

Трофобиотические отношения между представителями  
отряда перепончатокрылых (Hymenoptera):  
муравьями (Formicidae) и личинками пилильщиц (Blasticotomidae)

Trophobiotic interactions between representatives  
of the order Hymenoptera:  
ants (Formicidae) and sawfly larvae (Blasticotomidae)

О.Б. Бирюкова\*, Т.А. Новгородова\*\*  
O.B. Biryukova\*, T.A. Novgorodova\*\*

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: \*Olya-bir@mail.ru, \*\*tanovg@yandex.ru.

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

**Ключевые слова:** Blasticotomidae, личинки пилильщиц, муравьи, трофобиоз.

**Key words:** Blasticotomidae, sawfly larvae, ants, trophobiotic interactions.

**Резюме.** Трофобиотические отношения муравьёв с личинками пилильщиц *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 впервые выявлены в Западной Сибири. Особенности образа жизни пилильщиц *B. filiceti*, а также их трофобиотические связи с муравьями исследованы на Алтае и в Новосибирской области. Установлено, что личинки обитают в кочедыжнике женском, щитовнике шартрском и страуснике. Муравьи собирают жидкие выделения личинок. Трофобиотические связи с личинками *B. filiceti* на Алтае выявлены для 14 видов муравьёв (*Formica* — 7, *Camponotus* — 2, *Lasius* — 2, *Myrmica* — 3), в Новосибирске — для 5 видов (*Formica* — 2, *Myrmica* — 2, *Lasius* — 1).

**Abstract.** Trophobiotic interrelationships of ants and sawfly larvae of *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 were recorded in Western Siberia for the first time. Peculiarities of their life and trophobiotic interactions with ants were investigated in Altai and Novosibirsk Oblast'. Sawfly larvae were found to inhabit *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. and *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Trophobiotic interactions with sawfly larvae were revealed for 14 ant species (*Formica* — 7, *Camponotus* — 2, *Lasius* — 2, *Myrmica* — 3) in Altai and for 5 ant species (*Formica* — 2, *Myrmica* — 2, *Lasius* — 1) in Novosibirsk.

## Введение

Трофобиотические отношения с разными насекомыми широко распространены среди муравьёв. Муравьи потребляют сладкие выделения насекомых-симбионтов, в свою очередь, обеспечивая им определённую степень защиты от врагов. До недавнего времени были известны трофобиотические отношения муравьёв с представителями только трёх отрядов насекомых: равнокрылых (Homoptera: Aphididae, Coccidae, Pseudococcidae, Membracidae, Cicadellidae, Aleyrodidae), клопов (Heteroptera:

Plataspidae, Coreidae, Pentatomidae) и бабочек (Lepidoptera: Lycaenidae). В симбиоз с муравьями вступает около 3200 видов тлей, что составляет около 60 % мировой фауны [Remaudière et al., 1997; Shingleton, 2001], а также около 6000 видов бабочек [Pierce et al., 2002] и несколько видов клопов [Waldkircher, 2004].

Недавно обнаружен трофобиоз муравьёв с представителями того же отряда перепончатокрылых, личинками пилильщиц семейства Blasticotomidae (рис. 1). Ранее пилильщиц рассматривали исключительно как объект хищничества муравьёв [Вержужский, 1981a]. Случаи трофобиотического взаимодействия муравьёв с личинками пилильщиц впервые были отмечены в Подмоскowie [Shcherbakov, 2006] и на территории Республики Алтай [Бирюкова и др., 2006].

Реликтовое семейство Blasticotomidae входит в состав надсемейства Tenthredinoidea [Расницын, 1980], в настоящее время распространено в Палеарктической и Ориентальной областях [Shinohara, 1983; Togashi, 1989; Wei, Nie, 1999], хотя в палеогене отмечено в Северной Америке [Meyer, 2003]. Современные виды известны только из Восточной Азии. Исключение представляет собой *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834. Этот вид широко распространён от Западной Европы до Дальнего Востока, где представлен соответственно подвидами *B. f. filiceti* Klug и *B. f. pacifica* Malaise, 1931 [Вержужский, 1981a]. Далее изученные нами личинки предварительно обозначаются как *B. filiceti* без уточнения подвида (рис. 2).

Цель работы — исследование экологических особенностей пилильщиц *B. filiceti*, которые лежат в основе их симбиоза с муравьями.



Рис. 1. Трофобиоз муравьёв *Myrmica rubra* L. с личинками папоротникового пилильщика *Blasticotoma filiceti* (фото: Новгородова Т.А.).

Fig. 1. Trophobiosis of *Myrmica rubra* L. ants and larva of fern sawfly *Blasticotoma filiceti* (photo by Novgorodova T.A.).

