

УДК 595.796:591.5

СИМБИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ

© 2004 г. Т. А. Новгородова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
e-mail: tanovg@yandex.ru*

Поступила в редакцию 5.06.2003 г.

Проанализирована классическая и современная литература, посвященная симбиотическим отношениям муравьев и тлей. Наиболее полно изучены совокупность морфологических и анатомических адаптаций партнеров к симбиозу, различные степени мирмекофилии тлей, преимущества и затраты насекомых при взаимодействии. До сих пор остаются спорными многие вопросы, в частности, являются ли трофобиотические отношения муравьев и тлей мутуалистическими или включают ряд взаимодействий от мутуализма до эксплуатации. Для выяснения дискуссионных вопросов большое значение имеет изучение поведения симбионтов, однако именно этот аспект практически не исследован ни для тлей, ни для муравьев. Известно лишь, что немирмекофильные тли, живущие в галлах, обладают достаточно сложным поведением: специализированные касты тлей-солдат охраняют колонии. Наименее изучены в этологическом плане тли, не образующие галлов. Что касается муравьев, то до настоящего времени трофобионты (особи, ухаживающие за тлями), составляющие особую функциональную группу в семье муравьев, описывались как пассивные фуражиры, занимающиеся только сбором и транспортировкой пади. Исследования последних лет показали, что при взаимодействии с тлями муравьи используют схемы поведения различной сложности: от одиночной фуражировки до профессиональной специализации в рабочих группах.

Трофобиоз или трофобиотические отношения (взаимодействие муравьев и выделяющих паду насекомых, в частности тлей) – один из наиболее интересных и дискуссионных примеров симбиотических отношений свободно живущих видов. История возникновения и использования термина “симбиоз”, а также классификация симбиотических отношений в свете современных данных подробно изложена в монографиях Ж.И. Резниковой (2000, 2001). В данной работе симбиоз понимается в широком плане как совместное существование разных видов (Sapp, 1994). “Положительные” межвидовые взаимодействия (мутуализм, протокооперация и комменсализм) рассматриваются как частные случаи симбиоза.

Трофобиотические отношения муравьев и тлей издавна находятся в центре внимания исследователей (Мордвилко, 1901, 1936; Nixon, 1951; Way, 1963; Длусский, 1967; Hölldobler, Wilson, 1990; Stadler et al., 2003, и др.). Взаимодействие партнеров обычно характеризуют как мутуалистические (взаимовыгодные): муравьи получают от тлей углеводную пищу в виде пади, охраняя их от хищников (Гринфельд, 1961; Sudd, 1987). Однако трофобиоз невозможно отнести к какой-либо одной из известных форм взаимодействия. Так, мутуализм в строгом смысле слова подразумевает полную зависимость видов друг от друга и невозможность существования по отдельности, а протокооперация, наоборот, отношения, которые строятся на факультативной основе. В обоих случаях не соблюдается ряд условий, так как со стороны

тлей отношения могут носить как облигатный, так и факультативный характер, а муравьи могут обходиться без тлей, переключаясь на другие источники углеводной пищи. Более того, известно, что муравьи используют тлей не только для получения пади, но и в качестве добычи (Cherix, 1987; Sakata, 1994, 1995), причем наличие альтернативных источников углеводной пищи может привести к увеличению количества самих тлей в рационе муравьев (Offenberg, 2001). Таким образом, до сих пор остается предметом дискуссии вопрос о том, являются ли трофобиотические отношения муравьев и тлей взаимовыгодными или включают ряд взаимодействий от мутуалистических до паразитических (выгодных одному партнеру в ущерб другому).

Одной из причин дискуссии, по-видимому, является недооценка вариабельности трофобиотических отношений муравьев и тлей. Широкий спектр переходных форм в их взаимодействиях обусловлен значительным количеством видов насекомых, вовлеченных в симбиотические связи как со стороны тлей, так и со стороны муравьев.

При оценке устойчивости трофобиотического союза разных видов важным условием является “баланс инвестиций”: выигрыш от взаимодействия должен превышать для каждого из них размер затрат на взаимодействие. В связи с этим нельзя исключать вероятность “недобросовестности” одного из партнеров, так как каждый из них стремится получить выигрыш ценой наименьших затрат (Резникова, 2001).

Цель настоящего обзора – анализ данных по основным направлениям исследований симбиоза муравьев и тлей, а также обсуждение наиболее значимых и дискуссионных на современном этапе вопросов, в частности о характере взаимоотношений симбионтов, об использовании муравьями тлей в качестве добычи и этологической структуре малых рабочих групп трофобионтов.

ПРЕДПОСЫЛКИ ДЛЯ СИМБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ

Тли (Homoptera: Aphidinea) относятся к отряду равнокрылых, представители которого питаются соком растений и часто живут в симбиозе с муравьями. Группа достаточно многочисленна. В настоящее время в мировой фауне насчитывается около 4400 видов тлей, которые входят в состав 13 семейств (Stem, Foster, 1996). Тли характеризуются циклическим партеногенезом (чередование партеногенетических и обоеполого поколений). В ответ на изменение окружающих условий они могут продуцировать различные морфы (бескрылые и крылатые). Появление крылатых особей, как правило, связано с миграциями тлей либо на растения близких или родственных (в систематическом отношении) видов, либо на иные растения при периодической смене первичных (или основных) и вторичных (промежуточных) хозяев.

Несмотря на небольшие размеры (1–10 мм), тли выделяют значительное количество пади с высоким содержанием сахаров и являются важными поставщиками углеводной пищи для муравьев. В сухом веществе выделений тлей содержится 85% углеводов и 3% белка (Кузнецов, 1953; Гринфельд, 1961; Кауцис, 1956). Сахара из сока растений, которым питаются тли, частично всасываются насекомыми, частично трансформируются. В свежей пади некоторых видов тлей содержится значительное количество (около 30%) сахаров (Гринфельд, 1971). Смеси сахаров, входящие в состав пади, часто видоспецифичны. Согласно Хольдоблеру и Вильсону (Hölldobler, Wilson, 1990), в их состав обычно входят фруктоза, глюкоза, сахароза, трегалоза, высокие олигосахариды, а также органические кислоты, витамин В и минералы. Так, падь тли *Stomaphis quercus* L., живущей на дубе, содержит значительное количество сахарозы, тогда как выделения *Cinara pectinatae* Nördl. – обитательницы пихты – состоят преимущественно из глюкозы (Gotsarsky, 1940 – цит. по: Длусский, 1967). Интересные данные были получены в опытах с тлей *Muzus persicae* Sulz., которую культивировали на редьке (*Raphanus sativus* L.), выращиваемой в цветочных горшках. Эти растения содержат глюкозу и фруктозу, а выделяемая падь содержала, кроме того, трегалозу, мелцитозу и сахарозу; растения содержат семь карбоновых кислот и пять кислот – производных фенола, а в

пади их содержалось 8 и 18 соответственно. Другие соединения – растительные гормоны ауксин и гибберелин, а также цитокинины и ингибиторы роста – попадают в падь из растения, но аммиак добавляют в нее тли, что ведет к повышению pH (Hussain et al., 1974 – цит. по: Брайен, 1986).

В литературе представлено несколько гипотез, объясняющих высокое содержание углеводов в экскрементах тлей. Согласно гипотезе Бюсгена (по Гринфельду, 1961), тли потребляют большое количество сока растений для получения необходимого количества белка. При этом избыточные углеводы выводятся с экскрементами. М.С. Гиляров (1948) считал, что тли, имеющие тонкие покровы и лишённые защитных волосков и лакового слоя, потребляя большое количество сока растений, компенсируют повышенный расход влаги. Часть воды при этом испаряется через поверхность тела, а углеводы и другие вещества выделяются. По данным Э.К. Гринфельда (1961), выделение экскрементов является результатом длительной эволюции, направленной на приспособление тлей к симбиозу с муравьями.

АДАПТАЦИИ К ТРОФОБИОЗУ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ

По характеру взаимоотношений с муравьями тлей разделяют на мирмекофильных (посещаемых муравьями) и немирмекофильных. Группа мирмекофильных видов в свою очередь состоит из облигатных и факультативных мимекофилов. Первые никогда или редко встречаются без муравьев, вторые могут встречаться как с муравьями, так и без них.

