

УДК 595.796:591.5

ОСОБЕННОСТИ МУТУАЛИСТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ С ТЛЯМИ ДВУХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ РОДА *LASIUS* (FORMICINAE)

© 2005 г. Т. А. Новгородова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

Описаны экологические и этологические аспекты взаимодействия муравьев *Lasius fuliginosus* Latr. и *L. niger* L. с тлями-симбионтами на основании данных, полученных в 1998–2001 гг. в смешанных лесах Новосибирского Академгородка. Выявлено 18 мирмекофильных видов тлей, связанных с этими муравьями. Показано, что постоянные по составу группы трофобионтов ухаживают за одной или несколькими колониями тлей на определенном участке. Установлено, что помимо трофобионтов в процессе ухода за тлями могут принимать участие “строители”, сооружающие навесы над колониями тлей, разделение труда в группах не выражено, однако неспециализированные трофобионты активно защищают тлей от любых движущихся объектов.

Первые детальные исследования трофобиоза – взаимодействия муравьев с насекомыми, питающимися соком растений (Homoptera), в частности с тлями, были проведены еще в начале XX века главным образом на муравьях рода *Lasius* [7, 8]. До последнего времени наиболее полно были изучены лишь отдельные аспекты трофобиотических отношений муравьев и тлей, такие как совокупность морфологических и анатомических адаптаций партнеров к симбиозу, различные степени мирмекофилии тлей, преимущества и затраты насекомых при взаимодействии [10, 18]. Исследование этологических аспектов трофобиоза у муравьев *Formica* и *Camponotus* выявило разнообразные схемы взаимодействия муравьев с тлями – от работы неспециализированных трофобионтов до наличия профессиональной специализации в малых рабочих группах, ухаживающих за определенными колониями тлей [11, 13, 14].

Полученные данные позволили предположить, что муравьи демонстрируют целый спектр взаимодействий от мутуалистических до клептопаразитических, при этом в первом случае они, по-видимому, вносят наибольший вклад в потенциал численности тлей-симбионтов, а во втором – в определенной степени используют результаты чужих мутуалистических связей. Проверка этой гипотезы требует проведения широкого сравнительного анализа трофобиотических отношений с тлями разных видов муравьев.

Муравьи рода *Lasius* представляют собой наиболее удобный объект исследования. Для них характерен ряд трофобиотических взаимодействий от “положительных” до “отрицательных”. Так, с одной стороны, лазисусы активно заботятся о своих симбионтах (часто специализированных, т.е. встречающихся только с этими муравьями), собирают и сохраняют яйца тлей в собственных гнез-

дах на протяжении зимних месяцев, строят укрытия над колониями тлей и т.п. [1, 19], а с другой стороны, при наличии альтернативных источников углеводной пищи могут изменять свое отношение к тлям в сторону менее интенсивного ухода вплоть до активной охоты на тлей [21].

Несмотря на то, что исследование трофобиоза муравьев и тлей начали именно с представителей рода *Lasius*, поведение трофобионтов до сих пор оставалось неизученным. Данная работа – первый шаг на пути выявления специфики трофобиоза у этих муравьев. Цель исследования – изучение экологических и этологических аспектов взаимодействия с тлями муравьев рода *Lasius* с различными системами территориальной организации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 1998–2001 гг. в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка.

Объектами изучения стали два наиболее ярких представителя рода *Lasius*: пахучий муравей-древоточец (*Lasius fuliginosus* Latr.) и темно-бурый лазисус (*L. niger* L.), существенно различающиеся способом использования кормового участка. *Lasius fuliginosus* Latr. широко распространен в Европе и Азии, преимущественно в зоне широколиственных лесов. Характерно вторичное деление охраняемой территории с постоянными фуражировочными дорогами и длинными подземными тоннелями. Выделены две функциональные группы внегнездовых рабочих: охотники и сборщики пади – трофобионты [1, 17–19]. *L. niger* L. населяет всю Европу, Урал, Сибирь до Амура и Тихого океана, широко распространен в лесах Средней и Восточной Сибири. Характеризуется лабильным

Таблица 1. Мирмекофильные комплексы тлей, связанных с муравьями *L. fuliginosus* и *L. niger* в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка