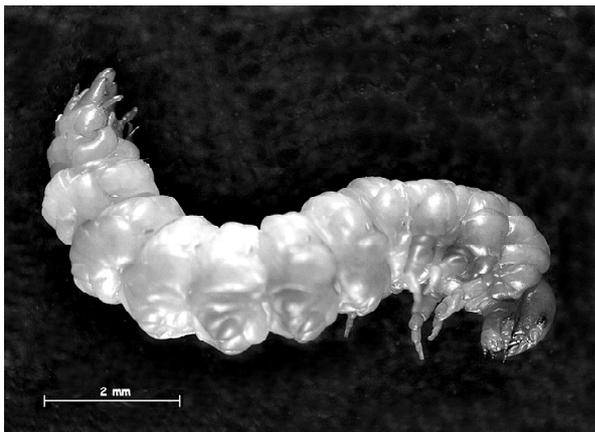


Рис. 2. Личинка папоротникового пилильщика.

Fig. 2. Larva of fern sawfly.



Рис. 3. Характерные изменения вайи (потемнения, отверстия), а также выделения личинок в местах расположения личинок папоротниковых пилильщиков (фото: Новгородова Т.А.).

Fig. 3. Typical signs of fern sawfly larvae living (frond changes and deformations: dark sites, holes and larvae excretions on the fronds) (photo by Novgorodova T.A.).

## Материалы и методы

Исследования проводили в мае–сентябре 2006–2007 гг. в пихтово-кедровых лесах в окрестностях п. Артыбаш (Республика Алтай) и в рекреационных берёзово-сосновых разнотравных лесах г. Новосибирск. Для детальных исследований было выбрано 3 участка на Алтае и 13 в Новосибирске. Характеристики участков приведены в таблице 1.

Для приблизительной оценки численности личинок на участках и заселённости папоротников разных видов выявили характерные признаки обитания личинок: изменения вайи (потемнения, отверстия), выделения личинок в местах их расположения, а также присутствие муравьёв (рис. 3).

Проведено вскрытие предполагаемых мест расположения личинок пилильщиков — вай с характерными изменениями, при этом отмечали наличие выделений личинок, хода, а также наличие в нём живой или мёртвой личинки. Вскрытие проводили: на Алтае с середины июля до начала сентября в 2006 и в августе 2007 г., в Новосибирске — в августе 2007 г. Всего вскрыто 1147 потемневших участков вай: на Алтае — 900 в кочедыжнике (428 вай), 28 в щитовнике шартрского (19), 2 в страуснике (2), в Новосибирске — 170 в кочедыжнике (77 вай) и 44 в страуснике (21).

Для выявления личинок пилильщиков и трофобических связей с муравьями проводили осмотр всех папоротников, при этом проводили учёт вай с характерными признаками обитания личинок, а также подсчитывали количество подобных участков на вайе. В случае присутствия муравьёв, собирали по несколько экземпляров и фиксировали в 70 % спирте. Для того чтобы проследить за изменением численности личинок пилильщиков на исследованных участках, в Новосибирске в июле–августе проведено по 3–5 учётов вай с характерными изменениями на 5 участках. Обычно, после ухода личинок, вайи обламываются в местах расположения их ходов. Подобные вайи не учитывали.

Заселённость папоротника личинками пилильщиков оценивали как долю вай с характерными признаками обитания личинок от количества обследованных вай (%). Всего осмотрено: на Алтае — около 21150 вай папоротников, в Новосибирске около 15000 (табл. 1). Для расчёта заселённости вай папоротника использовали данные на момент максимальной заселённости папоротника пилильщиком.

Посещаемость муравьями личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов, сравнивали с помощью z-теста (сравнение долей с учётом поправки Йотсена) [Гланц, 1999].

Наблюдения за поведением насекомых при взаимодействии проведены на примере личинок, посещаемых муравьями *Formica polyctena* и *Myrmica rubra*. Исследования сопровождалось групповым (135 особей) и индивидуальным (510) мечением. Всего помечено: *F. polyctena* — 425 особей,

Таблица 1. Материал, собранный на рабочих участках на Алтае (А) и в Новосибирске (Н)  
Table 1. Material gathered on working sites in Altai (A) and in Novosibirsk (H)

