

Способны ли рыжие лесные муравьи защитить своих тлей-симбионтов от заражения энтомопатогенными грибами?

Are wood ants (*Formica rufa* group) able to protect their aphid partners from contamination by entomopathogenic fungi?

Т.А. Новгородова
Т.А. Novgorodova

Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии Наук, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: tanovg@yandex.ru.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: муравьи, тли, энтомопатогенные грибы, защита, *Beauveria bassiana*, *Formica rufa*, *F. polyctena*, трофобиоз.

Key words: ants, aphids, entomopathogenic fungi, defence, *Beauveria bassiana*, *Formica rufa*, *F. polyctena*, trophobiosis.

Резюме. Для муравьёв группы *Formica rufa* (*Formica rufa* Linnaeus, 1761 и *F. polyctena* Foerster, 1850) экспериментальным путем в естественных условиях выявлена способность к защите тлей (*Symydobius oblongus* (Heyden, 1837) и *Aphis pomi* de Geer, 1773) от заражения энтомопатогенными грибами (*Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin). Сборщики пади рыжих лесных муравьёв (*Formica rufa* и *F. polyctena*) достаточно быстро распознают заражённых тлей и сразу же удаляют потенциально опасный объект с растения: доля заражённых тлей, унесённых из колонии, оказалась значительно выше (более 80%), чем в контроле (менее 8,3%). Поведение муравьёв по отношению к зараженным тлям не зависит от количества тлей и муравьёв, а также их соотношения в колониях тлей. Есть основания полагать, что способность выявлять и удалять с растения тлей, заражённых энтомопатогенными грибами свойственна всем облигатным доминантам *Formica* s. str., для которых характерны семьи высокой численности (10^5 – 10^7 особей) со сложной социальной и территориальной организацией, а также высокой «профессиональной» специализацией среди сборщиков пади.

Abstract. In natural conditions two ant species of the *Formica rufa* group (*Formica rufa* Linnaeus, 1761 and *F. polyctena* Foerster, 1850) were experimentally shown to be able to protect their aphid partners (*Symydobius oblongus* (Heyden, 1837) and *Aphis pomi* de Geer, 1773) from contamination by entomopathogenic fungi (*Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin). Honeydew collectors of wood ants (*Formica rufa* & *F. polyctena*) quickly detect aphids contaminated with conidia and remove potentially dangerous object from the plant: the ratio of inoculated aphids which were removed was found to be significantly higher (> 80%) than in control (<8.3%). Ant behaviour towards contaminated aphids does not depend on the number of aphids and ants, and their ratio in the aphid colony. There is reason to believe that the ability to discriminate and remove from the plant aphids contaminated with conidia of entomopathogenic fungi is typical of every obligate dominants of *Formica* s. str. characterized by large colonies (10^5 – 10^7 individuals) with complex social and

territorial organization and also high «professional» specialization among honeydew collectors.

Введение

Тли, хорошо известные как вредители растений, являются одним из основных поставщиков углеводной пищи для муравьёв и в то же время представляют собой объект хищничества и паразитизма для множества организмов: паразитических наездников, божьих коровок, личинок златоглазок, сирфид и галлиц, а также хищных клопов [Nixon, 1951; Давидьян, 2007 (Davidian, 2007); Бокина, 2009 (Bokina, 2009)] и энтомопатогенных грибов [Steinkraus, 2006]. В обмен на сладкие выделения муравьи защищают своих симбионтов от всевозможных конкурентов, включая разнообразных афидофагов [Длусский, 1967 (Dlusskiy, 1967); Stadler, Dixon, 2005].

Одним из серьёзных врагов тлей помимо афидофагов являются патогенные микроорганизмы. Воздействуя непосредственно через покровы тлей, энтомопатогенные грибы могут вызывать эпизоотии и приводить к быстрому сокращению численности популяций этих насекомых [Steinkraus, 2006; Baverstock et al., 2008; Shapiro-Ilan et al., 2008; Akmal et al., 2013]. Известно, что муравьи способны распознавать споры энтомопатогенных грибов и путём чистки снижать вероятность собственного заражения [Reber et al., 2011]. Однако вопрос о том, способны ли муравьи защищать не только себя, но и своих симбионтов, до сих пор остаётся практически неизученным. В единственной работе, посвящённой данной проблеме, было показано, что муравьи *Formica podzolica* Франсуа, 1973 способны отличать тлей, инфицированных облигатным энтомопатогенным грибом *Pandora neoaphidis* (Remaudie et Hennebert) Nummer, специализирующимся на данной группе

насекомых, и удалять их с растения, предотвращая тем самым заражение и гибель остальных тлей в колонии [Nielsen et al., 2010]. Однако вопросы о том, все ли муравьи ведут себя подобным образом, а также зависит ли поведение муравьёв от вида тлей и других факторов, до сих пор оставались открытыми.

