	<i>Astragalus</i> sp.	H	нет	0
229	<i>Acyrtosiphon malvae malvae</i> (Mosley, 1841)	<i>Artemisia</i> sp., <i>Geranium pratense</i> L., <i>Geranium</i> sp.	H	нет	0
230	<sup>3</sup> <i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harris, 1776)	<i>Caragana</i> sp., <i>Lonicera tatarica</i> L., <i>Vicia unijuga</i> A.Br.	H	* <i>F. candida</i>	*1
231	<sup>1,3</sup> <i>Amphorophora idaei</i> (Börner, 1939)	<i>Rubus idaeus</i> L., <i>R. saxatilis</i> L.	H	нет	0

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
232	<sup>3</sup> <i>A. rubi</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Rubus idaeus</i> L.	H	нет	0
233	<sup>1</sup> <i>Aphidura picta</i> Hille Ris Lambers, 1956	<i>Otites parviflorus</i> Grossh.	H	нет	0
234	<i>Capitophorus carduinus</i> (Walker, 1850)	<i>Carduus</i> sp.	H	нет	0
235	<sup>3</sup> <i>Cryptomyzus alboapicalis</i> (Theobald, 1916)	<i>Lamium album</i> L., <i>Ribes</i> sp.	H	нет	0
236	<sup>1,3</sup> <i>Cryptomyzus galeopsidis</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Lamium album</i> L., <i>Ribes rubrum</i> L.	H	нет	0
237	<sup>3</sup> <i>Cryptomyzus ribis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Lamium</i> sp., <i>Phlomis tuberosa</i> L., <i>Ribes rubrum</i> L., <i>R. nigrum</i> L.	H	* <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	*2
238	<sup>1,2,3</sup> <i>Cryptomyzus (Ampullosiphon) stachydis</i> (Heikinheimo, 1955)	<i>Lamium album</i> L., <i>Ribes rubrum</i> L.	H	нет	0
239	<i>Delphiniobium cf. junackianum</i> (Karsch, 1887)	<i>Delphinium</i> sp.	H	нет	0
240	<sup>1</sup> <i>Delphiniobium yezoense</i> Miyazaki, 1971	<i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Aconitum</i> sp.	H	нет	0

