

Мирмекофильные комплексы тлей в лесных и степных местообитаниях Новосибирской области

Myrmecophilous complexes of aphids in forest and steppe areas of Novosibirsk Oblast'

Т.А. Новгородова
Т.А. Novgorodova

Лаборатория экологии насекомых, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул.Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: tanovg@yandex.ru.

Laboratory of insect ecology, Institute of Animal Systematics and Ecology, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: симбиоз, муравьи, тли, трофические связи.

Key words: symbiosis, ants, aphids, trophic interactions.

Резюме. Проведены исследования мирмекофильных комплексов тлей, связанных с девятью видами муравьёв в смешанных лесах Новосибирского Академгородка и в злаково-полынной степи в окрестностях г. Карасук Новосибирской области. Для исследованных видов муравьёв характерно использование различных систем территориальной организации от неохраяемого кормового участка до обширных охраняемых территорий с сетью фуражировочных дорог, а также различных схем взаимодействия с муравьями при трофобиозе от работы неспециализированных трофобионтов до проявления профессиональной специализации в группах. В количественном плане видовой состав мирмекофильных тлей — обитателей лесов и степных участков отличается незначительно и составляет 33 и 27 видов соответственно. Наблюдается тенденция формирования наиболее богатых по видовому составу мирумекофильных комплексов тлей в центральных частях ареалов исследованных видов муравьёв. Можно предполагать, что вклад разных видов муравьёв в формирование афидофауны и потенциал численности совместно используемых популяций тлей неодинаков. При этом наиболее значимое влияние на растения, по-видимому, оказывают колонии тлей, посещаемые доминирующими в многовидовых сообществах муравьями, которые связаны с наибольшим количеством видов тлей, по крайней мере, в центральных областях своих ареалов и, кроме того, используют наиболее сложные схемы взаимодействия с ними, основанные на профессиональной специализации в группах трофобионтов.

Abstract. Investigations of myrmecophilous aphids connected with 9 ant species were conducted in mixed forests of Novosibirsk Academgorodok and in steppe areas near to Karasuk, Novosibirsk Oblast'. Investigated ant species are characterized by using: 1) different

systems of territorial organization (from non-protected feeding areas to large protected territories with networks of foraging trails) and 2) different schemes of interaction with ants during trophobiosis (from non-specialized trophobionts to professional specialization in groups). The species diversity of myrmecophilous aphids of forest and steppe areas are 33 and 27 respectively. Richer myrmecophilous complexes of aphids tend to form according to the number of species observed in the central parts of areals of the investigated ant species. It is possible that the investment (contribution) of the different ant species contributing to the fauna and the potential of co-used aphid populations is unequal. In this case, significantly influence on plant, probably, the aphid colonies connected with the dominant species of ants, specializing on feeding in different aphids, and using complicated systems of interaction based on professional specialization of trophobionts.

Введение

Тли, или «растительные вши», как назвал этих насекомых русский афидолог А.К. Мордвилко [1948], издавна привлекают внимание исследователей целым рядом экологических и физиологических особенностей, среди которых особое место занимает сложный цикл развития — циклический партеногенез. Группа тлей (Homoptera: Aphidinea) охватывает около 4400 видов мелких (1–10 мм) растительных насекомых [Stern, Foster, 1996]. Своеобразие и сложность биологии тлей выражается в чередовании партеногенетического и обополого поколений (гетерогония), в продуцировании бескрылых и крылатых морф (полиморфизм), в миграциях тлей с периодической сменой первичных (основных) и вторичных (промежуточных) хозяев, в явлении неполноциклости (анолоциклия) и др. [Попова, 1967].

Тли играют немаловажную роль в биоценозе. С одной стороны, они являются объектами хищничества для многих животных: личинок и взрослых особей божьих коровок (Coccinellidae), личинок златоглазок (Chrysopidae), личинок сирфид (Syrphidae) и хищных клопов (Anthocoridae, Miridae) [Nixon, 1951; Ибраимова, 1981; Кротова, 1992]. С другой стороны, выделяя значительное количество пади с высоким содержанием сахаров, тли являются важными поставщиками углеводной пищи для муравьёв. Трофобиотические отношения муравьёв и тлей являются классическим примером мутуалистического взаимодействия, с рядом градаций по степени взаимной зависимости [Мордвилко, 1901, 1936; Nixon, 1951; Гринфельд, 1961; Way, 1963; Длусский, 1967; Sudd, 1987; Hölldobler, Wilson, 1990; Sakata, 1995; Резникова, 2001]. По характеру взаимоотношений с муравьями тлей разделяют на мирмекофильных (посещаемых муравьями) и немирмекофильных. Группа мирмекофильных видов в свою очередь состоит из облигатных и факультативных мирмекофилов. Первые никогда или редко встречаются без муравьёв, вторые могут встречаться как с муравьями, так и без них. Выступая по отношению к тлям одновременно в роли хищника и активного симбионта [Cherix, 1987; Rosengren, Sundström, 1991; Sakata, 1994, 1995], муравьи оказывают значительное влияние на формирование афидофауны. В первую очередь это касается мирмекофильных видов тлей, которые выделяют богатую сахарами падь и обладают специфическими адаптациями для взаимодействия с муравьями.