Виды тлей/муравьев	Кормовые растения	<i>L. fuliginosus</i> Latr.	<i>L. niger</i> L.
сем. Aphididae			
<i>Aphis craccivora</i> Koch	<i>Vicia cracoa</i> L., <i>Melilotus albus</i> Desr.	–	+
<i>A. cracciae</i> L.	<i>Vicia cracoa</i> L.	–	+
<i>A. grossularia</i> Kalt.	<i>Ribes</i> sp.	–	+
<i>A. idaei</i> V.d.G.	<i>Rubus idaeus</i> L.	–	+
<i>A. pomi</i> Deg.	<i>Malus</i> sp.	–	+
<i>A. viburni</i> Scop.	<i>Viburnum opulus</i> L.	–	+
<i>Chomaphis obiensis</i> Iv.	<i>Achillea millefolium</i> L.	–	+
сем. Lachnidae			
<i>Cinara boermeri</i> H.R.L.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	+	–
<i>C. laricis</i> Walk.	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	+	–
<i>C. pinea</i> Mordv.	<i>Pinus silvestris</i> L.	+	–
<i>C. pini</i> L.	<i>Pinus sibirica</i> (Rupr.) Mayr. <i>Pinus silvestris</i> L.	–	+
<i>Stomaphis quercus</i> L.	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	–
сем. Drepanosiphidae			
<i>Calipterinella betularia</i> Kalt.	<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	–	+
<i>Symydobius oblongus</i> Heyd.	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	+
сем. Chaitophoridae			
<i>Chaitophorus albus</i> Mordv.	<i>Populus tremula</i> L.	–	+
<i>Ch. populeti</i> Panz.	<i>Populus tremula</i> L.	–	+
<i>Ch. populialbae</i> B.d.F.	<i>Populus tremula</i> L.	–	+
<i>Ch. tremulae</i> Koch.	<i>Populus tremula</i> L.	–	+

территориальным поведением, при этом семьи средней численности используют частично охраняемый кормовой участок. Распределение муравьев мозаично [2, 4, 5].

Проводили маршрутные учеты гнезд муравьев и колоний тлей на кормовых древесных и травянистых растениях по несколько раз в течение сезона при смене растительных аспектов. Тлей фиксировали в 70%-ном спирте. Собрано 342 пробы.

Детальные наблюдения за поведением насекомых проведены для двух семей *L. fuliginosus* при взаимодействии с тлями: *Cinara laricis* Walk. и *C. boermeri* H.R.L. на лиственнице *Larix sibirica* Ledeb. (14 и 5 колоний соответственно), *Stomaphis quercus* на березе *Betula pubescens* Ehrh. (23); и для 4-х семей *L. niger* при взаимодействии с тлями: *Aphis viburni* Scop. на калине *Viburnum opulus* L. (31 колония), *A. pomi* Deg. на яблоне *Malus* sp. (12), и *A. grossularia* Kalt. на смородине *Ribes* sp. (5).

Помимо групповых меток индивидуально были помечены 237 особей *L. fuliginosus* и 269 – *L. niger*. Всего – около 800 муравьев *L. fuliginosus*, 1000 особей – *L. niger*. Этограммы получены для 67 муравьев *L. fuliginosus* (55 часов) и для 40 осо-

бей *L. niger* (80 часов). Общее время наблюдений составило около 300 часов.

Изменения поведения трофобионтов в процессе сбора пади определяли следующим образом. Выделяли этапы работы трофобионтов: время пребывания муравьев на колонии тлей делили на три этапа. Соотношение основных элементов поведения подсчитывали на начальном (I) и завершающем (II) этапах.

Реакцию трофобионтов на потенциальных хищников тлей определяли, подсаживая божьих коровок (по 5 личинок и взрослых особей) на растения с тлями (на 5 колониях каждого вида).

С целью выявления того, узнают ли трофобионты тлей, за которыми ухаживают, вблизи от колонии тлей подсаживали тлей того же вида (по 20 особей): “своих” – взятых из других колоний, принадлежащих той же самой семье муравьев, либо “чужих”, за которыми ухаживали муравьи-трофобионты из другого гнезда того же вида. Затем фиксировали поведение трофобионтов в течение десяти минут после первого контакта с подсаженной тлей.

