

Углеводные ресурсы муравьёв на золоотвалах ТЭЦ
на начальных этапах самовосстановления:
предварительные данные

Carbohydrate resources used by ants at ash dumps of combined
heat and power plant at the initial stages of self-revegetation:
preliminary data

Т.А. Новгородова
Т.А. Novgorodova

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: tanovg@yandex.ru.
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk
630091 Russia.

Ключевые слова: нарушенные территории, самовосстановление, золоотвалы ТЭЦ, тли, муравьи, трофобиоз, углеводы, Новосибирск.

Key words: disturbed territories, self-restoration, ash dumps of CHPP, aphids, ants, trophobiosis, carbohydrates, Novosibirsk.

Резюме. Представлены предварительные данные по видовому составу тлей и трофобиотическим связям этих насекомых с муравьями, сформировавшимся на территории золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска (55°00' N, 83°04' E) на начальных этапах самовосстановления. Исследования проводились в июле–сентябре 2017 г. на территории нерекультивированной секции золоотвала № 1, разделённой на три зоны с разной степенью увлажнения грунта и соответствующими растительными сообществами. Сбор материала во всех зонах осуществлялся сходным образом: на маршрутах (1 км, шириной 3 м) и 5 площадках (10×10 м). Выявлено 11 видов тлей, включая 6 мирмекофильных видов. *Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898) и *Therioaphis (Rhizoberlesia) riehmi* (Börner, 1949) впервые отмечены на территории Западной Сибири и России. Основными поставщиками углеводной пищи для муравьёв являлись тли, обитающие на полыни (*Titanosiphon dracunculi* Nevsky, 1928), корнях злаков (*Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898), *Anoecia corni* (Fabricius, 1775)) и доннике (*Aphis craccivora* Koch, 1854). Кроме того, муравьи активно собирали падь немирмекофильных тлей (*Macrosiphoniella artemisiae* (Boyer de Fonscolombe, 1841), *Uroleucon sonchi* (Linnaeus, 1767) и *Hyperomyzus lactucae* (Linnaeus, 1758)) и нектар на цветах одуванчика (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.) и донника (*Melilotus albus* Medik.). Есть основания полагать, что важную роль в питании муравьёв может также играть сок злаков. Однако эта гипотеза требует дополнительных исследований.

Abstract. Preliminary results of the first investigation of aphid species composition and ant-aphid trophobiotic interactions formed at the ash dump of the Novosibirsk CHPP (55°00' N, 83°04' E) at the initial stages of its self-revegetation are presented. Investigations were carried out during July–September 2017 at the unreclaimed section of ash dump No 1 divided into three zones according to ground humidity and the plant associations. Material was collected in a similar

way for surveys along a 1 km transect, and within five 10 x 10 m quadrats) for each of these zones. In all, 11 aphid species (including 6 myrmecophilous ones) were registered, and *Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898) and *Therioaphis (Rhizoberlesia) riehmi* (Börner, 1949) are recorded for Western Siberia and Russia for the first time. The main suppliers of carbohydrate food for ants appeared to be myrmecophilous aphids inhabiting *Artemisia* spp. (*Titanosiphon dracunculi* Nevsky, 1928), *Melilotus* spp. (*Aphis craccivora* Koch, 1854), and roots of cereals (*Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898), *Anoecia corni* (Fabricius, 1775)) and. In addition, ants collected honeydew of non-myrmecophilous aphids (*Macrosiphoniella artemisiae* (Boyer de Fonscolombe, 1841), *Uroleucon sonchi* (Linnaeus, 1767) and *Hyperomyzus lactucae* (Linnaeus, 1758)) and floral nectar of *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. and *Melilotus albus* Medik. Sap of cereals is also considered to play an important role in the diet of ants inhabiting ash dumps, but this hypothesis requires additional research.