Например, взаимодействие с муравьями *Aphis fabae* Scop., по-видимому, случайно (Banks, 1958). Таких тлей называют факультативными мирмекофилами, так как они могут существовать и без муравьев. Многие тли из Lachnidae, Traminae и других семейств (Eastop, 1953; Zobelein, 1956 – цит. по: Длусский, 1967) почти никогда не встречаются без муравьев, т.е. являются облигатными мирмекофилами. Изоляция тлей этих видов от муравьев приводит к гибели колоний (Bradley, Hinks, 1968). Некоторые виды тлей связаны с определенными видами муравьев. В настоящее время тли, полностью приспособленные к одному виду муравьев, еще плохо изучены. Многие виды тлей не посещаются муравьями. К ним относятся тли, формирующие галлы, а также тли с длинными хвостиками или трубочками, и виды, выделяющие восковой пушок или обильную восковую пыль (Мордвилко, 1936; Длусский, 1967).

АДАПТАЦИИ ТЛЕЙ

До настоящего времени наиболее полно изучены морфологические адаптации тлей. Отличительной особенностью этих насекомых является

наличие в задней половине тела, по бокам брюшка трубочек, которые выполняют защитную функцию и служат для выбрасывания клейкого вещества при нападении хищников. На конце тела имеется особый вырост – хвостик. Покровы тлей мягкие, нежные, нередко с восковым налетом.

Известно, что мимекотфильные тли имеют слабо развитые трубочки, редуцированный хвостик и в основном тонкий слой выделений воска. Муравьи, как правило, не посещают те виды тлей, которые выделяют мучнистый восковой пушок или покрыты мучнистой восковой пылью (Мордвилко, 1921). Исследования Э.К. Гринфельда (1961) показали, что экскременты выделяющих воск тлей не содержат сахара. В случае *Prociphilus fraxini* F., когда муравьи все-таки посещают тлей, густо покрытых воском, они просто соскребают воск с тела тли (Zwölfer, 1958; Kunkel, 1973). Многие авторы (Гринфельд, 1961; Skinner, 1980) отмечают, что тли с длинными трубочками, или живущие в закрытых галлах, обычно не посещаются муравьями и часто бывают ими съедены. С другой стороны, у тлей, которые регулярно взаимодействуют с муравьями, трубочки часто редуцированы (Kloft, 1959) и имеется преанальный венчик волосков, позволяющий сохранять каплю пади до тех пор, пока ее не заберет муравей (Мордвилко, 1921). При этом тли подавляют свои обычные защитные реакции, такие, как выбрасывание клейкого вещества из трубочек (Брайен, 1986).

Многие Lachnidae, в отличие от других тлей, продуцируют падь с повышенной концентрацией сахаров благодаря наличию фильтрационной камеры (Kunkel, Kloft, 1977). Интересным является тот факт, что процесс выделения пади у ряда видов тлей модифицировался благодаря взаимодействию с муравьями (Way, 1963; Kunkel, 1973). Как правило, мирмекофильные тли выделяют капли пади чаще, когда за ними ухаживают муравьи. В присутствии муравья тли обычно приподнимают брюшко и задние ноги вверх. Капля пади выделяется медленно и зачастую втягивается обратно, если не бывает собрана. Кюнкель (Kunkel, 1973) объясняет такое поведение, как сигнал муравью, что тля готова к выделению. В большинстве случаев необходимые для выделения пади стимулы очень просты. А.К. Мордвилко (1901) отмечал, что от многих, хотя и не всех видов симбиотических тлей можно добиться выделения капли пади щекотанием брюшка каким-либо предметом, имитирующим антенны муравья.

АДАПТАЦИИ МУРАВЬЕВ

Симбиотические отношения с различными равнокрылыми, в частности с тлями, широко распространены среди муравьев. Из пяти основных подсемейств: Dorylinae, Ponerinae, Myrmicinae, Formici-

нае и Dolichoderinae для последних трех известны случаи трофобиоза с тлями или кокцидами (Nixon, 1951). У особей в подсемействах Dolichoderinae и Formicinae провентрикулярный клапан устроен таким образом, чтобы препятствовать или ограничивать поток жидкости из зобика в среднюю кишку (Eisner, 1957). Этот механизм помогает им переносить жидкости в зобиках, а муравьям, которых называют “медовыми бочками” (*Myrmecocystus* и *Melophorus*), даже сохранять падь в зобиках специальных рабочих (Длусский, 1981). Многие исследователи отмечают адаптации, связанные с поведением муравьев, такие, как построение укрытий для тлей, перенесение их в более приемлемые микростанции (Nixon, 1951), защита от хищников и паразитов, сохранение яиц тлей во время зимнего периода в своих гнездах (Мордвилко, 1936) и т.п. Некоторые из этих утверждений ниже будут рассмотрены подробнее.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПАДИ МУРАВЬЯМИ

Поскольку в большинстве случаев тли живут колониями, население которых может быть весьма многочисленным, их выделения покрывают растения тонким, липким слоем, привлекая многих насекомых, в том числе и муравьев, которые получают практически неистощимый и легко доступный пищевой ресурс. В то время как некоторые виды муравьев собирают падь с поверхности растений, большинство из них приспособились к поведению тлей так, что могут получать капли пади непосредственно в момент их выделения.

Степень утилизации пади у муравьев различна. Для хищных видов это лишь случайное событие, например для мирмицин *Daceton armigerum* Latr. Для лесных муравьев (*Formica rufa* L.) падь является основным компонентом питания. Рыжие лесные муравьи (*F. rufa* и близкие виды) собирают огромные количества пади тлей. По данным Л.А. Малоземовой (1998), с мая по август муравьи-трофобионты *Formica aquilonia* Yag. принесли в гнездо в среднем 1.0–1.9 кг пади в месяц. Трофобионты *Lasius niger* L. за 100 летних дней собирают 1 кг пади (Мордвилко, 1936). Более детальные исследования показали, что разные виды собирают разное количество пади. Семья *F. rufa* собирает за год в среднем 450–500 кг пади (или 90–100 кг сахара), а *Formica polyctena* Foerst. – 290–300 кг пади (60–65 кг сахара) (Zoebelein, 1954, 1956 – цит. по: Длусский, 1967).

Количество пади, получаемое муравьями от тлей, зависит от многих факторов. Во-первых, продуктивность различных видов тлей неодинакова. Так, рыжие лесные муравьи собирают за лето на одном дереве с колонии *Cinara nuda* Mordv. на соснах 70 кг, с колонии *Lachnus pallipes* Hart. на буке – 25–30 кг, а с колонии *Cinara piceae* Panz. на ели – 30 кг пади (Zoebelein, 1954, 1956 –

цит. по: Длусский, 1967). Исследования В.К. Дмитриенко и Е.С. Петренко (1976) показали, что продуктивность видов тлей, живущих на осине, выше продуктивности тлей, обитающих на ветвях березы. Так, каждый муравей *Formica uralensis* Ruzs. за одно посещение колонии тли на осине уносит 1.6–4.6 мг, а на березе – только 1.1–2.5 мг пади. При этом тли – обитатели осины – выделяют наибольшее количество пади при температуре 26.0–27.4°C, а наивысшая “продуктивность” тлей на березе наблюдается при 29.0–30.0°C.

Во-вторых, количество пади, получаемое муравьями разных видов на протяжении дня даже от одного вида тли, неодинаково. Так, в сосняках Приангарья один трофобионт северного лесного муравья приносит в гнездо 2.0–3.7 мг, малого лесного муравья – 3.0–5.3 мг, кроваво-красного – 0.8–2.5 мг (Дмитриенко, Петренко, 1976).

В-третьих, “продуктивность” разных видов тлей меняется в течение сезона. Муравьи при этом переключаются на питание падью наиболее производительных видов. Малый лесной муравей весной собирает падь преимущественно на ели (*Cinara piceae*), летом – на лиственнице (*C. laricis* Walk.), а ближе к осени и осенью – на буке (*Lachnus pallipes*) (Müller, 1960). Количество пади, приносимой муравьями в гнездо, по данным Малоземовой (1971), увеличивается в июле-августе и уменьшается осенью.

ЗНАЧЕНИЕ ТРОФОБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ДЛЯ ТЛЕЙ

Трофобиотические отношения, сложившиеся между муравьями и тлями, издавна считались мутуалистическими (взаимовыгодными). Однако в последнее время все чаще возникает вопрос: насколько верно это утверждение. Предпосылкой к дискуссии послужили данные о том, что муравьи могут использовать тлей не только для получения пади, но и в качестве добычи (Pontin, 1958; Cherix, 1987; Rosengren, Sundström, 1991; Sakata, 1994, 1995; Offenbergh, 2001). Кроме того, исследования показали, что выживаемость тлей при взаимодействии с муравьями зависит от вида последних (Bradley, Hinks, 1968; Burns, 1973; Bristow, 1984). Рассмотрим более подробно положительные и отрицательные стороны взаимодействия с муравьями для тлей.