Участок	Площадь, м <sup>2</sup>	Количество обследованных вай / количество признаков обитания личинок <i>B. filiceti</i>				
		Кочедыжник женский	Страусник	Щитовник шартрский	Телиптерис болотный	Орляк
1А	4900	8500 / 637	1400 / 2	1500 / 114	1900 / 0	43 / 0
2А	800	900 / 86	-	-	-	-
3А	725	1400 / 204	-	-	-	-
4Н	700	1400 / 64	-	-	67 / 0	190 / 0
5Н	25	450 / 194	-	-	-	-
6Н	40	140 / 99	-	-	-	-
7Н	225	600 / 78	700 / 77	-	-	-
8Н	150	380 / 84	225 / 0	-	-	-
9Н	150	350 / 126	360 / 13	-	-	150 / 0
10Н	200	80 / 3	-	-	-	1400 / 0
11Н	225	400 / 57	-	-	-	-
12Н	100	-	128 / 15	-	-	-
13Н	150	760 / 21	190 / 8	-	-	-
14Н	225	-	-	-	-	760 / 0
15Н	100	85 / 0	595 / 1	-	-	-
16Н	300	870 / 63	500 / 7	-	-	-

*M. rubra* — 220. Время наблюдений составило около 100 часов: *F. polyclteta* — 60, *M. rubra* — 40.

Статистическую обработку проводили с помощью программы Microsoft Excel.

## Результаты

### ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ ЛИЧИНОК *B. FILICETI*

На исследованной территории отмечены папоротники 5 видов (кочедыжник женский — *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, щитовник шартрский — *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р., страусник — *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., орляк — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, телиптерис болотный — *Thelypteris palustris* Schott: на Алтае — 5, в Новосибирске — 4 (все за исключением щитовника шартрского).

Личинки пилильщиков найдены: на Алтае в папоротниках трёх видов (кочедыжник женский, щитовник шартрский, страусник), в Новосибирске — только в кочедыжнике женском и страуснике. В вайях орляка и телиптериса болотного личинки не были найдены ни на Алтае, ни в Новосибирске. Заселённость вай папоротников на исследованных участках составила (%): на Алтае для кочедыжника женского —  $3,43 \pm 2,50$  ( $n=19$ ), щитовника —  $4,6$  ( $n=1$ ), страусника —  $0,29$  ( $n=1$ ); в Новосибирской области заселённость кочедыжника —  $4,35 \pm 3,08$  ( $n=10$ ), страусника —  $1,31 \pm 1,55$  ( $n=7$ ).

Личинки *B. filiceti* развиваются из яиц, отложенных имаго в стержень вайи папоротника. Вскрытие вай с признаками обитания личинок показало, что они развиваются внутри короткого хода, который едва превышает длину личинки (рис. 4). Пита-

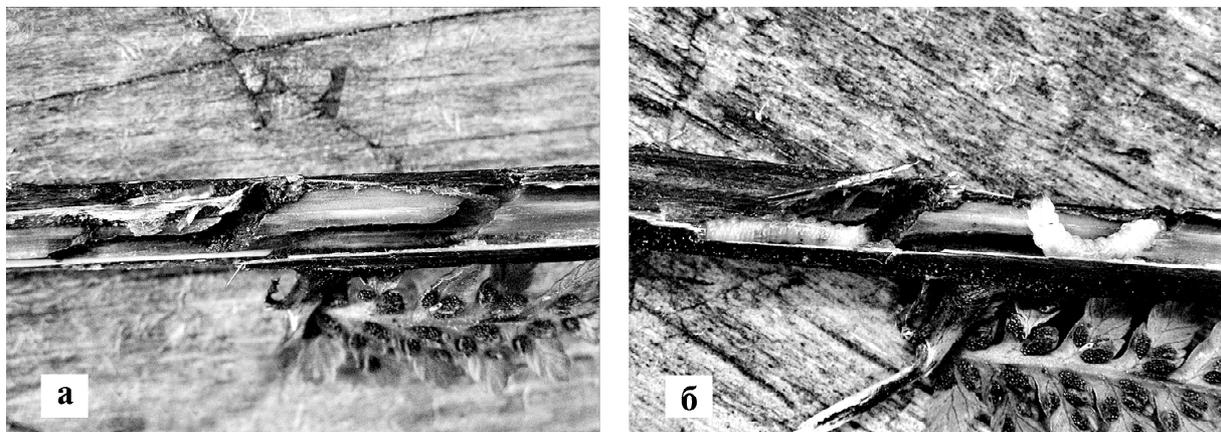


Рис. 4. Ходы (а) и расположение личинок *Blasticotoma filiceti* (б) внутри вай (фото: Бирюкова О.Б.).

Fig. 4. Tunnels (a) and disposition of *Blasticotoma filiceti* larvae (б) inside fronds (photo by Biryukova O.B.).