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
241	<i>Hyperomyzus lactucae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Crepis sibirica</i> L.	H	нет	0
242	<i>Hyperomyzus pallidus</i> Hille Ris Lambers, 1935	<i>Euphorbia</i> sp.	H	нет	0
243	<i>Hyperomyzus (Hyperomyzella) rhinanthi</i> (Schouteden, 1903)	–	H	нет	0
244	<sup>1,3</sup> <i>Impatiens balsamines</i> (Kaltenbach, 1862)	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	H	нет	0
245	<i>Macrosiphoniella absinthii</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0
246	<i>Macrosiphoniella (Phalangomyzus) antennata</i> Holman & Szelegiewicz, 1978	<i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0
247	<sup>3</sup> <i>Macrosiphoniella artemisiae</i> (Boyer de Fonscolombe, 1841)	<i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0
248	<sup>1,2,3</sup> <i>Macrosiphoniella atra atra</i> (Ferrari, 1872)	<i>Artemisia</i> sp.	H	* <i>L. niger</i>	*1
249	<sup>1</sup> <i>Macrosiphoniella atra latysiphon</i> Holman & Szelegiewicz, 1978	<i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
250	<sup>3</sup> <i>Macrosiphoniella nigropilosa</i> Nevsky, 1929	<i>Artemisia</i> sp.	H	* <i>F. candida</i> , <i>F. forsslundi</i>	*2
251	<i>Macrosiphoniella tanacetaria</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	H	* <i>F. fusca</i> , <i>F. lemani</i>	*2
252	<sup>1,3</sup> <i>M. yomogifoliae</i> (Shinji, 1922)	<i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0
253	<sup>3</sup> <i>Macrosiphoniella (Phalangomyzus) oblonga</i> (Mordvilko, 1901)	<i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0
254	<sup>1,2,3</sup> <i>Macrosiphum bupleuri</i> Kadyrbekov, 2000	<i>Bupleurum aureum</i> Fisch., <i>Bupleurum</i> sp.	H	нет	0
255	<sup>3</sup> <i>Macrosiphum cholodkovskyi</i> (Mordvilko, 1909)	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	H	нет	0
256	<sup>1</sup> <i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas, 1878)	<i>Rosa</i> sp., <i>Potentilla norvegica</i> L.	H	* <i>F. fusca</i> , <i>M. rubra</i>	*2
257	<i>Macrosiphum</i> cf. <i>impatiens</i> (Williams, T.A., 1911)	<i>Rosa</i> sp.	H	нет	0
258	<sup>3</sup> <i>Macrosiphum gei</i> (Koch, 1855)	<i>Anthriscus sylvestrus</i> (L.) Hoffm.	H	* <i>F. candida</i>	*1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
259	<sup>3</sup> <i>Macrosiphum rosae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Malus</i> sp.	H	нет	0
260	<i>Macrosiphum vershtshagini</i> Mordvilko, 1919	<i>Cimicifuga europaea</i> Schipcz., <i>C. foetida</i> L.	H	нет	0
261	<i>Megoura crassicauda</i> Mordvilko, 1919	<i>Lathyrus</i> sp., <i>Medicago sativa</i> L.	H	* <i>F. fusca</i>	*1
262	<i>Megoura viciae</i> Buckton, 1876	<i>Lathyrus</i> sp., <i>Vicia unijuga</i> A. Braun, <i>Medicago sativa</i> L.	H	нет	0
263	<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan, 1950	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	M	<i>F. rufa</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. fusca</i> , <i>F. candida</i> , <i>F. exsecta</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>L. niger</i> , <i>M. rubra</i>	9
264	<i>Metopeurum</i> cf. <i>matricariae</i> Bozhko, 1959	<i>Matricaria chamomilla</i>	M	<i>L. niger</i>	1
265	<i>Metopolophium dirhodum</i> (Walker, 1849)	<i>Rosa</i> sp.	H	нет	0
266	<i>Microlophium carnosum</i> (Buckton, 1876)	<i>Urtica dioica</i> L.	H	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
267	<i>Microlophium sibiricum</i> (Mordvilko, 1914)	<i>Urtica dioica</i> L., <i>Urtica cannabina</i> L.	M	<i>L. niger</i>	1
268	<i>Microsiphum giganteum</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	M	<i>F. pratensis</i> ,	1
269	<i>Microsiphum jazykovi</i> (Nevsky, 1928)	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>L. niger</i>	2
270	<sup>1</sup> <i>M. woronieckae</i> Judenko, 1931	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>L. niger</i>	2
271	<sup>1,2,3</sup> <i>Nasonovia (Ranakimia) altaensis</i> Stenseth, 1969	<i>Thalictrum</i> sp.	H	нет	0
272	<i>Nasonovia</i> cf. ( <i>Kakimia</i> ) <i>dasyphylli</i> Stroyan, 1957	<i>Ribes nigrum</i>	H	нет	0
273	<sup>3</sup> <i>Rhopalomyzys (Judenkoa) lonicerae</i> (Siebold, 1839)	<i>Lonicera tatarica</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Phalaris arundinacea</i> L.	H	нет	0
274	<i>Sitobion (Sitobion) avenae</i> (Fabricius, 1775)	Poaceae	M	<i>F. aquilonia</i>	1
275	<i>Sitobion (Sitobion) fragariae</i> (Walker, 1848)	<i>Dactylis glomerata</i> L.	H	нет	0

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
276	<sup>1,2</sup> <i>Sitobion (Sitobion) miscanthi</i> (Takahashi, 1921)	<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	H	нет	0
277	<sup>1</sup> <i>Sitobion (Metobion) graminearum</i> (Mordvilko, 1919)	<i>Salsola collina</i>	H	нет	0
278	<i>Staticobium latifoliae</i> (Bozhko, 1950)	<i>Limonium gmelinii</i> (Willd.) Kuntze	M	<i>L. niger</i>	1
279	<i>Sorbaphis chaetosiphon</i> Shaposhnikov, 1950	<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.	H	нет	0
280	<sup>3</sup> <i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia dracunculus</i> L.	M	<i>F. pratensis</i> , <i>F. cunicularia</i> , <i>F. forsslundi</i> , <i>F. lemani</i> , <i>C. saxatilis</i>	5
281	<i>Uroleucon (Uroleucon) cichorii</i> (Koch, 1855)	<i>Cichorium intybus</i> L., <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam., <i>Senecio</i> sp.	H	* <i>F. fusca</i>	*2
282	<sup>1,3</sup> <i>Uroleucon (Uroleucon) cichorii</i> <i>grossum</i> (Hille Ris Lambers, 1939)	<i>Crepis sibirica</i> L., <i>Hieracium</i> sp.	H	* <i>F. fusca</i> , <i>M. ruginodis</i>	*1
283	<i>Uroleucon (Uroleucon) cirsii</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.)	H	* <i>M. rubra</i>	*1