Преимущества трофобиоза для тлей

Известно, что колонии тлей, посещаемые муравьями, находятся в гораздо лучшем состоянии, чем колонии тех же видов, на которых муравьи отсутствуют. В лесах вблизи гнезд рыжих лесных муравьев численность Lachnidae в несколько раз увеличивается (Кауцис, 1956; Schmutterer, 1956).

Муравьи в значительной степени способствуют выживаемости тлей, предоставляя им ряд услуг. Рассмотрим основные из них.

1. *Муравьи предотвращают гибель растения-хозяина.* Они собирают большое количество сахаров, скопления которых могут вызвать болезнь и гибель растения, заселенного тлями, способствуя тем самым процветанию тлей. Кроме того, регулируя численность тлей, муравьи не допускают перенаселения и гибели растения, которая может произойти как из-за влияния тлей на тургорное давление, так и в случае появления излишков пади (Nixon, 1951; Sudd, 1987). Эддикот (Addicott, 1978) детально изучил судьбу колоний трех видов. Оказалось, что взаимодействие с муравьями зависело от плотности популяции тлей. При низкой плотности присутствие муравьев было благоприятно, а при высокой приводило к сокращению численности тлей.

2. *Обеспечивают защиту при неблагоприятных погодных условиях.* Из комочков земли и растительных остатков муравьи строят галереи над колониями тлей, защищающие их от врагов и прямых солнечных лучей (Мордвилко, 1901, 1936; Way, 1963). Некоторые муравьи уносят зимующие яйца в глубь гнезда (Zwolfer, 1958). В гнездах муравьев могут зимовать не только яйца тлей, но и взрослые особи: самки тлей были отмечены в центре зимующего “клуба” из рабочих *F. fusca* L. (Длусский, 1967).

3. *Защищают тлей от хищников и паразитов.* Тли имеют немалое количество врагов, которые снижают численность их популяций. Наиболее распространенными и многочисленными энтомофагами являются: личинки и взрослые особи божьих коровок (Coccinellidae) из отряда жесткокрылых, личинки златоглазок (Chrysopidae) из сетчатокрылых, личинки сирфид (Syrphidae) из двукрылых и хищные клопы (Anthocoridae, Miridae) из отряда полужесткокрылых (Nixon, 1951; Ибраимова, 1981; Кротова, 1992). Большинство исследователей утверждают, что муравьи в той или иной степени защищают своих симбионтов от хищников, нападающих на колонии тлей (Addicott, 1978; Skinner, Whittaker, 1981; Vepsäläinen, Savoläinen, 1994; Yao et al., 2000). Так, *L. niger* эффективно прогоняет гусениц (Vrieling et al., 1991). Ю.С. Тарбинский (1967) отмечает, что в первую очередь муравьи отпугивают или уничтожают тех хищников, которые активно передвигаются (чаще всего взрослых насекомых). Медленно движущиеся хищники тлей (личинки Syrphidae, Coccinellidae и некоторых сетчатокрылых) иногда встречаются в колониях тлей, посещаемых муравьями, которые относятся к ним довольно безразлично. Однако попасть в колонию они могут только путем миграций с земли или травы, так как муравьи не позволяют взрослым особям откладывать яйца в коло-

нии (Тарбинский, 1967). По данным Г.М. Длусского (1967), муравьи не уничтожают личинок *Leucopis* (Diptera). Некоторые авторы считают, что муравьи не только не защищают тлей, но могут служить пассивными наводчиками для хищников (Wellenstein, 1952; Bhatkar, 1983), которые находят дорогу к колониям тлей, ориентируясь на тропы муравьев.

Что касается защиты тлей от паразитов, то этот вопрос в последнее время является предметом дискуссии. Почти все более ранние и современные исследования отношений тля-муравей-паразит рассматривали этот вопрос с точки зрения выгоды от посещения муравьев для тлей (Banks, 1962; Way, 1963; Addicott, 1979; Bristow, 1984). Показано, что в то время как муравьи могут прямо атаковать хищников, эффективность отдельных паразитов может быть уменьшена уже за счет одного присутствия муравьев (Rosen, 1967). Однако в последнее время был предложен новый подход к изучению этого вопроса с точки зрения преимуществ, получаемых теми паразитами, которые не страдают от присутствия муравьев. Так, присутствие муравьев на колониях тлей *Aphis fabae* обеспечивает хорошую защиту от *Trioxys angelicae* Hal., но не предотвращает высокую зараженность тлей паразитом *Lysiphlebus cardui* Marsh. (Völkl, 1992). Способность сосуществовать с муравьями, собирающими падь, позволяет *L. cardui* использовать их для получения собственной выгоды. Уничтожая конкурентов, муравьи создают для *L. cardui* "свободное от врагов пространство", способствуя их процветанию (Jeffries, Lawton, 1984).

4. *Стимулируют тлей к размножению.* Исследователи неоднократно отмечали, что численность и "продуктивность" посещаемых муравьями колоний обычно выше (Nixon, 1951; Way, 1963; Sudd, 1987). У тлей в присутствии муравьев значительно возрастает скорость выделения пади: у *Aphis craccivora* Koch. – в 7 раз (Takeda et al., 1982), а у *Aphis fabae* – в 2 раза (Banks, Nixon, 1958), Герциг (Herzig, 1937) обнаружил, что в присутствии муравьев *Lasius* тли размножаются в 2–3 раза быстрее и продуцируют больше пади. Например, *Aphis sambuci* L. в присутствии муравьев *L. niger* выделяли 9.72 мл пади в день, а в отсутствие 3.24 мл, а соответствующие данные для *Doralis fabae* Scop. в присутствии и отсутствии *L. fuliginosus* Latr. были 3.23 и 2.28 мл. Популяции *Periphyllus testudinaceus* Fer. также значительно увеличиваются при взаимодействии с *F. rufa* (Skinner, Whittaker, 1981). Многие авторы отмечают, что в отсутствие муравьев колонии погибают с большей вероятностью. При удалении муравьев с колонии тли начинают расплзаться, плотность и компактность колонии снижается, при этом колония погибает, если ее не обнаружат другие му-

равьи и не начнут ее посещать (Bradley, Hinks, 1968).

5. *Переносят тлей в более приемлемые микро-станции.* Муравьи переносят тлей на другие растения, подходящие для данного вида, или на свободные части уже заселенного тлями растения, предотвращая перенаселение и гибель (Мордвилко, 1936; Way, 1963).

В целом прослеживается ряд закономерностей: численность колоний мирмекофильных тлей заметно увеличивается вблизи муравейников; посещаемые колонии обычно более многочисленны, при этом тли производят больше потомства. Кроме того, вероятность гибели непосещаемых муравьями колоний значительно выше.

Эффективность трофобиотических отношений для тлей

Основная часть данных по этому вопросу была получена в результате учетов вредных насекомых, проводившихся на плантациях сельскохозяйственных растений. Преимущества, получаемые тлями от мутуалистических отношений с муравьями, в основном оценивали путем сравнения размеров колоний и плодовитости тлей в присутствии и в отсутствие муравьев. Кроме того, влияние разных видов муравьев на тлей может быть продемонстрировано путем сравнения скоростей вымирания посещаемых и непосещаемых колоний, где скорости вымирания определяются, как количество колоний, вымирающих за определенный промежуток времени. Так, Эддикот (Addicott, 1978) отмечал, что у колоний, связанных с муравьями *F. cinerea*, скорости вымирания были ниже, чем у непосещаемых колоний (16.2% против 32.1%). Подобные исследования не дают четкого представления о том, насколько снижается выживаемость тлей, когда их перестают посещать муравьи. Брэдли и Хинкс (Bradley, Hinks, 1968) провели эксперимент по удалению муравьев с колоний тлей и наблюдали не только за количеством исчезающих колоний, но и за поведением тлей. В результате эксперимента оказалось, что исчезновение муравьев *Formica obscuripes* For. и *Dolichoderus taschenbergi* Mayr. приводит к вымиранию всех колоний в случае, если их не обнаруживают другие муравьи.