ние происходит, по-видимому, главным образом за счёт соков растения. В местах расположения личинок папоротник темнеет. Со временем личинки проделывают отверстия в вайе, которые служат для дыхания и выделения экскрементов. Диаметр отверстий со временем увеличивается, чему способствуют как личинки, так и муравьи, подгрызая папоротник с внешней стороны.

Последние сегменты брюшка личинки имеют ряд морфологических особенностей. На 8 и 9 сегментах находятся мягкие заострённые выросты, функции которых остаются невыясненными. Возможно, они участвуют в формировании и удалении экскретов, во взаимодействии с муравьями и/или выполняют сенсорные функции. Последний сегмент брюшка имеет слегка вогнутую форму и окаймлён склеротизированными зубцами, подобно «тачке» на заднем конце тела короедов и некоторых других древотрущих жуков. Вероятно, это приспособление также служит для удаления экскрементов из хода.

В одной вайе может развиваться разное количество личинок, при этом ходы близко расположенных личинок иногда соединяются. На вайях кочедыжника женского встречается: на Алтае до 6 личинок (в среднем  $2,02 \pm 1,04$ ,  $n=507$ ), в Новосибирске до 10 личинок (в среднем  $3,34 \pm 1,75$ ,  $n=79$ ), на вайях щитовника — до 3 ( $1,29 \pm 0,60$ ,  $n=90$ ) на Алтае, страусника — до 8 ( $3,00 \pm 1,91$ ,  $n=19$ ) в Новосибирске.

Как показало вскрытие вай кочедыжника, страусника и щитовника шартрского количество предполагаемых мест обитания личинок соответствует количеству ходов, сформировавшихся в результате

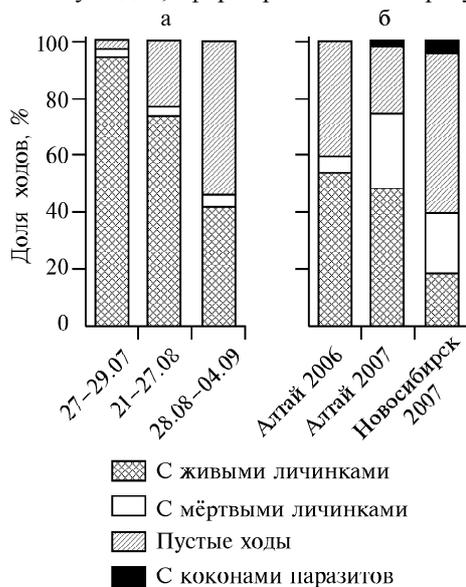


Рис. 5. Результаты вскрытия участков вай с характерными изменениями (потемнения и отверстия). а — вскрытие вай кочедыжника женского на Алтае, б — вскрытие вай с личинками, непосещаемыми муравьями.

Fig. 5. The results of unsealing (dissections) of fronds' parts with typical signs of larvae living (dusky sites and holes). а — *Athyrium filix-femina* in Altai Region, б — the dissections of fronds with larvae untended by ants.

жизнедеятельности личинок *B. filiceti*. При вскрытии участков вай с признаками обитания личинок у кочедыжника женского (1070), щитовника (28), страусника (46) обнаружено 1054, 28 и 46 ходов, соответственно. Соотношение количества характерных изменений вайи (потемнения и отверстия) и найденных ходов, сформировавшихся в результате обитания личинок пилильщиков, составило: у кочедыжника — 0,99, у страусника и щитовника шартрского по 1. Таким образом, выявленные признаки в значительной степени упрощают процесс поиска личинок.