Поскольку тли питаются соком растений, то их присутствие всегда считалось в той или иной степени вредным для растения-хозяина. Известно, что некоторые виды тлей являются переносчиками вирусов. Кроме того, тли могут вызывать отмирание клеток или провоцировать появление галлов [Schmutterer, 1956; Forrest, 1987]. Муравьи, посещая тлей, косвенно способствуют распространению заболеваний растений [Nixon, 1951]. Тесная взаимосвязь муравьёв с тлями и растениями и их постоянное взаимное влияние привели современных экологов к выводу о тритрофическом взаимодействии [Bristow, 1991; Mattes et al., 1998; Gaume et al., 1998]. Прогнозирование влияния этих насекомых на состояние растений-хозяев особенно актуально. В связи с этим крайне важно детальное выяснение трофических связей этих двух групп насекомых и растений.

Целью данной работы является выявление мирмекофильных комплексов тлей, связанных с муравьями, в типичных лесных и степных ассоциациях Новосибирской области и анализ экологических и этологических характеристик связанных между собой видов. Перспективой исследования является раскрытие закономерностей формирования мирмекофильных комплексов тлей в зависимости от зональных, ландшафтных и синэкологических факторов.

Материалы и методы

Исследования проводились в 1993–2001 гг. в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка и в злаково-полевой степи в окрестностях г. Карасук Новосибирской области. Для выявления мирмекофильных тлей проводились маршрутные учёты гнёзд муравьёв и колоний тлей на кормовых древесных и травянистых растениях по несколько раз в течение сезона при смене растительных аспектов. Общая протяжённость маршрутов составила около 6000 км. Тлей фиксировали в 70%-ном спирте. Собрано 974 пробы.

Основными видами муравьёв, вступающими в трофобиотические отношения с тлями, в районах исследований являются: *Formica polyctena* Foerst., *F. aquilonia* Yarr., *F. pratensis* Retz., *F. cunicularia glauca* Ruzs., *F. fusca* L., *Camponotus saxatilis* Ruzs., *Lasius fuliginosus* Latr., *L. niger* L. и *Myrmica rubra* L.

Formica polyctena — малый рыжий лесной муравей. Бореальный вид, доминирующий в лесных биоценозах Средней и Северной Европы, Западной и Южной Сибири, Юго-Западного Приангарья. Экология этого вида хорошо изучена [Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976 и др.], это эффективный хищник, использующий обширные охраняемые территории, с постоянными границами, пронизанные сетью фуражировочных дорог. Муравьи строят гнёзда с куполами из растительных остатков, достигающие 9 м в диаметре, население таких гнёзд — до миллиона особей.

Formica aquilonia — северный лесной муравей. Населяет Европу и Сибирь; в Средней Европе и в европейской части бывшей территории СССР редок; в лесах Сибири широко распространён [Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976], обитает в хвойных и смешанных лесах. В отличие от *F. polyctena* это более холодолюбивый вид, в одних и тех же районах встречается в более тенистых и влажных лесах. Как правило, образует большие колонии. По строению гнёзд, организации кормового участка, характеру питания и почвообразующей деятельности сходен с *F. polyctena*.

Formica pratensis — луговой муравей. Широко распространён. Встречается в Западной Европе, в европейской части территории бывшего СССР и Западной Сибири. В рекреационных лесах Академгородка обитает на полянах, просеках и опушках. В сибирских лесостепях луговой муравей является эвритопным видом [Дмитриенко, Петренко, 1976]. Строит гнёзда-капсулы обычно с плоским куполом из частичек почвы и растительного материала и с широким земляным валом до 3 м в диаметре. Население таких гнёзд — в среднем до 10 тысяч особей. Использует обширные охраняемые территории с сетью заглубленных в почву дорог. Характерно вторичное деление территории. В составе белковой пищи преобладают муравьи своего и других видов, саранчовые, чернотелки, жуужелицы, пауки и клопы.

Formica cunicularia glauca — характерный для Средней, Восточной, Западной и Юго-Западной Сибири подвид панпалеарктического вида *F. cunicularia* Latr. Предпочитает сухие прогреваемые биотопы с редким низким травостоем [Длусский, 1967]. В лесопарковой зоне Академгородка селится на опушках и вдоль дорог. Семьи этого вида строят подземные гнёзда, состоящие из 1–4 секций, с населением 500–800 особей в каждой. Кормовой участок не имеет постоянных границ и организован по принципу одиночной фуражировки.

Formica fusca — бурый лесной муравей, широко распространён в Неарктике, бореальной Палеарктике, на Кавказе, в горах Средней Азии, отмечен в горно-лесных ландшафтах Южной Сибири, Якутии, Бурятии и Красноярском крае [Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976]. Типично лесной вид, заселяет разнообразные станции в сосновых и лиственных лесах, селится как во влажных, так и в сухих местообитаниях с разреженным древостоем. Гнёзда располагаются в земле, под камнями, в пнях, в поваленных стволах, в корневых лапах живых деревьев, в подстилке, а также в земляных кочках и под камнями. Не имеет охраняемой территории. Малоактивный хищник, в питании преобладают мёртвые насекомые, а также встречаются мелкие живые беспозвоночные, среди которых преобладают цикадки и мухи.

Camponotus saxatilis — бореальный вид, распространённый от среднего течения Волги до Дальнего Востока и повсеместно встречающийся в Сибири [Дмитриенко, Петренко, 1976]. В лесопарковой зоне Академгородка семьи этого вида обитают на хорошо прогреваемых опушках, имеют 2–4 подземных ствола глубиной около 1 м. Население каждой секции составляет 600–1000 особей. Для этого вида характерна групповая фуражировка с использованием пахучего следа и относительно постоянной территории. Однако это гораздо менее активный хищник, чем малый лесной муравей. Среди его добычи преобладают мёртвые беспозвоночные, а также мелкая живая добыча.