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
284	<sup>1,3</sup> <i>Uroleucon (Uroleucon) obscurum</i> (Koch, 1855)	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	H	* <i>F. fusca</i>	*1
285	<sup>3</sup> <i>Uroleucon (Uroleucon) picridis</i> (Fabricius, 1775)	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	H	* <i>M. rubra</i>	*1
286	<sup>1,2</sup> <i>Uroleucon (Uroleucon)</i> <i>pseudobscurum</i> (Hille Ris Lambers, 1967)	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	H	нет	0
287	<i>Uroleucon (Uroleucon) cf.</i> <i>seneciocola</i> (Paik, 1965)	<i>Senecio</i> sp.	H	нет	0
288	<i>Uroleucon (Uroleucon) sonchi</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Sonchus oleraceus</i> L., <i>Senecio</i> sp.	H	нет	0
289	<i>Uroleucon (Uroleucon) tanacetii</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	H	нет	0
290	<sup>1,2,3</sup> <i>Uroleucon (Lambersius) dubium</i> Holman, 1975	<i>Artemisia</i> sp.	H	нет	0
291	<sup>1,2</sup> <i>Uroleucon (Lambersius)</i> <i>erigeronense</i> (Thomas, 1878)	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Crong.	H	нет	0
292	<sup>3</sup> <i>Uroleucon (Uromelan) aeneum</i> (Hille Ris Lambers, 1939)	<i>Carduus crispus</i> L., <i>Carduus</i> sp., <i>Cirsium</i> sp.	H	* <i>F. cunicularia</i> , <i>L. niger</i>	*2

Продолжение таблицы					
1	2	3	4	5	6
293	<sup>1,2,3</sup> <i>Uroleucon (Uromelan) campanulae</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Campanula</i> sp.	H	нет	0
294	<i>Uroleucon (Uromelan) compositae</i> (Theobald, 1915)	<i>Centaurea</i> sp.	H	нет	0
295	<sup>1,3</sup> <i>Uroleucon (Uromelan) gobonis</i> (Matsumura, 1917)	<i>Saussurea amara</i> (L.) DC.	H	* <i>F. cunicularia</i> , <i>L. niger</i>	*2
296	<i>Uroleucon (Uromelan) jaceae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Cichorium</i> sp.	H	нет	0
297	<i>Uroleucon (Uromelan) minor</i> (Börner, 1940)	<i>Serratula wolffii</i> Andrae	H	нет	0
298	<i>Uroleucon (Uromelan) nigrocampanulae</i> (Theobald, 1928)	<i>Campanula rapunculoides</i>	H	нет	0
299	<sup>3</sup> <i>Uroleucon (Uromelan) simile</i> (Hille Ris Lambers, 1935)	<i>Centaurea scabiosa</i> L., <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq., <i>Erigeron</i> <i>canadensis</i> L., <i>Erigeron</i> sp.	H	нет	0
300	<i>Uroleucon (Uromelan) solidaginis</i> (Fabricius, 1779)	<i>Hypericum perforatum</i> L.	H	нет	0

**Продолжение таблицы**

<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
301	<i>Uroleucon (Uromelan) tripartitum</i> (Ivanovskaya, 1971)	<i>Bidens tripartite</i> L.	H	* <i>F. cunicularia</i>	*1
302	<i>Uroleucon (Uromelan) sp. n.</i>	<i>Senecio</i> sp.	H	нет	0
303	<i>Volutaphis schusteri</i> (Börner, 1939)	<i>Silene multiflora</i> (Ehrh.) Pers.	H	нет	0

Таблица 3

Сбор муравьями пади немирмекофильных тлей в разных регионах на исследованной территории

№ п/п	Тли	Алтай		Новосибирская область		Курганская область (степь)
		Лесные биотопы	Высокогорная тундро-степь	Лесные биотопы	Степные биотопы	
1	2	3	4	5	6	7
	<b>Drepanosiphidae</b>					
1	<i>Euceraphis punctipennis</i>	-	-	<i>F. cunicularia, F. fusca, L. niger, M. rubra, C. saxatilis</i>	<i>M. scabrinodis</i>	-
	<b>Aphididae</b>					
2	<i>Aphis cf. bupleuri</i>	<i>M. ruginodis</i>	-	-	-	-
3	<i>Cavariella aegopodi</i>	-	-	-	<i>F. fusca, F. cunicularia</i>	-
4	<i>Cavariella archangelicae</i>	<i>F. fusca</i>	-	-	-	-
5	<i>Cavariella pastinacae</i>	<i>F. fusca</i>	-	-	-	-
6	<i>Longicaudus trirhodus</i>	-	-	<i>F. fusca</i>	<i>F. fusca, C. herculeanus</i>	-
7	<i>Myzaphis rosarum</i>	-	<i>F. candida</i>	-	-	-
8	<i>Aulacorthum solani</i>	<i>L. platythorax</i>	-	-	-	-
9	<i>Acyrtosiphon ignotum</i>	<i>F. fusca</i>	-	-	-	-
10	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	-	<i>F. candida</i>	-	-	-

