

На правах рукописи

ГАВРИЛЮК
Антон Владимирович

РОЛЬ МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ В ЗАЩИТЕ ТЛЕЙ ОТ АФИДОФАГОВ

Специальность 03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2009

Работа выполнена в Институте систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
Новгородова Татьяна Александровна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Федосеева Елена Борисовна
(Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва)

кандидат биологических наук
Чернышёв Сергей Эдуардович
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

Ведущее учреждение:

Институт экологии растений
и животных УрО РАН (г. Екатеринбург)

Защита диссертации состоится 12 мая 2009 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзыв на автореферат просим отправлять по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Диссертационный совет. Факс: (383)2170-973, e-mail: dis@eco.nsc.ru.

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

Автореферат разослан: « » апреля 2009 года

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Тли (Homoptera: Aphididae) широко распространены и являются важным компонентом биоценозов. С одной стороны, они представляют собой объект хищничества для многих животных: паразитических наездников афидиид и афелинид (Hymenoptera: Aphidiidae, Aphelinidae), личинок и имаго божьих коровок (Coleoptera: Coccinellidae), личинок златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae), личинок сирфид (Diptera: Syrphidae), галлиц (Diptera: Cecidomyiidae) и хищных клопов (Hemiptera: Nabidae, Anthocoridae) (Nixon, 1951; Филатова, 1970; Баранник, 1973; Панфилова, 1972; Алеева, Бабушкина, 1977; Тобиас, Кирияк, 1986; Кротова, 1991, 1992; Давидьян, 2007 и др.). С другой стороны, выделяя значительное количество пади с высоким содержанием сахаров, тли являются одним из основных поставщиков углеводной пищи для муравьев (Hymenoptera: Formicidae) (Мордвилко, 1901, 1936; Длусский, 1967; Hölldobler, Wilson, 1990). По характеру взаимоотношений с муравьями тлей разделяют на мирмекофильных (посещаемых муравьями) и немирмекофильных (непосещаемых). Мирмекофильные тли в свою очередь делятся на облигатных и факультативных. Первые крайне редко встречаются без муравьев, вторые могут встречаться как с муравьями, так и без них. В настоящее время получены данные, которые свидетельствуют о существовании широкого спектра переходных форм взаимодействий муравьев и тлей от мутуализма до эксплуатации (Offenberg, 2001; Pålsson, 2002). Сравнительный анализ плодовитости тлей, размеров и скорости вымирания их колоний в присутствии и в отсутствие муравьев показал, что процветание мирмекофильных тлей зависит от вида партнера-симбионта (Addicott, 1978; Bristow, 1984). Есть основания полагать, что это связано с организацией сбора пади у разных муравьев (Новгородова, 2005). В то же время степень влияния разных членов многовидовых сообществ муравьев на выживаемость мирмекофильных тлей все еще остается практически неизученной.

Цель и задачи исследования. Цель работы – исследовать роль разных членов многовидового сообщества муравьев в защите тлей от афидофагов.

Были поставлены следующие задачи:

1. Выявить фоновые виды мирмекофильных и немирмекофильных тлей, обитающих в различных растительных сообществах.
2. Выявить спектр афидофагов, встречающихся на колониях тлей, а также трофические связи афидофагов и тлей на примере паразитических наездников и сирфид.
3. Провести сравнительный анализ мирмекофильных комплексов тлей, связанных с муравьями разных видов.
4. Исследовать влияние муравьев на видовой состав афидофагов, встречающихся на колониях тлей.
5. Провести сравнительный анализ встречаемости афидофагов в колониях мирмекофильных тлей, посещаемых различными муравьями.
6. Исследовать этологические аспекты взаимодействия муравьев и афидофагов на колониях тлей.

Научная новизна и значение полученных результатов. Впервые проведен сравнительный анализ степени защиты тлей от афидофагов разными членами многовидового сообщества муравьев. Установлено, что защита симбионтов муравьями проявляется только на охраняемых колониях тлей, на которых практически постоянно присутствуют муравьи, а степень защиты тлей муравьями

от афидофагов в значительной степени определяется уровнем социальной и территориальной организации семьи. Наиболее высокий уровень защиты колониям тлей обеспечивают доминирующие в сообществах муравьи, обладающие обширными охраняемыми территориями с сетью фуражировочных дорог и вторичным делением территории (*Formica* s. str. и *Lasius fuliginosus* Latr.). В колониях тлей, связанных с этими муравьями, естественные враги встречаются значительно реже: доля колоний тлей с афидофагами для этих муравьев была в 1.5–2 раза ниже, чем для видов субдоминантов, и в 3–6 раза ниже, чем для инфлюентов. Кроме того, эти муравьи наиболее агрессивны по отношению к любым афидофагам, как подвижным (имаго), так и медленно двигающимся (личинки). Субдоминанты с частично охраняемой территорией менее агрессивно реагируют на афидофагов и занимают промежуточное положение по степени защиты своих симбионтов. Наиболее часто афидофаги встречаются в колониях тлей, посещаемых муравьями, которые не имеют охраняемых территорий. Они практически не реагируют на афидофагов и не защищают тлей-симбионтов. В целом, наиболее значимое влияние на выживаемость мирмекофильных тлей оказывают муравьи доминирующих видов.

Исследованы этологические механизмы взаимодействия муравьев и афидофагов. Выявлены основные тактики поведения муравьев при защите симбионтов от афидофагов: патрулирование, отпугивание, нападение и преследование. Исследованы и описаны тактики поведения афидофагов на колониях тлей (при откладке яиц или охоте на тлей), а также при столкновении с муравьями. Впервые выявлена и описана «активная защита» (использование различных химических веществ), которую демонстрируют личинки сирфид и златоглазок, чтобы избежать агрессии со стороны муравьев.

Кроме того, в ходе исследований 20 видов и 2 подвида тлей впервые отмечены для территории Западной Сибири, 4 вида и 1 подвид тлей – для территории России. 15 видов паразитических наездников (афидиид) впервые обнаружены на территории Западной Сибири.

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.

Публикация результатов исследований. По результатам исследований опубликованы 16 печатных работ из них 5 публикаций в ведущих рецензируемых научных журналах и изданиях, определенных ВАК.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на VII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока "Энтомологические исследования в Северной Азии" (Новосибирск, 2006), на Осенних зоологических сессиях (Новосибирск, 2006), на XLIV Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2006), на IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007), на Европейском мирмекологическом симпозиуме (Венгрия, Сегед, 2007), XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем рукописи составил 159 страниц машинописного текста. Диссертация содержит 44 рисунка, 15 таблиц, 5 фотографий и одно приложение. Список литературы включает 190 наименований работ, из них 94 российских и 96 зарубежных.

ГЛАВА 1. ТРИТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МУРАВЬЕВ, ТЛЕЙ И АФИДОФАГОВ

Проанализирована литература, посвященная основным проблемам трофического взаимодействия муравьев, тлей и афидофагов. Дана характеристика группы тлей, в том числе различные способы защиты тлей от афидофагов. Приведена характеристика основных групп афидофагов, рассмотрены их адаптации к питанию тлями, в том числе поведенческие адаптации, позволяющие избегать нападения муравьев. Особое внимание уделено симбиотическим отношениям муравьев и тлей. Тесная взаимосвязь и постоянное взаимное влияние муравьев, тлей и афидофагов дает основание считать эти взаимодействия тритрофическими.

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования тлей, муравьев и афидофагов проводили в лесостепной зоне на территории Новосибирской и Курганской областей в 2006–2008 гг., а так же в лесной зоне в Республике Алтай в 2007–2008 гг. Для детальных исследований были выбраны 6 рабочих участков площадью приблизительно по 12.5–16 га (4 – в лесных, 2 – в степных растительных сообществах) с многовидовыми сообществами муравьев с доминированием *Formica s. str.* Лесные и степные сообщества муравьев отличались по видовому составу, но были сходны по структуре.

Для выявления колоний тлей осматривали надземные и корневые части растений на маршрутах и рабочих участках. В колониях тлей отмечали присутствие муравьев и афидофагов. Общая протяженность маршрутов (шириной 3 м) составила 195 км. На рабочих участках проводили картирование гнезд муравьев доминантов *Formica s. str.* и *L. fuliginosus*, а так же кормовых растений с колониями тлей. Изучение видового состава и иерархической структуры многовидовых сообществ муравьев на рабочих участках проводили с помощью углеводных приманок (Резникова, Бугрова, 1989). Тлей, муравьев и имаго афидофагов собирали в 70% спирт. Для определения видовой принадлежности муравьев монтировали по стандартной методике (Купянская, 1990). Из тлей изготавливали постоянные препараты в жидкости Фора. Личинок хищников и паразитоидов (в мумифицированных тлях) помещали в индивидуальные пластиковые контейнеры (0.25 и 0.5 л.), затянутые марлей, и выращивали в лаборатории до имагинальной стадии при естественном освещении и регулярном увлажнении. Каждые 2-3 дня в контейнеры с личинками афидофагов помещали части растений с тлями. Всего собрано около 1300 проб: 690 – с тлями (из них 427 с муравьями, 263 только с тлями), 215 – с муравьями, 395 – с афидофагами. Из личинок афидофагов выведено: 239 имаго сирфид, 270 галлиц, более 3500 имаго наездников афидид и более 500 сверхпаразитических наездников тлей.

Для экспериментальных исследований, в природе и лаборатории, были выбраны муравьи с различными системами территориальной организации: обширная охраняемая территория с развитой сетью фуражировочных дорог (*Formica rufa* L., *F. pratensis* Retz. и *L. fuliginosus*), частично охраняемая территория (*Camponotus saxatilis* Ruzs., *C. herculeanus* L. и *Lasius niger* L.), неохраняемая (*Myrmica rubra* L.). В связи с тем, что спектр реакций на афидофагов оказался одинаковым у всех видов, расположив реакции на афидофагов в порядке возрастания агрессии муравьев, получили единую для всех видов шкалу агрессивности в баллах: 0 – убегает, 1 – не реагирует, 2 – исследовательское поведение, 3 – выпады (резкие движения с раскрытыми жвалами без контакта с

афидофагом), 4 – наскоки (резкие движения с раскрытыми жвалами до контакта с афидофагом), 5 – укус, 6 – «мертвая хватка» (вцепляется жвалами, не ослабляет захват длительное время).

Влияние муравьев на выживаемость колоний тлей. В качестве модельного объекта выбраны тли *Chaitophorus populeti* Panz. на осинах (*Populus tremula* L.) (высотой около 1.5 м), посещаемые муравьями *F. pratensis*, *F. rufa*, *L. fuliginosus*, *C. herculeanus*, *L. niger* и *M. rubra*. Учеты количества колоний тлей на деревьях проводили через 1-3 дня. Подсчитывали скорость изменения числа колоний тлей (число появившихся/вымерших колоний в день).