Lasius fuliginosus — пахучий муравей-древоточец. Широко распространён в Европе и Азии, преимущественно в зоне широколиственных лесов. Строит картонные гнёзда в дуплах и корнях деревьев [Брайен, 1986]. Картон приготавливается из кусочков древесины, размягчённых падью. Использует охраняемые территории с постоянными фуражировочными дорогами и подземными тоннелями, которые тянутся от гнезда на много метров [Dobrzańska, 1966]. Тоннели, так же как и гнездо, продолжением которого они служат, выложены картоном. Характерно вторичное деление территории [Dobrzańska, 1966; Hölldobler, Wilson, 1990]. В питании значительную роль играют насекомые и падь тлей.

Lasius niger — тёмно-бурый лазиус. Населяет всю Европу, Урал, Сибирь до Амура и Тихого океана. Широко распространён в лесах Средней и Восточной Сибири [Дмитриенко, Петренко, 1976].

В лесах Западной Сибири особенно многочисленные поселения располагаются на освещённых и достаточно прогреваемых участках по обочинам дорог, на полянах и др. Отмечается большое разнообразие в гнездостроении. Гнёзда могут располагаться в пнях, стволах и ветвях, под корой и в толще древесины, в прикорневой части живых деревьев. Земляные гнёзда представляют собой систему норок с насыпным холмиком до 40 см высотой и 60 см диаметром. Использует частично охраняемый кормовой участок. Распределение муравьёв по кормовому участку мозаично. Троп обычно нет. В питании большую долю составляют членистоногие и падь тлей. Отмечено питание нектаром цветов.

Myrmica rubra — транспалеарктический вид, обычен в Северной, Средней и Южной Европе, на Кавказе, в Западной Сибири [Дмитриенко, Петренко, 1976]. Предпочитает влажные тенистые смешанные леса. Заселяют влажные местообитания с густым травяным или моховым покровом. Гнездится под корой, в прикорневых участках старых пней, в упавших ветвях стволах, в толще опада. В пищевом рационе преобладают мёртвые насекомые, а также встречаются мелкие живые беспозвоночные — коллемболы [Резникова, Пантелеева, 2001].

Экологические особенности и территориальное поведение *F. pratensis*, *F. cunicularia glauca* и *C. saxatilis* подробно описаны в монографии Ж.И. Резниковой [1983].

Результаты

На обследованной территории лесопарковой зоны Новосибирского Академгородка выявлено 33 вида мирмекофильных тлей, относящихся к десяти родам, пяти семействам (табл. 1). По количеству видов выделяются три рода: *Aphis* L., *Chaitophorus* Koch и *Cinara* Curt., которые включают 11, 7 и 6 видов соответственно. Остальные представлены одним – двумя видами. Наиболее широкие спектры мирмекофильных видов тлей (по 24 вида) выявлены для муравьёв *F. polyctena* и *F. aquilonia*, причём 8 из них были связаны только с этими видами муравьёв. Мирмекофильные ансамбли *L. niger* и *C. saxatilis* включают 13 и 11 видов тлей соответственно, *F. pratensis* и *F. cunicularia* — по 8 видов, *F. fusca* и *M. rubra* — по 7 видов, а *L. fuliginosus* связан лишь с пятью видами тлей.

В северной части Кулундинской степи в окрестностях г. Карасук нами обнаружено 27 видов, связанных с муравьями (табл. 2). Они относятся к десяти родам, четырём семействам. По количеству видов выделяются два рода: *Aphis* и *Rungsia* Mim. Они включают по 12 и 4 вида соответственно. Наиболее богатые мирмекофильные ансамбли принадлежат муравьям *F. pratensis* и *L. niger* (17 и 13 видов соответственно). Мирмекофильные ансамбли *F. polyctena* и *F. aquilonia* включают по 9 видов, *F. cunicularia* и *M. rubra* — по 8 видов, *C. saxatilis* — 7,

Таблица 1. Биоценоотические связи муравьёв с тлями и их кормовыми растениями в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка.

Table 1. Biocenotic relationship of ants with aphids and their host-plants in forest-park zone of Novosibirsk Akademgorodok.