Продолжение таблицы						
1	2	3	4	5	6	7
11	<i>Cryptomyzus ribis</i>	<i>L. niger, M. rubra</i>	-	-	-	-
12	<i>Macrosiphoniella atra atra</i>	-	-	<i>L. niger</i>	-	-
13	<i>Macrosiphoniella nigropilosa</i>	-	<i>F. candida, F. forsslundi</i>	-	-	-
14	<i>Macrosiphoniella tanacetaria</i>	<i>F. fusca</i>	<i>F. lemani</i>	-	<i>F. fusca</i>	-
15	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	-	-	<i>F. fusca, M. rubra</i>	-	-
16	<i>Macrosiphum gei</i>	-	<i>F. candida</i>	-	-	-
17	<i>Megoura crassicauda</i>	<i>F. fusca</i>	-	-	-	-
18	<i>Uroleucon (Uroleucon) cichorii</i>	<i>F. fusca, M. ruginodis</i>	-	-	-	-
19	<i>U. cirsii</i>	-	-	<i>M. rubra</i>	-	-
20	<i>U. obscurum</i>	-	-	-	<i>F. fusca</i>	-
21	<i>U. picridis</i>	-	<i>M. rubra</i>	-	-	-
22	<i>U. (Uromelan) aeneum</i>	-	<i>F. cunicularia, L. niger</i>	-	-	-
23	<i>U. (Uromelan) gobonis</i>	-	-	-	<i>F. cunicularia, L. niger</i>	-
24	<i>U. (Uromelan) tripartitum</i>	-	-	<i>F. cunicularia</i>	-	-

Таблица 4

Список видов тлей, выявленных на территории Северо-Восточного Алтая с указанием видов муравьев, собирающих падь тлей непосредственно при выделении капель тлями (+), а также соскребающих падь тлей с растения (±). Данные собраны в Турочакском районе Республики Алтай и Солтонском районе Алтайского края (точки сборов см. список 1).

Вид	Formicinae																Mymicinae				Всего видов муравьев
	<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. aquilonia</i>	<i>F. lugubris</i>	<i>F. truncorum</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. fusca</i>	<i>F. candida</i>	<i>F. lemani</i>	<i>F. cinerea</i>	<i>F. exsecta</i>	<i>L. fuliginosus</i>	<i>L. niger</i>	<i>L. platythorax</i>	<i>C. saxatilis</i>	<i>C. herculeanus</i>	<i>M. scabrinodis</i>	<i>M. rubra</i>	<i>M. ruginodis</i>	<i>T. caespitum</i>	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<b>Pemphigidae</b>																					
<i>Paracletus cimiciformis</i> Heyden, 1837	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	1
<b>Lachnidae</b>																					
<i>Cinara confinis</i> (Koch, 1856)	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	5
<i>Cinara costata</i> (Zetterstedt, 1828)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cinara longipennis</i> Matsumura, 1983	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	3
<i>Cinara mongolica</i> Szelegiewicz & Holman, 1980	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	7
<i>Cinara pectinatae</i> (Nordlinger, 1880)	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Cinara pinea</i> (Mordvilko, 1894)	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	6
<i>Cinara pini</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Schizolachnus pineti</i> (Fabricius, 1781)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Eulachnus agilis</i> (Kaltenbach, 1843)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Trama troglodytes</i> Heyden, 1837	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Mindaridae</b>																					
<i>Mindarus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<b>Anoeciidae</b>																					
<i>Anoecia corni</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Thelaxidae</b>																					
<i>Glyphina betulae</i> (Kaltenbach, 1843)	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	13
<i>Glyphina pseudoschrankiana</i> Blackman, 1989	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	1
<b>Drepanosiphidae</b>																					
<i>Symydobius oblongus</i> Heyden, 1837	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	12
<i>Callipterinella tuberculata</i> (Heyden, 1837)	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Euceraphis punctipennis</i> (Zetterstedt, 1828)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Boernerina</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<b>Chaitophoridae</b>																					
<i>Chaitophorus populeti</i> Panzer, 1804	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+	-	9
<i>Chaitophorus salicti</i> (Schrank, 1801)	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	6
<i>Chaitophorus niger</i> Mordvilko, 1929	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Chaitophorus tremulae</i> Koch, 1854	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<b>Aphididae</b>																					
<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	8
<i>Rhopalosiphum oxyacanthae</i> (Schrank, 1801)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1
<i>Aphis acetosae</i> Linnaeus, 1761	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Aphis alchemillae</i> (Börner, 1940)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aphis brohmeri</i> Börner, 1952	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	2
<i>Aphis brunellae</i> Schouteden, 1903	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aphis bupleuri</i> (Börner, 1932)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±	-	1
<i>Aphis craccae</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	3
<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	14
<i>Aphis farinosa</i> J.F. Gmelin, 1790	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	8
<i>Aphis craccivora</i> Koch, 1854	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	4
<i>Aphis cf. funitecta</i> (Börner, 1950)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Aphis filipendulae</i> Matsumura, 1917	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Aphis frangulae</i> Kaltenbach, 1845	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aphis (Bursaphis) grossulariae</i> Kaltenbach 1843	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	3
<i>Aphis gossypii</i> Glover, 1877	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	2