Некоторые авторы отмечали, что преимущества, получаемые тлями, неоднородны в зависимости от того, с каким видом муравьев они связаны. Так, выживаемость тлей *Aphis vernonia* Thomas значительно выше при взаимодействии с муравьями *Tapinoma sessile* Say, чем с *Myrmica lobicornis fracticornis* Emery и *M. americana* Weber (Bristow, 1984). Подобные результаты были получены и для других групп равнокрылых, связанных с муравьями. Исследования кокцид, посещаемых му-

равьями трех видов и не посещаемых, показали, что в присутствии муравьев выживаемость кокцид значительно повышается, причем в зависимости от процентного соотношения выживших колоний муравьи могут быть выстроены в ряд от "лучших" к "худшим" следующим образом: *Formica exsectoides* Forel., *Dolichoderus taschenbergi*, *Crematogaster lineolata* Say (Burns, 1973).

В целом общее количество колоний тлей, как посещаемых, так и не посещаемых на растениях вокруг гнезд муравьев, по-видимому, может служить показателем наиболее благоприятных мест обитания для тлей, а причина столь явных различий в эффективности трофобиоза для тлей, видимо, заложена в поведении муравьев по отношению к симбионтам.

Конкуренция за привилегии мутуализма

В большинстве случаев семья муравьев ухаживает за несколькими видами тлей одновременно, что приводит к существованию косвенной конкуренции среди разных видов за "заботу" муравьев (Cushman, Addicott, 1989; Fischer et al., 1997). Эддикот (Addicott, 1978) приводит косвенные доказательства конкуренции между тлями. Он обнаружил, что вероятность гибели колоний *Aphis varians* Patch. на *Epilobium* зависит не только от присутствия или отсутствия муравьев на колониях, но и от расстояния до кустарников, на которых тот же вид муравьев ухаживал за другим видом тлей. Он сделал вывод, что конкуренция может иметь место там, где муравьи приносят тлям значительную пользу, "забота" муравьев лимитируется, или муравьи предпочитают определенные виды тлей. Конкуренция возможна как внутри, так и между видами тлей на одном или разных растениях, даже в посадках монокультур (Caripera, Rotsch, 1981). Борьба между разными видами муравьев за возможность ухаживать за тлями также существует. Они постоянно стремятся монополизировать колонии тлей или целые деревья, отдавая предпочтение определенным видам (Fischer et al., 1997).

Охотятся ли муравьи на тлей, за которыми они ухаживают?

Известно, что муравьи могут использовать тлей не только для получения пади, но и в качестве белковой пищи (Cherix, 1987; Rosengren, Sundström, 1991; Sakata, 1994, 1995). По этому вопросу в литературе высказывались разные мнения. Одни считали, что муравьи не нападают на тлей, другие предполагали, что элементы хищничества возможны, но это должно быть связано либо с непригодностью тлей, либо с регуляцией муравьями их численности.

По всей видимости, граница между защитой колоний тлей и хищничеством весьма зыбкая. Большой процент непосещаемых тлей был обнаружен среди добычи *F. rufa* (Skinner, 1980). Уэй (Way, 1954) показал, что муравьи *Oecophylea longinoda* Latr. съедали некоторых из насекомых *Saissetia zanzibarensis* Williams, за которыми ухаживали, когда популяция насекомых и их продукция превышала нужды муравьев. Кроме того, ему удалось вызвать хищничество в лабораторных условиях, давая муравьям избыточное количество меда, и остановить его, перестав давать муравьям мед (Way, 1954).

Использование муравьями тлей в качестве добычи не является исключением из правил. В 16 пробах добычи, принесенной в гнездо *Formica lugubris* Zett., Шери (Cherix, 1987) собрал 1127 тлей, что составляло около 30% от всей добычи. Ювенильные особи составляли 62% от общего числа. Многие тли были убиты, а некоторые были принесены в гнездо в качестве добычи в зобиках муравьев. Из идентифицированного материала тлей 88% принадлежало роду *Cinara*, который муравьи посещали на сосне (*Picea*). Несколько *Cinara* были обнаружены среди добычи до июня, но другие тли с широколиственных деревьев были найдены позже. Кроме того, Шери (Cherix, 1987) описывает свои наблюдения за рабочими особями муравьев, нападшими на тлей, которые перестали питаться и покинули свою группу. В некоторых других заметках о захвате тлей невозможно отличить хищничество от транспортировки особей на другое место питания.

В одном сообществе, которое изучал Понтин (Pontin, 1978), семь видов тлей жили под землей на корнях различных злаков. Этот автор установил существование стабильной зависимости хищник – жертва, выражающейся в том, что часть молодых тлей первой возрастной стадии муравьи скармливают своим личинкам. Он вычислил, что одна семья *Lasius flavus* Fabr., занимающая 5–7 м² луговины, может существовать и расти благодаря одной только этой мутуалистической зависимости, хотя муравьи, несомненно, поедают и других почвенных насекомых.

Некоторые лесные муравьи охотятся на одних тлей, а падь берут у других, а некоторые используют один и тот же вид тлей в обеих целях, но в разное время года. Скиннер (Skinner, 1980) сообщает, что *F. rufa* на Британских островах вылавливают весной тлей *Drepanosiphum platanoides* Schrk., причем пик количества уничтоженных тлей совпадает с пиком их численности. Муравьи данного вида никогда не заботятся об этих тлях. Шери (Cherix, 1980) отмечает, что тли *Cinara pruinosa* Hart. посещаются муравьями, начиная с июня, а позднее становятся их жертвами. Таким образом, поедание тлей достаточно широко рас-

пространено среди муравьев. Питаясь тлями, муравьи получают легкодоступный источник пищи. При этом они не допускают снижения численности колоний тлей ниже определенного уровня, благодаря чему не происходит уменьшения количества собираемой пади (Torrosian, 1980).

В целом муравьи могут не только ухаживать за тлями, но и охотиться на них (Cherix, 1987; Sakata, 1994, 1995). Предлагались разные объяснения причин этого явления: регуляция численности колонии при избытке углеводной пищи (Way, 1954; Rosengren, Sundström, 1991), поддержание баланса между углеводной и белковой пищей в условиях недостатка добычи (Pontin, 1958). Экспериментальные исследования симбиотических отношений муравьев *L. niger* с факультативно мирмекофильными тлями *Aphis fabae* показали, что при наличии альтернативных источников углеводной пищи муравьи могут изменять свое поведение: эффективность ухода за тлями снижается, при этом муравьи более активно охотятся на тлей (Offenberg, 2001).

ВЛИЯНИЕ ТРОФОБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ НА РАСТЕНИЯ

Поскольку тли питаются соком растения, 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 могут способствовать распространению заболеваний растений (Nixon, 1951). Тесная взаимосвязь муравьев 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).

Степень воздействия тлей, посещаемых муравьями, на состояние растений является важным критерием при оценке роли муравьев. Мюллер (Müller, 1956, 1960), изучая тлей *Cinara* spp., определил, что они вызывают уродства сосновых побегов и служат причиной гибели подростка ели. Некоторые тли способствуют появлению трещин в коре, через которые проникает грибок, в результате чего ветви и молодые побеги отмирают (Schmutterer, 1956). По данным В.К. Дмитриенко и Е.С. Петренко (1976), из посещаемых муравьями видов тлей, выявленных в таежных биоценозах Сибири, пять (*Pachyrappella populi* L., *Pachyrappa grandis* Tulgr., *Aphis idaei* Goot., *A. viburni* Scop., *Rhopalosiphum padi* L.) вызывали деформацию листовой пластинки и были отмечены как вредители (Шапошников, 1964).

Известно, что при высокой численности тлей падь может скапливаться на растении, закрывая устьица листьев, что способствует заболеванию сажистым грибом (Adlung, 1966; Длусский, 1967). По данным А.Р. Кауциса (1956), стекла, выставленные под деревья, посещаемые муравьями, остаются чистыми, в то время как такие же стекла под деревьями вдали от муравейников покрываются каплями экскрементов (Длусский, 1967). Иногда скопления выделений тлей в виде влажных участков заметны даже на посещаемых муравьями растениях (Дмитриенко, Петренко, 1976). Однако замедления роста или других изменений в состоянии таких растений авторы не отмечали. Капли неиспользованной пади, скопившиеся на листьях, нередко впоследствии были собраны муравьями.

