ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2002, том 81, № 5, с. 589–596

УДК 595.796:591.5

ИССЛЕДОВАНИЯ АДАПТАЦИЙ ТЛЕЙ (HOMOPTERA, APHIDINEA) К ВЗАИМОДЕЙСТВИЮ С МУРАВЬЯМИ: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МИРМЕКОФИЛЬНЫХ И НЕМИРМЕКОФИЛЬНЫХ ВИДОВ

© 2002 г. Т. А. Новгородова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

e-mail: tanovg@mail.ru

Поступила в редакцию 21.06.2001 г.

В лесопарковой зоне новосибирского Академгородка рассмотрены модели поведения четырех облигатных мирмекофилов и четырех немирмекофильных видов тлей из семейств Drepanosiphidae, Aphididae, Lachnidae, не формирующих галлы. Наблюдения сопровождались индивидуальным мечением насекомых.

Поведенческий репертуар мирмекофильных и немирмекофильных видов значительно различается. В поведении облигатно мирмекофильных тлей отсутствуют какие-либо защитные реакции. Их поведение практически полностью состоит из элементов, адаптированных к трофобиозу, большая часть которых направлена на привлечение внимания муравьев и способность к коммуникации с ними. Поведение немирмекофильных тлей более гибко и разнообразно. В его состав входят элементы пассивной защиты от спрыгивания с растения на землю до демонстрации "агрессивных" поз, что позволяет им, по крайней мере, частично, избегать нападения хищников.

Тли (Homoptera, Aphidinea) – мелкие насекомые, питающиеся соком растений. Группа характеризуется сложным циклом развития – циклическим партеногенезом. При изменении окружающих условий тли могут продуцировать бескрылые и крылатые морфы и переключаться на половое размножение осенью. Крылатые особи многих видов мигрируют с одного растения на другое. В настоящее время в мире известно около 4400 видов тлей (Stern, Foster, 1996). Несмотря на небольшие размеры, тли продуцируют значительное количество пади (сладких выделений) с высоким содержанием сахаров и являются важными поставщиками углеводной пищи для муравьев, которые, в свою очередь, охраняют тлей от хищников. Таким образом, трофобиотические отношения этих двух групп являются мутуалистическими (взаимовыгодными). По характеру взаимоотношений с муравьями тлей принято разделять на мирмекофильных (посещаемых муравьями) и немирмекофильных (не посещаемых). Группа мирмекофильных видов в свою очередь состоит из облигатных и факультативных мирмекофилов. В колониях первых муравьи присутствуют практически постоянно, во вторых они могут как встречаться, так и отсутствовать.

Трофобиотические отношения муравьев и тлей издавна привлекали внимание исследователей (Мордвилко, 1901, 1936; Гринфельд, 1961; Sudd, 1987; Vepsalainen, Savolainen, 1994; Stadler, Dixon, 1999; Molnar et al., 2000; Yao et al., 2000). Однако изучались в основном морфологические, анатомические и физиологические особенности насекомых. Известно, что большинство немирмекофильных тлей имеет длинные трубочки (сифоны), в то время как у мирмекофильных видов они часто редуцированы. Более того, у последних развит преанальный венчик волосков, облегчающий удерживание капли пади до прихода муравьев-трофобионтов. Многие Lachnidae, в отличие от других тлей, имеют фильтрационную камеру, благодаря чему продуцируют падь с повышенным содержанием сахаров (kunkel, Kloft, 1977). Для оценки преимуществ, получаемых тлями от мутуалистических отношений с муравьями, сравнивали размеры колоний и плодовитость тлей при наличии и отсутствии муравьев. Никсон (Nixon, 1951) и Уэф (Way, 1963) суммировали полученные данные и показали, что посещаемые колонии обычно более многочисленны: тли активнее питаются и производят больше потомства; вероятность гибели не посещаемых муравьями колоний значительно выше.

В литературе есть упоминания о том, что отношение муравьев к тлям при встрече во многом зависит от поведения последних (Sakara, 1994). Однако этологическим механизмам взаимодействия муравьев и тлей посвящены лишь отдельные работы, при этом основное внимание было уделено поведению муравьев (Длусский, 1967; Horstamnn, 1973; Новгородова, Резникова, 1996; Резникова, Новгородова, 1998). Мирмекофильные тли до сих пор исследованы только в плане узкого комплекса адаптаций к выделению пади, различия в поведении мирмекофильных и немирмекофильных видов при этом не затрагивались.