Возможность переключения трофобионтов на сбор белковой пищи анализировали, снимая му-

равьев с колоний тлей, помещая вблизи (на листьях растения) белковую приманку и затем фиксируя поведение возвращавшихся на рабочее место трофобионтов. Эксперимент проводился по два раза на пяти колониях тлей.

Пищевые спектры муравьев исследовали, отбирая у входа в гнездо (по 2 для каждого вида) добычу, приносимую муравьями, в периоды их наибольшей активности в течение 4-х недель (с 15 июня по 15 июля 2000 г.). Время сборов составило 8 часов для каждого вида. Подсчитывали общее количество принесенных объектов и процентное соотношение каждой группы.

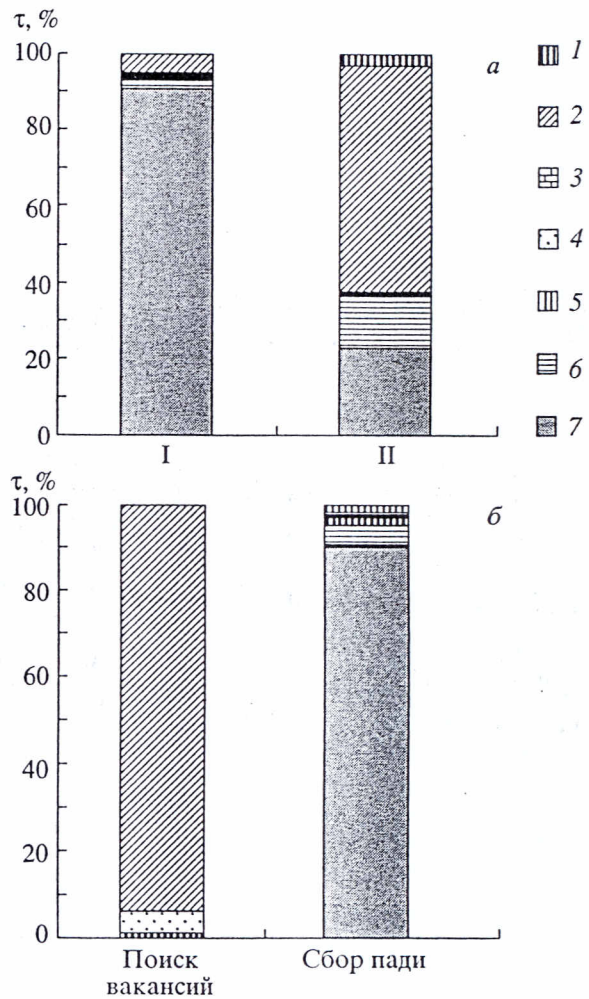
Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Excel (для средних величин, подсчитывали стандартное отклонение).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мирмекофильные комплексы тлей. Методом маршрутных учетов выявлено 18 видов тлей, связанных с муравьями рода *Lasius*. Мирмекофильные ансамбли *L. niger* и *L. fuliginosus* включают 14 и 5 видов соответственно. По видовой насыщенности выделяются три рода: *Chaitophorus* и *Cinara* (по 4 вида) и *Aphis* (6 видов) (табл. 1).

Предпочтения муравьев могут меняться в течение сезона. Так, весной и в начале лета (апрель-июнь) муравьи *L. fuliginosus* активно собирают падь тлей 5 видов (*Cinara boernerii* H.R.L., *C. laricis* Walk., *C. pinea* Mordv., *Stomaphis quercus*, *Symydobius oblongus* Heyd.). Основные поставщики пади в течение всего сезона – *Stomaphis quercus* и *Symydobius oblongus*, так как со второй половины июня тли рода *Cinara* переходят в разряд непосещаемых. Для *L. niger* такого явления не наблюдали.