Виды тлей / муравьёв	Кормовые растения	Жиз- ненная форма	<i>F. poly- ctena</i>	<i>F. aqu- ilonia</i>	<i>F. pra- tensis</i>	<i>F. cuni- cularia</i>	<i>F. fusca</i>	<i>C. sa- xatilis</i>	<i>L. fuli- ginosus</i>	<i>L. niger</i>	<i>M. rubra</i>
сем. Aphididae											
<i>Aphis brohmeri</i> C.B.	<i>Carum carvi</i> L., <i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm.	п	+	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>A. craccivora</i> Koch	<i>Vicia cracca</i> L., <i>Melilotus albus</i> Desr.	п, д	+	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>A. craccae</i> L.	<i>Vicia cracca</i> L.	п	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>A. evonymi</i> F.	<i>Sonchus arvensis</i> L., <i>Euonymus</i> sp.	п, д	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. fabae</i> Scop.	<i>Viburnum opulus</i> L., <i>Seseli ledebouri</i> G.Don.	п, д	+	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>A. idaei</i> V.d.G.	<i>Rubus idaeus</i> L.	д, п	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>A. jacobaeae</i> Schrk.	<i>Senecio jacobaea</i> L., <i>Sonchus arvensis</i> L., <i>Tragopogon orientalis</i> L., <i>Solidago virgaurea</i> L.	п	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. pomi</i> Deg.	<i>Malus</i> sp.	д	+	+	-	+	-	-	-	+	-
<i>A. subnitidae</i> C.B.	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	п	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. viburni</i> Scop.	<i>Viburnum opulus</i> L.	д	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Chomaphis obiensis</i> Iv.	<i>Achillea millefolium</i> L.	р	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Macrosiphoniella pulvera</i> Walk.	<i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Artemisia sieversiana</i> Willd.	п	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Rhopalosiphum padi</i> L.	<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib., <i>Festuca ovina</i> L.	д, п	+	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Schizaphis graminum</i> Rond.	<i>Agropyrum repens</i> (L.) Beauv.	п	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sch. pyri</i> Schap.	<i>Pyrus</i> sp.	д	+	+	-	-	-	-	-	-	-
сем. Thelaxidae											
<i>Glyphina betulae</i> Kalt.	<i>Betula pubescens</i> Ehm.	д	+	+	-	-	-	+	-	-	-
сем. Lachnidae											
<i>Cinara boeumeri</i> H.R.L.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	д	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>C. laricis</i> Walk.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	д	+	+	+	-	+	-	+	-	-
<i>C. piceae</i> Panz.	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	д	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pinea</i> Mordv.	<i>Pinus silvestris</i> L.	д	+	+	+	-	+	-	+	-	-
<i>C. pini</i> L.	<i>Pinus sibirica</i> (Rupr.) Mayr., <i>Pinus silvestris</i> L.	д	+	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>C. pinihabitans</i> Mordv.	<i>Pinus silvestris</i> L.	д	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Stomaphis quercus</i> L.	<i>Betula pubescens</i> Ehm.	д	-	-	-	-	-	-	+	-	-
сем. Drepanosiphidae											
<i>Calipterinella betularia</i> Kalt.	<i>Betula verrucosa</i> Ehm.	д	+	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>C. tuberculata</i> Heyd.	<i>Betula pubescens</i> Ehm.	д	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Symydobius oblongus</i> Heyd.	<i>Betula pubescens</i> Ehm.	д	+	+	+	-	-	+	+	+	-
сем. Chaitophoridae											
<i>Chaitophorus albus</i> Mordv.	<i>Populus tremula</i> L.	д	+	+	-	+	-	+	-	+	+
<i>Ch. albitorosus</i> Iv.	<i>Populus tremula</i> L.	д	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. nassonowi</i> Mordv.	<i>Populus alba</i> L.	д	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. populeti</i> Panz.	<i>Populus tremula</i> L.	д	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Ch. populialbae</i> B.d.F.	<i>Populus tremula</i> L.	д	+	+	-	+	+	+	-	+	+
<i>Ch. salicti</i> Schrk.	<i>Salix sibirica</i> Pall.	д	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. tremulae</i> Koch.	<i>Populus tremula</i> L.	д	-	-	-	-	-	+	-	+	-

Обозначения. Жизненные формы по Нарзикулову [1970]: п — поебионт, д — дендробионт, р — ризобионт.

Indications. Life forms according to Narzikulov [Narzikulov, 1970]: п — poebiont, д — dendrobiont, р — rhyzbiont.

Таблица 2. Биоценоотические связи муравьёв с тлями и их кормовыми растениями в окрестностях г. Карасук.
Table 2. Biocenotic relationship of ants with aphids and their host-plants nearby Karasuk town of Novosibirsk Oblast'.