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Aphis idaei</i> van der Goot, 1912	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	3
<i>Aphis korshunovi</i> Ivanovskaja, 1971	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aphis molluginis</i> (Börner, 1950)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	3
<i>Aphis neothalictri</i> Pashtshenko, 1994	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Aphis podagrariae</i> Schrank 1801	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1
<i>Aphis pomi</i> De Geer, 1773	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aphis (Bursaphis) schneideri</i> (Börner, 1940)	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	9
<i>Aphis solanella</i> Theobald, 1914	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	3
<i>Aphis spiraephaga</i> Müller, 1961	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aphis takagii</i> Takahashi, 1966	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Aphis ulmariae</i> Schrank, 1802	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	5
<i>Aphis urticata</i> J.F. Gmelin, 1790	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	8
<i>Aphis viburni</i> Scopoli, 1763	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Brachycaudus (Brachycaudina) aconiti</i> (Mordvilko, 1928)	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-	10
<i>Brachycaudus (Acaudus) cardui</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Brachycaudus (Prunaphis) jacobi</i> Stroyan, 1957	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Longicaudus trirhodus</i> (Walker, 1849)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Myzaphis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Semiaphis nolitangere</i> Aizenberg, 1954	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Semiaphis</i> cf. <i>sphondylii</i> (Koch, 1854)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Myzus (Nectarosiphon) persicae</i> Sulzer, 1776	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Aulacorthum solani</i> Kaltenbach, 1843	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-	1
<i>Acyrtosiphon ignotum</i> Mordvilko, 1914	-	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Hyperomyzus lactucae</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Amphorophora idaei</i> (Börner, 1939)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Megoura crassicauda</i> Mordvilko, 1919	-	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Megoura viciae</i> Buckton, 1876	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Cryptomyzus ribis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Sitobion fragariae</i> (Walker, 1848)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Macrosiphum rosae</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Macrosiphum cholodkovskyi</i> (Mordvilko, 1909)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Macrosiphum</i> cf. <i>bupleuri</i> Kadyrbekov, 2000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Delphiniobium yezoense</i> Miyazaki, 1971	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Delphiniobium junackianum</i> (Karsch, 1887)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Uroleucon (Uromelan) aeneum</i> (Hille Ris Lambers, 1939)	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Uroleucon (Uromelan) compositae</i> (Theobald, 1915)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Uroleucon cichorii</i> (Koch, 1855)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Uroleucon (Uromelan) gobonis</i> (Matsumura, 1917)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Uroleucon grossum</i> Hille Ris Lambers, 1939	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Uroleucon picridis</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±	-	-	1
<i>Uroleucon (Uroleucon) sonchi</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Macrosiphoniella tanacetaria</i> Kaltenbach, 1843	-	-	-	-	-	-	±	-	±	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan, 1950	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	7
<b>Всего видов:</b>																					
– мирмекофильных	12	17	13	10	14	6	16	7	0	1	4	7	33	9	6	6	1	23	7	2	
– немирмекофильных	0	0	0	0	0	1	3	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	0	

Таблица 5

Доля времени (%), затраченного муравьями исследованных видов на отдельные поведенческие реакции в ходе наблюдений в колониях тлей, и результаты тестирования муравьев на агрессивность в баллах. Представлены данные (медиана [межквартильный размах]) для модельных гнезд каждого вида муравьев. Группы муравьев, выполняющих разные функции: НФ – неспециализированные фуражиры, Стр – «сторожа», Пст – «пастухи», Рзв – «разведчики», Трн – «транспортировщики». Джр – «дежурные» муравьи.