Введение

Активная деятельность человека часто приводит к нарушению естественных биоценозов вплоть до появления техногенных пустынь. Одним из наиболее ярких примеров таких территорий являются золоотвалы ТЭЦ, которые используются для складирования отходов сжигания угля — золошлаков. Располагаясь в пределах городов, отработавшие свой срок золоотвалы представляют собой источник потенциальной опасности как для окружающей среды (воздушная среда и грунтовые воды), так и здоровья человека [Haynes, 2009; Pan et al., 2011; Maiti, Prasad, 2016]. Эффективное восстановление нарушенных территорий требует детального изучения особенностей формирования и функци-

онирования пионерных сообществ растений и животных в этих условиях.

Среди первых обитателей нарушенных территорий, включая техногенные ландшафты, важное место занимают муравьи, активно участвующие в почвообразовательных процессах [Ottonetti et al., 2006; Frouz, Jílková, 2008; Blinova et al., 2015; Jílková et al., 2017]. Однако масштабы поселений муравьёв на таких территориях в значительной степени определяются наличием доступных пищевых ресурсов. Для поддержания жизнедеятельности семьи муравьям необходимы как белковая, так и углеводная пища. Белок используется, главным образом, для выращивания расплода, а углеводы представляют собой важный энергоресурс для взрослых особей [Dlussky, 1967; Hölldobler, Wilson, 1990; Zakharov, 2015]. Экспериментальным путём показано, что отсутствие или острый дефицит углеводов приводит к резкому снижению численности семьи муравьёв, а в конечном итоге — к её гибели [Boevé, Wäckers, 2003]. Есть все основания полагать, что в условиях нарушенных ландшафтов наличие именно углеводных ресурсов, во многом определяет жизнеспособность и темпы формирования пионерных сообществ муравьёв.

Спектр источников углеводной пищи, которые обычно используют муравьи в естественных биоценозах, довольно широк. Это богатые углеводами выделения различных насекомых, нектар цветов и экстрафлоральных нектарников, а также сок древесных растений в весенний период [Dlussky, 1967; Delabie, 2001; Pierce et al. 2002; Oliver et al., 2008; Zakharov, 2015]. При этом одним из главных поставщиков углеводной пищи для муравьёв являются тли [Delabie, 2001; Oliver et al., 2008]. Однако как видовой состав тлей нарушенных ландшафтов, так и вопрос о том, благодаря каким ресурсам, пригодным для получения углеводов, муравьям удаётся выживать на начальных этапах заселения техногенных пустошей, до сих пор остаются практически не изученными.

Основная цель данной работы — изучить таксономический состав тлей, трофобиотические связи этих насекомых с муравьями на начальных этапах самовосстановления старых золоотвалов ТЭЦ, выявить ключевые элементы тритрофического взаимодействия муравьёв, тлей и растений, а также дополнительные ресурсы углеводной пищи, которые используют муравьи пионерных сообществ золоотвалов.

Материал и методы

Исследования проводились в июле–сентябре 2017 г. на золоотвале № 1 ТЭЦ-5 г. Новосибирска (55.000 N, 83.068 E). Подача золошлакового материала была прекращена в 2008 г., после чего для предотвращения пыления золоотвала до 2010 года на его поверхности постоянно поддерживалось зеркало воды. Данный объект (около 41,4 га) состоит из двух секций, разделённых дамбой. Одна из секций (около

17,7 га) была оставлена под естественное самовосстановление без нанесения потенциально-плодородных пород почвы и представляет собой уникальную модель для изучения формирования пионерных сообществ и межвидовых связей практически «с нуля». Именно эта территория была выбрана для проведения исследований.

Подробная характеристика фитоценозов и почвы на исследованной территории приведена в работе Н. Шеремет с соавторами [Sheremet et al., 2018]. На территории нерекультивированной секции данного золоотвала чётко выделяются зоны с разной степенью увлажнения грунта и соответствующими растительными сообществами: 1 — сухая зона (полевая влагоёмкость в слое 0–20 см — менее 10,5 %) с разнотравно-вейниковой с облепихой открытой группировкой; 2 — умеренно увлажнённая зона (27–32 %) с доннико-вейниковым сообществом; 3 — влажная зона (более 39 %) с полевицево-вейниковым сообществом [Sheremet et al., 2018].