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 в лесу. Рыжие лесные муравьи используют выделения тлей второй группы. Вред насаждениям от этой группы тлей не велик (Wellenstein, Müller, 1954). По сравнению с тлями, сосущими из паренхимы, этот вред ничтожен, поэтому муравьи не причиняют растениям большого вреда. Скорее, наоборот, посещая растения в поисках пади, муравьи уничтожают вредителей леса.

Муравьи значительно снижают численность популяции гусениц (например, зеленой дубовой листовертки), особенно на нижних ветках. М. Брайен (1986) отмечает, что на тех деревьях, где охотятся муравьи, площадь листвы, съеденной гусеницами, составляет лишь 1.2%, а на деревьях, где муравьев 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.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ И ТЛЕЙ ПРИ ТРОФОБИОЗЕ

Сбор пади муравьями

Многие насекомые – осы, пчелы и различные мухи – собирают падь, но они в состоянии лишь слизывать упавшие капли с листьев и веток растения. Некоторые муравьи, такие, как *Leptothorax* (Muir, 1959), по-видимому, тоже собирают падь и нектар этим способом. В отличие от них многие муравьи используют более интенсивный способ: они не только слизывают упавшие капли, но и

вступают в непосредственное взаимодействие с тлями. Такие контакты происходят обычно не один на один, а между группами. По наблюдениям Садда (Sudd, 1987), группы из 10–20 тлей *Symydobius oblongus* Heyd. взаимодействовали с 3–5 муравьями *F. lugubris*. Каждая тля была в контакте с муравьями 14% от времени наблюдений, а каждый муравей – в контакте с тлей до 42% от времени его нахождения на колонии. Таким образом, в среднем, каждый муравей обслуживал по 3 тли, переходя от одной к другой (Sudd, 1987). Падь в основном производилась тлями во время контакта с муравьем и 86% из всех выделенных капель были собраны. Дуглас и Садд показали (Douglas, Sudd, 1980), что муравьи стимулируют тлей к выделению капли, выпрашивая у них падь: тли с наибольшей вероятностью выделяют каплю пади в течение нескольких секунд после контакта с муравьем, чем в других случаях. По-видимому, между муравьями и тлями существует определенная система сигналов для общения, ответственная за повышение эффективности трофобиотических отношений этих насекомых.

Кроме того, оказалось, что рабочие муравьи обычно сохраняют верность определенному дереву, ветви или колонии тлей (Rosengren, 1971a, b, c). Твиду (Tweed, 1980) удалось показать, что муравьи, помеченные на дереве осенью, вернулись на то же дерево следующей весной. Известно, что рабочие *F. polystena* оставляют пахучий след, а весной выделяют феромоны, привлекающие муравьев. Хорстман (Horstmann, 1975) предположил, что муравьи, сохраняющие верность своим колониям, используют эти способы, чтобы направлять молодых рабочих, не имеющих опыта вне гнезда, к нужным колониям тлей.

Этологическая структура малых групп трофобионтов

Несмотря на большое количество работ, посвященных симбиотическим отношениям муравьев и тлей, поведение трофобионтов почти не исследовалось. В целом муравьи-трофобионты описываются как пассивные фуражиры, “живые вагончики” для сбора и транспортировки пади. Однако есть основания полагать, что в пределах функциональной группы особи-трофобионты отличаются по способностям и уровню активности, а функции некоторых из них шире, чем простая транспортировка пади. Это можно наблюдать даже в относительно простых ситуациях, когда группа муравьев сталкивается с препятствием на пути к пище или гнезду. В своей книге Ж.И. Резникова (1983) описывает опыт с трофобионтами *F. polystena*, спускавшимися по стволу березы, окруженному кольцом из пластилина с нафталином, к муравейнику. Преодоление препятствия не было хаотичным. В группах из 7–8 фуражиров выделялся “вожак” –

самый активный муравей, который первым преодолевал препятствие, а затем провожал остальных муравьев через кольцо.

В последнее время все большее внимание исследователей привлекает изучение индивидуального поведения общественных насекомых и этологической структуры малых групп (Захаров, 1981, 1984, 1995; Schmid-Hempel, 1984; Traniello, 1988; Calabi, Traniello, 1989; Резникова, Рябко, 1995; Mercier, Lenoir, 1999). Однако до сих пор практически ничего не было известно об индивидуальном разделении ролей не только в малых рабочих группах муравьев, но и в пределах функциональных групп семьи (трофобионты, активные фуражиры, внутригнездовые рабочие). Предпринимались попытки дифференцировать членов одной функциональной группы на настойчивых и ненастойчивых, активных и малоактивных, подвижных и малоподвижных, а также высказывалось предположение о наличии “специалистов среди специалистов” (Wier, 1958a, b; Horstmann, 1978; Rissing, 1981; Traniello, 1987). При этом конкретные механизмы распределения ролей и глубина индивидуальной специализации особей в группах оставались неизвестными. Анализируя эту ситуацию, Ж.И. Резникова и Т.А. Новгородова (1998a) пришли к выводу об основной причине данного противоречия: до сих пор не исследовались группы особей, объединенных общей задачей. Исключение составляла работа Фрэнкса (Franks, 1986), посвященная исследованию деятельности “команд” у *Ection burchelli* Westw., транспортирующих крупную добычу. Но в описываемом случае разделение труда предопределялось кастовой принадлежностью лидеров и транспортировщиков (т.е. их функции обуславливались морфологическими особенностями) и, кроме того, всего дважды “команды” включали более трех особей.

Для изучения механизмов и принципов индивидуального взаимодействия хорошим модельным объектом оказались рабочие группы муравьев, функционирующие в экспериментальных лабораторных семьях, поставленных перед необходимостью решения сложных поисковых задач. Многолетние эксперименты Ж.И. Резниковой и Б.Я. Рябко по исследованию коммуникации муравьев показали, что только представители видов с высоким уровнем социальной организации (в частности, рыжие лесные муравьи) способны путем дистантного наведения передавать информацию о последовательности поворотов на пути к кормушке с углеводной пищей, в то время как многие другие, используя одиночную фуражировку и пахучий след, действуют значительно менее эффективно (Reznikova, Ryabko, 1990, 1994, 2001; Резникова, Рябко, 1995; Ryabko, Reznikova, 1996).

Эти результаты позволили предположить, что и в естественных условиях организация работы

трофобионтов в группах, занятых уходом за колониями тлей, также существенно различается у разных видов. В ходе многолетних полевых исследований на том же наборе видов, что и в лаборатории, мы выяснили, что муравьи этих видов используют различные схемы взаимодействия с тлями: от одиночной фуражировки до профессиональной специализации (Новгородова, Резникова, 1996; Резникова, Новгородова, 1998a, b). В многовидовом сообществе для доминирующих рыжих лесных муравьев 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. Результаты исследований были доложены на многих международных конференциях (Reznikova, Novgorodova, 1996, 1999; Reznikova et al., 1998; Novgorodova et al., 1999; Novgorodova, 2000a, b; Reznikova et al., 2000), что, по-видимому, привело к росту количества работ, посвященных изучению этологической структуры малых групп. В частности, были упорядочены литературные данные о "командах" муравьев, а также сделан обзор сведений о существовании "команд" в сообществах животных (Anderson, Franks, 2000a, b; Franks et al., 2001; Anderson et al., 2001). Интересные данные получили Робсон и Траниелло (Robson, Traniello, 1998, 2002), изучая организацию групповой фуражировки у *Formica schaufussi* Mayr., они показали, что ключевую роль в мобилизации фуражиров и организации работы группы играет муравей-разведчик, а его удаление приводит к прекращению транспортировки добычи и рассредоточению группы.

Более подробно история изучения вопроса об организации работы малых рабочих групп изложена в статье Ж.И. Резниковой (2003).

Особенности поведения тлей

Некоторыми авторами отмечалось, что отношение муравьев к тлям во многом зависит от поведения самих тлей (Cherix, 1987; Sakata, 1994), однако детального анализа этого явления до последнего времени не проводилось. Поведение мирмекофильных тлей до сих пор исследовалось только в плане узкого комплекса адаптаций к выделению пади.