Виды	Размер семьи	«Проф-группа»	Сбор пади	Неподвижная поза	Трофаллакис	Чистка	Агрессивное поведение	Исследование	Антеннальные контакты	Агрессивность (тест)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Myrmica</i>	10 <sup>2</sup>	НФ (20)	90.2 [9.9]	1.9 [3.6]	0 [0]	1.6 [2.6]	0 [0]	3.3 [5.6]	0 [0]	3 [0.5]
<i>rubra</i>	10 <sup>3</sup>	НФ (24)	89.4 [4.8]	1 [3.1]	0 [0]	1.7 [2.9]	0 [0]	5.5 [5.4]	0 [0]	3 [1]
<i>M. ruginodis</i>	10 <sup>2</sup>	НФ (21)	89.7 [11.8]	1.8 [6.1]	0 [0]	2.1 [4.8]	0 [0]	1.8 [3.9]	0 [0]	2 [1]
<i>Formica fusca</i>	10 <sup>2</sup>	НФ (19)	85.1 [13.7]	0 [0.9]	0 [0]	3.8 [3.1]	0 [0.2]	6.6 [10.8]	0 [0]	2 [1]
<i>F. candida</i>	10 <sup>2</sup>	НФ (21)	88.1 [6.3]	0.2 [0.6]	0 [0]	3.7 [3.4]	0 [0.1]	6.1 [7.2]	0 [0.4]	2 [1]
	10 <sup>3</sup>	НФ (31)	88.5 [11.5]	0.8 [2.1]	0 [0]	3 [2.7]	0 [0.7]	7.1 [7.8]	0 [0]	3 [1]
		Джр (5)	15.9 [5.5]	74.2 [4.2]	0 [0]	3.1 [1.6]	0.4 [0.8]	2.8 [2.4]	0 [0]	8 [2]
<i>F. cunicularia</i>	10 <sup>2</sup>	НФ (12)	88.6 [11.8]	3 [3.9]	0 [0]	4.2 [2.7]	0 [0.5]	1 [10.2]	1.8 [1.3]	3 [1]
		НФ (33)	88.3 [7.8]	1 [2.8]	0 [0]	4.5 [5]	0 [0.7]	3.5 [4.5]	1.2 [0.9]	3 [1]
		Джр (5)	13 [2.5]	69.8 [2.6]	0 [0]	2.2 [0.2]	3.2 [0.6]	7.1 [5.6]	1 [1]	7 [2]
	10 <sup>3</sup>	Пст (49)	88.7 [9.9]	0.5 [2.3]	0 [0]	2.4 [1.5]	0 [1.3]	4.3 [6.8]	1 [1.1]	1 [0]
		Стр (8)	13.5 [4.7]	75.6 [6]	0 [0]	2.1 [1.5]	3.3 [1.5]	3.1 [1.7]	0.8 [1.1]	5 [2]
		Рзв(5)	12.6 [3.9]	1.3 [0.8]	0 [0]	2.5 [1.5]	1.5 [2]	81.2 [1.1]	0.6 [1.2]	1 [2]

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Lasius niger</i>	10 <sup>3</sup>	НФ (40)	88.1 [6.1]	2.1 [4]	2 [1.2]	3.6 [1.8]	0 [0]	1.1 [1.8]	2.2 [1.7]	5 [3]
<i>L. fuliginosus</i>	10 <sup>5</sup>	НФ (28)	85.3 [12.7]	0 [2.1]	0 [1.7]	3.1 [4.4]	0.5 [1]	5.6 [10]	0.5 [0.4]	6 [3.5]
<i>Camponotus saxatilis</i>	10 <sup>3</sup>	Джр (7)	80.5 [2.2]	0 [0.9]	3.4 [0.4]	2.4 [1.3]	12.1 [5.7]	0.1 [0.4]	1.3 [1.5]	4 [3]
		Трн (11)	18.8 [7.9]	0 [0]	30.3 [10.5]	6.5 [4]	11.6 [6.5]	0 [0]	33.5 [9.8]	4 [4]
<i>Formica pratensis</i>	10 <sup>4</sup>	Пст (29)	94.6 [3.4]	0 [0]	2.3 [2]	2.5 [1.7]	0 [0]	0 [0.7]	0.2 [0.4]	1 [2]
		Стр (24)	77.1 [5]	1.2 [1.7]	0.85 [1.9]	1.2 [1.5]	7.9 [3.3]	9.6 [2.6]	0.4 [0.4]	5.5 [3]
<i>F. lugubris</i>	10 <sup>5</sup>	Пст (9)	86.9 [10.7]	0.5 [1.4]	3.9 [1.3]	3.6 [1.6]	0 [0]	0.7 [1.7]	3.1 [2.7]	1 [1]
		Стр (6)	11.1 [4.9]	84.3 [2.5]	0 [0.5]	0 [0]	2.8 [1.7]	2.4 [1.5]	0 [0.2]	6.5 [2.5]
		Рзв(4)	26.3 [10.1]	0 [0]	5.8 [5.3]	6.4 [4.3]	5.3 [3.6]	51.2 [2]	6.9 [3.2]	1 [0.5]
		Трн (11)	21.1 [6.6]	0 [0]	29.2 [11.6]	4.9 [2.7]	0 [0]	0 [0.7]	41.2 [12.4]	1 [0]
<i>F. aquilonia</i>	10 <sup>5</sup>	Пст (32)	86.4 [10.3]	0.4 [3.9]	3.7 [1.7]	3.6 [2.3]	0 [0]	0.4 [1.3]	1.9 [1.9]	3 [2]
		Стр (24)	10.1 [4]	84.9 [2.6]	0 [0.5]	0 [0]	2 [1.5]	1.9 [1.1]	0 [0.3]	7 [2.5]
		Рзв(6)	30.9 [7.1]	0 [0]	5 [3.3]	5.2 [2.5]	6.5 [3.6]	36.1 [25.3]	17.7 [23.5]	1 [3]
		Трн (30)	18.7 [6.3]	0 [0]	30.8 [11.6]	6.5 [2.6]	0 [0]	0 [0.6]	46.8 [14.8]	1 [1]
<i>F. polyctena</i>	10 <sup>5</sup>	Пст (43)	86.4 [6.8]	0.3 [5]	3.9 [1.2]	3.6 [1.7]	0 [0]	0 [0.7]	2.4 [1.3]	3 [1]
		Стр (30)	10.75 [3.2]	84.9 [2.2]	0.5 [0.7]	0 [0.3]	2 [0.2]	1.7 [1]	0 [0.3]	7 [3.3]
		Рзв (5)	26.2 [4.7]	0	2.5 [2.3]	4.5 [2.7]	5.9 [0.4]	55.3 [5.4]	5 [3.7]	1 [1]
		Трн (45)	19.1 [4.7]	0 [0]	28.7 [13.6]	6.5 [2.2]	0 [0]	0 [0.6]	47.4 [15]	3 [3]