Таблица 1. Размеры исследованных видов тлей

Вид	Кормовое растение	Число колоний	Размерная группа, мм		
			мелкие	средние	крупные
S. oblongus	*Betula verrucosa*	17	0.5–1.0	1.5–2.4	2.6–3.2
A. craccae	*Vicia sepium*	14	0.3–0.5	0.8–1.3	1.5–2.2
A. viburni	*Viburnum opulus*	23	0.4–0.6	0.9–1.8	2.0–2.7
C. boerneri	*Larix sibirica*	27	0.6–1.0	1.5–3.0	3.4–4.0
A. pisum	*Pisum sativum*	13	0.8–1.2	1.5–3.5	4.0–5.5
U. cirsii	*Tragopogon orientalis*	6	0.8–1.0	1.5–3.5	4.0–4.8
M. vici	*Lathyrus pratensis*	6	0.7–1.0	1.5–3.0	3.4–4.0
H. pallidus	*Sonchus arvensis*	10	0.5–1.0	1.2–2.4	2.5–3.0

Поведение немирмекофильных видов изучали в основном у тлей, формирующих галлы (семейства Hormaphididae и Pemphigidae). Полученные данные показывают, насколько сложным может быть комплекс поведенческих адаптаций у этих насекомых. Специализированные касты тлей-солдат, которые активно защищают колонии (Aoki, 1977; Foster, 1990), как правило, состоят из личинок I или II возраста, крайне редко из взрослых особей, облигатно или факультативно стерильных. В качестве оружия солдаты обычно используют стилет (хоботок) или специальные выросты на голове (Stern, Foster, 1996). Помимо защитной функции солдаты отвечают за уборку галлов и заняты удалением пади, экзувиев, мертвых тлей (Benton, Foster, 1992). Немирмекофильные тли могут использовать и другие способы защиты от нападения – такие как выделение вязкого вещества из трубочек (сифонов) и феромонов тревоги (Dixon, 1958). Для тлей, не формирующих галлы, обычно рассматриваются только две возможные реакции на опасность: насекомое покидает место питания (переходит на другое место, спрыгивает с растения) или не реагирует на раздражитель, при этом "бдительность" тлей не изучалась. Однако живущие открыто немирмекофильные тли могут демонстрировать достаточно сложные стереотипы поведения, в частности, такие как сражение за место питания (Foster, 1996).

Цель данной работы – сравнительный анализ поведения не формирующих галлы (т.е. доступных для посещения муравьев) мирмекофильных и немирмекофильных видов тлей, обитающих в одном лесу, для чего изучался поведенческий репертуар и "бдительность" отдельных особей. Поведение тлей рассматривалось с точки зрения адаптаций ко взаимодействию с муравьями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 1998–1999 гг. в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка. Изучено поведение четырех мирмекофильных: *Symydobius oblongus* Heyd. (Drepanosiphidae), *Aphis craccae* L., *Aphis viburni* Scop. (Aphididae), *Cinara boerneri* H.R.L. (Lachnidae) и четырех немирмекофильных видов тлей: *Acyrthosiphon pisum* Harr., *Uroleucon cirsii* L., *Megoura viciae* Buckt. и *Hyperomyzus pallidus* H.R.L. (Aphididae). Представители видов живут колониями (от нескольких особей до нескольких десятков насекомых) и не формируют галлы. Все виды тлей из первой группы – облигатные мирмекофилы, в районе исследований они практически никогда не встречались без муравьев родов *Formica, Lasius* и *Myrmica*.

За поведением тлей наблюдали в дневное время с 10.00 до 17.00 ч (по 30 мин/особь), общее время наблюдений составило около 250 часов. Для индивидуального мечения насекомых в качестве красителей использовали косметические средства. В каждом виде рассматривали по три размерные группы (по 20 особей): мелкие, средние и крупные (табл. 1). Предварительно насекомых измеряли в лаборатории под бинокуляром с помощью окуляр микрометра (50 особей каждого вида), в полевых условиях длина тела тлей оценивалась более грубо с помощью штангенциркуля или линейки. В первую группу попадали личинки I возраста, в последнюю – взрослые особи и личинки IV возраста, а среднюю размерную категорию составляли личинки II и III возрастов. Были помечены около 500 тлей.