Подсаживание афидофагов на колонии мирмекофильных тлей в природе. Эксперименты проводили в окрестностях г. Карасук на молодых осинах (высотой около 1.5 м) с колониями тлей *Ch. populeti*, посещаемых муравьями *F. pratensis*, *C. herculeanus*, *L. fuliginosus* и *L. niger*. Афидофагов собирали за 2–3 часа до проведения эксперимента. Отмечали количество муравьев на колонии тлей. Личинок и имаго божьих коровок и златоглазок подсаживали на растение неподалеку от колонии тлей с интервалом около 10 мин. между предъявлениями. Наблюдение проводили до первого контакта муравьев и афидофагов, при этом фиксировали поведение насекомых. Всего проведено по 80 подсаживаний личинок и имаго афидофагов на 20 колониях тлей для каждого вида муравьев.

Тест «попарного ссаживания» муравьев-сборщиков пади и афидофагов в лаборатории. В качестве модельных объектов выбраны: 6 видов муравьев (*F. rufa*, *F. pratensis*, *L. fuliginosus*, *C. saxatilis*, *L. niger* и *M. rubra*), личинки и имаго божьих коровок и златоглазок, а также личинки сирфид. Насекомых отлавливали в природе в день предшествующий экспериментам. Муравьев собирали непосредственно с колоний тлей *Symydobius oblongus* Heyd. (по 30 особей каждого вида) и помещали в контейнер (30x30x20 см). Парное ссаживание насекомых проводили в экспериментальных контейнерах (14x14x5 см). Сначала в контейнер помещали муравья. После периода адаптации (5–7 мин.) с интервалом около 10 мин. между предъявлениями подсаживали афидофагов. Фиксировали поведение насекомых до первого контакта включительно. Проведено по 150 тестов для всех исследованных видов муравьев.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Microsoft Office Excel 2003 и KyPlot 5.0. Для анализа встречаемости афидофагов на колониях тлей, посещаемых муравьями разных видов, использован однофакторный дисперсионный анализ (one way ANOVA) и формула сравнения долей для неравных выборок по Лакину с поправкой Йейтса на непрерывность (Плохинский, 1961; Лакин, 1990, Гланц, 1999). Обработку результатов по поведению муравьев и афидофагов проводили с помощью сравнения долей по Лакину. Для сравнения агрессивности муравьев при контакте с афидофагами использовали непараметрический критерий Уилкоксона (Wilcoxon). Для сравнения видового состава муравьев и тлей в разных сообществах, а так же комплексов афидофагов тлей, посещаемых разными муравьями, использовали индексы видового сходства и различия Шимкевича-Симпсона (Кс и Кр) (Песенко, 1982). При построении дендрограмм использован метод объединения невзвешенных парных групп по средним величинам (Unweighted pair-group average) (Ким и др., 1989; Лакин, 1990).

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ ТЛЕЙ И ЭНТОМОФАГОВ

Приводится анализ выявленного на исследуемой территории видового состава тлей и различных групп афидофагов.

Тли. В ходе исследований выявлено 157 видов и 3 подвида тлей, которые являются представителями 58 родов из 7 семейств. Из них 20 видов и 2 подвида тлей являются новыми для Западной Сибири, а четыре вида и один подвид впервые найдены в России. Для всех последующих расчетов использовали число выявленных видов (157). Наибольшее число видов из выявленных тлей относятся к роду *Aphis* – 39. Роды *Cinara* и *Uroleucon* включают по 10 видов, род *Chaitophorus* – 9, остальные роды представлены меньшим числом видов. Колонии тлей располагались на растениях 125 видов, среди которых число травянистых растений составило 91, деревьев и кустарников – 34. Среди выявленных нами тлей однодомными (тли в течение всего сезона обитают на одном растении-хозяине) являются 117 видов (75%), неполноциклыми – 7 (4%), двудомными – 33 (21%). По месторасположению колоний на растении обычно выделяют три жизненные формы тлей. Дендробионты обитают на надземных частях деревьев и кустарников, хортобионты (или поебионты по Нарзикулову (1970)) – на надземных частях травянистых растений, ризобионты – на корнях растений. Среди выявленных тлей дендробионты составили 63 вида, хортобионты – 83, ризобионты – 11.

Проведен сравнительный анализ видового состава тлей в лесных (далее «лес») и степных («степь») растительных сообществах. В «лесу» найден 121 вид тлей, из них 86 мирмекофильных, в «степи» – 60 и 44, соответственно. Коэффициент сходства видового состава тлей в «лесу» и «степи» составил 0.53 (Кс). Общими оказались 32 вида тлей. Общность видового состава мирмекофильных тлей, обитающих в «лесу» и «степи», составила 0.55 (Кс), немирмекофильных – 0.5 (Кс). Сходство видового состава обусловлено присутствием большого числа эвритопных видов (21 и 11, соответственно), а отличие – отсутствием в «степи» однодомных дендробионтов из родов *Cinara*, *Schizolachnus*, *Glyphina*, *Euceraphis*, *Symydobius*, *Chaitophorus*, *Pterocomma*.

Энтомофаги тлей. Среди афидофагов, отмеченных нами на колониях тлей, оказались представители 11 семейств: паразитические наездники афидииды (*Aphidiidae*) – 28 видов и афелиниды (*Aphelinidae*) – 2, сирфиды (*Syrphidae*) – 29, божьи коровки (*Coccinellidae*) – 18 видов, златоглазки (*Chrysopidae*) – 9, гемеробииды (*Hemerobiidae*) – 3, верблюдки (*Raphidiidae*) – 2, галлицы (*Cecidomyiidae*) – 3, а также клопы набида (*Nabidae*) – 4, антокорида (*Anthocoridae*) – 2 и хищницы (*Reduviidae*) – 1 вид. Приводятся результаты анализа видового состава всех выявленных групп афидофагов (число видов, видовая насыщенность родов, новые находки для Западной Сибири).

На исследуемой территории найдены 15 видов афидиид, ранее не встречавшихся в Западной Сибири: *Pauesia unilachni* Gahan, *Pauesia* sp. aff. *abietis* Marsh., *Aphidius artemisicola* Tizado & Núñez-Pérez, *Aphidius rosae* Hal., *Ephedrus cerasicola* Starý, *Ephedrus niger* Gautier, Bonnamour et Gaumont, *Trioxys betulae* Marsh., *Betuloxys compressicornis* Ruthe, *Protaphidius wissmannii* Ratz., *Metaphidius aterrimus* Fahr., *Binodoxys acalephae* Marsh., *Praon bicolor* Mack., *Lysiphlebus hirticornis* Mack., *Lysiphlebus balcanicus* Starý, *Paralipsis enervis* Nees.

ГЛАВА 4. ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ

Известно, что степень влияния муравьев на выживаемость и процветание мирмекофильных тлей зависит от вида муравьев (Addicott, 1978; Bristow, 1984). Однако это имеет значение главным образом для «общих симбионтов» – тлей, посещаемых разными муравьями.

4.1. Мирмекофильные тли

На исследованной территории мирмекофильные тли составили около 62% (97 видов из 157 выявленных видов тлей). Они относятся к 34 родам из 7 семейств. Наибольшее число видов (35) относится к роду *Aphis*, который является одним из самых богатых в видовом отношении родов (Ивановская, 1977). Тли из других родов представлены существенно меньшим числом видов: *Cinara* – 10, *Chaitophorus* – 9, *Pterocomma* – 6, *Brachycaudus* – 5, остальные – по 1–3 вида.

4.2. «Общие симбионты» и специализированные виды тлей

«Общие симбионты» составили 57.7% от 97 видов мирмекофильных тлей: в «лесу» – 52.3% (45 видов), в «степи» – 54.5% (24). В «лесу» наиболее привлекательными для муравьев оказались тли *S. oblongus*, *Ch. populeti* и *Aphis fabae* Scop. Их колонии посещали по 12 видов муравьев. По 9 видов муравьев было отмечено в колониях тлей *Glyphina betulae* L. и *Cinara pinea* Mordv. В «степи» наибольшее число видов муравьев отмечено на колониях тлей *Aphis jacobaeae* Schr. и *A. fabae* – 8 и 9, соответственно; в колониях *Sipha maydis* Pass., *Aphis craccivora* Koch и *Aphis plantaginis* Goez. – по 7 видов. Остальные виды «общих симбионтов» в «лесу» и «степи» были связаны с муравьями меньшего числа видов. Из специализированных тлей найден только один вид – *Stomaphis quercus* L. Тли обитают на корнях и в трещинах коры берез у основания ствола. На исследованной территории они встречаются только с муравьями *L. fuliginosus*.

4.3. Мирмекофильные ансамбли тлей, связанные с муравьями разных видов

Из 28 видов муравьев, отмеченных на исследованной территории, трофобиотические связи с тлями выявлены для 22 видов. В «лесу» колонии тлей посещали муравьи 18 видов, в степи – 10. В многовидовых сообществах с доминированием рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) и лугового муравья (*F. pratensis*) наибольшее число видов тлей (по 11) посещали муравьи-доминанты *Formica* s. str. (*F. polycтена* Först., *F. truncorum* F. и *F. pratensis*) и *L. niger* (рис. 1). Остальные муравьи были связаны со значительно меньшим числом видов тлей (менее 5 видов). По данным маршрутных учетов, охватывающих большую территорию и соответственно различные многовидовые сообщества муравьев, наиболее широкие спектры трофобиотических связей с тлями выявлены для *L. niger* (рис. 2). По-видимому, это объясняется экологической пластичностью данного вида. Муравьи *L. niger* заселяют различные станции в луговых и лесных биотопах, а так же участки, подвергающиеся антропогенному воздействию.

Несмотря на то, что значительное количество пади муравьи получают на наземных колониях тлей, корневые тли также играют в жизни муравьев немаловажную роль, при этом остаются наименее изученными из-за скрытого образа жизни. В ходе исследований в прикорневой зоне и на корнях растений были найдены колонии тлей 18 видов, которые являются представителями 9 родов из 4 семейств. Колонии корневых тлей в «степи» посещали муравьи 10 видов, в «лесу»

– 8. Муравьи *Tetramorium caespitum* L. и *Lasius flavus* F. были связаны только с корневыми тлями, трех и двух видов, соответственно.

В целом, более 50% видов тлей как в «лесу», так и в «степи» являются «общими симбионтами» для разных муравьев. Наиболее широкие спектры трофобиотических связей с тлями отмечены для доминирующих в сообществах муравьев *Formica* s. str., а также для *L. niger*.