### Список 3. Видовой состав афидофагов, собранных в колониях тлей

#### Отряд Coleoptera

##### Семейство Coccinellidae (Божьи коровки)

1. *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758)
2. *Adonia variegata* (Goeze, 1777)
3. *Anatis ocellata* (Linnaeus, 1758)
4. *Calvia quatuordecimguttata* (Linnaeus, 1758)
5. *Calvia decimguttata* (Linnaeus, 1758)
6. *Coccinella magnifica* Redtenbacher, 1843
7. *Coccinella septempunctata* Linnaeus, 1758
8. *Coccinula quatuordecimpustulata* (Linnaeus, 1758)
9. *Halyzia sedecimguttata* (Linnaeus, 1758)
10. *Harmonia quadripunctata* (Pontoppidan, 1763)
11. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)
12. *Hippodamia tredecimpunctata* (Linnaeus, 1758)
13. *Hippodamia arctica* (Schneider, 1792)
14. *Mysia oblongoguttata* (Linnaeus, 1758)
15. *Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus, 1758)
16. *Oenopia conglobata* (Linnaeus, 1758)
17. *Semiadalia notata* (Laicharting, 1781)
18. *Thea vigintiduopunctata* (Linnaeus, 1758)

#### Отряд Neuroptera

##### Семейство Chrysopidae (Златоглазки)

1. *Chrysotropia ciliata* (Wesmael, 1841)
2. *Chrysopa intima* McLachlan, 1898
3. *Chrysopa reichardi* Bianchi, 1931
4. *Chrysopa septempunctata* Wesmael, 1841
5. *Chrysopa perla* Linnaeus, 1758

6. *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836)
7. *Mallada prasina* Burmeister, 1839
8. *Nineta alpicola* (Kuwayama 1956)
9. *Nineta vittata* (Wesmael, 1841)

#### **Семейство Hemerobiidae (Гемеробииды)**

1. *Drepanopteryx phalaenoides* (Linnaeus, 1758)
2. *Hemerobius humulinus* Linnaeus, 1758
3. *Micromus angulatus* (Stephens, 1836)

#### **Семейство Raphidiidae (Верблюдки)**

1. *Raphidia ophiopsis* Linnaeus, 1758
2. *Xanthostigma xanthostigma* (Schummel, 1832)

### **Отряд Heteroptera**

#### **Семейство Nabidae (Клопы-охотники)**

1. *Himacerus apterus* (Fabricius 1798)
2. *Nabis ferus* (Linnaeus 1758)
3. *Nabis brevis* Scholtz 1847
4. *Nabis limbatus* Dahlbom 1851

#### **Семейство Anthocoridae (Антокориды)**

1. *Anthocoris nemorum* (Linnaeus 1761)
2. *Orius minutus* (Linnaeus 1758)

#### **Семейство Reduviidae (Хищнецы)**

1. *Coranus contrarius* Reuter 1881

### **Отряд Diptera**

#### **Семейство Cecidomyiidae (Галлицы)**

1. *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847)
2. *Aphidoletes urticae* Kieffer, 1895
3. *Monobremia* sp.