Поведение немирмекофильных видов исследовалось в основном у тлей, формирующих галлы,

из двух семейств Hormaphididae и Pemphigidae. Всего подотряд Aphidinea включает в себя 13 семейств (Stern, Foster, 1996). Данные, полученные для этой группы, показывают, насколько сложным может быть комплекс поведенческих адаптаций у этих насекомых. У них существуют специализированные касты солдат, которые активно защищают колонии тлей (Aoki, 1977; Foster, 1990). Как правило, это личинки 1-го или 2-го возраста, крайне редко взрослые особи, облигатно или факультативно стерильные. В качестве оружия тли-солдаты обычно используют стилет (хоботок) или специальные выросты на голове (Stern, Foster, 1996). Помимо защитной функции солдаты отвечают за уборку галлов: удаление пади, экзудивов, мертвых тлей и т.п. (Benton, Foster, 1992).

Немирмекофильные тли могут использовать и другие способы защиты от нападения врагов: выделение вязкого вещества из трубочек (сифонов), феромоны тревоги (Dixon, 1958). Для тлей, не формирующих галлы, обычно рассматриваются только две возможные реакции на опасность: тля покидает место питания (переходит на другое место, прыгивает с растения) или не реагирует на раздражитель. Однако живущие открыто немирмекофильные тли могут обладать достаточно сложными стереотипами поведения: некоторые виды даже могут сражаться за место питания (Foster, 1996).

Одним из наиболее продуктивных для оценки поведенческих адаптаций является путь сравнительного анализа мирмекофильных и немирмекофильных видов тлей. Наши исследования (Новгородова, 2002) показали, что поведение облигатно мирмекофильных тлей почти полностью состоит из элементов адаптированных к трофобиозу, большая часть которых направлена на привлечение внимания муравьев и способность к коммуникации с ними, а также увеличение времени сохранения сладких выделений на кончике или внутри брюшка для последующей передачи муравьям. В их поведении практически отсутствуют какие-либо защитные реакции. Поведение немирмекофильных тлей более разнообразно. В его состав входит ряд элементов пассивной защиты от спрыгивания с растения на землю до демонстрации "агрессивных" поз. Ряд адаптаций направлен на избавление от пади, предотвращая ее скопление на листьях растения. В целом немирмекофильные тли обладают более гибким и разнообразным поведением, что позволяет им, по крайней мере частично, избегать нападения хищников (Новгородова, 2002).

Несмотря на значительное количество работ, посвященных изучению симбиоза муравьев и тлей, к настоящему времени детально исследованы лишь отдельные аспекты взаимоотношений этих насекомых, в частности, совокупность мор-

фологических и анатомических адаптаций партнёров к симбиозу, различные степени мирмекофилии тлей, преимущества и затраты насекомых при взаимодействии. Так, получая углеводную пищу, муравьи в свою очередь охраняют тлей от хищников и паразитов, строят для них укрытия, переносят в более приемлемые микростанции, сохраняют яйца тлей зимой в своих гнездах и т.п. Однако не все виды муравьев в равной мере способствуют выживаемости тлей. Более того, некоторые виды могут не только ухаживать за тлями, но и охотиться на них. При наличии альтернативных источников углеводной пищи муравьи могут изменять свое отношение к тлям в сторону менее интенсивного ухода за ними и, напротив, более активной охоты на тлей. Все это дает основания полагать, что мутуалистические отношения многих видов муравьев и тлей неустойчивы, особенно в случае вовлечения во взаимодействие факультативно мирмекофильных видов тлей.

В целом до сих пор остаются спорными такие вопросы, как роль хищничества во взаимодействии муравьев с тлями (Cherix, 1987; Rosengren, Sundström, 1991), вклад муравьев разных видов в поддержание численности тлей (Burns, 1973; Bristow, 1984). Нерешенными являются вопросы, касающиеся разделения ресурсов – как со стороны муравьев (использование общих симбионтов разными видами), так и со стороны тлей: косвенная конкуренция среди разных видов за “заботу” муравьев (Cushman, Addicott, 1989; Fischer et al., 1997). Для немирмекофильных тлей, живущих в галлах, выяснено, что они обладают достаточно сложным поведением (Aoki, 1977; Foster, 1990). Наименее изучены в этологическом плане виды тлей, не образующие галлов. Мы считаем, что немаловажную роль в этих вопросах играет поведение насекомых-симбионтов при взаимодействии, а одним из путей решения этой проблемы является изучение этологических механизмов взаимодействия обоих партнеров путем исследования поведения насекомых на индивидуальном уровне.

Работа выполнена под руководством Ж.И. Резниковой при финансовой поддержке РФФИ (гранты 02-04-48386 и 03-04-06030) и Совета по грантам Президента РФ (НС-1038.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайен М.В., 1986. Общественные насекомые. М.: Мир. 400 с.
- Гиляров М.С., 1948. Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями // Докл. АН СССР. Т. 60. № 3. С. 477–480.
- Гринфельд Э.К., 1961. Возникновение симбиоза у муравьев и тлей // Вестн. ЛГУ. № 15. С. 73–84.
- Гринфельд Э.К., 1971. Симбиоз муравьев и тлей и их значение в лесных биоценозах // Матер. 4-го Всесоюз. симпози. “Муравьи и защита леса”. М. С. 37–40.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г.М., 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С., 1976. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А., 1978. Муравей, семья, колония. М.: Наука. 144 с.
- Захаров А.А., 1981. Поведенческая организация семьи у муравьев // Чтение памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. С. 34–58.
- Захаров А.А., 1984. Семейные и надсемейные структуры у муравьев // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 8. С. 1168–1172.
- Захаров А.А., 1995. Альянсы рабочих в семье муравьев рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 115. № 6. С. 459–469.
- Ибраимова К., 1981. Фаунистические комплексы тлей степного пояса северного макросклона киргизского Ала-Тоо // Энтомологические исследования в Киргизии. Вып. XIV. С. 37–43.
- Кауцис А.Р., 1956. Лесохозяйственное значение трофобиоза муравьев и тлей // Сб. трудов по защите растений АН ЛатвССР. Рига. С. 139–142.
- Кротова И.Г., 1992. Энтомофаги злаковых тлей на посевах зерновых культур в северной лесостепи Приобья. Автореф. на соискание уч. степ. к.б.н. Новосибирск. Биологический ин-т СО АН СССР. 18 с.
- Кузнецов Н.Я., 1953. Основы физиологии насекомых. Т. 2. М.; Л.: АН СССР. 402 с.
- Малоземова Л.А., 1971. Трофобиоз муравьев с тлями // Матер. 4-го Всесоюз. симпози. “Муравьи и защита леса”. М. С. 56–57.
- Малоземова Л.А., 1998. Избирательное питание *Formica aquilonia* в условиях Висимского заповедника (Средний Урал) // Матер. 10-го Всесоюз. симпози. “Муравьи и защита леса”. М. С. 77–78.
- Мордвилко А.К., 1901. К биологии и морфологии тлей // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т. 33. С. 418–475.
- Мордвилко А.К., 1921. Злаковые тли (Aphidoidea) // Изв. Петрогр. обл. станции защиты растений от вредителей. Т. 3. С. 1–72.
- Мордвилко А.К., 1936. Муравьи и тли // Природа. № 4. С. 44–55.
- Новгородова Т.А., 2002. Исследования адаптаций тлей (Homoptera, Aphidinea) к взаимодействию с муравьями: сравнительный анализ мирмекофильных и немирмекофильных видов // Зоол. журн. Т. 81. № 5. С. 589–596.
- Новгородова Т.А., Резникова Ж.И., 1996. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. № 3–4. С. 239–245.
- Резникова Ж.И., 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Резникова Ж.И., 2000. Между драконом и яростью: Этологические и эволюционные аспекты межвидо-