Первые единичные находки личинок пилильщиков были сделаны в первой декаде июля, как на Алтае, так и в Новосибирске. В Новосибирске к 15 июля на 5 исследованных участках количество характерных изменений вай (отверстия и потемнения) на 1 м<sup>2</sup> составило  $0,76 \pm 0,99$  ( $n=5$ ), при этом заселённость папоротника личинками —  $1,47 \pm 1,10$  % ( $n=5$ ). Наибольшее количество характерных изменений вай на тех же участках отмечено во второй половине июля ( $2,34 \pm 3,03$  шт./м<sup>2</sup>;  $n=5$ ), заселённость папоротника при этом составила  $2,78 \pm 2,37$  % ( $n=5$ ). На Алтае путём вскрытия вай показано, что в этот период наблюдается наибольшее количество ходов с живыми личинками (рис. 5а). Доля живых личинок составила 93,94 % от 67 найденных ходов. По-видимому, во второй половине июля наблюдается пик численности личинок. К концу июля — началу августа имаго пилильщиков заканчивают откладку яиц и дальнейшее появление новых личинок не наблюдается. В конце августа — начале сентября личинки начинают покидать ходы и уходить в почву, после чего вайи часто обламываются и высыхают. К этому времени количество признаков обитания личинок на участках Новосибирска почти не изменилось по сравнению с июлем ( $2,25 \pm 3,18$  шт./м<sup>2</sup>;  $n=5$ ), заселённость вай также снизилась незначительно  $2,64 \pm 2,20$  % ( $n=5$ ). Однако результаты вскрытия вай с признаками обитания личинок показали, что количество живых личинок в ходах существенно уменьшилось. В этот период количество ходов с живыми личинками составило лишь 39,13 % (от 226 исследованных ходов), при этом количество пустых ходов, а также с мёртвыми личинками и коконами паразитов оказалось значительным и составило 41,30 % и 18,14 %, соответственно. Сходные данные получены на Алтае. В этот период отмечено наименьшее количество ходов с живыми личинками (41,18 % от 85 найденных ходов), в то время как количество пустых ходов составляет более половины исследованных (54,12 %). Количество ходов с мёртвыми личинками на Алтае в июле–сентябре 2006 г. оказалось незначительным и составило от 2 до 7 % (рис. 5а). Таким образом, к сентябрю численность пилильщиков в вайях папоротников снижается. Это связано с уходом личинок в почву, где происходит их дальнейшее развитие [Ермоленко, 1972]. Нам удалось пронаблюдать за тем, как личинки *B. filiceti*

покидают вайи. Личинка выдвигает наружу заднюю часть тела, некоторое время (около минуты) выжидает, затем выползает полностью, падает на землю и быстро зарывается в подстилку. Глубина, на которой личинки зимуют, пока не установлена.

#### ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЁВ И ЛИЧИНОК ПИЛИЛЬЩИКОВ *B. FILICETI*

У личинок папоротниковых пилильщиков было обнаружено три типа выделений: жидкие, твёрдые и пенистые. Именно жидкие выделения личинок привлекают муравьёв. Твёрдые и пенистые фракции, которые располагаются рядом с отверстием, муравьи не собирают. Следует отметить, что твёрдые выделения были отмечены только на Алтае, в Новосибирске не обнаружены. Пенистые выделения на исследованной территории встречаются крайне редко. Наличие таких выделений было отмечено лишь для 11 личинок, обитавших в кочедыжнике женском (по 5 личинок на Алтае и в Новосибирске) и в страуснике (1 личинка в Новосибирске), что во всех случаях составило менее 1 % от исследованных личинок. Вопрос о том, что представляют собой пенистые выделения, и в каком случае личинки их продуцируют, остаётся открытым.

На Алтае трофобиотические связи с личинками пилильщиков выявлены для 14 видов муравьёв из 4 родов (*Formica*, *Camponotus*, *Lasius*, *Myrmica*), в Новосибирске — для 5 видов из 3 родов (*Formica*, *Myrmica*, *Lasius*) (табл. 2).

Значимые отличия в посещаемости муравьями личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов, были выявлены только на Алтае. Посещаемость личинок, обитающих в кочедыжнике, оказалась значительно выше, чем в щитовнике шартрского: доля личинок с муравьями составила 48,32 и 23,68 %, соответственно ( $z_{\text{стат}}=5,42 > z_{\text{крит}}=2,58$ ;  $p < 0,01$ ). В Новосибирске достоверных отличий в посещаемости личинок пилильщиков, обитающих в кочедыжнике и страуснике не обнаружено, доля личинок с муравьями составила 27,27 и 19,05 %, соответственно ( $z_{\text{стат}}=0,95 < z_{\text{крит}}=1,97$ ;  $p < 0,05$ ).

Установлено, что далеко не все личинки посещаются муравьями. Доля непосещаемых участков вай с характерными признаками обитания личинок составила: в Новосибирске в 2007 г. — 73,71 % (от исследованных 350), на Алтае в 2006 и 2007 гг. — 64,89 % ( $n=319$ ) и 54,60 % ( $n=1044$ ), соответственно. Вскрытие подобных участков показало, что в ходах часто встречаются живые личинки, которые составили существенную долю от исследованных ходов: на Алтае в 2006 и 2007 гг. 54,11 % (или 112 особей) и 39,75 % (219 особей), соответственно; в Новосибирске в 2007 г. — 18,07 % (30 личинок) (рис. 5б). Таким образом, есть основания полагать, что личинки *B. filiceti* достаточно успешно могут существовать и без муравьёв, а их взаимодействие с муравьями носит факультативный характер.

