

Влияние рыжих лесных муравьёв (Formicidae) на многовидовые комплексы тлей (Aphididae) в рекреационных лесах Новосибирска

Red wood ants (Formicidae) impact on multi-species complexes
of aphids (Aphididae) in the forest-park zone of Novosibirsk

Т.А. Новгородова
T.A. Novgorodova

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

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

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

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

Резюме. Проведён анализ влияния переселённых на новый участок рекреационного леса муравьёв *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 на многовидовые комплекса тлей. Установлено, что при появлении на участке муравейников количество мирмекофильных видов тлей увеличивается с 6 до 13. В первый год переселения все «новые» для данной территории мирмекофильные тли были связаны только с рыжими лесными муравьями. В последующие два года взаимосвязь с этими видами тлей установилась и для других видов муравьёв (*Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895, *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *Formica fusca* Linnaeus, 1758). Преобладающее влияние *F. aquilonia*, по-видимому, определяется их сложной схемой трофобиоза: профессиональной специализацией в группах трофобионтов. Можно предполагать, что рыжие лесные муравьи вносят наибольший вклад в формирование афидофауны и трофобиотических отношений с тлями, в то время как другие виды используют результаты этих взаимодействий.

Abstract. The influence of *Formica aquilonia* Yarrow, 1955, introduced to the new territory of mixed forests of Novosibirsk Academgorodok on the multi-species aphid complexes was investigated. It is shown that the number of myrmecophilous aphids increased from 6 to 13 species with the advent of anthills appearance. All myrmecophilous aphid species newly recorded for this territory are only connected with red wood ants for the first year of resettlement. During the next two years interaction with these aphid species is recorded for other ants (*Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895, *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *Formica fusca* Linnaeus, 1758). The predominating influence of *F. aquilonia* appears to be

determined by the complex trophobiosis as professional specialization in trophobionts groups. Probably, red wood ants playing main role in forming of aphid species diversity and strongly forming trophic relationship with aphid populations, when the other ant species only use results of these interactions.

Введение

Изучение взаимодействия наиболее значимых групп организмов в естественных условиях позволяет установить закономерности функционирования экосистем. Это особенно актуально для территорий, подверженных интенсивной антропогенной нагрузке, в том числе для лесопарков г. Новосибирска. Одной из таких ключевых групп являются муравьи, выступающие в качестве хищников, «мусорщиков», опылителей, потребителей и распространителей семян. Значимое место в жизни муравьёв занимают их мутуалистические отношения с сосущими насекомыми, в том числе с тлями. В лесах важную роль в защите растительности от фитофагов играют доминирующие в сообществах рыжие лесные муравьи. Семьи этих видов численностью до 1 млн. особей в течение сезона собирают сотни тысяч листогрызущих насекомых [Длусский, 1967]. Сравнительно-фаунистические исследования показали, что при этом рыжие лесные муравьи поддерживают мутуалистические отношения с наиболее широким набором видов тлей [Новгородова, 2003].

Немаловажная биоценотическая роль тлей обусловлена двумя факторами. С одной стороны, они являются объектами хищничества для многих животных, в том числе и муравьёв (Coccinellidae, Chrysopidae, Syrphidae, Anthocoridae, Miridae, Formicidae) [Nixon, 1951; Ибраимова, 1981; Cherix,

1987; Rosengren, Sundström, 1991; Offenberg, 2001]. С другой стороны, тли вступают в трофобиотические отношения с муравьями, получая ряд «услуг» в обмен на сладкие выделения (падь) [см. обзор: Hölldobler, Wilson, 1990; Новгородова, 2004)]. По характеру взаимоотношений с муравьями тлей разделяют на мирмекофильных (посещаемых муравьями), обладающих специфическими адаптациями к взаимодействию, и немирмекофильных. Можно полагать, что, выступая по отношению к тлям одновременно в роли хищника и активного симбионта, муравьи могут оказывать значительное влияние на формирование афидофагии, по крайней мере, мирмекофильных видов.