Для изучения реакции тлей на внешние воздействия проводили следующие эксперименты.

1. Имитация "выпрашивания" муравьями пади – брюшко тли поглаживали препаровальной иглой и фиксировали реакцию тлей (использовали по 100 особей каждого вида).

2. Имитация нападения врагов – на растение с тлями подсаживали божьих коровок и наблюдали за поведением тлей в течение 10 минут (на двух колониях каждого вида по 5 взрослых особей и по 5 личинок).

Таблица 2. Реакции на опасность немирмекофильных видов тлей разных размерных категорий

№ и число баллов	Реакция	*A. pisum*			*U. cirsii*			*M. viciae*			*H. pallidus*		
		M	*C*	*K*	*M*	*C*	*K*	*M*	*C*	*K*	*M*	*C*	*K*
1	Нейтральная	+	+	–	+	+	–	+	+	–	+	+	–
2	Падение с растения	+	+	–	+	+	–	+	+	+	+	+	–
3	Переход на другое место	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	Поза “настороже”	–	+	+	–	+	+	–	+	+	–	+	+
5	“Устрашающая” поза	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–
6	Тля “лягается”	-	–	–	–	–	–	–	+	+	–	+	+

Примечание. Размерные категории тлей: *M* – мелкие, *C* – средние, *K* – крупные.

3. Чтобы оценить отношение немирмекофильных тлей к присутствую муравьев, осторожно помещали муравьев вида *Lasius niger* на растения с тлями и наблюдали за поведением тлей в течение 10 мин (на пяти колониях каждого вида, по 10 повторностей).

4. Тест на бдительность – в качестве раздражителя использовали прикосновение препаровальной иглой к антеннам тлей, реакцию насекомых фиксировали (прикосновение повторяли 4–5 раз с интервалом 30 мин).

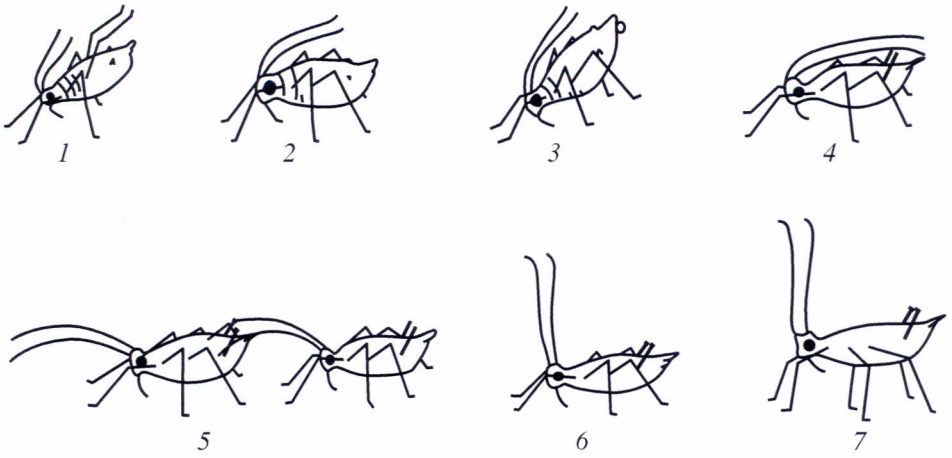
Целью экспериментов по подсаживанию насекомых было наблюдение за первой реакцией тлей на потенциальных врагов до наступления момента собственно хищничества. Выбранного интервала времени наблюдений (10 мин) было достаточно, чтобы помещенные на растение божьи коровки или муравьи добрались до колонии тлей. Ответные реакции насекомых на опасность, расположенные в порядке возрастания их активности, представляют собой шкалу “бдительности”, где количество присвоенных баллов соответствует порядковому номеру (1–6) элемента поведения (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего было выделено 16 элементов поведения: 8 для мирмекофильных и 12 для немирмекофильных видов. На рисунке изображены наиболее характерные для исследованных видов позы тлей. Результаты опытов (табл. 3) показывают значительные отличия поведенческого репертуара мирмекофильных и немирмекофильных тлей не только на количественном, но и на качественном уровне. Обнаружено 4 общих и 12 специфичных элементов поведения.

Особенности поведения мирмекофильных тлей

Мирмекофильные тли хорошо приспособлены ко взаимодействию с муравьями. При имитации нападения хищников и во время теста на бдительность они проявляют нейтральную реакцию, никак не реагируя на присутствие хищников.