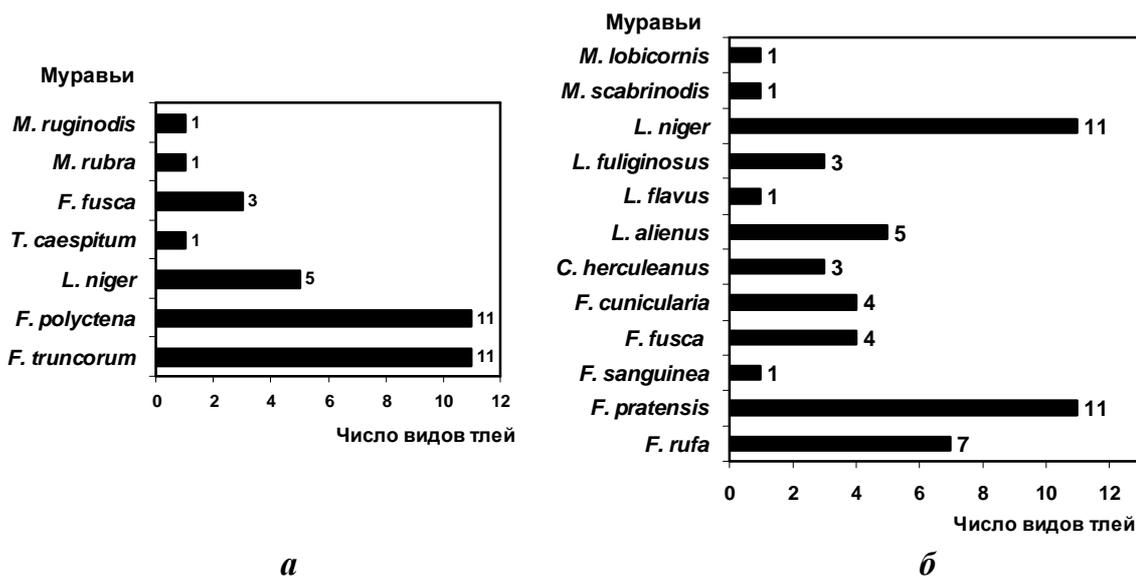


Рис. 1. Мирмекофильные ансамбли тлей, связанных с муравьями разных видов, в многовидовых сообществах с доминированием *Formica* s. str.: *а* – в окр. п. Артыбаш (Республика Алтай), *б* – в окр. г. Карасук.

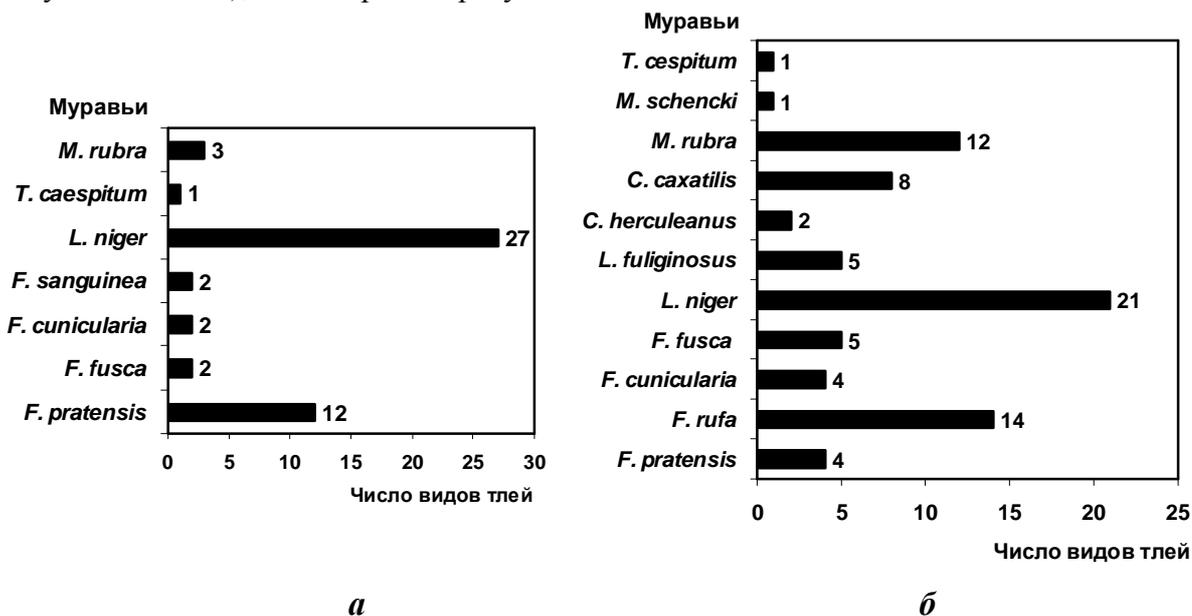


Рис. 2. Мирмекофильные ансамбли тлей, связанных с муравьями разных видов (данные маршрутных учетов): *а* – в окр. с. Лисье (Курганская обл.), *б* – в ботаническом лесничестве г. Новосибирск.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ МУРАВЬЕВ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ АФИДОФАГОВ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА КОЛОНИЯХ ТЛЕЙ

Тли, как и другие насекомые, имеют множество естественных врагов, которые снижают численность их популяций. Основной защитной реакцией немирмекофильных тлей, не формирующих галлы, является избегание опасности,

тли расползаются или прыгивают с растения (Dixon, 1958; Dill et al., 1990; Новгородова, 2002). Мирмекофильных тлей в той или иной степени защищают муравьи (Addicott, 1978; Skinner, Whittaker, 1981; Vepsäläinen, Savoläinen, 1994). В связи с этим возникает ряд вопросов. Отличается ли видовой состав афидофагов, встречающихся на колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей? Зависит ли видовой состав афидофагов на колониях тлей от вида муравьев, ухаживающих за ними?

5.1. Комплексы афидофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей

Установлено, что видовой состав афидофагов, отмеченных в колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей, в значительной степени перекрывается. Сходство составило 0.63 (Kc). Общими оказались 20 видов афидофагов. Среди энтомофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей оказались представители практически всех выявленных групп (божки коровки, златоглазки, сирфиды, галлицы, клопы и паразитические наездники). Основные отличия комплексов афидофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей обусловлены присутствием моно- и олигофагов среди афидиид: в колониях мирмекофильных тлей – 13 видов, немирмекофильных – 5. Кроме того, различия обусловлены меньшим видовым разнообразием представителей других групп афидофагов, найденных в колониях немирмекофильных тлей.

Сходство комплексов афидофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей в «лесу» составило 0.62 (Kc). Отличия, так же обусловлены присутствием в сборах моно- и олигофагов, связанных с мирмекофильными и немирмекофильными тлями дендробионтами. Одним из них является специализированный наездник *Protaphidius wissmannii* Ratz., паразитирующий только в тлях *S. quercus*. В «степи» коэффициент сходства комплексов афидофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей оказался существенно выше – 0.93 (Kc). Небольшое различие обусловлено присутствием в сборах моно- и олигофагов (наездники – 10 видов, сирфиды – 2). Кроме того, в «степи» в колониях немирмекофильных тлей не отмечены некоторые виды божьих коровок и златоглазок.

Для того чтобы понять причину отличий данных, полученных в «лесу» и «степи», мы попытались выяснить, отличается ли видовой состав афидофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей в различных растительных сообществах. При сравнении комплексов афидофагов мирмекофильных и немирмекофильных тлей в «лесу» и «степи» коэффициент сходства составил 0.60 и 0.83, соответственно. Различия комплексов афидофагов мирмекофильных тлей в основном обусловлены отсутствием в «степи» большинства энтомофагов, питающихся тлями дендробионтами, а также наличием специализированных видов сирфид (Syrphidae) и паразитических наездников (Aphidiidae), связанных только с корневыми тлями. Более высокое сходство энтомофагов немирмекофильных тлей, по-видимому, объясняется тем, что на исследуемой территории эти тли были найдены в основном на травянистых растениях, встречающихся как в «лесу», так и в «степи». Отличия обусловлены отсутствием в «степи» афидофагов, специализирующихся на питании немирмекофильными тлями дендробионтами.

5.2. Комплексы афидофагов тлей, связанных с муравьями разных видов

Для того чтобы ответить на вопрос, влияют ли муравьи на видовой состав афидофагов мирмекофильных тлей, проведен сравнительный анализ комплексов энтомофагов тлей, посещаемых муравьями разных видов. Используются данные

только по муравьям, связанным с наибольшим числом видов тлей (не менее 14). В колониях тлей, посещаемых этими муравьями, обнаружено наибольшее видовое разнообразие афидофагов (от 4 до 39 видов). В колониях тлей, посещаемых остальными муравьями, отмечено лишь по 1-2 вида афидофагов. Однако это в первую очередь связано с малым числом колоний тлей, посещаемых этими муравьями, которые удалось найти в ходе исследований. На основе коэффициентов различия видового состава афидофагов были построены дендрограммы (рис. 3). Сходные комплексы афидофагов (наименее отличающиеся друг от друга) как в «лесу», так и в «степи» образовали по три кластера (рис. 3). В «лесу» наиболее сходными оказались энтомофаги тлей, посещаемых муравьями *C. saxatilis* и *L. niger*. Также были сходны между собой комплексы афидофагов с колоний тлей, посещаемых *F. fusca* L. и *M. rubra*. В отдельный кластер выделяются афидофаги, найденные в колониях тлей муравьев *F. rufa*. В «степи» наиболее сходными оказались афидофаги с колоний тлей, связанных с *F. pratensis* и *L. niger*. Комплексы энтомофагов тлей, посещаемых *M. rubra* и *Formica cunicularia* Latr. сформировали отдельные кластеры.

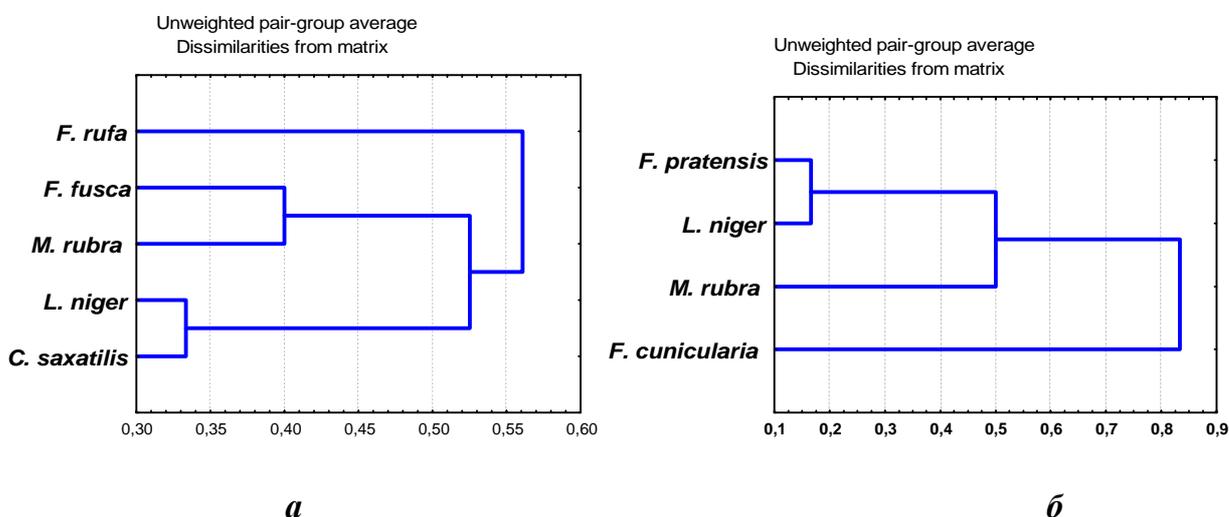


Рис. 3. Сходство видового состава афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями: *а* – в «лесу», *б* – в «степи».