## Семейство Chamaemyiidae (Серебрянки, тлевые мухи)

1. *Leucopis (Leucopis) glyphinivora* Tanasijtshuk, 1958

## Семейство Syrphidae (Сирфиды, журчалки)

- 1 *Didea intermedia* Loew, 1854
- 2 *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776)
- 3 *Eupeodes nr. bucculatus* (Róndani, 1857)
- 4 *Eupeodes corollae* (Fabricius, 1794)
- 5 *Eupeodes latifasciatus* (Macquart, 1829)
- 6 *Eupeodes latilunulatus* (Collin, 1931)
- 7 *Eupeodes lapponicus* (Zetterstedt, 1838)
- 8 *Eupeodes aff. luniger* (Meigen, 1822)
- 9 *Melangyna guttata* (Fallén, 1817)
- 10 *Meligramma triangulifera* (Zetterstedt, 1843)
- 11 *Melanostoma mellinum* (Linnaeus, 1758)
- 12 *Melanostoma scalare* (Fabricius, 1794)
- 13 *Paragus bicolor* (Fabricius, 1794)
- 14 *Paragus bradescui* Stanescu, 1981
- 15 *Paragus haemorrhous* Meigen, 1822
- 16 *Paragus sp. aff. kopdagensis* Hayat & Claussen, 1997
- 17 *Paragus pecchiolii* Rondani, 1857
- 18 *Paragus quadrifasciatus* Meigen, 1822
- 19 *Paragus tibialis* (Fallén, 1817)
- 20 *Pipiza lugubris* (Fabricius, 1775)
- 21 *Pipiza noctiluca* Linnaeus, 1758
- 22 *Pipizella aff. maculipennis* (Meigen, 1822)
- 23 *Platycheirus nr. barkalovi* Mutin, 1999
- 24 *Platycheirus scutatus* (Meigen, 1822)
- 25 *Scaeva pyrastris* (Linnaeus, 1758)
- 26 *Sphaerophoria chongjini* Bankowska, 1964

- 27 *Sphaerophoria rueppelli* (Wiedemann, 1830)
- 28 *Sphaerophoria scripta* (Linnaeus, 1758)
- 29 *Sphaerophoria taeniata* (Meigen, 1822)
- 30 *Syrphus ribesii* (Linnaeus, 1758)
- 31 *Syrphus torvus* Osten Sacken, 1875
- 32 *Syrphus vitripennis* Meigen, 1822

## **Отряд Нуменоптера**

### **Паразитоиды тлей**

#### **Семейство Aphelinidae (Афелиниды)**

1. *Aphelinus* sp.
2. *Aphelinus chaonia* Walker, 1839

#### **Семейство Aphidiidae (Афидииды)**

1. *Adialytus ambiguus* (Haliday, 1834)
2. *Adialytus salicaphis* (Fitch, 1855)
3. *Aphidius artemisicola* Tizado & Núñez-Pérez, 1994
4. *Aphidius cingulatus* (Ruthe, 1859)
5. *Aphidius medvedevi* Davidian, 2010
6. *Aphidius rosae* Haliday, 1833
7. *Aphidius* sp.
8. *Aphidius ribis* Haliday, 1834
9. *Areopraon rasnitsyni* Davidian, 2011
10. *Betuloxys compressicornis* (Ruthe, 1859)
11. *Binodoxys acalephae* (Marshall, 1896)
12. *Binodoxys angelicae* Haliday, 1833
13. *Ephedrus cerasicola* Starý, 1962
14. *Ephedrus niger* Gautier, Bonnamour & Gaumont, 1929
15. *Ephedrus plagiator* (Nees, 1811)
16. *Praon abjectum* (Haliday, 1833)

17. *Praon bicolor* Mackauer, 1959
18. *Praon flavinode* (Haliday, 1833)
19. *Praon volucre* (Haliday, 1833)
20. *Praon* sp.
21. *Pauesia* sp aff. *abietis* (Marshall, 1896)
22. *Pauesia unilachni* (Gahan, 1927)
23. *Pauesia* sp.
24. *Protaphidius wissmannii* (Ratzeburg, 1848)
25. *Metaphidius aterrimus* (Fahringer, 1935)
26. *Trioxya acalephae* (Marshall, 1896)
27. *Trioxya betulae* Marshall, 1896
28. *Lipolexis gracilis* Foerster, 1862
29. *Lysiphlebus fabarum* (Marshall, 1896)
30. *Lysiphlebus confusus* Tremblay & Eady, 1978
31. *Lysiphlebus* sp. aff. *confusus* Tremblay & Eady, 1978
32. *Lysiphlebus hirticornis* Mackauer, 1960
33. *Lysiphlebus* sp.
34. *Lysiphlebus balcanicus* Starý, 1998
35. *Paralipsis enervis* (Nees, 1834)

### **Хищные осы, собранные во время охоты на тлей**

#### **Семейство Crabronidae (Песочные осы, краброниды)**

1. *Diodontus minutus* (Fabricius, 1793)
2. *Diodontus tristis* (Van der Linden, 1829)
3. *Passaloecus* sp.