Позы мирмекофильных (*1–3*) и немирмекофильных (*4–7*) тлей схематично: *1–5* – варианты спокойного положения на растении (*3* – выделение капли пади); *6*, *7* – агрессивные позы (*6* – поза “настороже”; *7* – “устрашающая” поза).

Таблица 3. Репертуары поведения мирмекофильных и немирмекофильных тлей

№	Элементы поведения	Мирмекофильные				Немирмекофильные			
		C. boerneri	*S. oblongus*	*A. craccae*	*A. viburni*	*A. pisum*	*U. cirsii*	*M. viciae*	*H. pallidus*
	Положение на растении								
1	Задние ноги подняты вверх	–	–	+	+	–	–	–	–
2	Задние ноги опущены, антенны направлены вперед	–	–	–	–	–	+	–	–
3	Задние ноги опущены, антенны расположены вдоль тела	+	+	–	–	+	–	+	+
	Выделение пади								
4	Брюшко приподнято	+	+	–	–	–	–	–	+
5	Вращательные движения задними ногами в воздухе	–	–	+	+	–	–	–	–
6	Втягивание капли обратно в брюшко	+	+	+	+	–	–	–	–
7	Удерживание капли на конце брюшка	+	+	+	+	–	–	–	–
8	Выталкивание капли пади с силой из брюшка					+	+		
9	Отбрасывание капли ногой	–	–	–	–	–	–	+	+
	Перемещение по растению								
10	Антенны расположены вдоль тела	+	+	+	+	+	+	–	–
11	Антенны подняты вверх	–	–	–	–	+	+	+	+
12	Антенны направлены вперед (обследование растения)	+	+	+	+	+	+	+	+
	Реакция на опасность								
13	Падение вниз*	–	–	–	–	–	+	+	+
14	Поза “настороже”**	–	–	–	–	+	+	+	+
15	“Устрашающая” поза***	–	–	–	–	+	+	–	–
16	Тля “лягается”****	–	–	–	–	–	–	+	+

* Тля спрыгивает с растения.

** Замирает, перестает есть, стоит, подняв антенны вверх перпендикулярно телу.

*** Стоит почти на прямых ногах с высоко поднятыми антеннами, так что она кажется значительно выше, чем есть на самом деле (иногда покачивается вверх–вниз, сгибая и разгибая ноги).

**** Тля резко выпрямляет задние ноги, отталкивая муравьев.

У всех мирмекофильных видов падь выделяется медленно. Тли могут сохранять каплю до прихода муравья, удерживая ее на преанальном венчике волосков, или втягивая падь обратно в брюшко. По-видимому, эта способность развивается с возрастом, у взрослых особей потеря пади практически не наблюдалась (табл. 4). Имитация выпрашивания пади приводит к выделению капли у большинства особей (*S. oblongus* – 88%, *A. viburni* – 86, *A. craccae* – 92; *C. boerneri* – 77). Кроме того, у мирмекофильных тлей выделению пади предшествуют специфические элементы поведения – “медовые сигналы”, которые служат для привлечения внимания муравьев. Так тли *S. oblongus* приподнимают кончик брюшка вверх, при этом иногда также приподнимаются задние конечности. Для *A. viburni* и *A. craccae* характерны вращательные движения задних ног в воздухе.

Таблица 4. Способность тлей разных размерных категорий сохранять падь до прихода муравьев

Вид	Количество потерянных (упавших) капель, %		
	Мелкие тли	Средние тли	Крупные тли
S. oblongus	13.4 ± 2.2	7.0 ± 2.4	0
A. viburni	37.1 ± 2.7	5.1 ± 1.8	0
A. craccae	26.9 ± 2.0	4.9 ± 1.7	0
C. boerneri	19.2 ± 3.36	5.8 ± 2.15	0.12 ± 0.19

Примечание. n = 10 для всех видов; время наблюдения за каждой колонией – 30 мин.