Во всех зонах золоотвала исследования проводились сходным образом. Для выявления видовой состава тлей, а также спектра используемых углеводных ресурсов, включая трофобиотические связи этих насекомых, проводили тщательный осмотр растений на маршрутах (длиной 1 км и шириной 3 м) и 5 площадках (10x10 м). В поисках тлей на площадках у растений осматривали как надземную, так и подземную части, на маршрутах осмотр корневой части растений проводили только при наличии земляных выбросов или ходов у основания растения. Отмечали число и состав тлей в колонии, число колоний тлей, в том числе посещаемых муравьями для сбора пади, а также использование муравьями других ресурсов для получения углеводов (в частности, посещение флоральных нектарников). Насекомых фиксировали в 70 % спирте. Всего было собрано 263 пробы.

Препараты тлей были изготовлены по стандартной методике с использованием жидкости Фора. При определении тлей было использовано несколько источников [Heie, 1986; Quednau, 2003; Blackman, Eastop, 2006]. Синонимия приведена по Фаврету [Favret, 2018]. При определении муравьёв также использованы различные источники [Radchenko, Elmes, 2010; Radchenko, 2016]. Синонимия приведена по Болтону [Bolton, 2019]. Все материалы хранятся в Институте систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия).

Для тритрофического взаимодействия муравьёв, тлей и растений на исследованной территории с помощью программы Gephii 0.9.2 построен ориентированный граф. Направление стрелок указывает на используемый объект. Так, растения используются тлями, а, соответственно, и муравьями, посещающими тлей. Муравьи используют тлей для получения пади, при этом только мирмекофильные тли используют муравьёв для защиты от естественных врагов.

При оценке значимости отдельных участников сформировавшейся тритрофической сети для каждого узла оценивалось общее число входящих и исходящих связей (Weighted Degree index; WD). В дополнение отдельно учитывались входящие (Weighted In-Degree; WID) и исходящие связи (Weighted Out-Degree; WOD). В случае муравьёв и тлей WID индекс показывает число колоний тлей, посещаемых муравьями для сбора пади на исследуемой территории. В случае растений, этот индекс показывает число растений, заселённых тлями и посещаемых муравьями. Что касается индекса WOD, он демонстрирует суммарный диапазон взаимодействия муравьёв с тлями и растениями, а в случае тлей — взаимодействие с растениями и муравьями. Размер узлов соответствует их значимости (индекс WD). Толщина стрелок соответствует числу зарегистрированных взаимодействий каждого типа.

Результаты и обсуждение

Ранее было установлено, что на территории нерекультивированной секции золоотвала обитают 7 видов

муравьёв из 5 родов: *Myrmica* — 4, *Lasius*, *Camponotus* и *Tetramorium* — по 1 виду [Novgorodova, 2018]. *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) оказался единственным видом, который встречался и доминировал во всех зонах. В умеренно влажной зоне были также отмечены редкие гнёзда *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758). Во влажной зоне видовое богатство муравьёв оказалось наиболее высоким (6 видов). К числу доминантов здесь присоединился *Myrmica* aff. *constricta* Karavaiev, 1934. Гнёзда муравьёв *M. curvithorax* Bondroit, 1920 и *M. scabrinodis* Nylander, 1846 встречались значительно реже. Для *Camponotus japonicus* Mayr, 1866 и *Myrmica schencki* Viereck, 1903 отмечены лишь единичные находки [Novgorodova, 2018].

В ходе исследования афидофауны на территории золоотвала было выявлено 11 видов тлей из 10 родов 4 подсемейств: *Acyrtosiphon* — 1, *Anoecia* — 1, *Aphis* — 2, *Pemphigus* — 1, *Rhopalosiphum* — 1, *Therioaphis* — 1, *Titanosiphon* — 1, *Uroleucon* — 1 (табл. 1). Два вида — *Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898) и *Therioaphis (Rhizoberlesia) riehmi* (Börner, 1949) — впервые отмечены на территории Западной Сибири и России.