В целом, в колониях тлей, посещаемых разными муравьями, как в «лесу», так и в «степи», были представлены сходные группы афидофагов (личинки и имаго божьих коровок, златоглазки, личинки сирфид и галлиц, а так же паразитические наездники). Различия комплексов афидофагов обусловлены в первую очередь разной видовой насыщенностью отдельных групп энтомофагов, найденных в колониях тлей. Этот показатель в свою очередь тесно связан с количеством материала, который удалось собрать для исследованных видов муравьев (чем больше колоний тлей посещают муравьи данного вида, тем выше вероятность нахождения афидофагов в этих колониях).

5.3. Трофические связи афидофагов на примере паразитических наездников и личинок сирфид

Несмотря на большой интерес к афидофагам, как регулятору численности тлей, пищевые спектры афидофагов на исследуемой территории все еще остаются слабоизученными. Мы исследовали трофические связи тлей с афидофагами на примере паразитических наездников – афидиид и афелинид (Aphidiidae, Aphelinidae) и хищных личинок сирфид (Syrphidae). Именно эти группы

энтомофагов оказывают наиболее значимое влияние на численность тлей (Баранник, 1970, 1973; Багачанова, 1990; Кротова, 1992).

5.3.1. Трофические связи наездников и тлей

Выявленные виды паразитических наездников (Aphidiidae – 28 видов, Aphelinidae – 2) развиваются в тлях 37 видов, принадлежащих 19 родам. В пищевых спектрах исследованных паразитических наездников представлены все жизненные формы тлей: 49% составили тли дендробионты (18 видов), 43% – хортобионты (16) и 8% – ризобионты (3). В колониях тлей дендробионтов собраны паразитоиды 20 видов из 10 родов (64.5% от всех паразитоидов). В колониях тлей хортобионтов встречены наездники 16 видов из 8 родов (51.6%). В прикорневой зоне растений были найдены три вида паразитических наездников – *P. wissmannii*, *Paralipsis enervis* Nees и *Lysiphlebus balcanicus* Starý (9.7%). Наездники одного вида могут встречаться в колониях тлей разных жизненных форм. Прежде всего, это характерно для видов полифагов, таких как *Lysiphlebus confusus* Tremblay et Eady., который отмечен в колониях 8 видов тлей. Для некоторых видов наездников прослеживается четкая связь с определенными видами тлей. Так, монофагами являются два вида – *Lysiphlebus hirticornis* Mack. и *P. wissmannii*, которые отмечены только в колониях тлей *Metopeurum fuscoviride* на пижме и *S. quercus* на березе, соответственно. К олигофагам относятся наездники *Adialytus salicaphis* (Fitch.), *Aphidius cingulatus* Ruthe, *Aphidius rosae* Hal. и *A. ribis* Hal., паразитирующие на тлях из родов *Chaitophorus*, *Pterocomma*, *Macrosiphum* и *Cryptomyzus*, соответственно. Наездники *Praon bicolor* Mack., *Metaphidius aterrimus* Fahr., *Pauesia* sp. aff. *abietis* Marsh., и *Pauesia unilachni* Gahan развиваются в тлях *Cinara* и *Schizolachnus*, обитающих на хвойных деревьях. В колониях мирмекофильных тлей встречаются более половины видов наездников, выявленных в ходе исследования – 23 вида (Aphidiidae – 21, Aphelinidae – 2). По видовой насыщенности выделяются роды: *Lysiphlebus* – 4 вида и *Pauesia* – 3.

5.3.2. Трофические связи сирфид-афидофагов и тлей

В ходе исследования выявлено 29 видов сирфид-афидофагов. Личинки сирфид собраны в колониях тлей 29 видов из 16 родов. В пищевых спектрах личинок сирфид представлены все жизненные формы тлей: дендробионты составили 55% (16 видов), хортобионты – 38% (11) и ризобионты – 7% (2). В колониях корневых тлей найдены личинки двух видов журчалок: *Pipizella* sp. aff. *maculipennis* (Mg.) и *Paragus bicolor* (F.). В отличие от мух *Pipizella* личинок рода *Paragus* в колониях корневых тлей ранее не находили. Личинки сирфид одного вида могут встречаться в колониях тлей, принадлежащих разным жизненным формам. Прежде всего, это характерно для видов полифагов. Анализ трофических связей личинок мух-журчалок показал наличие видов как с довольно широким пищевым спектром, так и с ограниченным числом жертв. К полифагам относятся *Syrphus vitripennis* Mg., и *S. ribesii* (L.). Они отмечены в колониях тлей 7 видов каждый. Личинки *Eupeodes corollae* (F.) были собраны в колониях тлей 6 видов, *Scaeva lapponicus* (Zett.) и *Episyrphus balteatus* (Deg.) – в колониях тлей 5 видов каждый. Пищевые спектры *Eupeodes latifasciatus* (Macq.) и *Sphaerophoria scripta* (L.) составили по 4 вида тлей, остальных видов сирфид – по 1-2. В колониях мирмекофильных тлей встречаются личинки более половины видов сирфид, выявленных в ходе исследования (65.5%) – 19 видов, принадлежащих 10 родам. По видовой насыщенности выделяются роды: *Paragus* – 4 вида, а так же *Eupeodes* и *Sphaerophoria* – по 3 вида.

В целом, видовой состав афидофагов, найденных в колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей, в значительной степени сходен. Различия комплексов афидофагов, собранных на колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей, в первую очередь обусловлены экологическими особенностями и пищевой специализацией афидофагов. Есть основания полагать, что муравьи не оказывают значительного влияния на видовой состав афидофагов. Различия комплексов афидофагов, собранных на колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей, а также на колониях тлей, посещаемых муравьями разных видов, в первую очередь обусловлены экологическими особенностями и пищевой специализацией афидофагов, а также разной видовой насыщенностью отдельных групп энтомофагов. Последняя характеристика в значительной степени определяется количеством материала, собранного для отдельных видов муравьев. Единственным исключением являются афидофаги, специализирующиеся на питании тлями, которые связаны с муравьями определенного вида.

ГЛАВА 6. ЗАЩИТА ТЛЕЙ ОТ АФИДОФАГОВ МУРАВЬЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ

В обмен на сладкие выделения (падь) насекомых-симбионтов муравьи обеспечивают им определенную степень защиты от врагов. Сравнительный анализ плодовитости тлей, размеров и скорости вымирания их колоний в присутствии и в отсутствие муравьев показал, что процветание мирмекофильных тлей зависит от вида партнера-симбионта (Addicott, 1978; Bristow, 1984; Новгородова, 2005). В то же время степень влияния разных членов многовидового сообщества муравьев на выживаемость мирмекофильных тлей остается неизвестной.

6.1. Влияние разных муравьев на выживаемость колоний тлей

Установлено, что скорости роста числа колоний тлей *Ch. populeti*, посещаемых разными муравьями, отличаются. У доминантов и субдоминантов наблюдалось увеличение числа колоний тлей. Несмотря на то, что значение скорости роста сильно варьирует (*F. pratensis* – от 2.0 до 4.0 колоний тлей/сутки; *L. fuliginosus* – 0.5-4.3; *C. herculeanus* – 0.5-2.6; *L. niger* – 0.8-3.2), она всегда остается положительной. Вариации, по-видимому, обусловлены временем проведения учетов, погодными условиями, а также потребностями семей в углеводной пище на момент проведения эксперимента. У тлей, посещаемых муравьями инфлюентами (*M. rubra*), наблюдалось уменьшение числа колоний – скорость роста числа колоний имела отрицательное значение (-0.2 ± 0.1 колоний тлей/сутки).

6.2. Встречаемость афидофагов в колониях тлей, посещаемых муравьями разных видов

Сравнительный анализ встречаемости афидофагов на колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей значимых отличий не выявил (сравнение долей по Лакину, $p > 0.05$), афидофаги встречаются в колониях этих тлей с одинаковой частотой. С одной стороны, это обусловлено тем, что открытоживущие немирмекофильные тли активно используют различные тактики защиты от естественных врагов (Dixon, 1958; Новгородова, 2002), с другой стороны, возможно, муравьи некоторых видов, не защищают своих симбионтов или делают это в незначительной степени. В связи с тем, что встречаемость афидофагов, в колониях мирмекофильных тлей в различных растительных сообществах («лес» и «степь») не отличалась (сравнение долей по Лакину, $p > 0.05$), данные по встречаемости афидофагов на колониях мирмекофильных тлей

в «лесу» и «степи» были объединены. Установлено, что доля колоний тлей с афидофагами среди всех обследованных колоний, посещаемых муравьями разных видов, значительно различается (one way ANOVA: $F_{\text{real}}=12.59 > F_{\text{critical}}=2.05$, $p<0.01$).

Сравнительный анализ показал, что встречаемость афидофагов на колониях мирмекофильных тлей существенно отличается (рис. 4а). Муравьи исследованных видов разделились на три группы, внутри которых отличия оказались незначимы. Анализ состава этих групп показал, что встречаемость афидофагов на колониях мирмекофильных тлей существенно отличается в основном у муравьев с различным уровнем территориальной организации и иерархическим статусом (доминанты, субдоминанты и инфлюенты).

На колониях тлей, посещаемых доминирующими в сообществе муравьями с обширными охраняемыми территориями (*F. rufa*, *F. polystena*, *F. pratensis*, *F. aquilonia*, *F. truncorum*, *F. sanguinea* и *L. fuliginosus*), встречаемость афидофагов была наименьшая (7.3–18.6% от числа всех колоний). Муравьи субдоминанты с частично охраняемой территорией (*C. saxatilis*, *C. herculeanus*, *L. niger*, *L. alienus* и *L. platythorax*) занимают промежуточное положение, в их колониях афидофаги встречались чаще, чем у доминантов, но реже чем у инфлюентов (21.7–37.5%). У муравьев с неохраняемыми территориями (инфлюентов *M. rubra* и субдоминантов *F. fusca* и *F. cunicularia*) встречаемость афидофагов была наибольшая: 43.7%, 47.5% и 51.1%, соответственно. *F. fusca* и *F. cunicularia* на исследованной территории живут в основном в секционных гнездах, численность семей обычно не превышает нескольких тысяч особей (Резникова, 1983). У семей такой численности отсутствует охраняемая территория, взаимодействие с тлями происходит на неохраняемых от конкурентов колониях тлей (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2003).