Склонность тлей к миграциям – в значительной степени видоспецифическое свойство. Среди исследованных видов наиболее мобильными оказались *S. oblongus*. Они способны отходить от коло-

Таблица 5. Оценка бдительности немирмекофильных тлей в баллах

Вид	Размерная категория		
	мелкие	средние	крупные
A. pisum	1.4 ± 0.67	1.9 ± 1.2	4.0 ± 0.86
U. cirsii	1.6 ± 0.88	2.2 ± 1.09	4.1 ± 0.89
M. viciae	1.9 ± 0.85	2.2 ± 1.06	4.5 ± 1.64
H. pallidus	1.5 ± 0.69	2.2 ± 1.01	5.2 ± 1.23

Примечание. Протестированы по 20 тлей каждой группы.

нии на расстояние до 50 см. Однако в большинстве случаев (в 39 из 44, т.е. 88.6% передвижений, зафиксированных за 3 ч) насекомые возвращаются обратно в свою колонию. *C. boerneri, A. viburni* и *A. craccae* практически не переходят с одного места на другое.

Отсутствие муравьев может вызвать "панику" среди мирмекофильных тлей. Они начинают расползаться в разные стороны, по возможности присоединяясь к ближайшим посещаемым муравьями колониями. Мы многократно наблюдали, как тли, оставленные муравьями без присмотра, переходили в другие колонии своего же вида и оставались там, если муравьи относились к ним "дружелюбно", постукивая новичков антеннами (*S. oblongus* – 37 случаев из 43, *A. viburni* – 12 из 20, *A. craccae* – 18 из 19, *C. boerneri* – 21 из 27 случаев).

Особенности поведения немирмекофильных тлей

Немирмекофильные тли демонстрируют поведение, адаптированное к независимому существованию, включающее в себя элементы пассивной защиты. Эти тли, независимо от вида, выделяют падь быстро, выталкивая ее с силой из брюшка (*A. pisum, U. cirsii*) или отбрасывания каплю задней конечностью (*M. viciae, H. pallidus*). Немирмекофильные тли быстро реагируют на любые внешние воздействия. Имитация выпрашивания пади воспринимается ими либо нейтрально, либо как негативный раздражитель. Мы наблюдали ответную реакцию трех типов: нейтральную (*A. pisum* – 92%; *U. cirsii* – 100% из 100 случаев), переход на другое место (*A. pisum* – 8%; *M. viciae* – 29, *H. pallidus* – 16%) и "лягание" (*M. viciae* – 71%, *H. pallidus* – 84%).

При имитации нападения хищников реакция животных была разной. Так, при подсаживании к тлям личинок божьих коровок мы наблюдали только нейтральную реакцию. Видимо, это связано с поведением самих личинок, которые медленно приближались к тлям и всегда останавливались у края колонии. При этом ни находящиеся у края, ни "гуляющие" особи не реагировали на них. По-видимому, из-за медленного движения личинки не привлекали к себе внимания. Взрослые божьи коровки приносили тлям значительно больше беспокойства: они ползали по растению достаточно быстро, часто проходили вдоль колонии, задевая тлей. В ответ на это тли демонстрировали целый спектр поведенческих реакций (табл. 2).

Сходная ситуация возникала при подсаживании на растения с немирмекофильными тлями муравьев *L. niger*, которые, так же как и взрослые особи божьих коровок, быстро передвигались по растению, задевая тлей антеннами и конечностями. Ни в том, ни в другом случае мы не наблюдали каких-либо негативных последствий для подсаженных насекомых.

Поведение немирмекофильных тлей оказалось сходным внутри каждого вида не только при подсаживании на растения с тлями взрослых особей божьих коровок и муравьев, но и во время теста на бдительность. Выявлено 6 типов реакций на внешние воздействия (табл. 2), причем тли разных размерных групп демонстрировали определенный набор элементов поведения. С помощью шкалы "бдительности" мы показали, что у всех исследованных видов "бдительность" зависит от возраста (табл. 5). Наибольшую активность при встрече с опасностью проявляют взрослые особи (табл. 2): *M. viciae* и *H. pallidus* "лягают" противника, а крупные тли *A. pisum* и *U. cirsii* не только демонстрируют "устрашающую" позу, но и чаще двигаются по направлению к опасности, в то время как мелкие и средние личинки этих видов пытаются избежать столкновения (табл. 6).

