

Влияние муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) на видовой состав тлей (Hemiptera, Aphidomorpha) в Южном Зауралье
Impact of ants (Hymenoptera, Formicidae) on species composition of aphids (Hemiptera, Aphidomorpha) in South Zauralye

Т.А. Новгородова, А.С. Рябинин
T.A. Novgorodova, A.S. Ryabinin

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: tanovg@yandex.ru, artmir777@yandex.ru

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

Ключевые слова: муравьи, тли, трофобиотические связи, фауна, Южное Зауралье.

Key words: ants, aphids, trophobiotic interactions, fauna, South Zauralye.

Резюме. Влияние муравьёв на видовой состав тлей исследовано на территории Южного Зауралья в 2006–2013 гг. Проведена оценка воздействия разных членов многовидового сообщества муравьёв на встречаемость тлей в различных биотопах. Установлено, что муравьи играют важную роль в формировании афидофауны. Повышение видовой разнообразия муравьёв оказывает существенное влияние на видовой состав тлей и сопровождается увеличением количества видов тлей в биотопе. Значимое воздействие на встречаемость облигатно мирмекофильных тлей в биотопах главным образом оказывают доминанты (рыжие лесные муравьи и *Formica pratensis*), живущие крупными семьями (10^4 – 10^6 особей) и обладающие сложным фуражировочным и территориальным поведением. Существенного влияния муравьёв на встречаемость в биотопах факультативно мирмекофильных тлей *Aphis fabae* не выявлено.

Abstract. Investigation of ants effect on aphid species composition was carried out on the territory of South Zauralye in 2006–2013. Impact of different members of multispecies ant community on aphid occurrence in biotopes was estimated. Ants were found to play an important role in forming aphid fauna. Increase of ant species diversity highly impact on aphids and is accompanied by increase in the number of aphid species. The occurrence of obligate myrmecophile aphids in biotopes was highly affected by the dominant species (*Formica rufa* group and *F. pratensis*) living in large colonies (10^4 – 10^6 workers) and being characterized by complex foraging and territorial behaviour. The effect of ants on the occurrence of facultative myrmecophile aphid *Aphis fabae* was insignificant.

Введение

Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) являются важным компонентом большинства наземных биоценозов. Это обусловлено высокой биомассой этих насекомых, а также многообразием выполняемых ими ролей. Являясь активными хищниками, муравьи уничтожают большое количество беспозвоночных,

в том числе и вредителей [Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976; Купянская, 1990], участвуют в почвообразовательных процессах [Захаров, 1978; Зрянин, 1998], опылении растений [Gomez et al., 1996; Перфильева, 2009], а также сборе семян [Мариковский, 1961; Горб, Горб, 1996; Bronstein et al., 2006] и сладких выделений (пади) различных насекомых [Hölldobler, Wilson, 1990; Oliver et al., 2008]. Благодаря разноплановой деятельности, муравьи оказывают существенное влияние на состояние и развитие природных сообществ. Так, хорошо известно значимое воздействие доминирующих в многовидовых сообществах рыжих лесных муравьёв на численность [Рыбалов и др., 1998] и пространственное распределение хищных герперобионтов — журулиц и пауков [Суворов, 1987; Gridina, 1990; Gridina, 1992; Дорошова, Резникова, 2006], а также мелких млекопитающих, обитающих на территории, контролируемой муравьями [Выгоняйлова и др., 2012].

Помимо взаимодействий с топическими конкурентами важное место в жизни муравьёв занимают трофобиотические отношения с различными насекомыми (трофобионтами), в частности, с тлями и кокцидами [Nixon, 1951; Hölldobler, Wilson, 1990; Oliver et al., 2008]. Муравьи активно собирают сладкие выделения трофобионтов, при этом в той или иной степени защищают своих симбионтов от различных конкурентов, в том числе колонии тлей от афидофагов [Nixon, 1951; Way, 1963; Бирюкова, Новгородова, 2008, Новгородова, 2008; Novgorodova, Gavriluk, 2012]. Одним из главных энергетических ресурсов для муравьёв является падь тлей. Благодаря тесному взаимодействию муравьёв и тлей в природных сообществах формируются относительно устойчивые системы трофобиотических связей этих насекомых [Новгородова, 2012]. Известно, что в присутствии муравьёв выживаемость мирмекофильных тлей значительно выше [Addicott, 1978; Skinner,

Whittaker, 1981; Bishop, Bristow, 2003; Nagy et al., 2007], а изоляция от посещения муравьёв приводит к сокращению численности тлей и в конечном итоге — к их вымиранию [Bradley, Hinks, 1968; Karhu, 1998; Tilles, Wood, 1982]. В присутствии муравьёв жизнеспособность тлей возрастает главным образом за счёт снижения негативного влияния афидофагов [Way, 1963; Tilles, Wood, 1982; Fischer et al., 2001; Phillips, Willis, 2005], при этом также может повышаться интенсивность питания тлей и, как следствие, ускоряться их развитие [Flatt, Weisser, 2000; Stadler et al., 2002]. Сравнительный анализ скоростей вымирания колоний тлей показал, что выживаемость мирмекофильных тлей зависит от вида партнера-симбионта [Addicott, 1978; Новгородова, 2005б]. Это объясняется широким спектром различных форм взаимодействия муравьёв и тлей от мутуализма до хищничества [Sakata, 1995; Offenber, 2001; Pålsson, 2002], различиями в организации сбора пади у муравьёв [Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2005, 2008] и, как следствие, различиями в уровне защиты, которую муравьи способны обеспечить своим симбионтам [Novgorodova, Gavriluk, 2012].