Таблица 1. Видовой состав тлей и их взаимоотношения с муравьями на территории нерекультивированной секции золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска в разных по степени увлажнения субстрата зонах (1 — сухая; 2 — умеренно увлажнённая; 3 — влажная)

Table 1. The species composition of aphids and their interrelations with ants within the non-reclaimed section of the ash dump of CHPP-5 of Novosibirsk within zones with varying degrees of soil moisture (1 — dry; 2 — moderately humid; 3 — humid)

№ п/п	Тли	Растения	М/НМ	Зоны золоотвала		
				1	2	3
Eriosomatinae						
1	<i>Pemphigus groenlandicus</i> (Rubsamen, 1898)	Poaceae (<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Phleum pretense</i> L.)	M	—	—	+ Ln, Mc
Anoeciinae						
2	<i>Anoecia corni</i> (Fabricius, 1775)	Poaceae (<i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Phleum pretense</i> L.)	M	—	—	+ Mc
Calaphidinae						
3	<i>Therioaphis (Rhizoberlesia) riehmi</i> (Börner, 1949)	<i>Melilotus albus</i> Medik.	HM	—	+	—
Aphidinae						
4	<i>Aphis craccivora</i> Koch, 1854	<i>Melilotus albus</i> Medik.	M	—	+ Ln	—
5	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	M	—	—	+
6	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	Poaceae	M	—	+	—
7	<i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harris, 1776)	<i>Melilotus albus</i> Medik.	HM	—	+	—
8	<i>Hyperomyzus lactucae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Sonchus arvensis</i> L.	HM	—	—	+ Ln*
9	<i>Macrosiphoniella artemisiae</i> (Boyer de Fonscolombe, 1841)	<i>Artemisia integrifolia</i> L., <i>A. vulgaris</i> L.	HM	+ Ln*	—	—
10	<i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia integrifolia</i> L., <i>A. vulgaris</i> L.	M	+ Ln	—	—
11	<i>Uroleucon sonchi</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Sonchus arvensis</i> L.	HM	—	—	+ Ln*
Число видов тлей:				2	4	5

Примечание. М/НМ — мирмекофильный / немирмекофильный вид тлей. Муравьи: Ln — *L. niger*, Mc — *Myrmica* aff. *constricta*. * — муравьи соскребают падь с растения. +/- — Вид тлей есть/нет.

Note. M/NM — myrmecophilous / non-myrmecophilous aphid species. Ants: Ln — *L. niger*, Mc — *Myrmica* aff. *constricta*. * — ants scrape honeydew from the plant. +/- — The aphid species is present/absent.

Установлено, что на 8-й год самовосстановления исследованной территории колонии тлей встречались достаточно часто, при этом в разных зонах сформировались специфические сообщества этих насекомых, состоящие из 2–5 видов, включая от 1 до 3 видов мирмекофильных тлей (табл. 1). Всего на территории золоотвала найдено 6 видов мирмекофильных тлей (*Anoecia corni* (Fabricius, 1775), *Aphis craccivora* Koch, 1854, *Aphis fabae* Scopoli, 1763, *Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898), *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758), *Titanosiphon dracunculi* Nevsky, 1928), что составило 54,5 % от общего числа выявленных видов. Однако трофобиотические связи с муравьями отмечены только для 4 из этих видов. В пределах влажной и умеренно влажной зон золоотвала найдены небольшие колонии *Rhopalosiphum padi* и *Aphis fabae*, которые состояли всего из 1 крылатой особи и 2–4 нимф младших возрастов и не посещались муравьями. Несмотря на то, что для этих тлей трофобиотические связи с муравьями на золоотвале не были выявлены, они также представляют собой потенциальную ресурсную базу для муравьёв. Однако, судя по всему, скорость обнаружения новых ресурсов в пионерных сообществах

муравьёв золоотвалов недостаточно высока, чтобы отслеживать появление молодых колоний, образованных крылатыми мигрантами. Для мирмекофильных тлей это может оказаться критичным. В то время как немирмекофильные тли обладают целым комплексом морфологических и поведенческих адаптаций для защиты от нападения врагов, мирмекофильные тли не способны эффективно защищаться от афидофагов, т.к. у них практически отсутствуют защитные реакции, а поведение, главным образом, направлено на привлечение симбионтов [Dixon, 1958; Way, 1963; Losey, Denno, 1998; Stadler, Dixon, 1999; Novgorodova, 2002]. Низкая скорость обнаружения новых ресурсов, по-видимому, обусловлена как невысокой плотностью гнёзд муравьёв на золоотвале, так и небольшими размерами самих семей [Novgorodova, 2018]. В такой ситуации муравьи не в состоянии обследовать большие территории.