Таблица 6. Проявление агрессивных реакций у тлей разных размерных категорий немирмекофильных видов, %

Вид	Реакция	*n*	Размерная категория		
			Мелкие	Средние	Крупные
A. pisum	Движение навстречу опасности	13	3.38 ± 1.39	9.39 ± 2.02	94.38 ± 3.69
U. cirsii		6	9.1 ± 2.7	9.0 ± 1.41	97.67 ± 1.63
M. viciae	Отталкивание задними ногами потенциальных хищников	9	9.78 ± 2.44	37.56 ± 3.09	92.78 ± 3.77
H. palladus		10	13.8 ± 2.35	46.6 ± 3.34	100.0 ± 0.0

Примечание. *n* – количество исследованных колоний.

ОБСУЖДЕНИЕ

Поведенческий репертуар мирмекофильных и немирмекофильных тлей значительно различается не только по количеству поведенческих актов, но и по их составу. Это весьма удивительный результат, так как сопоставление этограмм разных видов и даже родов муравьев (Резникова, Богатырева, 1984) показало, что различия, хотя и весьма существенные, носят количественный характер, видоспецифические акты поведения у муравьев очень немногочисленны.

В первую очередь специфические процессы связаны с выделением пади. Мирмекофильные тли могут выделить каплю пади практически в любой момент, но делают это преимущественно во время прихода муравьев-трофобионтов в ответ на специфическое поведение выпрашивания пади. Это не только делает мирмекофильных тлей более привлекательными для муравьев, но и, по-видимому, снижает вероятность их нападения на тлей. Известно, что муравьи могут как ухаживать за тлями, так и охотиться на них (Way, 1963; Skinner, Whittaker, 1981), иногда используя один и тот же вид в обеих целях (Cherix, 1987). В случаях, когда муравьям приходится "решать", нападать на тлю или нет, немаловажную роль играет поведение последней. Так, муравьи *L. niger* значительно реже атакуют тлей, которые предлагают им падь (Sakata, 1994).

Следует отметить, что муравьи при "доении" тлей ведут себя так же, как при трофаллаксисе (обмене жидкой пищей с другими особями своего вида). Клофт (Kloft, 1959) заметил сходство заднего конца тела тлей с головой муравья при трофаллаксисе и предположил, что именно это провоцирует муравьев к поведению "выпрашивания" пищи. По-видимому, в данном случае предложение тлями пищи может рассматриваться как акт "умиротворения" муравьев, аналогично ситуациям, когда муравьи используют трофаллаксис для демонстрации подчинения (Захаров, 1972; Резникова, 1983). Более того, между муравьями и тлями существует определенная система коммуникация. Муравьи, выпрашивая падь, поглаживают брюшко тли антеннами определенным образом. Выделение капли пади происходит, как правило, в течение нескольких секунд после контакта (Douglas, Sudd, 1980). В свою очередь для мирмекофильных тлей характерно выполнение специфических действий, предшествующих появлению капли пади. "Медовые сигналы", по всей видимости, служат одним из способов общения тлей с муравьями, побуждая их к сбору пади. Подобные действия наблюдаются и у других мирмекофильных насекомых. У гусениц голубянок существует тесная связь между активностью нектарного органа и щупиков, производящих "медовые сигналы". Эти сигналы извещают о способности гусениц обеспечить пищей сопровождающих муравьев в качестве "награды" (Burghardt, Fiedler, 1996). По-видимому, такая система общения мирмекофильных насекомых с муравьями повышает эффективность их взаимодействия.

Немирмекофильные тли, в отличие от мирмекофильных, не стремятся удерживать падь. Известно, что благодаря скоплению выделений этих насекомых на листьях и ветках растений могут развиваться сажистые грибы. Это негативно сказывается как на жизнеспособности растений, так и на судьбе тлей. Немирмекофильные тли решают эту проблему, отбрасывая капли пади разными способами на значительные расстояния. При этом возникает новая опасность: хищники могут находить колонии тлей по скоплениям пади у подножия растений. Для мирмекофильных тлей эта опасность менее остра, так как большая часть пади собирается муравьями (непосредственно на колонии тлей или с листьев и веточек); кроме того, муравьи достаточно эффективно защищают тлей от хищников.

Немирмекофильные тли вырабатывают собственные механизмы защиты от врагов. Мы обнаружили, что такие тли быстро реагируют на опасность, в ответ на любое раздражение они демонстрируют ряд элементов пассивной защиты, направленных на избежание негативных воздействий. При этом имитация выпрашивания пади не вызывала у немирмекофильных тлей специфической ответной реакции, сопровождающейся ее выделением. Они реагировали на такое воздействие как на одно из других раздражений, применявшихся нами в экспериментах. В ряде случаев функции солдат выполняют стерильные личинки I возраста, активно защищая колонии тлей (Foster, 1990; Stern, Foster, 1996). Однако наиболее бдительными у всех исследованных видов оказались взрослые особи и крупные личинки старших возрастов.