Исключением оказались муравьи-инфлюенты *T. caespitum*. На колониях тлей, посещаемых этими муравьями встречаемость афидофагов оказалась достаточно низкой (26.6%), однако это, по-видимому, обусловлено недостаточным количеством собранных данных. На исследованной территории было найдено всего 15 колоний тлей, посещаемых *T. caespitum*.

Для того чтобы выяснить, от каких афидофагов подвижных (имаго) или медленнодвигающихся (личинок) муравьи лучше защищают своих симбионтов, был проведен сравнительный анализ их встречаемости на колониях тлей. Данные по колониям тлей, в которых были обнаружены только мумии тлей с наездниками (результат удачного нападения наездников) не были использованы при построении диаграммы. Доля колоний тлей с личинками афидофагов оказалась существенно выше для большинства видов (рис. 4б). Из общего ряда выбиваются лишь те муравьи, для которых было найдено слишком мало колоний тлей с афидофагами (*T. caespitum*, *C. herculeanus*, *F. aquilonia*), а также муравьи *F. fusca*, для которых в районе исследований характерно взаимодействие с тлями либо на неохраняемых, либо вообще на чужих колониях тлей.

Что касается паразитических наездников, то они довольно часто встречаются в колониях мирмекофильных тлей, связанных с разными муравьями. Приближение подвижных энтомофагов, в том числе наездников, к колонии тлей вызывает у муравьев *Formica* s. str. целый спектр агрессивных реакций. Однако было замечено, что мумии тлей (результат удачного нападения наездников) иногда встречаются в колониях или на соседних ветках (для *F. rufa* – 3.9%, $n=178$; для *F. pratensis* – 3.3%, $n=302$). По-видимому, заражение тлей происходит вдалеке от охраняемой

муравьями колонии в момент обычных миграций тлей в пределах кормового растения. Значительное количество колоний тлей, посещаемых *L. niger*, с мумифицированными тлями (14.1%, n=537), а также присутствие имаго наездников в их колониях (3.7%, n=537) свидетельствует о низкой степени или отсутствии защиты от этих афидофагов.

В целом, встречаемость афидофагов на колониях тлей зависит от вида муравьев. Доля колоний тлей с афидофагами для муравьев *Formica* s. str., доминирующих в многовидовом сообществе, была в 1.5–2 раза ниже, чем для видов субдоминантов, и в 3–6 раза ниже, чем для инфлюентов. Эти результаты согласуются с данными по поведению муравьев, занимающихся сбором пади (Новгородова, 2002, 2008). Известно, что в многовидовом сообществе муравьи демонстрируют различные схемы взаимодействия с тлями, при этом далеко не все муравьи защищают колонии своих симбионтов от конкурентов (муравьев и афидофагов). Доминирующие в сообществе муравьи, обладающие обширными охраняемыми территориями, всегда защищают колонии своих симбионтов от всевозможных конкурентов.

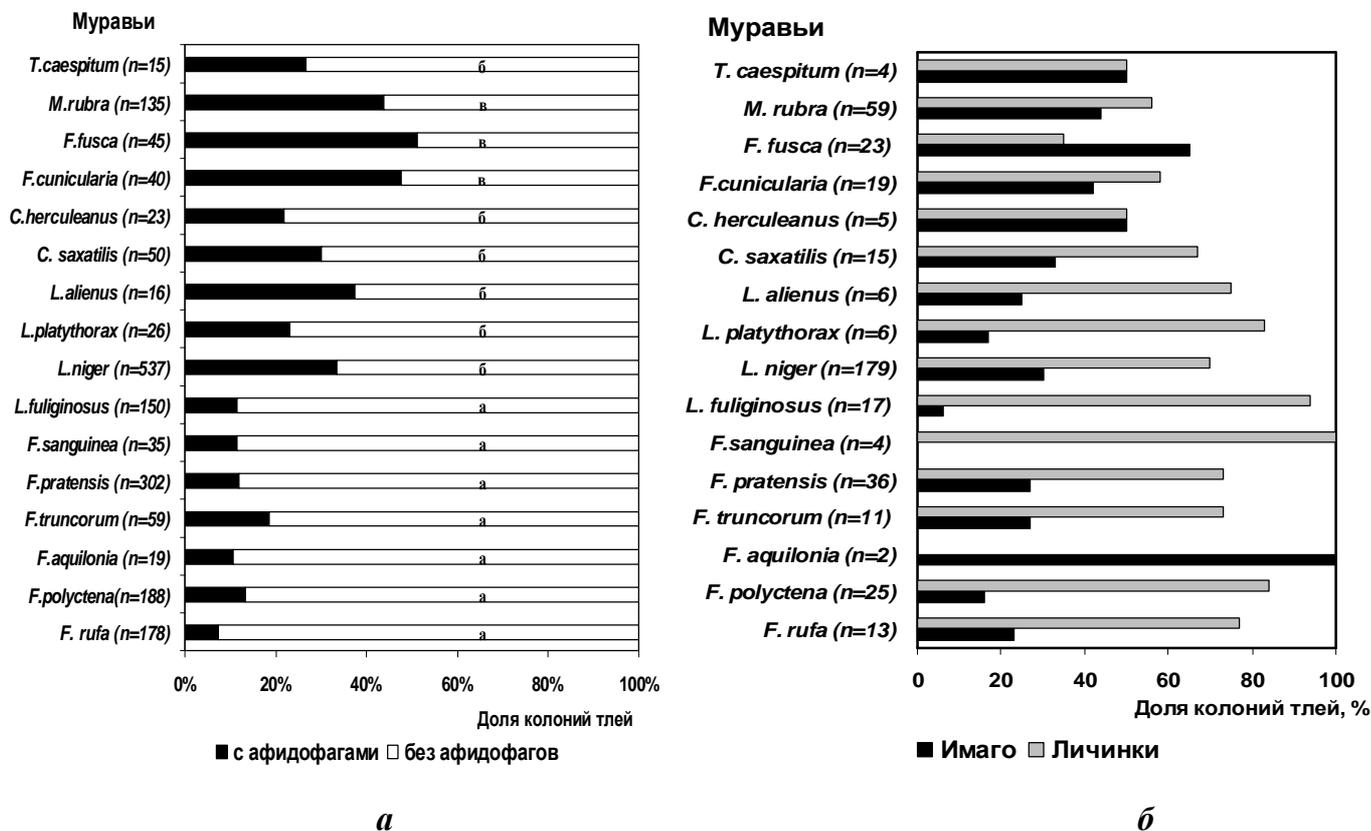


Рис. 4. Встречаемость афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями: *а* – все афидофаги, *б* – подвижные (имаго) и медленнодвигающиеся (личинки) афидофаги. n – число обследованных колоний. Данные, отмеченные разными буквами, достоверно отличаются (сравнение долей по Лакину с поправкой Йейтса, $p < 0.05$).

Благодаря «профессиональной специализации» в группах сборщиков пади и четкому разделению функций сбора пади и охраны тлей муравьи *Formica* s. str. значительно лучше защищают своих симбионтов, чем муравьи других видов. Муравьи (*Camponotus*) с частичным разделением ролей в группах сборщиков пади (Новгородова, Резникова, 1996) занимают промежуточное положение. Для них характерно наличие охраняемых колоний тлей, однако встречаемость афидофагов на колониях несколько выше. Муравьи, для которых характерна работа

неспециализированных сборщиков пади (*Lasius*, *Myrmica*, *Serviformica*) обеспечивают тлям некоторую степень защиты только на охраняемых колониях тлей. Это в первую очередь, касается муравьев рода *Lasius*. Муравьи *Myrmica* и *Serviformica* на исследованной территории обычно не имеют охраняемых колоний тлей и практически не защищают своих симбионтов.

ГЛАВА 7. ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МУРАВЬЕВ И АФИДОФАГОВ НА КОЛОНИЯХ ТЛЕЙ

При наблюдении за поведением муравьев на колониях тлей было отмечено, что отношение муравьев к разным афидофагам неоднозначно. Так, муравьи активно реагируют на быстро передвигающихся хищников (чаще всего взрослых насекомых) – отпугивают их или уничтожают, при этом не обращают внимания на медлительных личинок различных афидофагов (Wellenstein, 1952; Тарбинский и др., 1967). Однако эти данные касаются в основном отдельных видов муравьев, сравнительный анализ поведения разных членов многовидового сообщества при взаимодействии с афидофагами ранее не проводился.

7.1. Поведение муравьев разных видов по отношению к афидофагам

Для изучения реакции разных членов многовидового сообщества муравьев на афидофагов и выявления способов защиты своих симбионтов от конкурентов были проведены наблюдения за поведением муравьев на колониях тлей, а также ряд экспериментальных исследований.

7.1.1. Экспериментальные исследования

В природе проводили подсаживание афидофагов на колонии тлей, посещаемых муравьями разных видов, в лаборатории – тесты «попарного ссаживания» муравьев и афидофагов. Выявлены различные реакции муравьев на афидофагов: агрессивные («мертвая хватка», укусы, наскоки) и неагрессивные (выпады, исследовательское поведение, нейтральная реакция, избегание). Реакции оказались общими для всех исследованных видов, однако в лаборатории «мертвую хватку» демонстрировали только муравьи *F. rufa*, *F. pratensis* и *L. fuliginosus*.

Подсаживание афидофагов на растения с колониями мирмекофильных тлей, посещаемых муравьями разных видов. При взаимодействии с афидофагами в природе у муравьев всех исследованных видов преобладало агрессивное поведение (рис. 5). Наибольшее число агрессивных реакций было отмечено для *L. fuliginosus*. (рис. 5а). Однако детальный анализ реакций муравьев на афидофагов на качественном уровне не выявил достоверных отличий у исследованных видов (рис. 5б). Значимых отличий в реакциях муравьев на афидофагов различного типа также не выявлено, все муравьи одинаково агрессивно реагировали как на медленно двигающихся афидофагов (личинок), так и на подвижных (имаго) (рис. 6).

При проведении экспериментов в природе ряд факторов оказывает влияние на поведение муравьев, повышая их агрессивность. К ним относятся: число муравьев на колонии тлей, погодные условия, удаленность колоний тлей от гнезда муравьев и др. Лабораторные исследования позволили избежать влияния этих факторов.