Виды тлей / муравьёв	Кормовые растения	Жиз- ненная форма	<i>F. poly- ctena</i>	<i>F. aqu- ilonia</i>	<i>F. pra- tensis</i>	<i>F. cuni- cularia</i>	<i>F. fusca</i>	<i>C. sa- xatilis</i>	<i>L. fulvi- ginosus</i>	<i>L. niger</i>	<i>M. rubra</i>
сем. Aphididae											
<i>Aphis brohmeri</i> C.B.	<i>Carum carvi</i> L., <i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm.	п	+	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>A. craccivora</i> Koch	<i>Vicia cracoa</i> L., <i>Melilotus albus</i> Desr.	п	+	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>A. evonymi</i> F.	<i>Sonchus arvensis</i> L., <i>Euonymus</i> sp.	п	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. eryngii-glomeratus</i> Bozh.	<i>Eryngium planum</i> L.	п	-	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>A. fabae</i> Scop.	<i>Viburnum opulus</i> L., <i>Seseli ledebouri</i> G.Don.	п, д	+	+	+	-	-	+	-	-	+
<i>A. farinosa</i> Gmel.	<i>Salix sibirica</i> Pall.	д	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. frangulae</i> Kalt.	<i>Frangula alnus</i> Mil.	д, п	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>A. grossularia</i> Kalt.	<i>Ribes</i> sp.	д	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>A. jacobaeae</i> Schrk.	<i>Senecio jacobaea</i> L., <i>Tragopogon orientalis</i> L., <i>Solidago virgaurea</i> L.	п	+	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>A. plantaginis</i> Goetze.	<i>Plantago media</i> L., <i>Plantago lanceolata</i> L., <i>Plantago major</i> L.	п, р	-	-	+	+	-	-	-	+	-
<i>A. stachydis</i> Mordv.	<i>Mentha arvensis</i> L.	п	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>A. urticae</i> F.	<i>Urtica urens</i> L.	п	-	-	+	-	-	-	-	+	+
<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroy.	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	п	-	-	+	-	-	-	-	+	+
<i>Microsiphum jazykovi</i> Nevs.	<i>Artemisia glauca</i> Pall., <i>Artemisia absinthium</i> L.	п, р	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Protaphis artemisiae</i> Narz.	<i>Artemisia</i> sp.	п	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Pr. cinae</i> Nevs.	<i>Artemisia</i> sp.	п	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Pr. elongata</i> Nevs.	<i>Artemisia annua</i> L.	р	-	-	+	+	-	-	-	+	+
<i>Semiaphis dauci</i> F.	<i>Bupleurum aureum</i> Fisch.	п	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevs.	<i>Artemisia absinthium</i> L., <i>Artemisia glauca</i> Pall.	п, д	-	-	+	-	-	+	-	-	-
сем. Thelaxidae											
<i>Glyphina betulae</i> Kalt.	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	д	+	+	-	-	-	+	-	-	-
сем. Drepanosiphidae											
<i>Calipterinella betularia</i> Kalt.	<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	д	+	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>Symydobius oblongus</i> Heyd.	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	д	+	+	+	-	-	+	+	-	-
сем. Chaitophoridae											
<i>Rungia arenarii</i> Mordv.	<i>Agropyrum repens</i> (L.) Beauv.	п	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. kurdjumovi</i> Mordv.	<i>Agropyrum repens</i> (L.) Beauv.	п	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. maydis</i> Pass.	<i>Agropyrum repens</i> (L.) Beauv., <i>Festuca ovina</i> L.	п	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>R. uvarovi</i> Mordv.	<i>Festuca ovina</i> L.	п	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Обозначения как в таблице 1.

Indications as in Table 1.

а муравьи *F. fusca* и *L. fuliginosus* связаны лишь с 3 и 1 видом соответственно.

Районы исследований перекрывают разные части ареалов исследованных видов муравьёв. Так, смешанные леса Новосибирского Академгородка представляют собой область центральной части ареала рыжих лесных муравьёв. Для них характерно широкое ландшафтное распределение, в то время как луговой муравей встречается здесь значительно реже, заселяя только хорошо прогреваемые и

дренированные биотопы. В злаково-полевой степи в окрестностях г. Карасук (Новосибирской области) ситуация обратная: *F. pratensis* встречается повсеместно (район относится к центральной части ареала вида), а распространение муравьёв *F. polyctena* и *F. aquilonia* — видов, тесно связанных с залесённостью территории, ограничивается колками (табл. 3). По предварительным данным, полученным в двух районах исследований, можно говорить о намечающейся тенденции формирования

наиболее богатых по видовому составу мирмекофильных ансамблей тлей именно в центральных частях ареалов исследованных видов муравьёв (табл. 3).

По месторасположению колонии на растении тлей принято разделять на три следующие жизненные формы: поебионты, дендробионты, ризобионты [Нарзикулов, 1962, 1970]. К первым относятся обитатели наземных частей травянистых растений, ко вторым — обитатели наземных частей деревьев и кустарников, к третьей — обитатели корневой системы. В мирмекофильных комплексах тлей, связанных с муравьями, исследованных районов представлены все известные у них жизненные формы. Установлено, что в Академгородке в них преобладают дендробионты — 26 видов, поебионты — 11, ризобионты — 1 вид. Причём из тлей, представленных в таблице 1, пять видов (*Aphis evonymi* F., *A. fabae* Scop., *A. idaei* V.d.G., *A. craccivora* Koch, *Rhopalosiphum padi* L.) встречаются как на травянистых растениях, так и на деревьях или кустарниках.

В северной части Кулундинской степи в окрестностях г. Карасук в мирмекофильных комплексах тлей преобладают поебионты — 20 видов, дендробионтов значительно меньше — 8, а ризобионты представлены тремя видами. Три вида (*Aphis fabae* Scop., *A. frangulae* Kalt., *Titanosiphon dracunculi* Nevs.) обитают как на травянистых, так и на древесных растениях. Колонии тлей двух видов (*Aphis plantaginifolia* Goetze., *Microsiphum jazykovi* Nevs.) могут заходить на корни растения-хозяина.

Один и тот же вид тлей могут посещать разные виды муравьёв. Так, тлей *Chaitophorus populeti* Panz. посещают муравьи 8 видов: *F. polycytena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. fusca*, *F. cunicularia*, *C. saxatilis*, *L. niger* и *M. rubra* (табл. 1), а люцерновую тлю *A. craccivora* — муравьи 7 видов: *F. polycytena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. fusca*, *F. cunicularia*, *C. saxatilis* и *L. niger* (табл. 2). При этом в разных местообитаниях количество муравьёв, собирающих падь определённого вида тлей, может меняться. Например, на колониях тлей *Aphis jacobaeae* Schrk. в смешанных лесах Академгородка отмечены муравьи только двух видов (*F. polycytena*, *F. aquilonia*), в то время как на степных участках в окрестностях г. Карасук — муравьи 7 видов (*F. polycytena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. fusca*, *F. cunicularia*, *L. niger* и *M. rubra*).