Все это даёт основания полагать, что муравьи оказывают существенное влияние на формирование афидофауны, при этом роль представителей разных видов в этом процессе, по всей видимости, неравнозначна. Цель исследования — оценить влияние муравьёв на видовой состав тлей, а также воздействие разных членов многовидового сообщества муравьёв на встречаемость тлей в биотопах.

Методика и материалы

Исследования проведены в 2006–2013 гг. на территории Южного Зауралья в окрестностях 32 населённых пунктов. Сбор муравьёв и тлей проводили на маршрутах и рабочих участках по несколько раз в течение сезона. Маршруты (общая протяжённость около 130 км, шириной 3 м) прокладывали таким образом, чтобы по возможности охватить все растительные ассоциации на исследуемой территории. Дополнительно для более детального изучения в разных растительных ассоциациях были выбраны рабочие участки (41). Осматривали все возможные места обитания муравьёв (пни, кочки, старые ветви, поваленные деревья, полости под камнями и т.п.), а также надземную и корневую (в случае наличия земляных выбросов и/или построек) части растений. Муравьёв собирали из гнёзд (по 10–15 особей), а также на различных растениях вместе с тлями, за которыми они ухаживали. Всех насекомых фиксировали в 70 % спирте. Всего собрано 2985 проб.

Исследования проведены в наиболее характерных для территории Южного Зауралья биотопах, которые были объединены в три группы: «лесную» («лес»), «степную» («степь») и «антропогенную». В первую группу вошли все лесные биотопы (сосново-берёзовый лес, осиново-берёзовый колок, сухой бор). «Степь» объединила биотопы, не имеющие

древесной растительности: степные (полынно-ковыльно-типчаковая степь, типчаковая степь) и луговые (полынно-разнотравный луг). Все антропогенные биотопы (дачные участки, парки, скверы, лесополосы, залежи, а также пустыри с рудиментарной растительностью) были отнесены к «антропогенной» группе.

Для того чтобы выявить влияние муравьёв на афидофауну в первую очередь оценили воздействие числа видов муравьёв на число видов тлей в биотопе. Влияние присутствия/отсутствия разных муравьёв на встречаемость тлей в биотопе исследовали на примере отдельных видов тлей, колонии которых наиболее часто отмечались на исследуемой территории. В качестве модельных было выбрано пять видов тлей с различной степенью мирмекофилии, обитающих на надземных частях древесных (дендробионты) и травянистых (геробобионты) растений, а также на корнях (ризобионты).

Symydobius oblongus (von Heyden, 1837)

Комментарии. Колонии располагаются на ветвях берёз. Облигатный мирмекофил. Посещается разными муравьями [Ивановская, 1977а; Новгородова, 2003а, 2012].

Распространение. Западная Европа, Северная Америка, Средняя Азия, Сибирь, Приморье [Ивановская, 1977а].

Chaitophorus populeti (Panzer, 1804)

Комментарии. Колонии располагаются на молодых побегах осины. Облигатный мирмекофил. Посещается муравьями [Новгородова, 2003а, 2012].

Распространение. Западная Европа, Закавказье, Казахстан, Средняя Азия, Сибирь, Северная Африка, а также отмечен на Ближнем Востоке [Ивановская, 1977а].

Titanosiphon dracunculi Nevsky, 1928

Комментарии. Живёт на полыни. Облигатный мирмекофил. Посещается муравьями [Ивановская, 1977б].

Распространение. Юг и восток европейской части России, Западная Сибирь, Средняя Азия [Ивановская, 1977б].

Tetraneura ulmi (Linnaeus, 1758)

Комментарии. Двудомный вид. Тли обитают в галлах вяза (первичный хозяин), где не посещаются муравьями, а затем переселяются на корни различных злаков (вторичный хозяин). После переселения на злаки *T. ulmi* ведёт себя как облигатный мирмекофил, неизменно посещается различными муравьями, часто встречается в их гнёздах [Blackman, Eastop, 2014]. Анализ влияния муравьёв проведён именно для переселенцев на вторичном хозяине.

Распространение. Палеарктика, завезён в Северную Америку [Ивановская, 1977а].

Aphis fabae Scopoli, 1763

Комментарии. Двудомный вид. Полифаг. Мигрирует с первичного хозяина (бересклет, калина, чубушник) на различные травянистые растения [Ивановская, 1977б]. Факультативный мирмекофил. Посещается муравьями [Ивановская, 1977б; Новгородова, 2003а, 2012].

Распространение. Западная Европа, европейская часть России, Закавказье, Средняя Азия, Западная Сибирь, Северная Америка [Ивановская, 1977б].

Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Microsoft Excel. Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили с помощью критерия Шапиро-Уилка. В связи с тем, что все данные оказались ненормально распределены ($p < 0,05$), влияние муравьёв на видовой состав тлей проанализировано с помощью обобщённых линейных и нелинейных моделей (GLZ в программе STATISTICA). Проведена оценка воздействия на тлей следующих факторов: число видов муравьёв в сообществе; присутствие/отсутствие разных видов муравьёв. При оценке воздействия муравьёв на число видов тлей в биотопе совместное влияние пар видов муравьёв проанализировано только для тех видов, для которых было выявлено значимое воздействие на тлей. При оценке влияния разных муравьёв на встречаемость модельных видов тлей в биотопе — для пар всех видов. В обоих случаях в таблице 1 представлены результаты только тех пар, для которых было достаточно данных для анализа. Влияние присутствия/отсутствия муравьёв на встречаемость в биотопах тлей модельных видов оценили с помощью точного теста Фишера.