Таблица 2. Трофобиотические связи муравьёв и личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов

Table 2. Trophobiotic interactions of ants and sawfly larvae living in different species of ferns

№ п/п	Вид муравьёв	Алтай			Новосибирск	
		кж	щш	стр	стр	кж
1	<i>Formica (Formica) polyctena</i> Först.	+	+	+	-	+
2	<i>F. (F.) truncorum</i> F.	+	-	-	-	-
3	<i>F. (F.) rufa</i> L.	+	-	-	-	-
4	<i>F. (F.) aquilonia</i> Yarr.	+	-	-	-	-
5	<i>F. (F.) lugubris</i> Zett.	+	-	-	-	-
6	<i>F. (Serviformica) fusca</i> L.	+	-	-	-	+
7	<i>F. (Coptoformica) exsecta</i> Nyl.	+	-	-	-	-
8	<i>Myrmica rubra</i> L.	+	-	-	+	+
9	<i>M. ruginodis</i> Nyl.	+	+	-	-	+
10	<i>M. scabrinodis</i> Nyl.	-	-	+	-	-
11	<i>Lasius niger</i> L.,	+	-	-	-	-
12	<i>L. plathytorax</i> Seif.	+	-	-	+	+
13	<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzs.	+	-	-	-	-
14	<i>C. herculeanus</i> Ruzs.	+	-	-	-	-

Примечание. Папоротники: кж — кочедыжник (*Athyrium filix-femina*), стр — страусник (*Matteuccia struthiopteris*), щш — щитовник (*Dryopteris carthusiana*).

Note. Ferns: кж — *Athyrium filix-femina*, стр — *Matteuccia struthiopteris*, щш — *Dryopteris carthusiana*.

#### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МУРАВЬЁВ И ЛИЧИНОК *B. FILICETI*

Муравьи собирают выделения личинок либо непосредственно в момент экскреции, либо соскребают подсохшие капли с растения. Муравьи разных видов обычно не встречаются на одних и тех же вайях. Исключение составляют муравьи *F. fusca*, которые отмечены на растениях с личинками, посещаемыми *Myrmica*, *Formica*, *Lasius*. Они собирали выделения личинок в тот момент, когда других муравьёв не оказывалось рядом. Кроме того, отмечено три случая, когда муравьи *Myrmica* разных видов одновременно находились на одних и тех же вайях.

Взаимодействие муравьёв с личинкой определяется образом жизни последней. Все контакты происходят около отверстий в вайе папоротника (рис. 6). В ожидании появления выделений муравьи обследуют растение или курсируют по стеблю от одной личинки к другой. В это время они могут соскребать остатки сладкой жидкости, оказавшейся на стебле папоротника вокруг отверстий. Момент выделения жидких экскрементов хорошо заметен по появлению жидкости внутри хода (создаётся впечатление, что весь ход заполнен жидкостью). По-видимому, личинка может некоторое время удерживать выделенные капли с помощью приспособлений на последних сегментах брюшка. В это время муравьи собираются вокруг отверстий с жидкостью, при этом они ведут себя так же, как на

кормушках с сахарным сиропом. По нашим наблюдениям, количество фуражиров (сборщиков), одновременно присутствующих на стебле, может достигать у *Formica* s.str. 20 особей, у *Myrmica* — 30. Подобные ситуации характерны для вай с несколькими личинками.

Наблюдения показали, что личинки старших возрастов периодически высовываются из хода (выдвигают наружу хвостовой отдел, 3–4 сегмента) на несколько секунд (3–45 с). В этом случае муравьи обычно активно постукивают личинку антеннами, соскребая с неё остатки жидкости. Поведение муравьёв при этом напоминает действия фуражиров, ухаживающих за тлями.

Для муравьёв рода *Myrmica* и *L. platythorax* отмечены случаи посещения, опустевших (покинутых личинками) ходов *B. filiceti* в кочедыжнике женском на Алтае и в Новосибирске. По-видимому, муравьи собирали остатки жидких выделений пилильщиков, соскребая их с поверхности, а также отгрызая кусочки растения внутри хода. Подобное поведение зарегистрировано для муравьёв: *Myrmica* — 5,98 % случаев от количества ходов личинок, посещаемых этими муравьями (144) и для *L. platythorax* — 11,11 (от 9 ходов).

## Обсуждение

Трофобиотические отношения муравьёв с различными насекомыми издавна привлекали внимание исследователей [Nixon, 1951; Way, 1963; Pierce et al., 2002; Новгородова, 2004], однако взаимодействие муравьёв с личинками пилильщиков было открыто параллельно разными авторами совсем недавно [Shcherbakov, 2006; Бирюкова и др., 2006].