В обзоре Стерна и Фостера (Stern, Foster, 1996) отмечено, что Инбар (Inbar, неопубликованные данные) был первым, кто обнаружил необычных взрослых солдат-тлей из трибы Fordini (Pemphigidae) и исследовал защитное поведение у взрослых насекомых, которые развивались из таких же агрессивных личинок I возраста. Однако мы не обнаружили агрессивных реакций у тлей младших возрастов исследованных видов. Более того, по сравнению с тлями–солдатами защитное поведение взрослых особей 4-х исследованных немирмекофильных видов нельзя назвать действительно агрессивным, так как не наблюдалось никаких негативных последствий ни для потенциальных хищников (божьих коровок), ни для подсаженных муравьев. В отличие от касты тлей–солдат, взрослые особи никогда не использовали стилеты в качестве оружия, а всего лишь пыта-

лись испугать или отогнать "захватчиков", принимая агрессивные позы или отталкивания их. Тем не менее такое защитное поведение, по-видимому, достаточно эффективно, так как позволяет выиграть время, в течение которого тли могут изменить местоположение или переместиться с растения на землю.

Следует отметить, что в наших экспериментах немирмекофильные тли практически не реагировали на личинок божьих коровок. По-видимому, основная причина дифференцированного поведения тлей по отношению к хищникам заложена в механизме опознания образа врага, немаловажную роль в котором играют как поведенческие особенности, так и химические сигналы. Химическим сигналом тревоги могут служить феромоны, выделяемые тлями через трубочки, а также запах гемолимфы поврежденных тлей, подвергшихся нападению (Stern, Foster, 1996).

Проблема распознания образа врага нуждается в специальных дополнительных исследованиях. Мы можем лишь предполагать, что нейтральная реакция тлей на личинок божьих коровок в наших экспериментах может быть связана с медлительностью личинок. По сравнению с действиями взрослых особей, они не делают резких движений и пробежек, а двигаются медленно. Кроме того, личинки не контактировали с тлями, а останавливались на краю колонии, не задевая тлей. Вероятно, у исследованных видов тлей выделение феромонов тревоги происходит только при непосредственном контакте с предполагаемым хищником.

Таким образом, поведение облигатно мирмекофильных тлей практически полностью состоит из элементов, адаптированных к трофобиозу. Большая часть таких адаптаций направлена на привлечение внимания муравьев и коммуникацию с ними, а также на увеличение времени сохранения сладких выделений на кончике или внутри брюшка для последующей передачи муравьям. В их поведении практически отсутствуют какие-либо защитные реакции. Более того, на раздражающие факторы тли, как правило, отвечают выделением капли пади, предлагая своего рода "взятку" и демонстрируя "смирение и покорность".

Поведение немирмекофильных тлей более разнообразно – от пассивной защиты (спрыгивание с растения на землю) до демонстрации "агрессивных" поз. Муравьи воспринимаются этими тлями как обычный раздражитель, тли реагируют на них как на врага. Ряд адаптаций направлен на избавление от пади, предотвращая ее скопление на листьях растения. В целом поведение немирмекофильных тлей более гибкое и разнообразное, что позволяет им, по крайней мере, частично, избегать нападения хищников.

Мы рассмотрели модели поведения нескольких видов тлей с крайней степенью мирмекофилии (облигатных мирмекофилов и немирмекофильных тлей). Полученные результаты представляют собой определенную основу для изучения вопроса о том, какое место в данной схеме занимает своеобразная группа факультативно мирмекофильных видов тлей, которая станет основным объектом дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Ж.И. Резникову за руководство работой. Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (№ 99-04-49713 и 01-04-06353) и СО РАН (№ 23 для молодых ученых).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гринфельд Э.К., 1961. Возникновение симбиоза у муравьев и тлей // Вестн. ЛГУ. № 5. С. 73–84.

Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. 236 с.

Захаров А.А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.

Мордвилко А.К., 1901. К биологии и морфологии тлей // Тр. Русск. энтомол. об-ва. Т. 33. С. 418–485. – 1936. Муравьи и тли // Природа. № 4. С. 44–55.