- вых отношений животных (гипотезы и теории, хищники и жертвы). Ч. 2. М.: Научный мир. 208 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. М.: Логос. 272 с.
- Резникова Ж.И., 2003. Непотизм и политика у общественных насекомых: новые горизонты экспериментального подхода // Евроазиатский энтомол. журн. Т. 2. № 1. С. 1–12.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998а. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 118. № 3. С. 345–357.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998б. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами // ДАН. Т. 359. № 4. С. 572–574.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я., 1995. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. Т. 45. Вып. 3. С. 500–509.
- Тарбинский Ю.С., Пэк Л.В., Ибрагимова К.И., 1967. Пищевые взаимосвязи муравьев, тлей и журчалок в плодовых лесах Киргизии // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 7. С. 1063–1068.
- Шапошников Г.Х., 1964. Подотряд Aphidinea – Тли // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. М.; Л.: Наука. С. 489–616.
- Addicott J.F., 1978. Competition for mutualists: aphids and ants // Can. J. Zool. V. 56. P. 2093–2096.
- Addicott J.F., 1979. A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects // Can. J. Zool. V. 57. P. 558–569.
- Adlung K.G.A., 1966. A critical evaluation of the European research on use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against of harmful insects // Z. Angew. Entomol. Bd. 57. H. 2. S. 167–189.
- Anderson C., Franks N.R., 2000a. Task partitioning in insect societies: novel situations // Ins. Soc. V. 47. P. 276–282.
- Anderson C., Franks N.R., 2000b. Teams in animal societies // Behav. ecol. V. 12. № 5. P. 534–540.
- Anderson C., Franks N.R., McShea D.W., 2001. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies // Anim. Behav. V. 62. P. 643–651.
- Aoki S., 1977. *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae), on aphid species with 'soldiers' // Kontyu. V. 45. P. 276–282.
- Banks C.J., 1958. Effects of the ant *Lasius niger* on the behavior and reproduction of the aphids *Aphis fabae* // Bulletin of Entomological Research. V. 49. P. 701–714.
- Banks C.J., 1962. Effect of the ant, *Lasius niger*, on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants // Annals of Applied Biology. V. 50. P. 669–679.
- Banks C.J., Nixon H.L., 1958. Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. // J. Exp. Biol. V. 35. P. 703–711.
- Benton T.G., Foster W.A., 1992. Altruistic housekeeping in a social aphid // Proc. of the Royal Society of London. Series B 247. P. 199–202.
- Bhatkar A.P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance / Ed. Jaisson P. Social insects in the tropics 2. Paris: Université Paris-Nord. P. 105–123.
- Bradley G.A., Hinks J.D., 1968. Ants, aphids and jack pine in Manitoba // Can. Entomol. V. 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. V. 53. P. 715–726.
- Bristow C.M., 1991. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? // Oecologia. V. 87. P. 514–521.
- Burns D.P., 1973. The foraging and tending behavior of *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae) // Can. Entomol. V. 105. P. 97–104.
- Calabi P., Traniello J.F.A., 1989. Behavioral flexibility in age caste of the ant *Pheidole dentata* // J. Ins. Behav. V. 2. P. 663–677.
- Capinera J.L., Rotsch W.L. The predatory ant *Formica neoclara*: effect of within-field bean aphid distribution and activity in relation to thermal conditions // J. of the Kansas Entomological Society. 1981. V. 54. P. 578–587.
- Cherix D., 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et la régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. // Ins. Soc. V. 27. № 3. P. 226–236.
- Cherix D., 1987. Relation between diet and polyethism in *Formica* colonies. Basel: Behavior in social Insects. V. 54. P. 93–115.
- Cushman J.H., Addicott J.F., 1989. Intra- and interspecific competition for mutualists: ants as a limiting resource for aphids // Oecologia (Berl.) V. 79. P. 315–321.
- Dixon A.F.G., 1958. Escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid, *Adalia decempunctata* (L.) // Transactions of the Royal Entomological Society of London. V. 10. P. 319–334.
- Douglas J.M., Sudd J.H., 1980. Behavioral coordination between the ants and the aphids it tends // Anim. Behav. V. 28. P. 1127–1139.
- Eastop V.F., 1953. A study of the Tramiini // Transactions of the Royal Entomological Society of London. V. 104. P. 385–413.
- Eisner T., 1957. A comparative study of the proventriculus of ants // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. V. 116. P. 439–490.
- Fischer M., Völkl W., Hoffmann K.H., 1997. Mierarchien Mutualismus Zwischen *Lasius niger* und verschiedenen honigtauproduzierenden Blattlausarten: Vortr. Entomologentag., Bayreuth, 18–22 Marz, 1997 // Mitt Dtsch. Ges. Allg. Und angew Entomol. V. 11. № 1–6. P. 721–724.
- Forrest J.M.S., 1987. Galling aphids // Amsterdam e.a.: Aphids: Biol., Natur. Enemies, and Contr. V. 2A. P. 341–353.
- Foster W.A., 1990. Experimental evidence for effective and altruistic colony defense against natural predators by soldiers of the gall-forming aphid *Pemphigus spyrothecae* (Hemiptera: Pemphigidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 27. P. 421–430.

- Foster W.A., 1996. Duelling aphids: intraspecific fighting in *Astegopteryx minuta* (Homoptera: Hormaphididae) // Anim. Behav. V. 51. P. 645–655.
- Franks N.R., 1986. Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 18. P. 425–429.
- Franks N.R., Sendova-Franks A.B., Anderson C., 2001. Division of labour within teams of New World and Old World army ants // Anim. Behav. V. 62. P. 635–642.
- 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 // Proc. R. Soc. Lond. B. P. 569–575.
- Gotsarsky H., 1940. Beitrag zur Honigtaufraße // Z. Angew. Entomol. H. 27. S. 321–332.
- Herzig J., 1937. Ameisen und Blattläuse // Z. Angew. Entomol. V. 24. P. 367–435.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. The ants. Berlin: Springer Verlag. 732 p.
- Horstmann K., 1975. The behaviour of foraging wood ants *Formica polyctena* workers outside the nest // Waldhygiene. V. 11. P. 1–12.
- Horstmann K., 1978. Untersuchungen zur Arbeitstellung unter den Aussendienstarbeiterinnen der Waldameisen *Formica polyctena* Foerster // Z. Tierpsychol. V. 32. № 5. P. 532–543.
- Hussain A., Forrest J.M.S., Dixon A.F.G., 1974. Sugar, organic acid, phenolic acid and plant growth regulator content of extracts of honeydew of the aphid *Myzus persicae* (Hom. Aphididae) and of its host plant *Raphanus sativus* // Annals of Applied Biology. V. 78. № 1. P. 65–73.
- Jeffries M.J., Lawton J.H., 1984. Enemy-free space and the structure of ecological communities // Biol. J. of the Linnean Society. V. 23. P. 269–286.
- Kloft W., 1953. Waldameisen und Pflanzenläuse // Allg. Forstzeitschr. Bd. 8. S. 529.
- Kloft W., 1959. Versuche einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen zwischen Ameisen und Aphiden // Biologisches Zentralblatt Bd. 78. S. 863–870.
- Kunkel H., 1973. Die Kottabgabe der Aphiden unter Einfluss von Ameisen // Bonner Zoologische Beiträge. Bd. 24. S. 105–121.
- Kunkel H., Kloft W., 1977. Fortschritte auf dem Gebiet der Honigtau-Forschung // Apidologie. Bd. 8. S. 369–391.
- Mattes M., Moog J., Fiala B., Nais J., Maschwitz U., 1998. The rattan palm *Korthalsia robusta* Bl. and its ant and aphid partners: studies of a myrmecophytic association in the Kinabalu Park // Sabah Parks Nature J. V. 1. P. 47–60.
- Mercier J.L., Lenoir A., 1999. Individual flexibility and choice of foraging strategy in *Polyrhachis laboriosa* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae) // Ins. Soc. V. 46. P. 267–272.
- Muir D.A., 1959. The ant-aphid relationship in West Dumbartonshire // J. Anim. Ecol. V. 28. P. 133–140.
- Müller H., 1956. Können Honigtau lieferende Baumläuse (Lachnidae) ihre Wirtspflanzen schädigen? // Z. Ang. Entomol. Bd. 39. № 2. S. 168–177.
- Müller H., 1960. Der Honigtau der hügelbauender Waldameisen // Entomophaga. Bd. 5 (1). S. 55–75.
- Nixon G.E.J., 1951. The association of ants with aphids and coccids. L.: Commonwealth Institute of Entomology. 36 p.
- Novgorodova T.A., 2000a. Ants impact on species diversity of aphids // Proc. of 1-st International Conference "Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia". Novosibirsk. V. 3 (2). P. 264–267.
- Novgorodova T., 2000b. How patterns of ants-aphids interactions are shaping in early development of ants' behaviour // Proc. of XVIII International Congress of Zoology. Greece. P. 134.
- Novgorodova T., Panteleeva S., Reznikova Zh., 1999. Division of labour within honeydew collectors in five ant species // Proc. of XXVI International Ethological Conference. Bangalore, India. P. 157.
- Offenberg J., 2001. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 49. P. 304–310.
- Pontin A.J., 1958. A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym., Formicidae) // Entomol. Monthly Mag. V. 94. P. 9–11.
- Pontin A.J., 1978. The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.) // Ecol. Ent. V. 3. P. 203–207.
- Rissing S.W., 1981. Foraging specialization of individual seed-harvester ants // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 9. P. 149–152.
- Reznikova Zh.I., Novgorodova T.A., 1996. Division of labour within honeydew collectors in ant species with different colony design // Proc. of XX Internat. Congress of Entomology, Florence. P. 408.
- Reznikova Zh., Novgorodova T., 1999. Experimental study of care for aphids provided by ant species with different colony design // Proc. of VIII European Ecological Congress. Halkidiki, Greece. P. 83.
- Reznikova Zh., Novgorodova T., Dorosheva E., 1998. How ants identify their symbionts and competitors: special ways for special mates // Annual Meeting of the European Sociobiological Society, Moscow, Russian State Univ. of Humanity. P. 18–19.
- Reznikova Zh., Novgorodova T., Dorosheva E., Panteleeva S., Sleptzova E., 2000. Experimental study of ants' interrelations with symbionts and competitors at the individual level // Proc. of XVIII International Congress of Zoology, Greece. P. 135.
- Reznikova Zh., Ryabko B., 1990. Information theory approach to communication in ants // Sensory Systems and Communication in Arthropods, Advances in Life Science, Birkhäuser. P. 305–308.
- Reznikova Zh., Ryabko B., 1994. Experimental study of the ants' communication system, with the application of the Information Theory approach // Memorabilia Zoologica. V. 48. № 2. P. 219–236.
- Reznikova Zh., Ryabko B., 2001. A study of ants' numerical competence // Electronic Transactions on Artificial Intelligence. V. 5. Section B. P. 111–126.
- Robson S.K., Traniello J.F.A., 1998. Resource assessment, recruitment behavior and the organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* // J. Ins. Behav. V. 11. P. 1–22.