Цель работы — изучить поведение сборщиков пади рыжих лесных муравьёв по отношению к тлям, заражённым энтомопатогенными грибами, а также выявить факторы, влияющие на поведение муравьёв.

Материалы и методы

Экспериментальным путём в естественных условиях изучена способность рыжих лесных муравьёв выявлять тлей, инфицированных спорами гриба *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin, и предотвращать заражение остальных тлей в колонии. Исследования были проведены в августе—начале сентября 2014 г. в дендрологическом парке г. Новосибирска на примере двух семей рыжих лесных муравьёв разных видов (*Formica rufa* Linnaeus, 1761 и *F. polyctena* Foerster, 1850) и двух видов тлей (*Symydobius oblongus* (Heyden, 1837) и *Aphis pomi* de Geer, 1773).

Краткая характеристика объектов исследования. Рыжие лесные муравьи представляют собой группу очень близких по облику и биологии видов, которые обитают по всему поясу умеренных лесов Евразии и играют наиболее заметную роль в биоценозах [Захаров, Длусский, 2013 (Zakharov, Dlusskiy, 2013)]. Представители данной группы являются облигатными доминантами в многовидовых ассоциациях муравьёв. Живут большими семьями численностью 10^5 – 10^7 имаго, для которых характерна сложная система территориальной организации: обширная охраняемая территория, пронизанная сетью фуражировочных дорог, а также вторичное деление территории [Длусский, 1967 (Dlusskiy, 1967); Захаров, Длусский, 2013 (Zakharov, Dlusskiy, 2013)]. Выделения тлей (падь) составляют около 70 % всей поступающей в гнездо пищи, при этом для представителей этой группы муравьёв характерна наиболее высокая степень функциональной дифференциации сборщиков пади с чётким разделением функций поиска и охраны симбионтов, а также сбора и транспортировки пади [Резникова, Новгородова, 1998; (Reznikova, Novgorodova, 1998); Новгородова, 2008 (Novgorodova, 2008); Novgorodova, 2015]. Характеристика гнёзд модельных семей муравьёв: *F. rufa* (диаметр купола (d) / вала (D) — 70/120 см, высота купола (h) / общая (H) — 35/65 см, 3 фуражировочные дороги); *F. polyctena* (d/D = 55/110 см, h/H = 30/55 см, 2 дороги).

Среди тлей были выбраны виды, которые наиболее часто встречаются с муравьями в районе исследований. Облигатно мирмекофильный вид *Symydobius oblongus* широко распространён в Палеарктике. Образует колонии на коре побегов берёз. *Aphis pomi* широко распространён в Голарктике, а

также в ориентальной области. Образует колонии на молодых побегах яблони.

Энтомопатогенный гриб *Beauveria bassiana* широко распространён от тундры до опустыненных степей и обычно доминирует в биоценозах, характеризуется широким спектром хозяев [Евлахова, 1974 (Evlakhova, 1974); Крюков, 2015 (Kryukov, 2015)], включая тлей [Knudsen, Schotzko, 1999]. Заражение насекомых происходит в результате попадания на кутикулу и прорастания конидий. Спустя несколько дней, поражённая грибом тля погибает, на её поверхности появляются новые конидии, которые способны привести к заражению и гибели остальных тлей в колонии [Knudsen, Schotzko, 1999].