Цель работы — изучение воздействия рыжих лесных муравьев на формирование афидофагии при переселении муравейников на новые участки. При этом были поставлены следующие задачи: (1) изучить видовой состав мирмекофильных тлей в лесопарках Новосибирска, а также на участках до и после переселения гнёзд муравьев; (2) проследить за формированием трофобиотических связей с муравьями в многовидовом сообществе.

Материалы и методы

Исследования проводили в 1998–2003 гг. в рекреационных смешанных лесах новосибирского Академгородка, на старой (участок I) и новой (участок II) территории длительно существовавшего поселения *Formica aquilonia* Yarrow, 1955. В 2000 г. 24 крупных гнезда (с диаметрами оснований 1–4 м) были переселены на новое место (участок II), где «аборигенными» видами были муравьи: *Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895, *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *Formica fusca* Linnaeus, 1758.

Для выявления мирмекофильных тлей на территории смешанных рекреационных лесов новосибирского Академгородка проводились маршрутные учёты гнёзд муравьев фоновых видов и колоний тлей на кормовых древесных и травянистых растениях по несколько раз в течение сезона при смене растительных аспектов. Проведён сбор тлей на экспериментальных участках I и II (до и после переселения). Тлей фиксировали в 70%-ном спирте. Для определения тлей изготавливали препараты, при этом внутренности брюшка тлей удаляли и использовали жидкость Фора, дополнительно обесцвечивающую кутикулу.

Результаты

Всего на обследованной территории лесопарковой зоны новосибирского Академгородка выявлено 33 вида мирмекофильных тлей, относящихся к одиннадцати родам, пяти семействам. По видовой насыщенности выделяются три рода *Aphis*, *Chaitophorus* и *Cinara*, они включают 10, 7 и 6 видов соответственно, остальные представлены одним–двумя видами (табл. 1). 24 из 33 видов посещаются

муравьями *F. aquilonia*. На участке I отмечены 15 видов мирмекофильных тлей (1998–1999 гг.), причём все они были связаны с *F. aquilonia*. На участке II в этот же период (до переселения мирмекокомплекса) было собрано только 6 видов тлей, связанных с «аборигенными» видами муравьёв (*C. saxatilis*, *L. niger*, *M. rubra*, *F. fusca*). В июле–августе 2000 г. (через 2–3 месяца после переселения) *F. aquilonia* из прижившихся семей активно посещали колонии тлей 4 из них (*Aphis fabae* Scop., *A. jacobaeae* Schrk., *Calipterinella betularia* Kalt., *Symydobius oblongus* Heyd.). В 2001 г. (спустя год после переселения) на участке II собрано 13 видов тлей, связанных с муравьями (в частности, с *F. aquilonia*).

Таким образом, в результате переселения муравьёв *F. aquilonia* количество мирмекофильных видов тлей на новой территории мирмекокомплекса значительно увеличилось. Муравьи «аборигенных» видов взаимодействуют только с ранее встречавшимися на участке II тлями. 7 «новых» видов тлей (*Aphis brohmeri*, *Rhopalosiphum padi*, *Schizaphis graminea*, *Glyphina betulae*, *Cinara pinea*, *Chaitophorus populeti*, *Ch. populialbae*) связаны только с муравьями *F. aquilonia*.

Сборы тлей, проведённые на участке II в 2002–2003 гг., по видовому составу не отличались от данных 2001 г., однако наблюдается тенденция формирования трофобиотических связей «новых» для данной территории тлей с муравьями «аборигенных» видов (*C. saxatilis*, *L. niger*, *M. rubra*, *F. fusca*). Отмечены случаи воровства пади в отсутствие хозяев муравьями *F. fusca* на колониях тлей, посещаемых *F. aquilonia*.

Обсуждение

Муравьи в значительной степени способствуют выживанию тлей-симбионтов. Известно, что колонии тлей, посещаемые муравьями, находятся в гораздо лучшем состоянии, чем непосещаемые колонии тех же видов. В лесах вблизи муравейников рыжих лесных муравьёв численность Lachnidae увеличивается в несколько раз [Кауцис, 1956; Schmutziger, 1956].