Результаты и обсуждение

Всего в ходе исследований было выявлено 29 видов муравьёв из 10 родов двух подсемейств (Formicinae, Mymecinae), а также 137 видов тлей из 53 родов 8 семейств (Adelgidae, Anoeciidae, Aphididae, Chaitophoridae, Drepanosiphidae, Lachnidae, Pemphigidae, Thelaxidae). Мирмекофильные тли составили 70 % от общего числа выявленных тлей и относятся к 33 родам из 7 семейств.

Трофобиотические связи с тлями отмечены для 17 видов муравьёв. Для 12 видов муравьёв: *Camponotus fallax* (Nylander, 1856); *Cataglyphis aenescens* (Nylander, 1849); *Formica aquilonia* Yarrow, 1955; *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798); *Lasius platythorax* Seifert, 1991; *L. flavus* (Fabricius, 1782); *L. umbratus* (Nylander, 1846); *Leptothorax acervorum* (Fabricius, 1793); *Temnothorax servicus* (Ruzsky, 1902); *Myrmica gallienii* Bondroit, 1920; *M. scabrinodis* Nylander, 1846 и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) трофобиотические связи с тлями на территории исследуемого региона не выявлены. Однако в связи с тем, что представители этих видов также могут вступать в трофобиоз с тлями [Захаров, 1968; Pontin, 1978; Брайен, 1986; Малозёмова, 1998; Новгородова, 2012; Novgorodova, Gavrilyuk, 2012] и, следовательно, оказывать определенное воздействие на афидофауну, при анализе влияния числа видов муравьёв на видовой состав тлей, эти муравьи также были учтены.

Наибольшее число видов тлей (73) на исследованной территории было связано с субдоминантом *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), экологически пластичным видом, который встречался практически во всех биотопах, в том числе и антропогенных. Достаточно

обширные ансамбли мирмекофильных тлей также оказались связаны с облигатными доминантами рода *Formica* (*F. pratensis* — 30 видов тлей, рыжие лесные муравьи — 24).

Ранее в результате анализа встречаемости афидофагов в колониях тлей, посещаемых разными муравьями, было показано, что представители *Formica*, *Camponotus*, *Lasius* и *Myrmica* с однотипным территориальным и фуражировочным поведением внутри каждого из этих родов обеспечивают своим симбионтам сходную степень защиты от естественных врагов [Novgorodova, Gavrilyuk, 2012]. Поскольку именно снижение негативного влияния афидофагов в присутствии муравьёв существенно повышает шансы тлей на выживание [Way, 1963; Tilles, Wood, 1982; Fischer et al., 2001; Phillips, Willis, 2005], есть основания полагать, что представители каждой из подобных групп оказывают равнозначное влияние на тлей. В связи с этим, для проведения анализа в данной работе некоторые виды муравьёв одного рода с однотипным территориальным и фуражировочным поведением, обитающие в сходных биотопах, были объединены в следующие группы: *Formica rufa* (*F. polycytena* Foerster, 1850; *F. rufa* Linnaeus, 1761), *Serviformica* (*F. cunicularia* Latreille, 1798; *F. fusca* Linnaeus, 1758; *F. rufibarbis* Fabricius, 1793), *Camponotus* (*C. herculeanus* (Linnaeus, 1758); *C. saxatilis* Ruzsky, 1895; *C. vagus* (Scopoli, 1763)) и *Myrmica* (*M. lobicornis* Nylander, 1846; *M. rubra* (Linnaeus, 1758); *M. ruginodis* Nylander, 1846; *M. sulcinodis* Nylander, 1846). Влияние муравьёв остальных видов анализировалось отдельно.

В ходе исследования установлено, что повышение видового разнообразия муравьёв оказывает существенное воздействие на видовой состав тлей: рост числа видов муравьёв сопровождается увеличени-

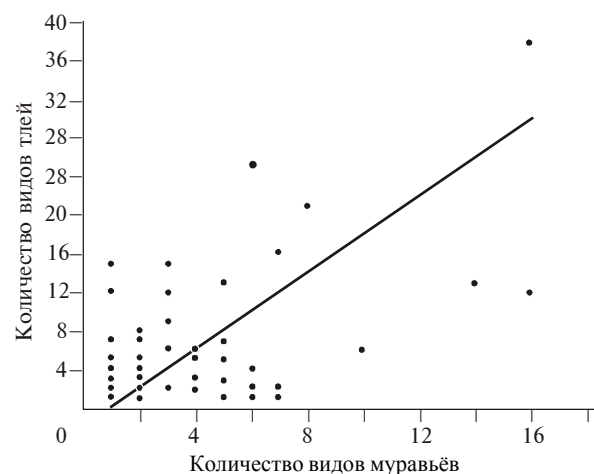


Рис. 1. Влияние числа видов муравьёв на количество видов тлей в биотопах ($R = 0,48$, $F_{1,54} = 16,46$, $p < 0,001$).

Fig. 1. Impact of the number of ant species on the number of aphid species in biotopes ($R = 0,48$, $F_{1,54} = 16,46$, $p < 0,001$).