- Robson S.K., Traniello J.F.A., 2002. Transient division of labor and behavioral specialization in the ant *Formica schaufussi* // J. Ins. Behav. V. 11. P. 1–22.
- Rosen D., 1967. On the relationships between ants and parasites of coccids and aphids on citrus // Beitr. Ent., Berlin. Bd. 17. H. 1/2. P. 281–286.
- Rosengren R., 1971a. Foraging strategy of wood ants, *Formica rufa* group. Pt 1. Age polyethism and topographic traditions // Acta Zool. Fenn. V. 149. P. 1–30.
- Rosengren R., 1971b. Foraging strategy of wood ants, *Formica rufa* group. Pt 2. Nocturnal orientation and diel periodicity // Acta Zool. Fenn. V. 150. P. 1–30.
- Rosengren R., 1971c. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Acta Zool. Fenn. V. 133. P. 1–105.
- Rosengren R., Sundström L., 1991. The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines: a ghost of mutualism past? / Eds Huxley C.R., Culter D.F. Ant-plant interactions. Press N.Y.: Oxford Univ. P. 80–91.
- Ryabko B., Reznikova Zh., 1996. Using Shannon entropy and Kolmogorov complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // Complexity. N.Y.: John Willey Sons, Inc. V. 2. № 2. P. 37–42.
- Sakata H., 1994. How an ant decides to prey or to attend aphids // Rev. Popul. Ecol. V. 36. № 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) // Rev. Popul. Ecol. V. 37. № 2. P. 159–164.
- Sapp J., 1994. Evolution by Association: A History of Symbiosis. Oxford: Univ. Press. P. 255.
- Schimid-Hempel P., 1984. Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 14. № 4. P. 263–271.
- Schmutterer H., 1956. Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen-Trophobiose // Z. Angew. Entomol. Bd. 39. H. 2. S. 178–185.
- Skinner G.J., 1980. The feeding habits of the wood-ants *Formica rufa* in a limestone woodland in Northwest England // J. Anim. Ecol. V. 49. P. 381–394.
- Skinner G.J., Whittaker 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.
- Stadler B., Dixon A.F.G., 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? // Ecol. Entomol. V. 24. P. 363–369.
- Stadler B., Kindlmann P., Šmilauer P., Fiedler K., 2003. A comparative analysis of morphological and ecological characters of European aphids and lycaenids in relation to ant attendance // Oecologia. V. 135. P. 422–430.
- 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. V. A. P. 355–365.
- Takeda S., Kinomura K., Sakurai H., 1982. Effects of ant-attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid *Aphis craccivora* Koch. // Appl. Entomol. Zool. V. 17. P. 133–135.
- Torrosian C., 1980. L'alimentation protéique des colonies de *Formica lugubris* de la Cerdagne orientale // Bulletin de la Société de l'Histoire Naturelle de Toulouse. V. 116. 207 p.
- Traniello J.F.A., 1987. Social and individual responses to environmental factors in ants // Experientia Suppl. Behav. in Soc. Insects. Basel: Birkhauser verlag. V. 54. P. 63–80.
- Traniello J.F.A., 1988. Variation in foraging behavior among workers of the ant *Formica schaufussi*: ecological correlates of search behavior and the modification of search pattern / Ed. Jeanne R.L. Interindividual behavioral variability in social insects. Boulder: Wetview Press. P. 91–112.
- Tweed R.L., 1980. The collection of honeydew and the foraging system of *Formica lugubris* // PhD Thesis. Hull: Univ. Press. 169 p.
- Vepsäläinen K., Savolainen R., 1994. Ant-aphid interaction and territorial dynamics of wood ants // Memorabilia Zool. V. 48. P. 251–259.
- Völkl W., 1992. Aphids or their parasitoids: Who actually benefits from ant-attendance? // J. Anim. Ecol. V. 61. P. 273–281.
- Vrieling K., Smit W., Meijden E., 1991. Tritrophic interactions between aphids (*Aphis jacobaeae* Schrank), ant species, *Tyria jacobaeae* L., and *Senecio jacobaea* L. lead to maintenance of genetic variation in pyrrolizidine alkaloid concentration // Oecologia. V. 86. P. 177–182.
- Way M.J., 1954. Studies of the association of the ant *Oecophylla longinoda* and the scale insect *Saissetia zanzibarensis* // Bulletin of Entomological Research. V. 45. P. 113–134.
- Way M.J., 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // Ann. Rev. Entomol. V. 8. P. 307–344.
- Weir J.S., 1958a. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Part I // Ins. Soc. № 1. P. 87–128.
- Weir J.S., 1958b. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Part II // Ins. Soc. № 3. P. 315–339.
- Wellenstein G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*F. rufa* L.) // Z. Pflanzenkr. V. 59. P. 430–451.
- Wellenstein G., Müller H., 1954. Pflanzenbeschädigungen durch Waldameisen // Z. Weltforstwirtschaft. Bd. 17. H. 2. S. 43–48.
- 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.
- Zoebelein G., 1954. Versuche zur Feststellung des Honigtauertrages von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen // Z. Angew. Entomol. Bd. 36. H. 3. S. 358–362.
- Zoebelein G., 1956. Der Honigtau als Nahrung der Insecten. Teil II // Z. Angew. Entomol. Bd. 39. S. 129–167.
- Zwölfer H., 1958. Zur Systematik, Biologie und Oekologie unterirdisch lebender Aphiden // Z. Angew. Entomol. V. 42. P. 129–172.

The Symbiotic Relationships between Ants and Aphids

T. A. Novgorodova

Institute for Animal Systematics and Ecology of SD of RAS

Frunze Str. 11, 630091 Novosibirsk, Russia

e-mail: tanovg@yandex.ru

The classical and contemporary literature devoted to symbiotic relationships between ants and aphids was analyzed. The most studied issues are: the totality of morphological and anatomical adaptations of partners to symbiosis, different degrees of aphids myrmecophilia, benefits and costs of insects during interaction. A lot of issues are still discussible. For instance, it is unknown whether the trophobiotical relationships between ants and aphids are mutualistic or intermediate between mutualism and exploitation. To clarify this vague point the study of symbionts behaviour is of great importance, however, it remains practically non-investigated either for aphids or ants. It is known only that nonmyrmecophilous aphids living within galls have rather complicated behaviour – their colonies are guarded with specialized castes of aphids-soldiers. As for the ants, till nowadays trophobionts (individuals looking after the aphids), which make up special functional group within ants family, have been described as passive foragers being occupied only with the honeydew collection and transportation. The recent investigations revealed that ants use behavioural schemes with different degree of complication interacting with aphids: from lonely foraging to professional specialization in working groups.