Схема проведения эксперимента. В колонии тлей, посещаемых муравьями модельных видов, с интервалом 30–60 минут с разной очередностью подсаживали по одной заражённой и незаражённой особи тлей модельного вида. Заражение проводили путём нанесения на тлей суспензии спор гриба *B. bassiana* (ср 31) (2×10^7 конидий/мл; 200 мг на 100 мл дистиллированной воды). В качестве контроля использовали особей, обработанных дистиллированной водой. Тлей для тестов собирали непосредственно перед проведением эксперимента из других колоний того же вида, расположенных на том же растении и посещаемых фуражирами из тестируемой семьи муравьёв. Это позволило избежать возможной агрессивной реакции муравьёв на незнакомых тлей. Ранее было показано, что рыжие лесные муравьи способны различать «своих» и «чужих» симбионтов, проявляя агрессивные реакции по отношению к последним [Novgorodova, 2005].

Обработка тлей суспензией спор гриба (группа заражённых тлей) или водой (контроль) в течение 2–3 с, с последующей «просушкой» на бумажной салфетке (4–5 с) проводилась непосредственно перед подсаживанием насекомых на растение рядом с колонией тлей. За поведением насекомых наблюдали до того момента, когда муравьи удаляли тлю с растения, или в течение 5 минут после первого контакта муравьёв с тлей. Отмечали количество муравьёв и тлей в колонии на момент начала эксперимента, время, проведённое тлей в колонии после первого контакта с муравьями. При сближении и контакте муравьёв с подсаженными на растение тлями фиксировали поведенческие реакции насекомых, включая способ удаления тли из колонии (муравей уносит предварительно убитую тлю подальше от колонии, оставляя её на растении; сбрасывает вниз; уносит вниз к основанию растения). Всего проведено 60 тестов в 30 колониях тлей: *F. rufa* / *S. oblongus* — 12 колоний, *F. polyctena* / *S. oblongus* — 7, *F. polyctena* / *A. pomi* — 11.

Обработка данных. Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Microsoft Excel. Распределение изучаемых параметров отличается от нормального (критерий Шапиро-Уилка, $p < 0,05$), поэтому влияние различных факторов (вид, количество и соотношение

муравьёв и тлей, заражённость и возрастная стадия тлей, а также порядок предъявления заражённых и незаражённых тлей) на поведение муравьёв исследовано с помощью обобщённых линейных и нелинейных моделей (GLZ), а также точного теста Фишера. Влияние заражённости и возраста заражённых тлей на время их пребывания в колонии тлей оценили с помощью критерия Манна-Уитни. В случае множественных сравнений учитывалась поправка Бонферрони.

Результаты

Экспериментальным путём установлено, что сборщики пади *F. rufa* и *F. polycytena* способны не только отличить тлю, заражённую энтомопатоген-

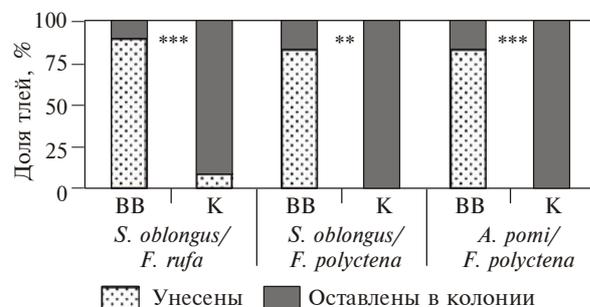


Рис. 1. Реакция муравьёв на появление в колонии тлей того же вида, заражённых энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana* (BB), и незаражённых тлей из контрольной группы (K). Данные достоверно отличаются (точный тест Фишера): ** — $p < 0,01$, *** — $p < 0,001$.

Fig. 1. Reaction of ants towards appearance of aphids contaminated by entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* (BB) and individuals from the control group (K) on the plant. The data significantly differ (the Fisher's exact test): ** — $p < 0,01$, *** — $p < 0,001$.

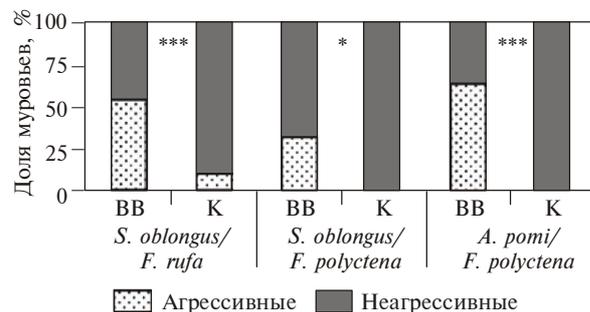


Рис. 2. Соотношение муравьёв, проявивших агрессивные и неагрессивные реакции по отношению к тлям, заражённым энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana* (BB), и незаражённым особям из контрольной группы (K). Данные достоверно отличаются (точный тест Фишера): * — $p < 0,05$, *** — $p < 0,001$.