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

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

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

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

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

Benton T.G., Foster W.A., 1992. Altruistic housekeeping in a social aphid // Proc. Royal Soc. London. Ser. B. 247. P. 199–202.

Burghardt F., Fiedler K., 1996. Myrmecophilous behaviours in caterpillars of the butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottenburg, 1975): temporal patterns and dependancy (Lepidoptera: Lycaenidae) // Nota lepidopterolog. V. 19. № 3–4. P. 212–229.

Cherix D., 1987. Relation between diet and polyethism in *Formica* colonies // Behavior in Social Insects. V. 54. P. 93–115.

Dixon A.F.G., 1958. Escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid, *Adalia decempunctata* (L.) // Trans. Royal Entomol. Soc. London. V. 10. P. 319–334.

Douglas J.M., Sudd J.H., 1980. Behavioural coordination between an ant and the aphid it tends // Animal behaviuor. V. 28. P. 1127–1139.

Foster W.A., 1990. Experimental evidence for effective and altruistic colony defence against natural predators by soldiers of the gall-forming aphid *Pemphigus spyrothecae* (Hemiptera: Pemphigidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 27. P. 421–430. – 1996. Duelling aphids: intraspecific fighting in *Astegopteryx minuta* (Homoptera: Hormaphidae) // Anim. Behav. V. 51. P. 645–655.

Horstmann K., 1973. Untersuchungen zur Arbeitsteilung unter den usserdienstarbeiterinnen der Waldameise *Formica polyctena* Foester // Z. Tierpsychol. № 32. S. 532–543.

Kloft W., 1959. Versuche einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen zwischen Ameisen und Aphiden // Biologisches Zentralblatt. V. 78. S. 863–870.

Kunkel H., Kloft W., 1977. Forschritte auf dem Gebiet der Honigtau-Forschung // Apidologie. V. 8. P. 369–391.

Molnar N., Kovacs E., Galle L., 2000. Habitat selection of ant-tended aphids on willow trees // Tisia. V. 32. P. 31–34.

Nixon G.E.J., 1951. The association of ants with aphids and coccids. L.: Commonwealth Institute of Entomology. 36 p.

Sakata H., 1994. How an ant decides to prey or to attend aphids // Rev. Popul. Ecol. V. 36. № 1. P. 45–51.

Skinner G.J., Wittaker J.B., 1981. An experimental investigation of interrelationships between the wood ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores // J. Anim. Ecol. V. 50. P. 313–326.

Sradler B., Dixon A.F.G., 1999. Ant attendance in aphids: why different degress of myrmecophily? // Ecol. Entomol. V. 24. P. 363–369.

Stern D.L., Foster W.A., 1996. The evolution of soldiers in aphids // Biol. Rev. V. 71. P. 27–79.

Sudd J.H., 1987. Ant aphid mutualism // Amsterdam e.a.: "Aphids: Biol., Natur. Enemies, and Contr., A". P. 355–365.

Vepsalainen K., Savolainen R., 1994. Ant-aphid interaction and territorial dynamics of wood ants // Memor. Zool. V. 48. P. 251–259.

Way M.J., 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // Ann. Rev. Entomol. V. 8. P. 307–344.

Yao I., Shibao H., Akimoto S., 2000. Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola* // Oikos. V. 89. P. 3–10.

INVESTIGATIONS OF APHIDS' (HOMOPTERA, APHIDINEA) ADAPTATIONS TO INTERACTION WITH ANTS. COMPARATIVE ANALYSIS OF MYRMECOPHILOUS AND NON-MYRMECOPHILOUS SPECIES

T. A. Novgorodova

Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirst 630091, Russia
e-mail: tanovg@mail.ru

Adatations of aphids to the interaction with ants were studied in the forest-park zone of the Novosibirsk Scientific Center in 1998–1999. Behavioral repertoires of 8 aphid species (4 obligate myrmecophilous and 4 non-myrmecophilous species) were compared. The observations and field experiments showed that the behavioral repertoires in myrmecophilous and non-myrmecophilous aphids were very different. The behavior of the former consists only of the elements adapted to trophobiosis that makes these species more attractive for ants. The latter possess more flexible and diverse behavior including a number of passive elements of protection against enemies, which allow them to avoid attack.