«Попарное ссаживание» муравьев и афидофагов. В лаборатории муравьи исследованных видов при встрече с афидофагами вели себя по-разному (рис. 7). Наибольшее число агрессивных реакций проявляли *F. pratensis*, *F. rufa*, *L. fuliginosus* и *L. niger* (рис. 7а). Однако муравьи *L. niger* демонстрировали менее агрессивное поведение, чем *F. pratensis*, *F. rufa* и *L. fuliginosus* (рис. 7б). Они

практически не применяли «мертвую хватку», ограничиваясь выпадами, наскоками и укусами. Муравьи всех четырех видов чаще других атаковали как подвижных, так и медленнодвигающихся афидофагов (рис. 8).

Значимые отличия в реакциях на афидофагов разных типов выявлены только для *L. fuliginosus*, они значительно агрессивнее относились к подвижным объектам. Наименьшее число агрессивных реакций по отношению к афидофагам было отмечено для *M. rubra* (рис. 7). Эти муравьи обычно не реагируют на афидофагов, независимо от вида последних (рис. 8). Выпады с открытыми жвалами и попытки укусов подвижных и медлительных афидофагов были отмечены лишь в редких случаях. На долю агрессивного поведения (укус, наскоки) приходится менее 8% (рис. 7а). Муравьи *C. saxatilis* занимают промежуточное положение. Доля агрессивных реакций составляет около 22% (рис. 7а). Кроме того, эти муравьи значительно агрессивнее реагируют на имаго, чем на личинок афидофагов (рис. 8).

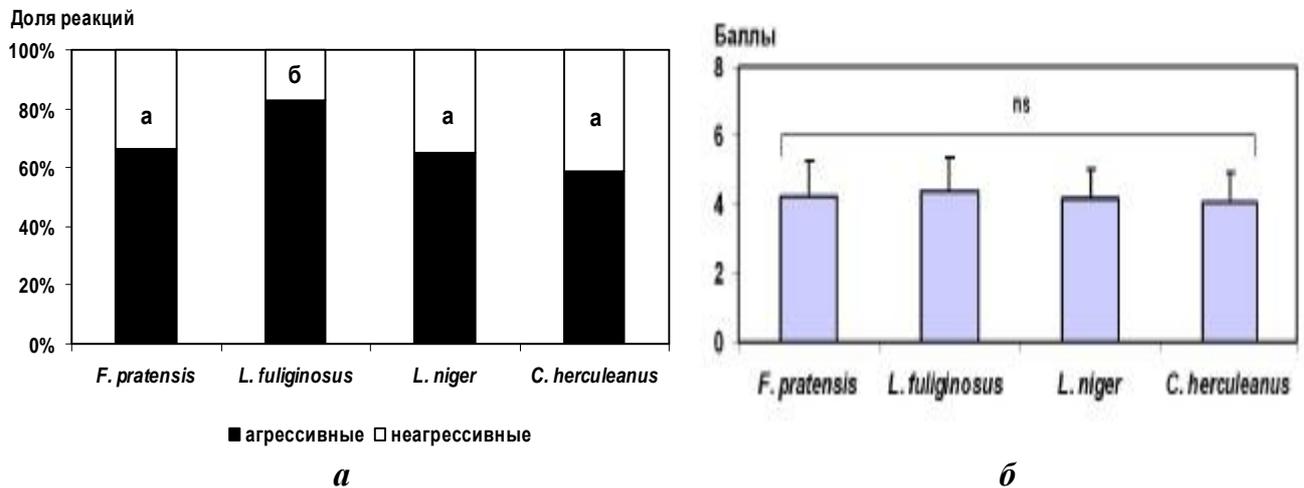


Рис. 5. Реакции муравьев на афидофагов при столкновении на колонии тлей в природе: **а** - доля реакций муравьев на афидофагов, **б** - агрессивность муравьев (mean±SD). Агрессивные реакции: «мертвая хватка», укус, наскоки. Неагрессивные реакции: выпады. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно различаются (сравнение долей по Лакину с поправкой Йейтса, $p < 0.05$); ns – отличия не достоверны (Wilcoxon, $p > 0.05$).

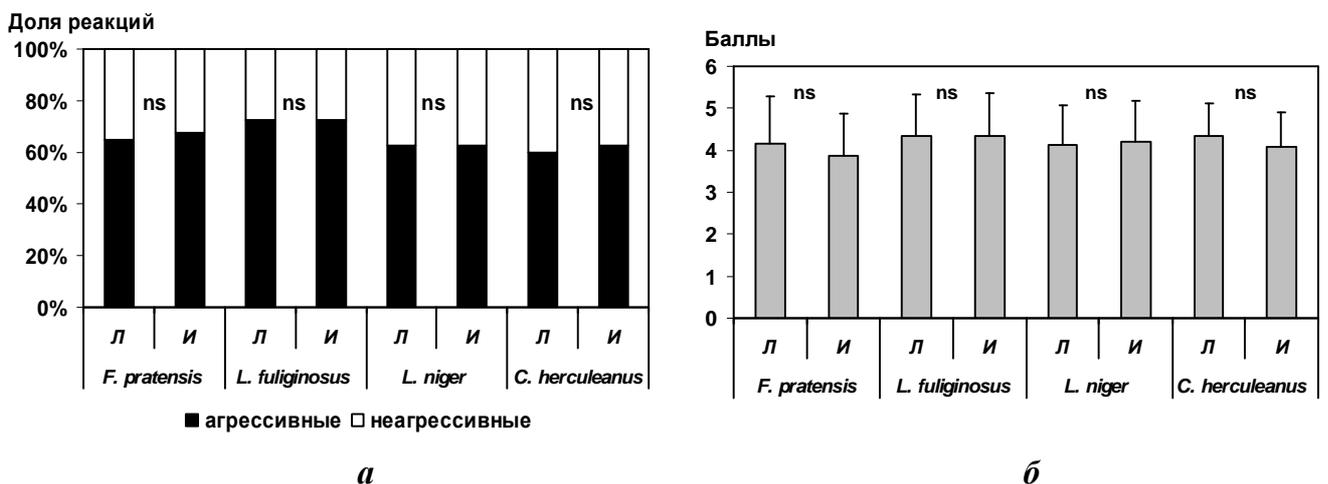


Рис. 6. Реакции муравьев на личинок (Л) и имаго (И) афидофагов при столкновении на колонии тлей в природе: **а** - доля реакций муравьев на афидофагов, **б** - агрессивность муравьев (mean±SD). Агрессивные реакции: «мертвая хватка», укус, наскоки. Неагрессивные реакции: выпады. (**а**) ns – отличия не достоверны (сравнение долей по Лакину с поправкой Йейтса, $p > 0.05$); (**б**) ns – отличия не достоверны (Wilcoxon, $p > 0.05$).

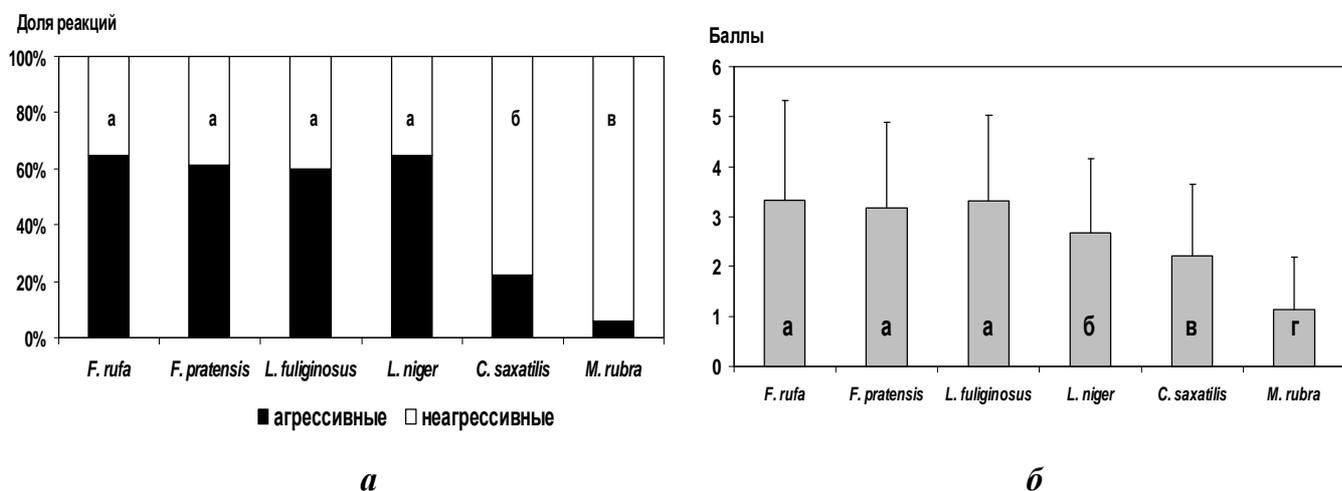


Рис. 7. Реакции муравьев на афидофагов при «попарном ссаживании»: **а** - доля реакций муравьев на афидофагов, **б** – агрессивность муравьев (mean±SD). Агрессивные реакции: «мертвая хватка», укус, наскоки. Неагрессивные реакции: выпадения, исследовательское поведение, нейтральная реакция, избегание. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно различаются: **а** – сравнение долей по Лакину с поправкой Йейтса, $p < 0.05$; **б** – Wilcoxon, $p < 0.05$

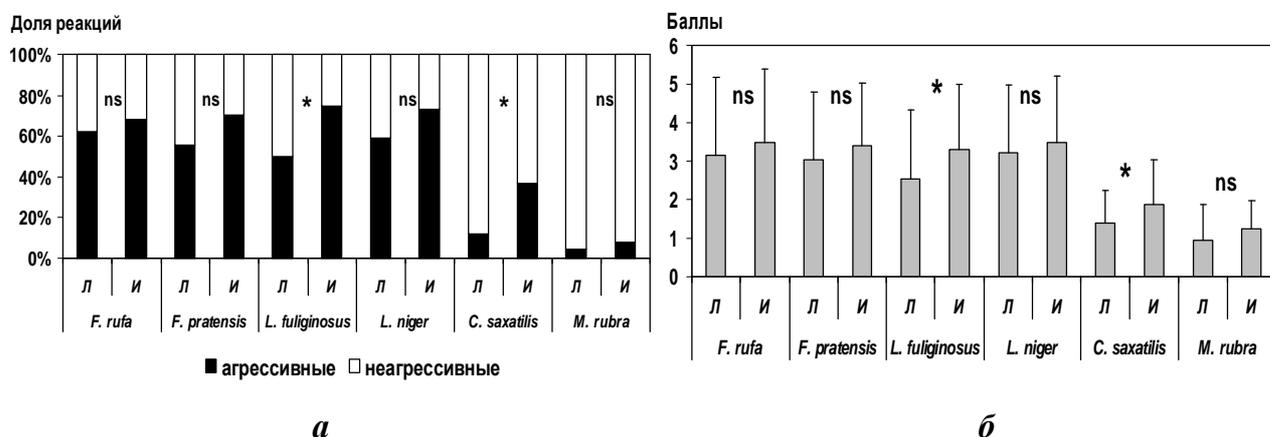


Рис. 8. Реакции муравьев на личинок (Л) и имаго (И) афидофагов при «попарном ссаживании»: **а** - доля реакций муравьев на афидофагов, **б** – агрессивность муравьев (mean±SD). Агрессивные реакции: «мертвая хватка», укус, наскоки. Неагрессивные реакции: выпадения, исследовательское поведение, нейтральная реакция, избегание. **а**: * – отличия достоверны (сравнение долей по Лакину с поправкой Йейтса, $p < 0.05$), ns – не достоверны ($p > 0.05$); **б**: * – отличия достоверны (Wilcoxon, $p < 0.05$), ns – не достоверны ($p > 0.05$).