Исследование многовидовых комплексов тлей на участках лесопарков Новосибирска до и после переселения семей *F. aquilonia* показало, что муравьи оказывают заметное влияние на формирование афидофагии. С появлением на участке жизнеспособных гнёзд *F. aquilonia* видовой состав тлей значительно изменяется: увеличивается количество мирмекофильных видов. На первых этапах освоения территории муравьи используют только тлей, ранее обитавших на данном участке. В течение последующих трёх лет устанавливаются взаимосвязи с «новыми» для данной территории видами. Сначала подобные трофобиотические отношения характерны только для *F. aquilonia*, впоследствии — и для других муравьёв (*Camponotus saxatilis*, *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Formica fusca*).

Таблица 1. Симбиотические связи мирмекофильных тлей с *Formica aquilonia* в рекреационных смешанных лесах новосибирского Академгородка.

Table 1. Symbiotic interactions of myrmecophilous aphids with *Formica aquilonia* in the forest-park zone of Novosibirsk Akademgorodok.

Вид тлей	На всей территории (в целом)	Участок I	Участок II							
			до переселения		после переселения					
			1998-1999	2000	2001	2002	2003			
сем. Aphididae										
<i>Aphis brohmeri</i> C.Börner, 1952	+	*	+	*	-	-	+	+	+	+
<i>A. craccivora</i> Koch, 1854	+	*	+	*	*	*	+	*	+	*
<i>A. craccae</i> Linnaeus, 1758	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>A. evonymi</i> Fabricius, 1775	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>A. fabae</i> Scopoli, 1763	+	*	+	*	+	*	+	*	+	*
<i>A. idaei</i> Van der Goot, 1912	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>A. jacobaeae</i> Schrank, 1801	+	+	*	*	+	*	+	*	+	*
<i>A. pomi</i> De Geer, 1773	+	*	+	*	-	-	-	-	-	
<i>A. subnitidae</i> C.Börner, 1940	+	-	*	*	*	+	*	+	*	*
<i>A. viburni</i> Scopoli, 1763	+	*	+	-	-	-	-	-	-	
<i>Chomaphis obiensis</i> Ivanovskaja, 1973	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Macrosiphoniella pulvera</i> (Walker, 1848)	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	+	*	+	*	-	-	+	*	*	
<i>Schizaphis graminea</i> (Rondani, 1852)	+	+	-	-	-	+	+	+	+	
<i>Sch. pyri</i> Schaposhnikov, 1952	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
сем. Thelaxidae										
<i>Glyphina betulae</i> (Kaltenbach, 1843)	+	*	+	*	-	-	+	+	*	*
сем. Lachnidae										
<i>Cinara boemeri</i> Hille Ris Lambers, 1956	+	+	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. laricis</i> Walker, 1848	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. piceae</i> Panzer, 1801	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. pinea</i> Mordvilko, 1895	+	+	-	-	-	+	+	+	+	
<i>C. pini</i> Linnaeus, 1758	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. pinhabitans</i> Mordvilko, 1895	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Stomaphis quercus</i> Linnaeus, 1758	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
сем. Drepanosiphidae										
<i>Calipterinella betularia</i> (Kaltenbach, 1843)	+	*	+	*	*	+	*	+	*	
<i>C. tuberculata</i> (Heyden, 1837)	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Symydobius oblongus</i> Heyden, 1837	+	*	+	*	+	*	+	*	*	
сем. Chaitophoridae										
<i>Chaitophorus albitorosus</i> Ivanovskaja, 1973	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ch. albus</i> Mordvilko, 1901	+	*	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ch. nassonowi</i> Mordvilko, 1895	*	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ch. populeti</i> (Panzer, 1805)	+	*	+	*	-	-	+	+	*	
<i>Ch. populialbae</i> (Boyer de Fonscolombe, 1841)	+	*	+	*	-	-	+	+	*	
<i>Ch. salicti</i> (Schrank, 1801)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ch. tremulae</i> Koch, 1854	*	-	-	-	-	-	-	-	-	

* — тли связаны с муравьями *Camponotus saxatilis*, *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Formica fusca*. Территории поселения *Formica aquilonia*: I — старая, II — новая.

* — aphids are connected with ants *Camponotus saxatilis*, *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Formica fusca*. I — old, and II — new territories of *Formica aquilonia*.