В целом, на территории золоотвала трофобиотические связи муравьёв с тлями представлены достаточно скромно: муравьи двух видов собирали падь тлей 7 видов, 3 из которых являются немирмекофильными (табл. 1, рис. 1). *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) посещал колонии тлей 4 мирмекофильных ви-

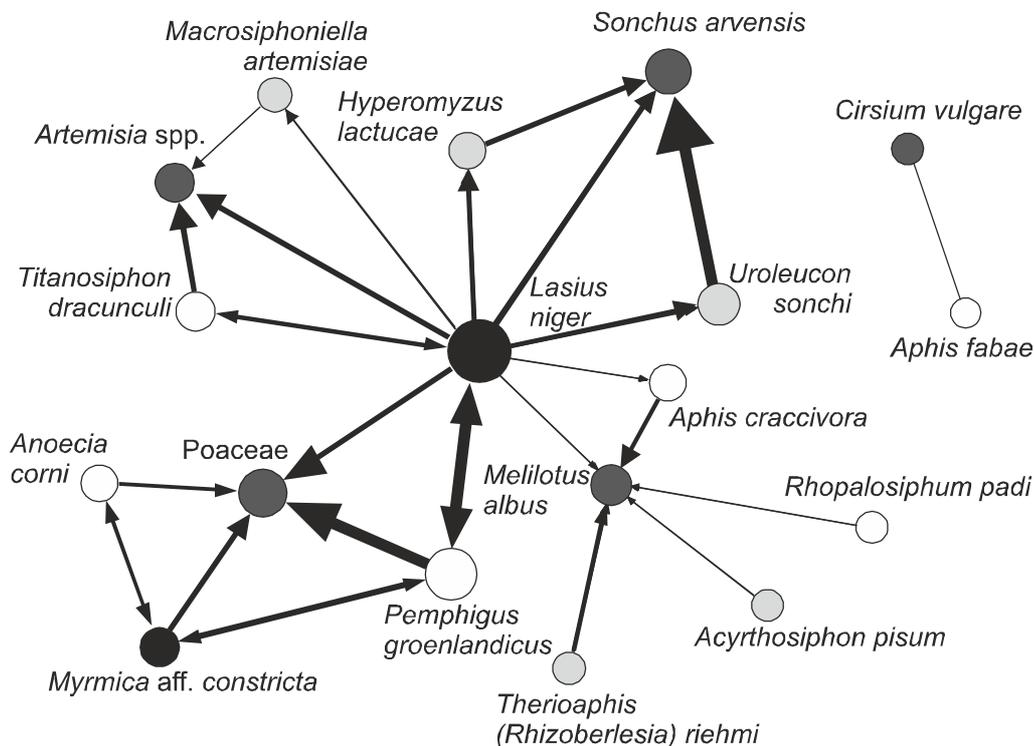


Рис. 1. Структура тритрофических связей тлей, растений и муравьёв на территории нерекультивированной секции золоотвала на 8-й год его самовосстановления. Разные группы (узлы) обозначены следующими цветами: муравьи — черный, растения — темно-серый, мирмекофильные тли — белый, немирмекофильные тли — светло-серый. Размер узлов соответствует их значимости (индекс WD). Толщина стрелок соответствует числу зарегистрированных взаимодействий каждого типа.

Fig. 1. Tritrophic interactions of ants, aphids and plants in the territory of the ash dump for the 8-th year of self-revegetation. The different groups (nodes) are indicated as follows: ants — black, plants — dark gray, myrmecophilous aphids — white, non-myrmecophilous aphids — light gray. The size of the circles corresponds to their importance (WD index). The size of the arrows corresponds to the number of each interaction registered in the explored territory.