Представители рода *Stomaphis* поселяются в трещинах коры стволов и корней деревьев всегда с муравьями рода *Lasius* [15]. Вид *S. quercus* впервые отмечен на территории Западной Сибири. Это крупные тли с длинным хоботком (длина тела взрослых бескрылых особей достигает 8–12 мм, хоботок – 11–17 мм). Колонии располагаются в трещинах коры на нижней части стволов берез (>1.5 м от земли) и, по-видимому, на корнях. Большую часть времени тли проводят на одном месте, хотя иногда совершают переходы на значительные расстояния (до 1.5 м). За время наблюдений зафиксировано лишь 11 случаев перехода на другое место. Вероятно, это связано с трудностью процесса вытаскивания хоботка из трещины. В среднем тля затрачивает 35.07 ± 11.3 секунд на то, чтобы вытащить хоботок и двигаться в каком-либо направлении. У движущихся в покое, антенны постоянно колеблются и при этом всегда направлены в стоющего муравья.



Бюджеты времени (τ) типичных муравьев-трофобионтов: а – *L. niger* в зависимости от количества собранной пади, на начальном (I) и завершающем (II) этапах работы на колонии *A. viburni*; б – *L. fuliginosus* на разных этапах деятельности при взаимодействии с тлями *Stomaphis quercus*. Элементы поведения: 1 – пробежки вдоль колонии, 2 – исследовательская активность, 3 – наскоки, 4 – контакты с муравьями, 5 – трофалаксис, 6 – чистка тела, 7 – сбор пади.

Организация работы трофобионтов *Lasius niger*. За каждой колонией тлей (*A. viburni*, *A. pomi* и *A. grossularia*) закреплена определенная группа муравьев, которые периодически сменяют друг друга. Разделение по функциям не выражено. Муравьи работают независимо друг от друга, соотношение основных элементов поведения меняется в процессе сбора пади (рисунок). Так, на начальном этапе работы, придя на колонию, муравей затрачивает на сбор пади около 80–90% времени, перед уходом (на завершающем этапе) – около 20%, при этом доля исследовательской активности в бюджете времени возрастает приблизительно с 7 до 60%. Трофобионты почти не контактируют между собой во время работы на одной колонии. При

появлении нового муравья на колонии общение муравьев состоит из 2-х частей: антеннального контакта (1–2 с) и трофаллаксиса (1–2 с). Если новый муравей остается на колонии, то в дальнейшем они не контактируют. Конфликтных ситуаций мы не наблюдали.

Lasius fuliginosus. Взаимодействие с неспециализированными тлями (*S. laricis* и *S. boemeri*) сходно с поведением трофобионтов *L. niger*, описанным выше. Колонии тлей посещаются постоянно по составу группами муравьев, которые могут обслуживать 2–3 близлежащие колонии (на расстоянии до 25 см), расположенные на одной ветви дерева. Разделение труда в группах отсутствует, наблюдается работа неспециализированных трофобионтов, которые почти не общаются (время контакта – 2–3 с).

При взаимодействии с тлями специализированного вида *S. quegus* трофобионты контролируют отдельные участки ствола площадью около 0.6–1.1 м² (цепь расщелин коры в вертикальном направлении), посещая колонии, расположенные в их пределах (3–11 колоний тлей, в среднем 6.56 ± 2.5 ; $n = 9$). Во время переходов тлей с места на место их всегда сопровождают трофобионты (1–3 особи). При переходе на участок, контролируемый другой группой муравьев (4 случая), происходит смена сопровождающего тлю состава трофобионтов, а освободившиеся особи после коротких антеннальных контактов с новым “эскортом” возвращаются на свою территорию.

За одной тлей *S. quegus*, обступив ее со всех сторон, могут ухаживать до 5 муравьев одновременно (в среднем 3.9 ± 0.7 ; $n = 28$). Один собирает падь, другие постукивают антеннами по хоботку или брюшку тли (в зависимости от занимаемого места, их можно назвать “головными” или “боковыми”). Муравей, приступивший к сбору пади, охраняет свое место, резкими выпадами прогоняя остальных. Через 4–5 мин он готов вернуться в гнездо. Иногда последние капли пади, получаемые от тли, муравей делит с другими особями, оказавшимися рядом: с двумя – 17 случаев или тремя – 2 (данные за 5 ч). Возвращение в гнездо сопровождается антеннальными контактами и трофаллаксисом с другими трофобионтами (до 40 с), в процессе которого муравей забирает дополнительные порции пади для передачи в гнездо.