По-видимому, такой сценарий развития событий обусловлен поведением муравьёв при трофобиозе. В ходе многолетних исследований в естественных условиях было показано, что муравьи используют различные схемы взаимодействия с тлями: от работы неспециализированных трофобионтов до профессиональной специализации в рабочих группах муравьёв, собирающих падь [Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2004]. Наиболее сложная схема взаимодействия — профессиональная специализация — в исследованных сообществах выявлена у *Formica s.str.*, в частности, у *F. aquilonia*. Установлено, что группы трофобионтов, посещающих колонии тлей, постоянны и состоят из особей, выполняющих функции «пастухов», «сторожей», «транзитных» (транспортёров) и «координаторов» («разведчиков») [Резникова, Новгородова, 1998а, 1998б].

Можно предположить, что взаимодействие именно с рыжими лесными муравьями с профессиональной специализацией в группах трофобионтов способствует выживанию и долговременному существованию мирмекофильных тлей, оказавшихся на этом участке. В противном случае тли гибнут. Подобные взаимодействия приводят к повышению их численности до того уровня, когда становится возможным совместное использование этих тлей разными муравьями, в том числе видами с более простой организацией работы трофобионтов (*Camponotus saxatilis*, *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Formica fusca*) [Новгородова, Резникова, 1996; Пантелеева, 1999; Новгородова, 2004]. Это согласуется с экспериментальными данными, в которых показано, что профессиональная специализация в группах трофобионтов *F. polyctena* Foerst. значительно повышает эффективность ухода за тлями [Novgorodova, 2000].

Таким образом, эксперимент с переселением *F. aquilonia* на новый участок рекреационного леса помог выявить новые аспекты взаимодействия муравьёв с тлями, в частности проследить за формированием трофобиотических связей в многовидовом сообществе и проанализировать влияние доминирующих *F. aquilonia* на многовидовые комплексы тлей. Полученные результаты позволяют предполагать, что благодаря сложным поведенческим реакциям трофобионтов не только *F. aquilonia*, но и другие рыжие лесные муравьи вносят значительный вклад в формирование афидофауны и в потенциал численности мирмекофильных тлей.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке СО РАН (грант для молодых учёных), РФФИ (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.

Литература

- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода Formика. Москва: Наука. 236 с.
- Ибраимова К. 1981. Faунистические 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 муравьёв и тлей // Сборник трудов по защите растений АН ЛатвССР. Рига. С.139–142.
- Новгородова Т.А. 2003. Мирмекофильные комплексы тлей в лесных и степных местообитаниях Новосибирской области // Евразиатский энтомологический журнал. Т.2. Вып.4. С.243–250.
- Новгородова Т.А. 2004. Симбиотические взаимоотношения муравьёв и тлей // Журнал общей биологии. Т.65. №.2. С.152–165.
- Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. 1996. Экологические аспекты взаимодействия муравьёв и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сибирский экологический журнал. №.3–4. С.239–245.
- Пантелеева С.Н. 1999. Особенности взаимодействия муравья *Myrmica rubra* с тлями // Проблемы почвенной зоологии. Материалы Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Москва. С.203.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998а. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьёв // Успехи современной биологии. Т.118. №.3. С.345–357.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998б. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьёв с тлями-симбионтами // Доклады Академии наук. Т.359. №.4. С.572–574.
- Cherix D. 1987. Relation between diet and polyethism in *Formica* colonies // Basel: Behavior in social Insects. Vol.54. P.93–115.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The ants. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 732 p.
- Nixon G.E.J. 1951. The Association of Ants with Aphids and Coccids // London: Commonwealth Institute of Entomology. P.1–36.
- Novgorodova T.A. 2000. Ants impact on species diversity of aphids // Proceedings of I-st International Conference «Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia». Novosibirsk, Russia. Vol.3. Part 2. P.264–267.
- Offenberg J. 2001. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.49. P.304–310.
- Rosengren R., Sundström L. 1991. The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines: a ghost of mutualism past? // Huxley C.R., Culter D.F. (eds): Ant-plant interactions. Oxford University Press, New York. P.80–91.
- Schmutterer H. 1956. Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen-Trophobiose // Z. Angew. Entomol. Bd.39. Ht.2. S.178–185.