дов: *Pemphigus groenlandicus* на корнях злаков, *Titanosiphon dracunculi* на полыни и *Aphis craccivora* на доннике. Рабочие *Myrmica* aff. *constricta* Karavaiev, 1934 отмечены в колониях тлей *Anoecia corni* и *Pemphigus groenlandicus* на корнях злаков.

В отсутствие колоний мирмекофильных тлей поблизости от гнезд, муравьи используют любую возможность для получения углеводов. Так, для *L. niger* отмечены случаи сбора подсохших капель пади немирмекофильных тлей *Uroleucon sonchi* (Linnaeus, 1767) и *Hyperomyzus lactucae* (Linnaeus, 1758) с листьев осота, а также *Macrosiphoniella artemisiae* (Boyer de Fonscolombe, 1841) с полыни.

Во влажной и умеренно влажной зонах отмечен активный сбор цветочного нектара. Муравьи *L. niger*, *Myrmica* spp. активно собирали нектар на цветах одуванчика (*Taraxacum officinale* F.H.Wigg.), а мелкие фуражиры *L. niger* и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) — на цветах донника (*Melilotus albus* Medik.). Сбор цветочного нектара — довольно обычное явление для муравьёв (особенно инфлюентов) в условиях дефицита углеводных ресурсов. Мы неоднократно наблюдали подобное поведение муравьёв на урбанизированных территориях (парки, скверы, газоны, сады, огороды), а также при низкой

численности тлей в весенний период. По всей видимости, в условиях нарушенного ландшафта с низкой численностью тлей для пионерных сообществ муравьёв золоотвалов цветочный нектар является достаточно важным ресурсом, который, как минимум, может обеспечить выживание семьи в сложных условиях. Кроме того, есть основания полагать, что муравьи могут подгрызать молодые побеги злаков для получения сока. Такое поведение неоднократно наблюдалось в лабораторных условиях у разных видов *Myrmica*. Возможно, другие муравьи, включая *L. niger*, также обладают этими навыками, однако этот вопрос требует дополнительного детального изучения.

Ключевыми компонентами тритрофической сети растение-тля-муравей согласно числу отмеченных в ходе исследования связей (в порядке убывания) являются: среди муравьёв — *L. niger* и *M. aff. constricta*; среди тлей — *Pemphigus groenlandicus*, *T. dracunculi*, *A. corni* и *A. craccivora*; среди растений — Poaceae, *Sonchus arvensis* L., *Artemisia* spp. и *Melilotus albus* Medik (табл. 2).

Среди муравьёв, как и ожидалось, ключевыми компонентами стали доминирующие в пионерных сообществах виды [Novgorodova, 2018]. Что касается растений, то следует уточнить, что в отличие от зла-

Таблица 2. Оценка значимости различных компонентов тритрофической сети (муравьи-тли-растения) на территории нерекультивированной секции золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска согласно числу входящих (WID) и исходящих связей (WOD), а также суммарному числу связей (WD)

Table 2. The positional importance rank of various components of tritrophic plant-aphid-ant network formed within the non-reclaimed section of the ash dump of the Novosibirsk CHPP-5 according to the number of incoming (WID) and outgoing connections (WOD), as well as the total number of connections (WD)

Группы	Компоненты сети	WD	WID	WOD
Муравьи	<i>Lasius niger</i>	51	14	37
	<i>Myrmica</i> aff. <i>constricta</i>	21	7	14
Мирмекофильные тли	<i>Pemphigus groenlandicus</i>	39	12	26
	<i>Titanosiphon dracunculi</i>	13	4	9
	<i>Anoecia corni</i>	9	3	6
	<i>Aphis craccivora</i>	5	1	4
	<i>Aphis fabae</i>	1	0	1
	<i>Rhopalosiphum padi</i>	1	0	1
Немирмекофильные тли	<i>Uroleucon sonchi</i>	17	3	14
	<i>Hyperomyzus lactucae</i>	8	3	5
	<i>Macrosiphoniella artemisiae</i>	2	1	1
	<i>Therioaphis (Rhizoberlesia) riehmi</i>	3	0	3
	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	1	0	1
Растения	Poaceae	29	29	0
	<i>Sonchus arvensis</i>	23	23	0
	<i>Artemisia</i> spp.	11	11	0
	<i>Melilotus albus</i>	9	9	0
	<i>Cirsium vulgare</i>	1	1	0