ем количества видов тлей в биотопе ($df = 1$; $\chi^2 = 76,59$; $p < 0,001$) (рис. 1). Значимое воздействие на видовое разнообразие тлей в биотопах оказывали практически все муравьи, за исключением представителей групп *Camponotus* и *Myrmica* (табл. 1). В присутствии рыжих лесных муравьёв (группа *Formica rufa*), *F. pratensis* Retzius, 1783, *L. fuliginosus* (Latreille, 1798),

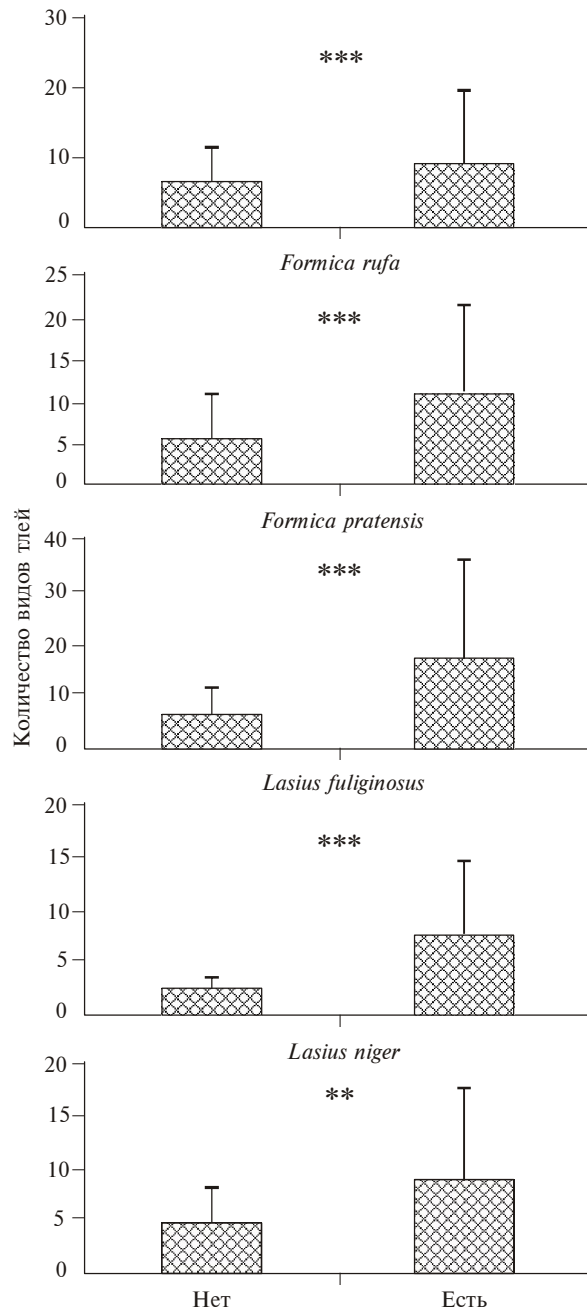


Рис. 2. Влияние присутствия различных муравьёв на количество видов тлей в биотопах. Данные значительно отличаются (критерий χ^2): ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Fig. 2. Impact of occurrence of different ants on the number of aphid species in biotopes. The data differ significantly (χ^2 -test): ** — $p < 0.01$; *** — $p < 0.001$.

L. niger, а также муравьёв группы *Serviformica* количество видов тлей в биотопах увеличивалось (рис. 2).

Существенное повышение видового разнообразия тлей наблюдалось также при совместном воздействии доминирующих видов — рыжих лесных муравьёв и *L. fuliginosus* (табл. 1). В биотопах с рыжими лесными муравьями и *L. fuliginosus* количество видов тлей варьировало от 12 до 38 видов. Ранее было показано, что в сообществах с доминированием представителей группы *F. rufa* наибольшее число видов тлей связано с рыжими лесными муравьями [Новгородова, 2012]. Содоминант *L. fuliginosus* взаимодействует с меньшим числом видов, тем не менее, как для рыжих лесных муравьёв, так и для *L. fuliginosus*, трофобиотические связи с тлями оказались наиболее стабильными, причём не только в количественном, но и в качественном отношении [Новгородова, 2012]. Кроме того, характерной особенностью муравьёв *L. fuliginosus* является взаимодействие со специализированными видами тлей, в частности *Stomaphis quercus* L., который в Новосибирской области встречался только с этими муравьями [Новгородова, 2005a]. На территории Южного Зауралья этот вид тлей был обнаружен в трёх биотопах. Он также встречался только в присутствии *L. fuliginosus* и всегда посещался муравьями этого вида.

Влияние присутствия/отсутствия разных муравьёв на встречаемость в биотопах модельных видов тлей зависело как от вида муравьёв, так и от степени мирмекофилии самих тлей. В распространении облигатно мирмекофильных видов тлей, обитающих на деревьях, важную роль играли в основном рыжие лесные муравьи (группа *F. rufa*), доминирующие в лесных сообществах (табл. 1). Так, тли *S. oblongus* и *Ch. populeti* значительно чаще встречались в присутствии рыжих лесных муравьёв (рис. 3). Существенного влияния остальных видов муравьёв на этих тлей не выявлено. На тлей *Titanosiphon dracunculi* и *Tetraneura ulmi* значимое влияние оказывал луговой муравей *F. pratensis*, в присутствии которого встречаемость этих тлей была значительно выше (табл. 1; рис. 3). Отсутствие влияния рыжих лесных муравьёв объясняется тем, что эти тли тяготеют к степным биотопам, образуя колонии на полях (*T. dracunculi*) и корнях злаков (*T. ulmi*). Существенного влияния муравьёв на встречаемость в биотопах факультативно мирмекофильных тлей *A. fabae* не выявлено (табл. 1). По всей видимости, это связано с тем, что тли данного вида способны существовать как с муравьями, так и без них.