По нашим данным, из посещаемых муравьями тлей, выявленных в районах исследований, 9 видов вызывали деформацию листовых пластинок и были отмечены как вредители [Шапошников, 1964; Ивановская, 1977а, 1977б]. Из них в смешанных лесах Академгородка выявлено пять видов, вредящих растениям (*Aphis idaei* Goot., *A. viburni* Scop., *Rhopalosiphum padi*, *Schizaphis pyri* Schar., *Glyphina betulae* Kalt.), в окрестностях г. Карасук — шесть (*Aphis frangulae* Kalt., *A. grossularia* Kalt., *A. stachydis* Mordv., *Rungia maydis* Pass., *Protaphis artemisiae* Narz., *Glyphina betulae* Kalt.).

Таблица 3. Количество мирмекофильных видов тлей, связанных с исследованными видами муравьёв в двух районах исследований.

Table 3. The number of myrmecophilous species of aphids connected with explored species of ants in two explored regions.

Вид муравьёв	Распределение (встречаемость)		Мирмекофильные комплексы тлей	
	лес	степь	лес	степь
<i>Formica polycytena</i>	повсеместно	колки	24	9
<i>F. aquilonia</i>	повсеместно	колки	24	9
<i>F. pratensis</i>	прогреваемые участки	повсеместно	8	17
<i>F. cunicularia</i>		повсеместно	8	8
<i>F. fusca</i>	повсеместно	колки	7	3
<i>Camponotus saxatilis</i>	повсеместно	колки	11	7
<i>Lasius niger</i>	повсеместно	повсеместно	13	13
<i>L. fuliginosus</i>	повсеместно	колки	5	1
<i>Myrmica rubra</i>	повсеместно	повсеместно	7	8

Примечание: лес — рекреационные смешанные леса Академгородка; степь — северная часть Кулундинской степи в окрестностях г. Карасук.

Note: лес — in forest-park zone of Novosibirsk Akademgorodok; степь — Northern part of Kulunda steppe nearby Karasuk town.

Наибольшее количество вредоносных видов тлей в окрестностях Академгородка связано с рыжими лесными муравьями (*F. polycytena* — 3 вида, *F. aquilonia* — 4), с *L. niger* — 2, *C. saxatilis* и *M. rubra* — по 1 виду тлей. В окрестностях г. Карасук наибольшее количество тлей, вредящих растениям, выявлено для муравьёв *L. niger* и *F. cunicularia* — по 3 вида, с *F. pratensis* связаны 2 вида тлей, с *F. polycytena*, *F. aquilonia* и *C. saxatilis* — по 1 виду.

Обсуждение

Изучение мирмекофильных комплексов тлей, показало, что видовой состав мирмекофильных тлей — обитателей рекреационных смешанных лесов Новосибирского Академгородка и степных участков в окрестностях г. Карасук в количественном плане отличается незначительно и составляет 33 и 27 видов соответственно. Наибольшее количество трофобиотических связей с муравьями отмечено для рода *Aphis*. По-видимому, это связано с тем, что этот род является наиболее многочисленным. По данным О.И. Ивановской [1977], на территории Западной Сибири выявлено 66 видов тлей рода *Aphis*, 18 — *Cinara*, 13 — *Chaitophorus*, 4 — *Rungia*. Кроме того, в состав рода *Aphis* входят тли всех жизненных форм, выделенных М.Н. Нарзикуловым [1962, 1970]: пое-, дендро- и ризобионты, что объясняет широкое распространение тлей данного рода как в лесных, так и в степных ассоциациях.

Различия мирмекофильных комплексов в качественном плане, в частности, значительное количество мирмекофильных тлей родов *Chaitophorus* и

Cinara в Академгородке и *Rungisia* — в окрестностях г. Карасук, по-видимому, определяется характером растительности в данных районах. Тли родов *Chaitophorus* и *Cinara* являются дендробионтами. Первые поселяются на ивовых (осина, тополь), вторые — на хвойных породах (сосна, пихта, лиственница), широко распространённых в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка. Тли рода *Rungisia* являются поебионтами, обитают на злаках, которые являются типичными представителями степных ассоциаций в окрестностях г. Карасук.

Изучение мирмекофильных комплексов тлей, связанных с основными видами муравьёв в двух районах исследований, показало, что у типично лесных видов (*F. polycytena*, *F. aquilonia*, *F. fusca*, *C. saxatilis* и *L. fuliginosus*) максимальные по видовому составу мирмекофильные комплексы выявлены в смешанных лесах Новосибирской области; у *F. pratensis*, характерного для лесостепной и степной зоны — в северной части Кулундинской степи в окрестностях г. Карасук. У *L. niger* и *M. rubra* значительных различий в количестве связанных с ними видов не выявлено, что соответствует их повсеместному распространению в районах исследований. Количественный состав мирмекофильных комплексов *F. cunicularia* в разных районах также не отличается, несмотря на то, что в смешанных лесах этот типичный для степной и лесостепной зоны вид встречается только на хорошо прогреваемых солнцем участках (вдоль дорог, на опушках леса). Возможно, это объясняется особенностями территориальной организации у муравьёв данного вида (отсутствием охраняемого кормового участка).