В поведении отдельных особей *L. fuliginosus* прослеживается два основных этапа: поиск свободного рабочего места и непосредственное взаимодействие с тлями с преобладанием исследовательской активности и сбора пади соответственно (рисунок, б). В процессе самого сбора пади соотношение основных элементов поведения у муравьев не меняется. Освободившееся место сборщика капель занимает один из “боковых” муравьев, которого в свою очередь заменяет “голо-

вной”, оставляя вакансию для вновь прибывающих особей. Возвращающиеся из гнезда трофобионты обследуют все колонии тлей на участке в поисках свободного рабочего места. Как правило, вернувшийся трофобионт начинает работу с постукивания антеннами по хоботку тли. В дальнейшем он может сменить свое место, заняв вакантное. Так же, как и при распределении фуражиров на кормовом участке [6], более “расторопные” быстро приступают к сбору пади, другие подолгу остаются на одном месте. Так, обычно через 12–20 мин после прихода из гнезда трофобионт приступает к сбору пади, но для трех (из 57) муравьев отмечены случаи, когда они оставались на своих местах у хоботка и по бокам тли в течение 40, 55 и 73-х минут.

Реакция трофобионтов на потенциальных хищников тлей. Муравьи исследованных видов обеспечивают тлям полную защиту от взрослых божьих коровок ($n = 25$ для каждого вида). От личинок (по 25 особей) тлей защищают только муравьи *L. fuliginosus*, *L. niger* не обращают на них внимания. При появлении любого постороннего движущегося объекта они совершают быстрые круговые пробежки (петли), мобилизуя всех трофобионтов в пределах контролируемого участка. На колониях тлей *S. quegus*, посещаемых *L. fuliginosus*, мы наблюдали 17 случаев появления посторонних объектов (3 муравья *L. niger*, 5 немирмекофильных тлей *Euceraaphis punctipennis* Zett., 2 жука, 3 клопа и 4 бабочки). Все они были немедленно атакованы трофобионтами. Для *L. niger* отмечено 4 случая активной защиты тлей *Aphis pomi*, когда трофобионт резкими наскоками прогонял взрослых божьих коровок, преследуя их до тех пор, пока они не падали на землю. Следует отметить, что многие насекомые (например, жуки и муравьи) при нападении на них используют тактику замирания. В этом случае муравьи перестают их замечать, однако при малейшем движении насекомых атака возобновляется. Поверженных хищников трофобионты самостоятельно переносят в гнездо.

Защита от неблагоприятных погодных условий. Трофобионты исследованных видов не активны во время дождя: они уходят в гнездо или прячутся под листьями и в расщелинах коры неподалеку от колонии, не пытаясь защитить тлей от порывов ветра и капель. Так, из 32 (100%) колоний тлей *A. viburni* муравьи *L. niger* во время дождя присутствовали (по 1 особи) лишь на 7 (21.9%) и 8 (25%) колониях в разные дни. Они продолжают собирать падь лишь при более или менее благоприятных условиях, в случае усиления дождя прячутся под листьями.

Над колониями тлей некоторых видов лазисы строят укрытия, используя комочки земли, семена березы и т.п. Выделена отдельная функцио-

нальная группа “строителей”, которые выполняют эти функции и при этом не имеют отношения ни к сбору, ни к транспортировке пади.

Строительство навесов над колониями тлей *S. quercus* было начато *L. fuliginosus* в середине июля, до этого времени собранный в расщелинах коры материал использовался муравьями для укрепления выходов из гнезда. К концу июля укрытия были готовы и представляли собой крытые тоннели, по которым в дальнейшем и перемещались муравьи. Для *L. niger* строительство “навесов” наблюдалось только над колониями тлей *A. grossularia* на смородине (июль). При росте численности тлей в колонии часть из них оказывается на черешке скрученного листа, при этом “навес” служит продолжением естественного укрытия.