Значительное влияние на встречаемость двух видов тлей оказывало также совместное воздействие доминирующих видов рода *Formica* и представителей группы *Serviformica*: в случае тлей *Ch. populeti* — *F. rufa* и *Serviformica*, в случае *T. dracunculi* — *F. pratensis* и *Serviformica* (табл. 1). Увеличение количества видов тлей в присутствии доминантов рода *Formica* и представителей группы *Serviformica*, по-видимому, объясняется особенно-

Таблица 1. Влияние муравьёв на количество видов тлей и встречаемость модельных видов тлей в биотопах
 Table 1. Impact of ants on the number of aphid species and occurrence of the model aphid species in biotopes

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	df	χ^2	p
Количество видов тлей	Poisson	<i>Formica rufa</i>	1	9,85	< 0,001
		<i>F. pratensis</i>	1	32,72	< 0,001
		<i>Lasius fuliginosus</i>	1	12,97	< 0,001
		<i>L. niger</i>	1	15,89	< 0,001
		<i>Serviformica</i>	1	7,39	0,006
		<i>Camponotus</i>	1	2,15	0,14
		<i>Myrmica</i>	1	0,02	0,88
		<i>F. rufa</i> x <i>F. pratensis</i>	1	0,43	0,51
		<i>F. rufa</i> x <i>L. fuliginosus</i>	1	17,90	< 0,001
		<i>F. rufa</i> x <i>L. niger</i>	1	0,02	0,87
		<i>F. rufa</i> x <i>Serviformica</i>	1	0,71	0,39
		<i>F. pratensis</i> x <i>Serviformica</i>	1	1,13	0,28
		<i>L. niger</i> x <i>Serviformica</i>	1	0,01	0,28
<i>Chaitophorus populeti</i>	Binomial	<i>F. rufa</i>	1	4,81	0,02
		<i>F. pratensis</i>	1	0,12	0,72
		<i>L. fuliginosus</i>	1	2,22	0,13
		<i>L. niger</i>	1	0,43	0,50
		<i>Serviformica</i>	1	1,19	0,27
		<i>Camponotus</i>	1	1,42	0,23
		<i>Myrmica</i>	1	2,72	0,09
		<i>F. rufa</i> x <i>F. pratensis</i>	1	0,98	0,32
		<i>F. rufa</i> x <i>L. niger</i>	1	0,25	0,61
		<i>F. rufa</i> x <i>Serviformica</i>	1	4,46	0,03
<i>Symydobius oblongus</i>	Binomial	<i>F. rufa</i>	1	8,36	0,003
		<i>F. pratensis</i>	1	2,42	0,11
		<i>L. fuliginosus</i>	1	2,14	0,14
		<i>L. niger</i>	1	0,03	0,85
		<i>Serviformica</i>	1	0,04	0,83
		<i>Camponotus</i>	1	0,002	0,96
		<i>Myrmica</i>	1	0,03	0,85
		<i>F. rufa</i> x <i>Serviformica</i>	1	0,69	0,40
<i>Titanosiphon dracunculi</i>	Binomial	<i>F. pratensis</i>	1	4,57	0,03
		<i>Serviformica</i>	1	0,004	0,94
		<i>Myrmica</i>	1	2,24	0,13
		<i>F. pratensis</i> x <i>Serviformica</i>	1	7,63	0,005

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	df	χ^2	p
<i>Aphis fabae</i>	Binomial	<i>F. rufa</i>	1	0,02	0,87
		<i>F. pratensis</i>	1	0,04	0,83
		<i>L. niger</i>	1	0,88	0,34
		<i>Serviformica</i>	1	1,46	0,22
		<i>Myrmica</i>	1	0,50	0,47
		<i>F. rufa</i> x <i>F. pratensis</i>	1	1,51	0,21
		<i>F. rufa</i> x <i>Serviformica</i>	1	1,40	0,23
<i>Tetraneura ulmi</i>	Binomial	<i>F. rufa</i>	1	0,35	0,55
		<i>F. pratensis</i>	1	5,67	0,01
		<i>Serviformica</i>	1	0,63	0,42
		<i>Myrmica</i>	1	1,02	0,31

стями межвидовых взаимодействий этих муравьёв. Экспериментальным путём с использованием различных приманок было показано, что доминирующие в сообществе муравьи *F. pratensis* используют субдоминанты группы *Serviformica* (*F. cunicularia*, *F. subpilosa* Ruzsky, 1902) в качестве «разведчиков», тем самым, повышая результативность собственной фуражировочной деятельности [Стебаев, 1971; Резникова, 1975]. Так, фуражиры *F. pratensis* в лабиринтах различной сложности успешно решали поставленную перед ними задачу только в присутствии представителей группы *Serviformica*, которые в 78 % случаев первыми находили приманку [Резникова, 1975], при этом в лабиринтах, где действовали одновременно оба вида, почти вся добыча доставалась *F. pratensis* [Резникова, 1983]. Колонии тлей в природе фактически являются для муравьёв стационарными «углеводными приманками», успех поиска которых крайне важен для поддержания жизнеспособности семьи. Это особенно актуально в периоды расселения тлей и образования ими новых колоний. Есть основания полагать, что при поиске колоний тлей доминанты также могут использовать субдоминантов в качестве «разведчиков». Вероятно, именно этим объясняется и тот факт, что субдоминанты часто «воруют» падь на колониях тлей, контролируемых муравьями-доминантами, в отсутствие хозяев или при их низкой численности в колонии тлей [Новгородова, Резникова, 1996; Новгородова, 2003б].