Fig. 2. The ratio of ants demonstrating aggressive and non-aggressive reactions towards the aphids contaminated by *Beauveria bassiana* (BB) and individuals from the control group (K). The data significantly differ (the Fisher's exact test): * — $p < 0,05$, *** — $p < 0,001$.

ным грибом, но и защитить своих симбионтов от заражения путём удаления потенциально опасного объекта (рис. 1): доля унесённых из колонии заражённых тлей оказалась значительно выше (более 80 %), чем в контроле (менее 8,3 %).

Порядок предъявления заражённых и незаражённых тлей не оказывал существенного влияния на поведение муравьёв по отношению к тлям независимо от их заражённости грибом (точный тест Фишера: заражённые, $p = 0,23$, контроль, $p = 1$).

Доля муравьёв (из числа контактировавших с тлей), проявивших агрессивные реакции по отношению к заражённым тлям, оказалась значительно выше, чем по отношению к незаражённым особям (рис. 2). Следует отметить, что все муравьи, которые при встрече с заражёнными тлями демонстрировали неагрессивные реакции (постукивание антеннами и чистка тли), обычно в колонии занимались сбором пади («пастухи» [Новгородова, 2008 (Novgorodova, 2008)]). Наиболее агрессивные реакции по отношению к заражённым тлям (немедленная атака, которая заканчивается «мёртвой хваткой») проявляли муравьи, охранявшие симбионтов («сторожа» [Новгородова, 2008 (Novgorodova, 2008)]), которые обычно находились в неподвижной позе на периферии колонии тлей, принимая агрессивные позы в ответ на любые изменения в окружающей среде. Среди особей, нападавших на заражённых тлей, они составили 86–100 %. Эти муравьи практически сразу при первом же контакте (через 1–2 с) хватали тлю жвалами и старались оторвать её от растения и поднять повыше. При этом тля обычно успевала выделиться каплю пади, которую активно слизывали находившиеся рядом «пастухи», пытавшиеся заодно постукивать тлю антеннами и чистить.

Исход столкновения тлей, заражённых энтомопатогенным грибом *B. bassiana*, с рыжими лесными муравьями не зависел от вида муравьёв и тлей, а также их количества и соотношения в исследованных колониях тлей (табл. 1). Заражённые тли проводили в колонии значительно меньше времени, чем особи из контрольной группы (рис. 3). При этом время, проведённое заражёнными тлями на растении, не зависело от вида как муравьёв, так и тлей (критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони, $p > 0,05$).

Возраст тли (морфа) также не оказывал влияния на поведение муравьёв. При взаимодействии с тлями из контрольной группы муравьи не проявляли агрессивных реакций как к нимфам, так и ко взрослым особям (точный тест Фишера, $p = 1$). Что касается заражённых тлей, несмотря на то, что значимых отличий не выявлено, наблюдается некоторая тенденция к снижению агрессивности по отношению к взрослым особям ($p = 0,06$). Так, у заражённых тлей младших (2 и 3) возрастов продолжительность пребывания на растении с тлями по сравнению с более взрослыми особями (нимфы 4-го возраста и взрослые тли) оказалась значительно ниже (критерий Ман-

на-Уитни, $U = 59,5$, $p = 0,04$; в связи с отсутствием влияния вида тли на поведение муравьёв по отношению к подсаженным особям из обеих групп, данные разных видов тлей объединены). Несмотря на явную тенденцию к снижению агрессивности муравьёв по отношению к взрослым особям, заражённым грибом, этот вопрос требует более детальных исследований.