Узнают ли муравьи тлей, за которыми ухаживают? Муравьи исследованных видов хорошо отличают “своих” и “чужих” тлей одного вида. При подсаживании “своих” тлей, взятых из других колоний, принадлежащих той же самой семье муравьев, реакция трофобионтов *L. fuliginosus* и *L. niger* в 100% случаев была нейтральной: муравьи либо не обращали внимания на новичков, либо начинали за ними ухаживать. В случае, когда вблизи колонии помещали “чужих” тлей, за которыми ухаживали муравьи того же вида из другой семьи, трофобионты всегда атаковали их после кратковременного контакта (от 2 до 45 с). Для *L. fuliginosus* убитые тли составили 100%, а для *L. niger* – 75%. Следует отметить, что и те и другие муравьи всегда уносят свою жертву в гнездо, если насекомое не падает на землю.

Переключение трофобионтов на выполнение других функций. Реакция трофобионтов на предложенную им белковую пищу оказалась одинаковой: в 100% случаев (*L. fuliginosus*, $n = 53$; *L. niger*, $n = 34$) они немедленно начинают переносить приманку в гнездо, временно прекращая сбор пади. Аналогично они поступают с погибшими или поврежденными тлями: 4 случая для *L. fuliginosus* и 2 – для *L. niger*.

Пищевые спектры муравьев. Предварительное исследование качественного состава добычи муравьев *L. fuliginosus* и *L. niger* показало, что в их рацион входят представители 8 и 5 отрядов членистоногих соответственно (табл. 2). В течение 8 часов было собрано 234 экземпляра для *L. fuliginosus* и 89 для *L. niger*. Значительную долю в пищевом спектре муравьев (около 30%) составляют тли, причем встречаются представители как немирмекофильных, так и мирмекофильных видов (табл. 3). Среди немирмекофильных тлей выделяются тли *Euceraphis punctipennis* Zett., обитающие на березе, на их долю приходится 59.1% (*L. fuliginosus*) и 80% (*L. niger*) от всех собранных тлей. Представители мирмекофильных тлей рода

Таблица 2. Состав добычи муравьев *L. fuliginosus* и *L. niger*

Отряд	<i>Lasius niger</i>		<i>Lasius fuliginosus</i>	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Homoptera (тли)	30	33.7	71	30.3
Homoptera (другие)	5	5.6	21	9.0
Coleoptera	11	12.4	32	13.7
Hymenoptera	20	22.5	31	13.2
Diptera	19	21.3	25	10.7
Hemiptera	4	4.5	14	6.0
Psocoptera	–	–	2	0.9
Lepidoptera	–	–	3	1.3
Aranei	–	–	16	6.8
Неопределенные экземпляры	–	–	19	8.1
Всего	89	100	234	100

Таблица 3. Тли, принесенные *L. fuliginosus* и *L. niger* в качестве добычи

Вид тлей	<i>L. niger</i>		<i>L. fuliginosus</i>	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Мирмекофильные:				
<i>Cinara pinea</i> Mordv.	–	–	8	11.3
<i>Cinara boernerii</i> H.R.L.	–	–	7	9.9
<i>Cinara laricis</i> Walk.	4	13.3	11	15.5
<i>Symydobius oblongus</i> Heyd.	–	–	2	2.8
<i>Stomaphis quercus</i> L.	–	–	1	1.4
Немирмекофильные:				
<i>Euceraphis punctipennis</i> Zett.	24	80	42	59.1
<i>Uroleucon cirsii</i> L.	2	6.7		
Всего	30	100	71	100

Cinara составляют около 37% от всех тлей для *L. fuliginosus* и 13.3% – для *L. niger*. Отмечены единичные экземпляры *Symydobius oblongus* и *Stomaphis quercus*, принесенные *L. fuliginosus* в качестве добычи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Взаимодействие с тлями муравьев рода *Lasius* включает целый спектр вариантов от мутуализма до хищничества [21]. Проведенные ранее исследования дают основания полагать, что механизмы этого явления тесно связаны со стратегией поведения трофобионтов. Ранее установлено, что в многовидовой ассоциации муравьи разных видов используют различные схемы взаимодействия с тлями-симбионтами: “профессиональную” специа-

лизацию, частичное разделение труда и работу неспециализированных трофобионтов. Главное отличие “профессиональной” специализации, выявленной у *Formica s. str.* – четкое разделение функций сбора пади и охраны колонии. Группы трофобионтов состоят из “пастухов”, “сторожей”, “транзитных” (транспортеров) и “координаторов” (разведчиков) [11, 13, 14]. У исследованных видов неспециализированные трофобионты самостоятельно выполняют все возможные операции от сбора до транспортировки пади в гнездо.