В целом, ведущую роль в формировании и поддержании устойчивости трофобиотических связей в природных сообществах играют доминирующие виды рода *Formica* и *L. fuliginosus*. Благодаря высокой численности семей, которая может достигать 10^5 – 10^6 особей [Длусский, 1967; Beckers et al., 1989] и сложной организации кормовых участков [Захаров,

1978], они способны контролировать обширные территории. Структурообразующими элементами охраняемого участка этих муравьёв являются растения с тлями и дорожная сеть, причём наиболее стабильными являются дороги, ведущие к поселениям трофобионтов [Захаров, 1978; Брайен, 1986]. Стабильность дорожной системы кормового участка способствует быстрому восстановлению существовавших в предыдущие годы трофобиотических связей с тлями на деревьях и кустарниках. Кроме того, эти муравьи практически постоянно охраняют своих симбионтов от конкурентов, в том числе и от их естественных врагов, обеспечивая им наиболее высокую степень защиты от афидофагов [Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavrilyuk, 2012]. Облигатные доминанты рода *Formica* используют для этого «профессиональную» специализацию среди сборщиков пади с чётким разделением ряда функций, в частности охраны симбионтов [Резникова, Новгородова, 1998; Новгородова, 2008]. У *L. fuliginosus* эффективность охраны колоний тлей основана на постоянном присутствии и периодической ротации в колониях тлей неспециализированных сборщиков пади, которые в отличие от представителей других видов, не имеющих специализации среди сборщиков пади, практически не оставляют своих симбионтов без присмотра [Новгородова, 2005а].

Широкий спектр мирмекофильных видов тлей (73), связанных с муравьём *L. niger* на территории Южного Зауралья, даёт основание полагать, что эти муравьи также играют не последнюю роль в формировании афидофауны. Однако полученные данные позволили выявить значимое влияние данного вида лишь на число видов тлей в биотопе. Встречаемость в биотопах модельных видов тлей не зависела от присутствия *L. niger*. Скорее всего, это объясняется тем, что трофобиотические связи данного вида с тлями

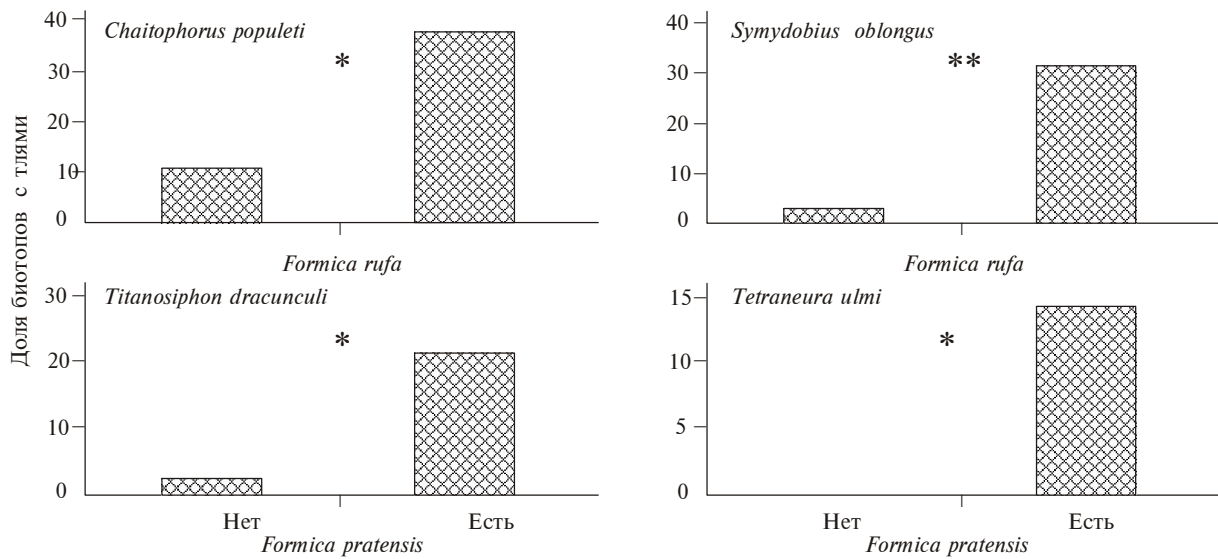


Рис. 3. Влияние присутствия муравьёв на встречаемость в биотопах тлей модельных видов. Данные значительно отличаются (точный тест Фишера): * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$.

Fig.3. Impact of the presence of dominant ants on the occurrence of model aphid species in biotopes. The data differ significantly (the Fisher's exact test): * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$.

достаточно неустойчивы [Новгородова, 2012]. Путём мониторинга ситуации на примере многовидовых сообществ с доминированием рыжих лесных муравьёв было показано, что из года в год существенно меняется как число видов тлей, связанных с *L. niger*, так и их видовой состав [Новгородова, 2012]. Лишь около 30 % трофобиотических связей *L. niger* с тлями оставались неизменными. Такое непостоянство связей, по всей видимости, объясняется спецификой организации кормовой территории и сбора пади у представителей данного вида муравьёв. Так, для семей *L. niger* характерна частично охраняемая территория, а также отсутствие специализации среди сборщиков пади, когда каждый фуражир вынужден не только собирать падь и охранять симбионтов, но и относить падь в гнездо, оставляя колонию тлей без присмотра [Новгородова, 2005а]. Вследствие этого и эффективность защиты тлей муравьями *L. niger* значительно ниже, чем у облигатных доминантов рода *Formica* [Гаврилюк, Новгородова, 2007; Novgorodova, Gavriulyuk, 2012].