ков (WD = 29), на осоте (*Sonchus arvensis* L.) встречались только немирмекофильные тли *U. sonchi* и *H. lactucae* (см. табл. 1). В этом случае, довольно высокое значение индекса WD (23) главным образом объясняется высокой частотой встречаемости растений данного вида, заселённых немирмекофильными тлями. Несмотря на то, что роль *Sonchus arvensis* в жизни муравьёв золоотвалов была невелика (индекс WID = 3 как для *U. sonchi*, так и для *H. lactucae*), высокая встречаемость колоний этих тлей на осоте обеспечивает потенциальную ресурсную базу муравьёв золоотвалов.

Заключение

В целом, на территории нерекультивированной секции золоотвала ТЭЦ-5 г. Новосибирска выявлено 11 видов тлей, включая 7 мирмекофильных видов. *Pemphigus groenlandicus* (Rubsamen, 1898) и *Therioaphis (Rhizoberlesia) riehmii* (Börner, 1949) впервые отмечены на территории Западной Сибири и России. Муравьи двух видов (*Lasius niger* и *Myrmica* aff. *constricta*) собирали пасть тлей 5 мирмекофильных видов (*Anoecia corni*, *Aphis craccivora*, *Pemphigus groenlandicus* и *Titanosiphon dracunculi*) и 3 немирмекофильных (*Macrosiphoniella artemisiae*, *Uroleucon sonchi* и *Hyperomyzus lactucae*). Основными поставщиками углеводной пищи для муравьёв являлись тли, обитающие на полях (*Titanosiphon dracunculi*), корнях злаков (*Pemphigus groenlandicus*, *Anoecia corni*) и доннике (*Aphis craccivora*).

В целом, спектр углеводных ресурсов муравьёв, заселяющих золоотвалы на начальных этапах самовосстановления, включает пасть тлей как мирмекофильных, так и немирмекофильных видов, а также цветочный нектар. Есть основания полагать, что важную роль в питании муравьёв может также играть сок злаков. Однако эта гипотеза требует дополнительных исследований.

Благодарности

Автор глубоко признателен сотрудникам ЦСБС СО РАН к.б.н. Н.В. Шеремет, д.б.н. Т.Г. Ламановой и к.б.н. В.М. Доронькину за помощь в описании растительных сообществ, А.В. Стеколышко (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь в определении отдельных видов тлей. Исследование поддержано РФФИ (грант № 18-04-00849), а также Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.7. (AAAA-A16-116121410123-1).

Литература

Blackman R.L., Eastop V.F. 2006. Aphids on the World's Shrubs and Herbaceous Plants. Wiley, Chichester, U.K. 1439 p. (Vols 1–2). IOP Publishing Aphidsonworldsplants. <http://www.aphidsonworldsplants.info>. Accessed 22 February 2018.