Обсуждение

Трофобиотические отношения муравьёв и тлей издавна находились в центре внимания многих исследователей [Мордвилко, 1901 (Mordvilko, 1901); Nixon, 1951; Длусский, 1967 (Dlusskiy, 1967); Hölldobler, Wilson, 1990; Novgorodova, 2015 и др.]. Особый интерес всегда вызывал вопрос защиты тлей муравьями. До последнего времени достаточно большое количество работ было посвящено защите тлей от различных насекомых-афидофагов, включая хищников и паразитоидов [Way, 1963; Tilles, Wood, 1982; Phillips, Willis, 2005; Stadler, Dixon, 2005; Novgorodova, Gavrilyuk, 2012]. Однако о способности муравьёв защищать своих симбионтов от другого не менее серьёзного врага — энтомопатогенных грибов — долгое время практически ничего не было известно. Первое доказательство того, что муравьи (по крайней мере, отдельные виды) на это способны, было опубликовано в 2010 г. Группой авторов впервые было показано, что сборщики пади *Formica podzolica* не только отличают тлей, заражённых облигатным энтомопатогенным грибом *Pandora neoaphidis*, но и удаляют таких особей с растения [Nielsen et al., 2010].

Результаты наших экспериментов, проведённых на примере двух видов рыжих лесных муравьёв (группа *Formica rufa*) и тлей (*S. oblongus* и *A. pomi*), говорят о том, что эта способность муравьёв не уникальна. Сборщики пади *Formica rufa* и *F. polycetena* одинаково эффективно удаляют с растения тлей, заражённых энтомопатогенным грибом *B. bassiana*, предотвращая тем самым заражение остальных особей и гибель всей колонии. Доля заражённых тлей, унесённых подальше или удалённых с растения, со-

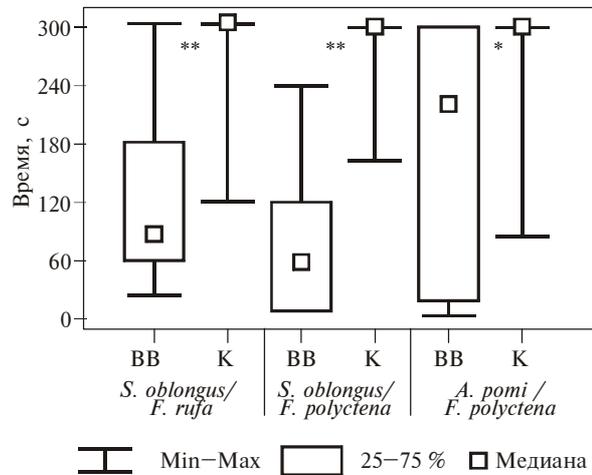


Рис. 3. Время пребывания в колонии тлей незаражённых особей из контрольной группы (К), а также тлей, заражённых энтомопатогенным грибом *B. bassiana* (BB). Данные достоверно отличаются (критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони): * — $p = 0,01$, ** — $p < 0,01$.

Fig. 3. Duration of stay of individuals from the control group (K) and aphids contaminated by *Beauveria bassiana* (BB) in the aphid colony. The data significantly differ (the Mann-Whitney U-test with Bonferroni correction): * — $p = 0,01$, ** — $p < 0,01$.

ставила более 80 % и оказалась намного выше, чем в контроле. Более того, нами впервые показано, что подобное поведение муравьёв по отношению к тлям, заражённым *B. bassiana*, не зависит от количества тлей, муравьёв и их соотношения в колониях, а также вида тлей.

Однако это не означает, что все муравьи обладают такой способностью. Ранее нами было показано, что степень защиты, которую обеспечивают своим трофобионтам разные муравьи, значительно отличается и зависит от уровня социальной и территориальной организации семьи, а также организации сбора пади (наличие и уровень функциональной дифференциации сборщиков пади) [Novgorodova, Gavrilyuk, 2012]. Защита и сохранение энергетических ресурсов, и, соответственно, устранение из колонии тлей любого потенциально опасного объекта

Таблица 1. Влияние вида и количества (N) муравьёв и тлей на поведение сборщиков пади по отношению к тлям, заражённым *Beauveria bassiana*

Table 1. The effect of ant and aphid species and the number of these insects (N) in the aphid colony on the behaviour of honeydew collectors towards aphids contaminated with *Beauveria bassiana*

Зависимая переменная	Распределение	Факторы	df	χ^2	p
Поведение муравьёв по отношению к тлям (удаляют / не удаляют)	Биномиальное	Вид муравьёв	1	0,33	0,56
		Вид тлей	1	0,05	0,82
		N муравьёв	1	1,11	0,29
		N тлей	1	1,82	0,18
		N муравьёв x N тлей	1	0,79	0,37

особенно актуально для муравьёв с высокой численностью семей. Так, было установлено, что наиболее высокая степень защиты тлей от афидофагов (низкая встречаемость афидофагов в колониях тлей-симбионтов) характерна для облигатных доминантов *Formica s. str.*, которые живут крупными семьями (10^4 – 10^6 особей) [Novgorodova, Gavriluk, 2012].