Возможно, влияние муравьёв *L. niger* ограничено определённым набором видов тлей, часть из которых могут специализироваться на взаимодействии именно с этими муравьями. На исследованной территории в колониях 35 видов тлей были отмечены только фуражиры *L. niger*. Однако по литературным сведениям и нашим данным из других регионов Западной Сибири 22 из них могут взаимодействовать и с другими муравьями [Длуский, 1967; Брайен 1986; Ивановская, 1977; Новгородова, 2003а, 2012].

Колонии трёх видов: *Aphis spiraephaga* Müller, 1961; *Microlophium sibiricum* (Mordvilko, 1914) и *Thecabius affinis* (Kaltenbach, 1843) были отмечены на исследованной территории как с муравьями *L. niger*, так и без муравьёв. Однако, поскольку для *L. niger* характерна

работа неспециализированных сборщиков пади [Новгородова, 2005а], можно предположить, что муравьи покинули колонии тлей временно, для того, чтобы отнести собранную падь в гнездо. С другой стороны, объяснением может служить факультативность мирмекофилии данных видов тлей.

Десять видов тлей: *Schizaphis agrostis* Hille Ris Lambers, 1947; *Aphis affinis* Del Guercio, 1911; *A. crepidis* (Börner, 1940); *A. elegantula* Szelegiewicz, 1963; *A. picridicola* Holman, 1966; *A. cf. schilderi* (Börner, 1940); *A. vanderhooti* (Börner, 1939); *Acaudinum centaureae* (Koch, 1854); *Pemphigus* sp. и *Pachyrappella* sp. на исследованной территории всегда встречались только с *L. niger*. Однако для ясного ответа на вопрос, специализируются ли эти виды на взаимодействии с *L. niger* или нет, данных пока недостаточно. Таким образом, вопрос о наличии трофобиотических связей *L. niger* со специализированными видами тлей остаётся открытым и требует дополнительных исследований.

В целом, муравьи играют важную роль в формировании афидофауны. Значимое влияние на встречаемость облигатно мирмекофильных тлей в биотопах главным образом оказывают муравьи доминирующих видов, живущие крупными семьями (порядок численности 10^4 – 10^6 особей) и обладающие сложным фуражировочным и территориальным поведением.

Благодарности

Авторы искренне признательны О.Ю. Южаковой и А.В. Гаврилюку за помощь в сборе материала. Исследования выполнены при частичной поддержке по Программе ФНИ государственных академий наук на 2012–2020 гг. (проект VI.51.1.6) и РФФИ (№ 13–04–00268).