Есть основания полагать, что в тех ситуациях, когда доминирующие в сообществах виды муравьёв находятся в оптимальных и близких к центральным частям областям своих ареалов, они связаны с наиболее широкими спектрами мирмекофильных тлей. Однако этот вопрос нуждается в подробном исследовании. В рамках данной работы мы выявили базовые многовидовые сообщества для экспериментальной работы.

Взаимное влияние муравьёв, тлей и растений представляет собой тритрофическое взаимодействие [Bristow, 1991; Mattes et al., 1998; Gaume et al., 1998]. Степень воздействия тлей, посещаемых муравьями, на состояние растений является важным критерием при оценке роли муравьёв. По нашим данным, среди мирмекофильных тлей, обнаруженных в районах исследований, количество тлей, вредящих растениям, невелико. В окрестностях Академгородка выявлено всего 5 видов (из 33), в окрестностях г. Карасук — 6 (из 27).

Как показали исследования Клофта [Kloft, 1953 цит. по: Длусский, 1967], тлей, живущих на деревьях, можно разделить на две группы: тли, сосущие из паренхимы, и тли, сосущие из флоэмы. Представители первой группы производят падь в небольшом количестве, муравьи их выделениями не питаются.

Именно в эту группу входит большая часть тлей, вредящих лесу. Рыжие лесные муравьи используют выделения тлей второй группы. Вред насаждениям от этой группы тлей невелик [Wellenstein, Muller, 1954]. По сравнению с тлями, сосущими из паренхимы, этот вред ничтожен, поэтому муравьи не причиняют растениям большого вреда. Кроме того, посещая растения в поисках пади, муравьи уничтожают вредителей леса. Муравьи значительно снижают численность популяции гусениц (например, зелёной дубовой листовёртки), особенно на нижних ветках. М. Брайен [1986] отмечает, что на тех деревьях, где охотятся муравьи, площадь листы, съеденной гусеницами, составляет лишь 1,2 %, а на деревьях, где муравьёв нет — 8,5 %. В целом, значительно снижая вред, наносимый гусеницами листьям, *F. rufa* способствует увеличению общей численности тлей и количества производимой ими пади. Таким образом, тли приносят растениям не только вред, но и пользу, хотя соотношение ущерба и выгоды для растения бывает сложно оценить.

Несмотря на значительное количество работ, посвящённых изучению симбиоза муравьёв и тлей, многие аспекты взаимоотношений этих насекомых до сих пор остаются предметом дискуссии. Так, одни исследователи утверждают, что муравьи активно защищают своих симбионтов от неблагоприятных погодных условий и хищников [Addicott, 1978; Skinner, Whittaker, 1981; Vepsäläinen, Savolainen, 1994], в то время как другие, напротив, считают, что муравьи могут служить пассивными наводчиками для хищников [Wellenstein, 1952; Bhatkar, 1983]. Кроме того, некоторые авторы отмечают, что преимущества, получаемые тлями, неоднородны в зависимости от того, с каким видом муравьёв они связаны [Bradley, Hinks, 1968; Burns, 1973; Bristow, 1984]. По-видимому, последствия этих отношений для тлей зависят от стратегий поведения муравьёв. В ходе многолетних исследований мы выяснили, что разные виды муравьёв используют различные схемы взаимодействия с тлями: от одиночной фуражировки до профессиональной специализации [Новгородова, Резникова, 1996; Резникова, Новгородова, 1998а, 1998б]. В многовидовом сообществе для доминирующих рыжих лесных муравьёв с многочисленными семьями (сотни тысяч особей) характерна наиболее сложная схема взаимодействия с тлями, которую можно назвать профессиональной специализацией в группах трофобионтов. Были выделены следующие «профессии»: «пастухи», собирающие падь, «сторожа», охраняющие колонию тлей, «транзитные», транспортирующие падь в гнездо, и «координаторы», занятые поиском новых колоний. Остальные члены сообщества используют более простые схемы взаимодействия с тлями, базирующиеся либо на частичном разделении ролей в группах, либо на деятельности не связанных между собой фуражиров.

На основании этих результатов можно предположить, что вклад разных видов муравьёв в

формирование афидофауны и потенциал численности совместно используемых популяций тлей неодинаков. При этом наиболее значимое влияние на растения, по-видимому, оказывают колонии тлей, посещаемые доминирующими в многовидовых сообществах муравьями, которые связаны с наибольшим количеством видов тлей, по крайней мере, в центральных областях своих ареалов и, кроме того, используют наиболее сложные схемы взаимодействия с тлями, основанные на профессиональной специализации в группах трофобионтов.

Благодарности

Работа выполнена под руководством Ж.И. Резникова при финансовой поддержке РФФИ (гранты 02–04–48386 и 03–04–06030) и СО РАН (грант для молодых учёных).