Известно, что заражение тлей энтомопатогенными грибами приводит к губительным последствиям как для отдельных особей, так и для целых колоний [Ferron, 1978; Baverstock et al., 2008]. Активно перемещаясь в пространстве в период расселения крылатых мигрантов или в поисках более подходящего места на растении, тли могут служить одним из переносчиков грибных инфекций [Feng et al., 2007]. Как оказалось, муравьи одинаково эффективно устранили с растения тлей, заражённых как патогенным только для тлей грибом *Pandora neoaphidis* [Nielsen et al., 2010], так и *Beauveria bassiana* с широким кругом хозяев. Таким образом, настороженное отношение к «новеньким» и немедленная выбраковка больных особей, позволяет муравьям максимально снизить вероятность не только гибели симбионтов, но и собственного заражения (когда спектр хозяев гриба может включать и самих муравьёв, как в случае *B. bassiana* [Bos et al., 2015]).

Эффективность защиты от естественных врагов, которую муравьи обеспечивают своим симбионтам, в значительной степени зависит от способности рабочих, занимающихся сбором пади, узнавать своих конкурентов и немедленно их атаковать. Помимо визуальных стимулов, для распознавания различных (в том числе и потенциально опасных) объектов муравьи часто используют химические сигналы. Так, по составу кутикулярных углеводов они легко распознают «чужих» среди своих сородичей [Lahav et al., 1999; D'Ettoire, Lenoir, 2010], а муравьи-рабовладельцы — своих потенциальных рабов [Delattre et al., 2013]. Некоторые афидофаги, в частности личинки сирфид, даже используют хемомикрию (сходство кутикулярных углеводов с таковыми у тлей) для предотвращения атаки муравьёв [Lohman et al., 2006]. Есть основания полагать, что при столкновении с тлями, недавно заражёнными энтомопатогенным грибом, когда визуальные стимулы не позволяют выявить степень опасности, муравьи проводят выбраковку особей, ориентируясь на химический профиль своих симбионтов, и атакуют любой объект, не соответствующий определенным стандартам. Это отчасти подтверждается результатами экспериментов по подсаживанию в колонии тлей, особей того же вида, за которыми до этого ухаживали муравьи-конспецифики из других семей [Novgorodova, 2005]: представители *Formica s. str.* легко распознавали «чужих» тлей и атаквали их. Тем не менее, эта гипотеза требует дополнительной экспериментальной проверки.

Различия в реакции «пастухов» и «сторожей» на заражённых тлей, по всей видимости, обусловлены

функциональной специализацией этих муравьёв и предрасположенностью тех и других к выполнению определенных действий (сбор пади и охрана симбионтов, соответственно). Для «сторожей» характерна наиболее высокая степень агрессивности [Резникова, Новгородова, 1998; (Reznikova, Novgorodova, 1998); Новгородова, 2008 (Novgorodova, 2008)], что отражается в быстрой атаке и устранении тлей, заражённых энтомопатогенным грибом.

Чистка, которую активно демонстрируют «пастухи» по отношению к заражённым тлям, также может служить достаточно эффективным средством для предотвращения заражения энтомопатогенными грибами [Baverstock et al., 2010]. В своих гнёздах муравьи используют это средство защиты не только для себя, но для своих симбионтов. Так, очищая яйца тлей *Stomaphis hirukawai* Sorin, 1995 от патогенной микрофлоры, муравьи *Lasius productus* Wilson, 1955 существенно повышают выживаемость своих симбионтов [Matsuura, Yashiro, 2006]. Тем не менее, несмотря на то, что чистка может существенно снизить количество спор гриба, она не предотвращает заражение в условиях высоких концентраций грибных спор или несвоевременного применения [Reber et al., 2011]. Этот способ эффективен, главным образом, как средство профилактики и только в тех случаях, когда гриб не успел прорасти. В случае рыжих лесных муравьёв, наличие высокой «профессиональной» специализации с чётким разделением функций сбора пади и охраны симбионтов [Новгородова, 2008 (Novgorodova, 2008); Novgorodova, 2015] позволяет им максимально снизить вероятность или даже предотвратить заражение и гибель симбионтов, при появлении на растении тлей, заражённых энтомопатогенными грибами.