Деление между функциональными группами трофобионтов и фуражиров у обоих видов достаточно четкое, но не полное. Так, у *L. fuliginosus* в пределах дорог наблюдаются переходы из одной группы в другую [5, 17], кроме того, мы установили, что трофобионты *L. fuliginosus* и *L. niger* легко переключаются со сбора углеводной пищи на белковую. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что трофобионты сами перетаскивают в гнездо погибших тлей и атакованных ими хищников.

Постоянные по составу группы трофобионтов ухаживают за одной (*L. niger*) или несколькими близлежащими колониями тлей (*L. fuliginosus*). Это согласуется с данными Добжанской [17], согласно которым каждая особь *L. fuliginosus* работает на определенном участке. Несмотря на отсутствие специализации, в случае взаимодействия *L. fuliginosus* и *S. queucus* прослеживаются некоторые закономерности. Так, за одной тлей может ухаживать одновременно до пяти муравьев. Получение пади происходит в строгой очередности, при этом муравей, собирающий капли пади, доминирует. Очевидно, это связано с полной приспособленностью *S. queucus* к одному виду муравьев – *L. fuliginosus* [15].

Отсутствие специализации у трофобионтов сближает лазиусов с *Formica cunicularia glauca* Ruzs. (*Formicinae*) из семей средней численности [9, 11] и *Mutrica rubra* L. (*Mirmicinae*) [12]. Однако существенное отличие заключается в том, что лазиусы активно защищают своих симбионтов от хищников и муравьев других видов, в то время как у *F. cunicularia glauca* и *M. rubra* охрана тлей не выражена.

Установлено, что у *L. fuliginosus* и *L. niger* в поддержании жизнедеятельности тлей задействованы две функциональные группы муравьев с полным разделением функций: трофобионты собирают и транспортируют паду, “строители” занимаются сооружением “навесов” над колониями тлей. Представители рода *Mutrica* также строят для тлей укрытия [4]. По свидетельству некоторых исследователей, подобные сооружения не защищают многих из тлей от поражения наездниками, уничтожения божьими коровками, личинками *Leucopis* (Diptera), а зимующие яйца – от птиц [3, 7]. Охрана колоний обеспечивается главным

образом за счет проявления агрессивных поведенческих реакций муравьев рода *Lasius* по отношению к хищникам тлей. Нами установлено, что муравьи исследованных видов наиболее эффективно защищают тлей от движущихся посторонних объектов.

Следует отметить, что в отличие от рыжих лесных муравьев, у которых охрану колонии от нападений осуществляет специализированная профессиональная группа “сторожей”, в то время как “пастухи” продолжают ухаживать за тлями, неспециализированные трофобионты исследованных видов вынуждены заниматься этим самостоятельно, приостанавливая на время сбор пади. У трофобионтов *Camponotus saxatilis* Ruzs. с частичным разделением труда положение сходное, так как функции сбора пади и охраны колонии выполняют одни и те же особи, совмещающие функции “пастухов” и “сторожей”, и лишь транспортировкой пади в гнездо занимаются другие функционеры – “транзитные” муравьи [11]. По-видимому, это одна из причин того, что эффективность ухода за тлями у *C. saxatilis* и *L. niger* оказалась приблизительно одинаковой и значительно ниже, чем у *F. polyctena* с профессиональной специализацией в группах трофобионтов [20].

Есть основания полагать, что трофобионты *L. fuliginosus* и *L. niger* узнают тлей, посещаемых муравьями из тех же семей: эти тли ни разу не были атакованы трофобионтами, в отличие от особей, за которыми ухаживали муравьи из соответствующих контрольных семей. Ранее установлено, что *F. polyctena* часто проявляют агрессивную реакцию на уход тлей из колонии, по каким-то признакам отличая “своих”, и пытаются вернуть их на прежнее место [13]. Вероятно, трофобионты каким-то образом метят посещаемых ими тлей, причем метка специфична именно для семьи, а не для отдельных групп трофобионтов, работающих на определенных участках.