Литература

- Брайен М.В. 1986. Общественные насекомые. Москва: Мир. 400 с.
- Гринфельд Э.К. 1961. Возникновение симбиоза у муравьёв и тлей // Вестн. ЛГУ. No.15. С.73–84.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. Москва: Наука. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таёжных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Ибраимова К. 1981. Фаунистические комплексы тлей степного пояса северного макросклона Киргизского Ала-Тоо // Энтомологические исследования в Киргизии. Вып. XIV. С.37–43.
- Ивановская О.И. 1977а. Тли Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Ч.1. 272 с.
- Ивановская О.И. 1977б. Тли Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Ч.2. 328 с.
- Кротова И.Г. 1992. Энтомофаги злаковых тлей на посевах зерновых культур в северной лесостепи Приобья // Автореферат на соискание ученой степени к.б.н. Новосибирск. 18 с.
- Мордвилко А.К. 1901. К биологии и морфологии тлей // Труды Русского энтомологического общества. Вып. 33. С.418–475.
- Мордвилко А.К. 1936. Муравьи и тли // Природа. No.4. С.44–55.
- Мордвилко А.К. 1948. Arhidoidea — тли, или растительные вши // Определитель насекомых европейской части СССР. Москва. С.187–226.
- Нарзикулов М.Н. 1962. Тли (Homoptera, Aphididae) Таджикистана и сопредельных республик Средней Азии // Фауна Таджикской ССР. Душанбе. Т.9. Вып.1. С.5–272.
- Нарзикулов М.Н. 1970. О жизненных формах насекомых, их становлении и эволюции // Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе. 342 с.
- Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. 1996. Экологические аспекты взаимодействия муравьёв и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сибирский экологический журнал. No.3–4. С.239–245.
- Попова А.А. 1967. Типы приспособлений тлей к питанию на кормовых растениях. Ленинград: Наука. 292 с.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьёв. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Резникова Ж.И. 2001. Популяции и виды на весах войны и мира: Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (конкуренция, паразитизм, симбиоз). Ч.3. Москва: «Логос». 272 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998а. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьёв // Успехи современной биологии. Т.118. No.3. С.345–357.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998б. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьёв с тлями-симбионтами // Доклады Академии наук. Т.359. No.4. С.572–574.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2001. Взаимодействие муравьёв *Myrmica rubra* L. и ногохвосток (*Collembola*) как охотников и массовой добычи // Доклады Академии наук. Т.380. No.4. С.567–569.
- Шапошников Г.Х. 1964. Подотряд Aphidinea — Тли // Определитель насекомых европейской части СССР. Москва, Ленинград. Т.1. С.489–616.
- Addicott J.F. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants // Canadian Journal of Zoology. Vol.56. P.2093–2096.
- Bhatkar A.P. 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance // Jaisson P. (ed.): Social insects in the tropics 2. Université Paris-Nord. Paris. P.105–123.
- Bradley G.A., Hinks J.D. 1968. Ants, aphids and jack pine in Manitoba // Canadian Entomologist. Vol.100. P.40–50.
- Bristow C.M. 1984. Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed // J. Anim. Ecol. Vol.53. P.715–726.
- Bristow C.M. 1991. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? // Oecologia. Vol.87. P.514–521.
- Burns D.P. 1973. The foraging and tending behaviour of *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae) // Canadian Entomologist. Vol.105. P.97–104.
- Cherix D. 1987. Relation between diet and polyethism in Formica colonies // Basel: Behaviour in social Insects. Vol.54. P.93–115.
- Dobrzańska J. 1966. The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. // Acta Biologicae Experimentalis. Warsaw. Vol.26. No.2. P.193–213.
- Forrest J.M.S. 1987. Galling aphids // Aphids: their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier, Amsterdam. Vol.2A. P.341–353.
- Gaume L., McKey D., Terrin S. 1998. Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host // Proceedings of Royal Society of London B. P.569–575.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The ants. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 732 p.
- Kloft W. 1953. Waldameisen und Pflanzenläuse // Allg. Forstzeitschr. Bd.8. 529 S.
- Mattes M., Moog J., Fiala B., Nais J., Maschwitz. 1998. The Rattan Palm *Korthalsia robusta* Bl. and its Ant and Aphid Partners: Studies of a Myrmecophytic Association in the Kinabalu Park // Journal of Sabah Parks Nature. Vol.1. P.47–60.
- Nixon G.E.J. 1951. The Association of Ants with Aphids and Coccids // London: Commonwealth Institute of Entomology. P.1–36.
- Rosengren R., Sundstrom L. 1991. The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines: a ghost of mutualism past? // Huxley C.R., Culter D.F. (Ed.): Ant – plant interactions. NY: Oxford Univ. P.80–91.
- Sakata H., 1994. How an ant decides to prey or to attend aphids // Rev. Popul. Ecol. Vol.36. No.1. P.45–51.
- Sakata H. 1995. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae) // Review of Population Ecology. Vol.17. No.2. P.159–164.
- Schmutterer H. 1956. Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen-Trophobie // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. Bd.39. H.2. S.178–185.
- Skinner G.J., Wittaker J.B. 1981. An experimental investigation of interrelationships between the wood ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores // Journal of Animal Ecology. Vol.50. P.313–326.
- Stern D.L., Foster W.A. 1996. The evolution of soldiers in aphids // Biological Review. Vol.71. P.27–79.
- Sudd J.H. 1987. Ant aphid mutualism // Amsterdam e.a.: Aphids: Biol., Natur. Enemies, and Contr. V. A. P.355–365.
- Vepsäläinen K., Savolainen R. 1994. Ant - aphid interaction and territorial dynamics of wood ants // Memorabilia Zoologica. Vol.48. P.251–259.
- Way M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera // Annual Review of Entomology. Vol.8. P.307–344.
- Wellenstein G. 1952. Die Ernährungsbiologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) // Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. Bd.59. S.430–451.
- Wellenstein G., Müller H. 1954. Pflanzenbeschädigungen durch Waldameisen // Zeitschrift für Weltforstwirtschaft. Bd.17. H.2. S.43–48.