Симбиотические отношения между представителями одного отряда явление редкое, при этом оказалось, что трофобиоз муравьёв с личинками пилильщиков достаточно широко распространён. Так, случаи взаимодействия отмечены в европейской части России в Подмоскowie [Shcherbakov, 2006], Германии [Liston, 2007], а также в Западной Сибири на территории Республики Алтай и в Новосибирской области [Бирюкова и др., 2006; Бирюкова, 2007].

На Алтае личинки пилильщиков найдены в папоротниках трёх видов (кочедыжник женский, щитовник шартрский, страусник), в Новосибирске только в кочедыжнике женском и страуснике. Известно, что в европейской части ареала *B. filiceti* встречается в орляке [Ермоленко, 1972], однако на исследованной территории в ваях орляка личинки не были найдены ни на Алтае, ни в Новосибирске. Это согласуется с данными, полученными в Прибайкалье, где для *B. filiceti* отмечена связь только с кочедыжником женским [Вержужский, 1981б].

В ходе исследований выявлены характерные признаки обитания личинок (изменения вайи — потемнения, отверстия, а также выделения личинок в местах их расположения), которые позволяют



Рис. 6. Взаимодействие *F. polyctena* Först. с личинкой *Blasticotoma filiceti* (фото: Новгородова Т.А.).

Fig. 6. Interactions of *F. polyctena* Först. and sawfly larvae of *Blasticotoma filiceti* (photo by Novgorodova T.A.).

проводить приблизительную оценку численности личинок (без вреда для последних). Как на Алтае, так и в Новосибирске личинки пилильщиков появляются в первой декаде июля. Наибольшая их численность отмечена во второй половине июля – начале августа. Это согласуется с данными Б.Н. Вержужского, по которым лёт пилильщика *Blasticotoma filiceti* в Прибайкалье приходится на конец июня – начало июля [Вержужский, 1981б]. В конце августа – начале сентября численность личинок пилильщиков снижается. Это связано с уходом личинок в почву, где происходит их дальнейшее развитие.

Что касается выделений личинок *B. filiceti*, то по данным Вержужского [1981а] отверстия ходов личинок пилильщиков семейства Blasticotomidae обычно окружены пеной (Европа, Кемеровская обл., Красноярский край, Иркутская обл., Южное Приморье). Однако на исследованной нами территории пенистые выделения встречаются крайне редко и не привлекают муравьёв, которые собирают только жидкие выделения личинок *B. filiceti*.

На Алтае взаимодействие с личинками отмечено для значительно большего количества видов муравьёв, чем в Новосибирске (14 и 5, соответственно). Вероятно, это связано с распределением кочедыжника и страусника на исследованной территории. На Алтае кочедыжник женский растёт относительно равномерно и занимает значительную часть площади. В связи с этим личинки *B. filiceti* оказываются более доступными для потребителей их выделений. Личинки папоротникового пилильщика встречаются на Алтае значительно чаще, чем в Новосибирске, где кочедыжник и страусник растут мелкими смешанными группами по 7–40 кустов, удалёнными друг от друга на значительные расстояния (более 500 м), при этом основную часть площади занимает орляк, в котором личинки *B. filiceti* не отмечены. С одной стороны, в Новосибирске

личинки оказываются доступны лишь тем муравьям, в пределах чьих кормовых территорий они оказались. С другой стороны, это приводит к высокой плотности поселений личинок (до 10 личинок на вайю) в местах произрастания кочедыжника и страусника, при этом замечено, что личинок на подобных участках активно посещают не только разные муравьи, но и другие насекомые, в частности мухи и осы.

Наблюдения за поведением насекомых при взаимодействии показали, что муравьи охраняют своих симбионтов, по крайней мере, от муравьёв других видов. Для *F. fusca* отмечены случаи «воровства»: они дежурят на соседних вайях и поджидают удобного момента, а когда личинка остаётся без присмотра, собирают выделения. Подобное поведение муравьёв подрода *Serviformica* отмечалось и ранее, когда они «воровали» падь тлей, обслуживаемых муравьями других видов [Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2002]. Поведение муравьёв непосредственно при сборе выделений личинок сходно с тем, как они ведут себя на углеводных кормушках. Муравьи окружают отверстия в вайе со всех сторон и наполняют зобики жидкостью. По предварительным данным, процесс транспортировки пади в гнездо отличается у разных видов и нуждается в детальном исследовании.