Вопрос о том, охотятся ли муравьи на тлей, интересовал многих исследователей [19, 22, 25]. Существенная доля непосещаемых тлей была обнаружена среди добычи *F. rufa* [23]. Однако особенно интересно присутствие в рационе муравьев посещаемых мирмекофильных тлей [16, 24]. Значительное количество немирмекофильных тлей в пищевых спектрах исследованных видов муравьев, по-видимому, объясняется охотничьей деятельностью фуражиров, в то время как единичные особи посещаемых мирмекофильных тлей – устранением трофобионтами поврежденных или ослабленных тлей. Всего нами выделены две причины появления посещаемых мирмекофильных тлей в пищевых спектрах: выбраковка трофобионтами непригодных для дальнейшей эксплуатации особей и снижение интереса муравьев к данному виду тлей. По мнению Саката [22], муравьи

атакуют и уносят в гнездо только непомеченных тлей, а сам процесс мечения происходит при сборе пади. Можно предположить, что при снижении интереса к тлям как к источнику углеводной пищи количество трофобионтов на колониях резко сокращается, что приводит к увеличению числа непомеченных тлей, на которых, вероятно, и охотятся фуражиры.

В целом, характерными особенностями муравьев рода *Lasius* являются совместное участие 2-х функциональных групп (трофобионты и строители) в процессе ухода за тлями и повышения их жизнеспособности, а также активная защита тлей от хищников и муравьев других видов, несмотря на отсутствие профессиональной специализации в группах трофобионтов.

Исследования выполнены под руководством Ж.И. Резниковой при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта 05-04-48104), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2003.4), Президиума РАН по программе "Происхождение и эволюция биосферы", а также Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайен М.В. Общественные насекомые. М.: Мир, 1986. 400 с.
- Брындин В.М. // Муравьи и защита леса. Новосибирск, 1987. С. 59.
- Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 1967. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 220 с.
- Захаров А.А. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука, 1972. 216 с.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 278 с.
- Мордвило А.К. // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 1901. Т. 33. С. 418.
- Мордвило А.К. // Природа. 1936. № 4. С. 44.
- Новгородова Т.А. // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 229.
- Новгородова Т.А. // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 152.
- Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. // Сибирский экол. журн. 1996. № 3-4. С. 239.
- Пантелеева С.Н. Взаимодействие муравьев и ногохвосток как охотников и массовой добычи. Новосибирск: ИСНЭЖ СО РАН, 2004. 107 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // Докл. РАН. 1998. Т. 359. № 4. С. 572.
- Шапошников Г.Х. // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. М.-Л.: Наука, 1964. С. 489.
- Cherix D. // Basel: Behavior in Social Insects. 1987. V. 54. P. 93.
- Dobrzanska J. // Acta Biologicae Experimentalis. Warsaw. 1966. V. 26 (2). P. 193.
- Hölldobler B., Wilson E.O. The Ants. B.: Springer-Verlag, 1990. 732 p.
- Nixon G.E.J. // Commonwealth Institute of Entomology. London, 1951. P. 1.
- Novgorodova T.A. // Proc. of I-st International Conference "Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia". Novosibirsk, Russia. 2000. V. 3 (2). P. 264.
- Offenberg J. // Behav. Ecol. Sociobiol. 2001. V. 49. P. 304.
- Sakata H. // Rev. Popul. Ecol. 1994. V. 36 (1). P. 45.
- Skinner G.J. // J. Anim. Ecol. 1980. V. 49. P. 381.
- Skinner G.J., Wittaker J.B. // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. P. 313.
- Way M.J. // Ann. Rev. Entomol. 1963. V. 8. P. 307.

Peculiarities of Mutual Relations between Aphids of Two Ant Species of the Genus *Lasius* (Formicinae)

T. A. Novgorodova

Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Ecological and ethological aspects of interrelationships between *Lasius fuliginosus* Latr. and *L. niger* L. and aphids are described. Investigations were carried out in mixed forests (Akademgorodok, Novosibirsk) in 1998–2001. Eighteen species of myrmecophilous aphids related to the ants studied were found. Constant trophobiont groups take care for one or several aphid colonies in a definite territory as well as "builders" making shelters for aphids. Division of labour in the groups was not revealed. However, unspecialized trophobionts actively protected aphids against any moving objects.