7.1.2. Стратегия поведения муравьев разных видов при защите колоний симбионтов от афидофагов

Наблюдения показали, что муравьи защищают своих симбионтов от афидофагов только на охраняемых колониях тлей. Эти колонии посещают относительно постоянные по составу рабочие группы фуражиров, при этом сбор пади организован таким образом, что на колониях постоянно присутствуют муравьи (Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2008). Охраняемые колонии были отмечены только для муравьев, в той или иной степени охраняющих свой кормовой участок (*F. rufa*, *F. pratensis*, *L. fuliginosus*, *L. niger*, *C. saxatilis*). Защита колоний тлей муравьями с неохраняемым кормовым участком (*M. rubra*, *F. cunicularia*, *F. fusca*) в природе наблюдается крайне редко, как правило, в случае скопления большого числа муравьев на колонии, которая

находится в непосредственной близости от гнезда, или в случае появления частично охраняемой территории в результате возросшей численности.

В природе основная задача муравьев, охраняющих своих симбионтов от конкурентов (афидофагов или других муравьев), заключается в том, чтобы предотвратить их появление на колонии тлей, а в случае столкновения – прогнать. Для этого муравьи применяют различные тактики поведения: в первом случае – патрулирование, отпугивание, во втором – нападение и преследование.

Патрулирование. Муравьи совершают обход и обследуют колонии тлей или все растение с тлями, обычно атакуя все посторонние объекты, в том числе муравьев других видов и афидофагов. Эта тактика характерна практически для всех муравьев, при этом эффективность защиты зависит как от вида муравьев, так и от количества сборщиков пади на колонии. При высоком соотношении количества муравьев и тлей муравьи успевают контролировать не только центральную часть колонии, но и периферическую, снижая тем самым риск нападения афидофагов на тлей.

Отпугивание. Тактика включает позы или действия муравьев, которые предотвращают попадание афидофагов на колонию тлей, не нанося им вреда. Так, в случае любого вмешательства в жизнь колонии муравьи *Formica* принимают позу агрессии (подгибают брюшко и демонстрируют готовность брызнуть кислотой). В 40% случаев это предотвращало встречу с афидофагами, которые предпочитают избегать столкновений. Муравьи *Camponotus* для отпугивания афидофагов совершают резкие пробежки вдоль колонии тлей.

Нападение. При встрече с афидофагами муравьи атакуют их. После удачной атаки муравьи (*F. pratensis*, *C. herculeanus*, *L. fuliginosus* и *L. niger*) уносят мертвых афидофагов из колоний тлей или, вцепившись «мертвой хваткой» в конкурентов, падают вместе с ними с растения.

При встрече на колониях тлей с личинками златоглазок некоторые особи *C. herculeanus* демонстрируют определенный стереотип поведения: атакуют личинку только с хвостовой части, наскокивают и сразу пытаются откусить голову. По-видимому, формирование такого стереотипа поведения связано с демонстрацией личинками «активной защиты» (выделение неприятной для муравьев жидкости) и характерно для наиболее опытных муравьев, которые уже участвовали в схватках с личинками и испытали на себе действие этой жидкости.

Преследование. Муравьи преследуют афидофагов до тех пор, пока последние не покинут растение. Эта тактика характерна для разных видов муравьев (*F. pratensis*, *C. herculeanus*, *L. fuliginosus* и *L. niger*).

Аналогичное поведение муравьи демонстрируют на охраняемых колониях тлей при взаимодействии с муравьями других видов или конспецификами из других семей. Есть основания полагать, что выделенные тактики поведения муравьев (патрулирование, отпугивание, нападение и преследование) являются универсальными при защите муравьями какого-либо ресурса от конкурентов.

7.2. Поведение афидофагов на растениях с тлями

Поведение афидофагов на растениях с мирмекофильными тлями направлено на то, чтобы успешно поохотиться и/или отложить яйца, избежав при этом агрессии муравьев. Наблюдения и экспериментальные исследования позволили выявить несколько тактик поведения афидофагов в различных ситуациях. Одна из наиболее распространенных при охоте на тлей или откладке яиц – **выжидание**. Для проникновения в колонии тлей афидофаги дожидаются момента, когда

муравьи оставляют тлей без присмотра. Имаго златоглазок, сирфид и галлиц, попав на растение с тлями, слизывают падь с листьев. Дождавшись момента, когда муравьи находятся достаточно далеко, они откладывают яйца поблизости от колоний тлей или непосредственно в пределах колонии. Имаго божьих коровок не только откладывают яйца на растениях с тлями, но и охотно поедают тлей, также как и многие личинки афидофагов. В случае столкновения с муравьями афидофаги обычно покидают колонию, но продолжают держаться неподалеку, выжидая следующего удобного случая.

Непосредственно при столкновении с муравьями афидофаги демонстрировали три основных тактики поведения: **избегание, замирание и «активную защиту»** (рис. 9). Избегание опасности и замирание при контакте с муравьями свойственны всем афидофагам. «Активная защита» характерна только для личинок сирфид и златоглазок, а также личинок и имаго божьих коровок.

Избегание. При встрече с муравьями афидофаги меняют направление движения или спрыгивают с растения.

Замирание. При контакте с муравьями афидофаги поджимают под себя конечности, плотно прижимаются к субстрату и не двигаются до тех пор, пока муравей не потеряет к ним интерес. Некоторые афидофаги, в частности мелкие паразитические наездники (*A. salicaphis* и *L. confusus*) просто останавливаются и замирают на месте, продолжая движение только после ухода муравья.

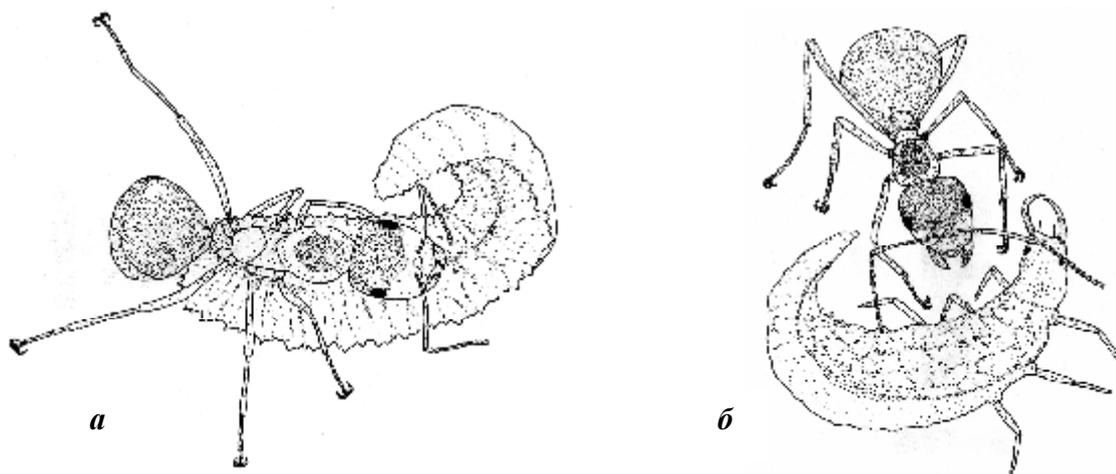


Рис 9. «Активная защита» личинки сирфиды (а) и златоглазки (б) при нападении муравья *F. pratensis*.

«Активная защита» – использование афидофагами различных веществ, помогающих обезвредить нападающих на них муравьев. Обычно такое поведение проявляется в ответ на укусы. В этом случае личинки сирфид, изогнувшись в сторону атакующего, выделяют из ротовой полости липкий секрет, который обычно используют для удерживания тли. Он обездвиживает нападающего муравья на некоторое время, склеивая ему мандибулы, антенны и ноги (рис. 9а). Личинки златоглазок при нападении муравьев поднимают заднюю часть тела и выделяют неприятную для муравьев жидкость (рис. 9б), после контакта с которой муравьи долго чистятся и в течение некоторого времени не подходят к личинке. Личинки и имаго божьих коровок в ответ на укусы муравьев выделяют гемолимфу, в результате муравьи также долго чистят жвалы и антенны и в течение некоторого времени не нападают на этих афидофагов.

Как в природе, так и в лаборатории афидофаги демонстрировали одинаковые тактики поведения. Большинство афидофагов предпочитает избегать столкновения

с муравьями (рис. 10). Личинки сирфид, передвигающиеся медленнее других афидофагов, чаще используют тактику замирания, а в случае нападения муравьев – «активную защиту». По-видимому, это связано с тем, что им труднее избежать столкновения с муравьями.