Привлекательность выделений личинок *B. filiceti* в качестве дополнительного источника углеводной пищи для муравьёв, по-видимому, определяется несколькими факторами. Объём экскретируемой личинками жидкости значительно превышает выделения тлей, при этом личинки располагаются на небольшой высоте, что сокращает энергетические затраты на доставку пади в гнездо. Кроме того, сбор выделений личинок по сравнению с выделениями тлей не требует специальных навыков. Личинки, почти всё время находящиеся внутри вайи, представляют собой для муравьёв подобие сахарных кормушек. Непосредственное взаимодействие насекомых обычно возможно только в моменты выхода личинки из хода. В целом, выделения личинок пилильщиков *B. filiceti* являются важным источником углеводной пищи для муравьёв. В связи с этим, вопросы, связанные с трофобиозом муравьёв и личинок папоротниковых пилильщиков, в частности, особенностей биологии *Blasticotomidae* и поведения насекомых при взаимодействии, требуют дальнейшего детального исследования.

## Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность А.П. Расницыну за консультации и ценные замечания при проведении исследований и обсуждении результатов. Работа выполнена под руководством д.б.н., проф. Ж.И. Резниковой при финансовой поддержке РФФИ (06-04-48288), Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

## Литература

- Бирюкова О.Б. 2007. Трофобиотические отношения муравьёв с личинками пилильщиков семейства *Blasticotomidae* // Исследования по перепончатокрылым насекомым. М.: КМК. С.197–204.
- Бирюкова О.Б., Расницын А.П., Новгородова Т.А. 2006. К вопросу о симбиотических отношениях муравьёв с разными насекомыми // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока в рамках Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 20–24 сентября 2006 г. Новосибирск. С.203–205.
- Вержуцкий Б.Н. 1981а. Растительные насекомые в экосистемах Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 302 с.
- Вержуцкий Б.Н. 1981б. Трофические связи пилильщиков с папоротниками Сибири и Дальнего Востока // Фауна и экология членистоногих Сибири. Материалы V совещания энтомологов Сибири. С.25–27.
- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика. 459 с.
- Ермоленко В.М. 1972. Рогохвосты та пилильщики // Фауна Украині. Т.10. Вып.2. Київ: Наукова думка. 203 с.
- Новгородова Т.А. 2002. Этологические аспекты взаимодействия муравьёв и тлей. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 22 с.
- Новгородова Т.А. 2004. Симбиотические взаимоотношения муравьёв и тлей // Журнал общей биологии. Т.65. No.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. No.3–4. С.239–245.
- Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т.174. М.: Наука. 192 с.
- Liston A. D. 2007. Zur Biologie und Vorkommen von *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 (Hymenoptera, Blasticotomidae) in Brandenburg und Berlin // Nachrichten und Berichte. Bd.51. No.2. S.95–99.
- Meyer H.W. 2003. The fossils of Florissant. Washington–London: Smithsonian books. 258 p.
- Nixon G.E.J. 1951. The association of ants with aphids and coccids. London: Commonwealth Institute of Entomology. 36 p.
- Pierce N.E., Braby M.F., Heath A., Lohman D.J., Mathew J., Rand D.B., Travassos M.A. 2002. The ecology of ant association of the Lycaenidae (Lepidoptera) // Annu. Rev. Entomol. No.47. P.733–771.
- Remaudière G., Remaudière M. 1997. Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphididae). Paris: INRA. 473 p.
- Shcherbakov D.E. 2006. Fern sawfly larvae *Blasticotoma fuliceti* Klug, 1834 (Hymenoptera: Blasticotomidae) are visited by ants: a new kind of trophobiosis // Russian Entomol. J. No.16. P.67–72.
- Shingleton A.W. 2001. The Evolution of Ant-Aphid Interactions. This dissertation is submitted for the degree of Doctor of Philosophy. 279 p.
- Shinohara A. 1983. Discovery of the families Xyelidae, Pamphiliidae, Blasticotomidae, and Orussidae from Taiwan, with description of four new species (Hymenoptera: Symphyta) // Proceedings of the entomological Society of Washington, Washington. Vol.85. No.2. P.309–320.
- Togashi I. 1989. Japanese sawflies of the family Blasticotomidae (Hymenoptera: Symphyta) // Proceedings of the entomological Society of Washington. Vol.91. No.3. P.406–413.
- Waldkircher G.M., Webb M.D., Maschwitz U. 2004. Description of a new shieldbug (Heteroptera: Plataspidae) and its close association with a species of ant (Hymenoptera: Formicidae) in Southeast Asia // Tijdschrift voor Entomologie. Vol.147. P.21–28.
- Way M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // Ann. Rev. Entomol. Vol.8. P.307–344.
- Wei M., Nie H. 1999. New species of Blasticotomidae (Hymenoptera: Blasticotomorpha) from China with keys to known genera and species of the family // Entomotaxonomia. La Revue de Systematika Entomologia. Wugong. T.21. No.1. P.51–59.