Литература

- Бирюкова О.Б., Новгородова Т.А. 2008. Трофобиотические отношения между представителями отряда перепончатокрылых (Hymenoptera): муравьями (Formicidae) и личинками пилильщиков (Blasticotomidae) // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.3. С.227–233.
- Брайен М.В. 1986. Общественные насекомые. М.: Мир. 400 с.
- Выгоняйлова О.Б., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. 2012. Многоплановые пространственные взаимодействия мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев // Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы териологии». Новосибирск. С.93.
- Горб Е.В., Горб С.Н. 1996. Гнезда муравьев как места произрастания мирмекофилов: дают ли местообитания на муравейниках *Formica polyctena* Foerst. преимущества для особой фиалки *Viola odorata* L.? // Журнал общей биологии. Т.57. No.4. С.452–456.
- Гаврилюк А.В., Новгородова Т.А. 2007. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов // Доклады Академии наук. Т.417. No.3. С.427–429.
- Гридина Т.И. 1992. Пространственное взаимодействие муравьев рода *Formica* с паукообразными в разных ландшафтных условиях // Овчаренко В.И. (ред.): Фауна и экология пауков, скорпионов и ложноскорпионов СССР. Труды Зоологического института АН СССР. Т.226. С.29–37.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia*) и жулици (Carabidae) // Журнал общей биологии. Т.67. No.3. С.190–206.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. 1976. Муравьи таёжных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А. 1968. Колониальность у рыжих лесных муравьев (биология, развитие колоний и основы их использования в лесозащите). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 21 с.
- Захаров А.А. 1978. Муравей, семья, колония. М.: Наука. 144 с.
- Зрянин В.А. 1998. Гнездостроение и почвообразовательная роль муравьев в луговых и лесных биогеоценозах центра Русской равнины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород. 22 с.
- Ивановская О.И. 1977а. Тли Западной Сибири. Ч.1. Новосибирск: Наука. 272 с.
- Ивановская О.И. 1977б. Тли Западной Сибири. Ч.2. Новосибирск: Наука. 326 с.
- Купянская А.Н. 1990. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 260 с.
- Малозёмова Л.А. 1998. Избирательное питание *Formica aquilonia* в условиях Висимского заповедника (Средний Урал) // Материалы 10-го Всесоюзного симпозиума «Муравьи и защита леса». Москва. С.77–78.
- Мариковский П.И. 1961. К вопросу о мирмекофильных растениях // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т.66. No.5. С.98–101.
- Новгородова Т.А. 2003а. Мирмекофильные комплексы тлей в лесных и степных местообитаниях Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. Т.2. Вып.4. С.243–250.
- Новгородова Т.А. 2003б. Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе // Успехи современной биологии. Т.123. No.3. С.229–233.
- Новгородова Т.А. 2005а. Особенности мутуалистических отношений с тлями двух видов муравьев рода *Lasius* (Formicinae) // Успехи современной биологии. Т.125. No.2. С.199–205.
- Новгородова Т.А. 2005б. Долевой вклад членов многовидовой ассоциации муравьев в потенциал численности общих симбионтов — тлей // Доклады Академии наук. Т.401. No.6. С.848–849.
- Новгородова Т.А. 2008. Специализация в рабочих группах муравьев при трофобиозе с тлями // Журнал общей биологии. Т.69. No.4. С.284–293.
- Новгородова Т.А. 2012. Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с тлями (Homoptera, Aphidoidea) на Северо-Восточном Алтае // Труды Русского энтомологического общества. Т.83. No.1. С.45–57.
- Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. 1996. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сибирский экологический журнал. Nos3–4. С.239–245.
- Перфильева К.С. 2009. К вопросу о роли муравьев как опылителей // Материалы 13-го Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Нижний Новгород. С.35–78.
- Резникова Ж.И. 1975. Неантогонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоологический журнал. Т.14. Вып.7. С.1020–1031.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи современной биологии. Т.118. No.3. С.345–356.
- Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е. 1998. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Успехи современной биологии. Т.118. No.3. С.313–322.
- Стебаев И.В. 1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* Retz. и взаимодействие муравьев одного и разных видов // Зоологический журнал. Т.50. No.10. С.1504–1519.
- Суворов А.А. 1987. Влияние муравьев *Formica aquilonia* при разной плотности поселения на распределение подстилочных беспозвоночных // Зоологический журнал. Т.66. No.10. С.1516–1522.
- Addicott J.F. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants // Canadian Journal of Zoology. Vol.56. P.2093–2096.
- Beckers R., Goss S., Deneubourg J.L., Pasteels J.M. 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy // Psyche. Vol.96. P.239–256.
- Bishop D.B., Bristow C.M. 2003. Effects of the presence of the Allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) in providing enemy-free space to myrmecophilous aphid and soft scale populations // Annals of the Entomological Society of America. Vol.96. No.3. P.202–210.
- Blackman R.L., Eastop V.F. 2014. An online identification and information guide «Aphids on the World's Plants». (<http://www.aphidsonworldsplants.info/>)
- Bradley G.A., Hinks J.D. 1968. Ants, aphids and jack pine in Manitoba // Canadian Entomologist. Vol.100. P.40–50.
- Bronstein J.L., Alarcon R., Geber M. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms // New Phytologist. Vol.172. P.412–428.
- Fischer M.K., Hoffman K.H., Völkl W. 2001. Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance // Oikos. Vol.92. No.3. P.531–541.
- Flatt T., Weisser W.W. 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits // Ecology. Vol.81. No.12. P.3522–3529.
- Gomez J.M., Zamora R., Hódar J.A. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats // Oecologia. Vol.105. P.236–242.
- Gridina T.I. 1990. Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the Distribution of Predatory Arthropods in Forest Ecosystems // Memorabilia Zoologica. Bulletin of the Polish Academy of Sciences. Vol.44. P.21–36.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The ants. Berlin: Springer-Verlag. 732 p.
- Karhu K.J. 1998. Effects of ant exclusion during outbreaks of a defoliator and a sap-sucker on birch // Ecological Entomology. Vol.23. P.185–194.
- Nagy C., Marko V., Cross J. 2007. Effects of exclusion or supplementary honey feeding on the common black ant, *Lasius niger* (L.), on aphid populations and natural enemies on apple // IOBC-WPRS Bulletin. Vol.30. P.43–50.

- Nixon G.E.J. 1951. The Association of Ants with Aphids and Coccids. London: Commonwealth Institute of Entomology. 36 p.
- Novgorodova T.A., Gavriilyuk A.V. 2012. The degree of protection different ants (Hymenoptera: Formicidae) provide aphids (Hemiptera: Aphididae) against aphidophages // European Journal of Entomology. Vol.109. P.187–196.
- Offenberg J. 2001. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol.49. P.304–310.
- 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.
- Pålsson K.J. 2002. Department of Ecology and Crop Production Sciences. Swedish University of Agricultural Sciences. No.53. Uppsala. 12 p.
- Phillips D., Willis C.K.R. 2005. Defensive behavior of ants in a mutualistic relationship with aphids // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol.59. P.321–325.
- Pontin A.J. 1978. The number and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.) // Ecological Entomology. Vol.3. P.203–207.
- Sakata H. 1995. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae) // Researches on Population Ecology. Vol.37. No.2. P.159–164.
- Skinner G.J., Wittaker J.B. 1981. An experimental investigation of interrelationships between the wood ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores // Journal of Animal Ecology. Vol.50. P.313–326.
- Stadler B., Dixon A.F.G., Kindlmann P. 2002. Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants // Ecology Letters. Vol.5. P.216–222.
- Tilles D.A., Woods D.L. 1982. The influence of the carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids (*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) in a giant sequoia forest // Canadian Entomologist. Vol.114. P.1133–1142.
- Way M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // Annual Review of Entomology. Vol.8. P.307–344.

Поступила в редакцию 19.2.2014