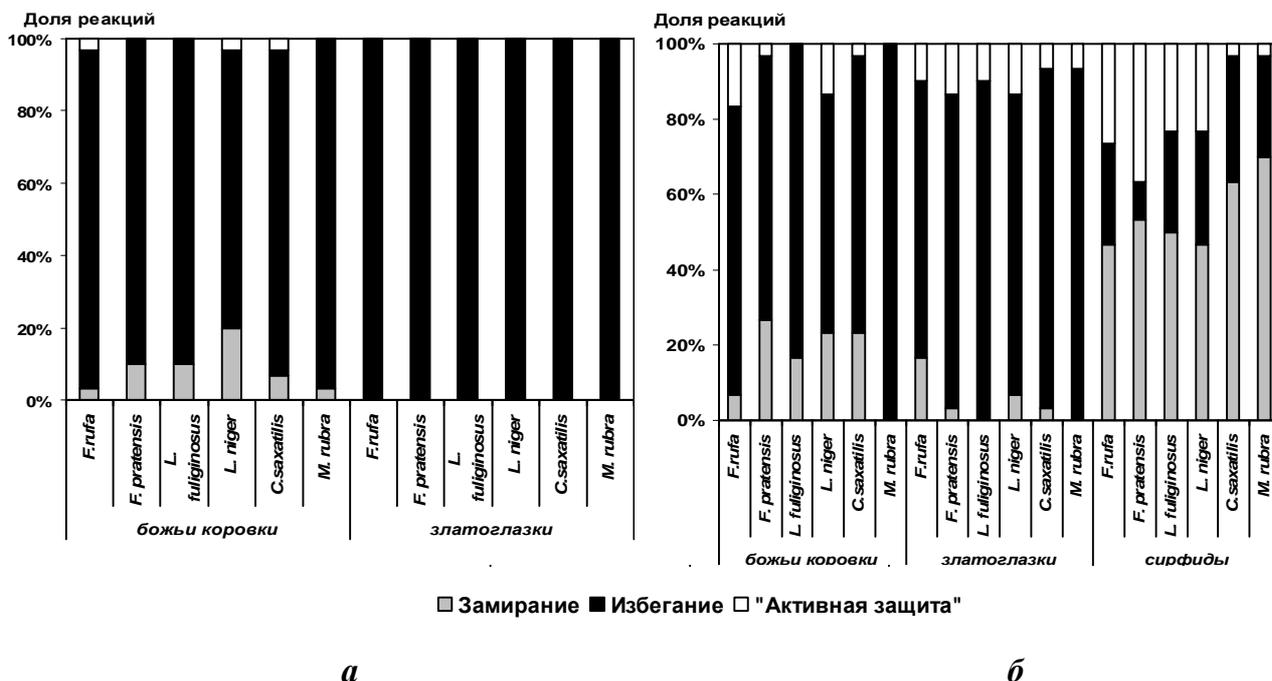


Рис. 10. Реакции имаго (а) и личинок (б) афидофагов при столкновении с разными муравьями при «попарном ссаживании».

В целом, установлено, что наиболее агрессивно на энтомофагов тлей, независимо от типа, реагируют доминирующие в многовидовых сообществах муравьи (*F. rufa*, *F. pratensis* и *L. fuliginosus*). Субдоминанты (*L. niger* и *C. saxatilis*) демонстрируют менее агрессивное поведение. Наименьшее число агрессивных реакций по отношению к афидофагам отмечено для муравьев инфлюентов (*M. rubra*). На охраняемых (в первую очередь от других муравьев) колониях тлей муравьи могут использовать целый спектр способов защиты тлей от конкурентов, в том числе от афидофагов: от отпугивания до нападения и преследования.

ВЫВОДЫ

1. На исследованной территории выявлено 157 видов и 3 подвида тлей, из которых 20 видов и 2 подвида впервые отмечены в Западной Сибири, а 4 вида и один подвид – на территории России. Мирмекофильные тли составили около 62% от выявленных таксонов (97 видов).

2. Спектр афидофагов, собранных с колоний тлей, включает представителей 11 семейств: паразитические наездники афидииды (Aphidiidae) – 28 видов и афелиниды (Aphelinidae) – 2, сирфиды (Syrphidae) – 29, божьи коровки (Coccinellidae) – 18, златоглазки (Chrysopidae) – 9, гемеробииды (Hemerobiidae) – 3, верблюдки (Raphidiidae) – 2, галлицы (Cecidomyiidae) – 3, а также клопы набиды (Nabidae) – 4, антокориды (Anthocoridae) – 2 и хищницы (Reduviidae) – 1 вид.

3. На исследованной территории выявлено 30 видов наездников тлей (Aphidiidae – 28, Aphelinidae – 2), паразитирующих в тлях 37 видов. 15 видов афидиид впервые отмечены в Западной Сибири. В колониях мирмекофильных тлей обнаружены наездники 23 видов (Aphidiidae – 21, Aphelinidae – 2). По видовой

насыщенности выделяются роды: *Lysiphlebus* – 4 вида и *Pauesia* – 3. Выявлены трофические связи для 29 видов сирфид и тлей (29 видов). В колониях мирмекофильных тлей обнаружено 19 видов сирфид. По видовой насыщенности выделяются роды: *Paragus* – 4 вида, *Eupeodes* и *Sphaerophoria* – по 3.

4. Анализ трофобиотических связей мирмекофильных тлей с разными муравьями показал, что в исследованных сообществах более 50% видов тлей являются «общими симбионтами», т.е. представляют собой общую кормовую базу для разных муравьев. На долю специализированных тлей приходится менее 3%. Наиболее широкие спектры трофобиотических связей с тлями отмечены для доминирующих в сообществах муравьев *Formica* s. str., а также для *L. niger*.

5. Есть основания полагать, что муравьи не оказывают значительного влияния на видовой состав афидофагов, встречающихся на колониях тлей. Незначительные различия видового состава афидофагов, собранных на колониях мирмекофильных и немирмекофильных тлей, а также на колониях тлей, посещаемых муравьями разных видов, обусловлены, прежде всего, экологическими особенностями и пищевой специализацией афидофагов. Единственным исключением являются паразитические наездники *Paralipsis enervis* и *Protaphidius wissmannii*, специализирующиеся на питании тлями, которые связаны с муравьями определенного вида.

6. Установлено, что защита симбионтов муравьями проявляется только на охраняемых колониях тлей, на которых постоянно присутствуют муравьи. Степень защиты тлей от афидофагов муравьями в значительной степени определяется уровнем социальной и территориальной организации семьи. Доля колоний тлей с афидофагами для доминирующих в многовидовом сообществе муравьев *Formica* s. str., обладающих обширными охраняемыми территориями, в 1.5–2 раза ниже, чем для субдоминантов с частично охраняемой территорией, и в 3–6 раза ниже, чем для инфлюентов, не охраняющих свой кормовой участок.

7. Экспериментально показано, что муравьи-доминанты активно защищают тлей как от подвижных, так и медленнодвигающихся афидофагов. Муравьи-субдоминанты менее агрессивно реагируют на афидофагов, защищают тлей в основном от подвижных энтомофагов тлей. Инфлюенты практически не реагируют на афидофагов.

8. Сопоставление данных по встречаемости афидофагов на колониях тлей, посещаемых разными муравьями, а также по поведению муравьев при взаимодействии с тлями и афидофагами позволяет предполагать, что благодаря дифференциации функций в группах сборщиков пади наиболее высокую степень защиты симбионтам обеспечивают доминирующие в многовидовых сообществах муравьи *Formica* s. str., обладающие многочисленными семьями и обширными охраняемыми территориями.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2007. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов // ДАН. Т.417. № 3. С.1-3.
2. Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2007. Трофические связи наездников (Hymenoptera: Aphidiidae) и тлей (Homoptera: Aphididae) в Новосибирской и Курганской областях // Евразийский энтомологический журнал. Т.6. №3. С.267-270.
3. A.V. Stekolshchikov, A.V. Gavrilyuk, T.A. Novgorodova. 2007. First record of some aphid species (Homoptera: Aphididoidea) in Western Siberia // Zoosystematica Rossica. V.16. №2. P.168.

4. Gavrilyuk A.V., Novgorodova T.A. 2007. Effectiveness of aphid (Homoptera: Aphididae) protection from entomophagous species (Insecta varia) by different ant species (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecological News*. V.10. P.106.
5. Гаврилюк А.В., Сорокина В.С., Новгородова Т.А. 2008. К вопросу о трофических связях тлей (Homoptera: Aphididae) и сирфид-афидофагов (Diptera: Syrphidae) лесостепной зоны Западной Сибири // *Евразийский энтомологический журнал*. Т.7. №.3. С.236-242.
6. A.V. Stekolshchikov, A.V. Gavrilyuk, T.A. Novgorodova. 2008. Additions to the aphid fauna of West Siberia (Homoptera: Aphidinea) // *Zoosystematica Rossica*. V.17. №.1. P. 57-59.
7. Новгородова Т.А., Гаврилюк А.В. 2007. Защита тлей от афидофагов муравьями разных видов // *Исследования по перепончатокрылым насекомым*. Москва: КМК. С.231-242.
8. Сорокина В.С., Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2006. Сирфиды афидофаги Западной Сибири // *Материалы 10-ой Пушкинской школы-конференции молодых ученых (Пушино)*. С.266-267.
9. Гаврилюк А.В. 2006. Афидофаги, используемые в биометодике // *Материалы XLIV международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс"*. Биология. Новосибирск. С.22-23.
10. Gavrilyuk A.V., Novgorodova T.A. 2007. Effectiveness of aphid protection from entomophagous species by different ant species // *Proc. of 2nd Central European Workshop of Myrmecology*. Szeged, Hungary. P.19.
11. Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2006. Степень защиты мирмекофильных тлей от энтомофагов муравьями разных видов // *Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока "Энтомологические исследования в Северной Азии"*. С.216-218.
12. Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2007. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов // *Материалы конференции "Осенние Зоологические сессии- 2006"*. Новосибирск. С.3-10.
13. Гаврилюк А.В. 2007. Выживаемость мирмекофильных тлей в условиях изоляции от муравьев разных видов // *Проблемы и перспективы общей энтомологии*. Материалы XIII съезда Русского энтомологического общества. Краснодар. С.65-66.
14. Новгородова Т.А., Гаврилюк А.В. 2007. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов // *Проблемы и перспективы общей энтомологии*. Материалы XIII съезда Русского энтомологического общества. Краснодар. С.258-259
15. Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2007. Поведение муравьев-трофобионтов при взаимодействии с афидофагами // *Материалы IV Всероссийской конференции по поведению животных*. Москва. С.256-257.
16. Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2008. Роль корневых тлей в жизни муравьев // *Материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии*. Москва. С.232-234.

Благодарности. Исследования проводили при финансовой поддержке РФФИ (06-04-48288, 09-04-00152), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2006.4), Президиума РАН по программе "Происхождение и эволюция биосферы", Интеграционному проекту РАН (№ 11.10), а так же Совета научной молодежи ИСиЭЖ СО РАН.

Автор искренне признателен научному руководителю к.б.н. Т.А. Новгородовой и заведующему группой поведенческой экологии д.б.н., проф. Ж.И. Резниковой. За определение материала автор сердечно благодарит: к.б.н. А.В. Стекольникову (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург; тли), Е.М. Давидьян (ВИЗР, г. Санкт-Петербург; паразитические наездники тлей); д.б.н. З.А. Федотову (Самарская ГСХА, пос. Усть-Кинельский; галлицы); д.б.н. В.В. Дубатолова (ИСИЭЖ СО РАН, г. Новосибирск; сетчатокрылые); д.б.н. Д.Р. Каспаряна (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург; паразитические наездники личинок сирфид и златоглазок); к.б.н. В.А. Балахонову (КГУ, г. Курган; клопы); к.б.н. В.С. Сорокину (ИСИЭЖ СО РАН, г. Новосибирск; сирфиды); А.С. Украинского (МГУ, г. Москва; божьи коровки); а также Н.Н. Веснину (НГПУ, г. Новосибирск) за помощь в определении растений.