- Blinova S.V., Korchagina M.P., Ereemeeva N.I., Luzyanin S.L. 2015. [Formation of myrmecocomplexes on dumps of coal mines] // Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta. Vol.3. No.4. P.12–16. [In Russian].
- Boevé J.L., Wäckers F.L. 2003. Gustatory perception and metabolic utilization of sugars by *M. rubra* ant workers // Oecologia. Vol.136. P.508–514.
- Bolton B. 2019. An Online Catalog of the Ants of the World. URL: <http://www.antcat.org>. Accessed 15 May 2019.
- Delabie J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview // Neotropical Entomology. Vol.30. P.501–516.
- Dixon A.F.G. 1958. The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L.) // Transactions of the Royal Entomological Society of London. Vol.110. P.319–334.
- Dlussky G.M. 1967. [Ants of genus *Formica*]. Nauka, Moscow. 236 p. [In Russian].
- Favret C. 2018. Aphid Species File. Version 5.0/5.0. IOP Publishing AphidSpeciesFile. <http://Aphid.SpeciesFile.org>. Accessed 22 December 2018
- Frouz J., Jilková V. 2008. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecological News. Vol.1. P.191–199.
- Heie O.E. 1986. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. III. Family Aphididae: subfamily Pterocommatinae & tribe Aphidini of subfamily Aphidinae. E.J. Brill/Scandinavian Science Press Ltd, Leiden. 314 p.
- Haynes R.J. 2009. Reclamation and revegetation of fly ash disposal sites — Challenges and research needs // Journal of Environmental Management. Vol.90. No.1. P.43–53.
- Hölldobler B., Wilson O.E., 1990. The Ants. Berlin: Springer-Verlag. 733 p.
- Jilková V., Pech P., Mihaljevič M., Frouz J. 2017. Effects of the ants *Formica sanguinea*, *Lasius niger*, and *Tetramorium* cf. *caespitum* on soil properties in an ore-washery sedimentation basin // Journal of Soils and Sediments. Vol.17. P.2127–2135.
- Loosey J.E., Denno R.F. 1998. The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour // Ecological Entomology. Vol.23. P.53–61.
- Maiti D., Prasad B. 2016. Revegetation of fly ash — a review with emphasis on grass-legume plantation and bioaccumulation of metals // Applied Ecology and Environmental Research. Vol.14. No.2. P.185–212.
- Novgorodova T.A. 2002. Study of adaptations of aphids (Homoptera, Aphidinea) to ants: comparative analysis of myrmecophilous and non-myrmecophilous species // Entomological Review. Vol.82. No.5. P.569–576.
- Novgorodova T.A. 2018. Myrmecofauna of ash dump of the Novosibirsk combined heat and power plant (CHPP-5) at the initial stages of self-revegetation // Euroasian Entomological Journal. Vol.17. No.5. P.340–344. [In Russian].
- Oliver T.H., Leather S.R., Cook J.M. 2008. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants // Journal of Evolutionary Biology. Vol.21. P.1597–1608.
- Otonetti L., Tucci L., Santini G. 2006. Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in Central Italy: Potential for the use of Mediterranean Ants as indicators of restoration processes // Restoration Ecology. Vol.14. No.1. P.60–66.
- Pan S.Y., Morrison H., Gibbons L., Zhou J., Wen S.W., DesMeules M., Mao Y. 2011. Breast Cancer Risk Associated With Residential Proximity to Industrial Plants in Canada // Journal of Occupational and Environmental Medicine. Vol.53. No.5. P.522–529.
- Pierce N.E., Braby M.F., Heath A., Lohman D.J., Mathew J., Rand D.B., Travassos M.A. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera) // Annual Review of Entomology. Vol.47. P.733–771.
- Quednau F.V. 2003. Atlas of the Drepanosiphine aphids of the world. Part II: Panaphidini Oestlund, 1923 Panaphidina

- Oestlund, 1923 (Hemiptera: Aphididae: Calaphidinae). The American Entomological Institute, Gainesville. 301 p.
- Radchenko A.G. 2016. [Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Ukraine]. Kiev: Institute of zoology by I.I. Shmalgausen NAS of Ukraine. 480 p. [In Russian].
- Radchenko A., Elmets A. 2010. *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) ants of the old world. Natura optima dux Foundation, Warszawa, Poland. 789 p.
- Sheremet N., Belanov I., Doronkin V., Lamanova T., Naumova N. 2018. Biogeocenosis development during initial revegetation of a coal combustion ash dump. BIO Web of Conferences // Prospects of Development and Challenges of Modern Botany. Vol.11. No.00038.
- Stadler B., Dixon A.F.O. 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? // Ecological Entomology. Vol.24. P.363–369.
- Way M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera // Annual Review of Entomology. Vol.8. P.307–344.
- Zakharov A.A. 2015. [Ants of forest communities, their life and role in the forest]. M.: KMK Scientific Press. 404 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 13.8.2019