В целом, рыжие лесные муравьи (*Formica rufa* и *F. polyctena*) способны не только отличить тлю, заражённую энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana*, но и защитить колонию своих симбионтов от заражения посредством удаления потенциально опасного объекта. Вопрос о том, все ли муравьи ведут себя подобным образом, по-прежнему остаётся открытым. Тем не менее, на данный момент есть все основания полагать, что такое поведение свойственно, как минимум, всем облигатным доминантам *Formica s. str.*, для которых характерны семьи высокой численности (10^4 – 10^7 особей) со сложной социальной и территориальной организацией, а также высокой «профессиональной» специализацией среди сборщиков пади.

Благодарности

Автор глубоко признателен В.Ю. Крюкову (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) за ценные советы и предоставленный материал энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* для проведения экспериментов. Исследования выполнены при финансовой поддержке РНФ (№ 14-14-00603). Результаты доложены на Евроазиатском симпо-

зиуме по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ), финансирование поездки осуществлялось из средств РФФИ (№ 13-04-00268).

Литература

- Akmal M., Freed S., M.N. Malik, H.T. Gul. 2013. Efficacy of *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hypomycetes) Against Different Aphid Species Under Laboratory Conditions // *Pakistan Journal of Zoology*. Vol.45. No.1. P.71–78.
- Baverstock J., Baverstock K.E., Clark S.J., Pell J.K. 2008. Transmission of *Pandora neopaphidis* in the presence of co-occurring arthropods // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.98. P.356–359.
- Baverstock J., Roy H.E., Pell J.K. 2010. Entomopathogenic fungi and insect behaviour: from unsuspecting hosts to targeted vectors // *BioControl*. Vol.55. P.89–102.
- Bokina I.G. 2009. [Cereal aphids and their entomophages in forest-steppe of Western Siberia]. Novosibirsk. 182 p. [In Russian].
- Bos N., Sundström L., Fuchs S., Freitag D. 2015. Ants medicate to fight disease // *Evolution*. Vol.69. Is.11. P.2979–2984.
- Davidian E.M. 2007. [Fam. Aphididae] // Leley A.S., Belokobylskij S.A., Kasparyan D.R., Kupyanskaya A.N., Proschalykin M.Yu. (Eds): Key to the insects of the Russian Far East. Vol. IV. Neuropteroidea, Mecoptera, Hymenoptera. Part. 5. Vladivostok: Dal'nauka. P.192–255. [In Russian].
- Delattre O., Châline N., Chameron S., Lecoutev E., Jaissou P. 2013. Opportunist slave-making ants *Myrmoxenus ravouxi* discriminate different host species from a non-host species // *Insectes Sociaux*. Vol.60. No.1. P.7–13.
- D'ettorre P., Lenoir A. 2010. Nestmate Recognition // Lach L., Parr C., Abbott K. (Eds): *Ant Ecology*. Oxford University Press, USA. P.194–209.
- Dlusskiy G.M. 1967. Ants of genus *Formica*. M., Nauka, 236 p. [In Russian]
- Evlakhova A.A. 1974. [Entomogenous fungi. Classification, biology, practical significance]. L.: Nauka. 260 p. [In Russian].
- Feng M.G., Chen C., Shang S.W., Ying S.H., Shen Z.C., Chen X.X. 2007. Aphid dispersal flight disseminates fungal pathogens and parasitoids as natural control agents of aphids // *Ecological Entomology*. Vol.32. P.97–104.
- Ferron P. 1978. Biological control of insect pests by entomopathogenic fungi // *Annual Review of Entomology*. Vol.23. P.409–442.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin. 732 p.
- Knudsen G.R., Schotzko D.J. 1999. Spatial Simulation of Epizootics Caused by *Beauveria bassiana* in Russian Wheat Aphid Populations // *Biological Control*. Vol.16. P.318–326.
- Krukov V.Yu. 2015. [Adaptations of entomopathogenic ascomycetes (Ascomycota, Hypocreales) to insect-hosts and environment factors in conditions of continental climate of Western Siberia and Kazakhstan]. Avtoreferat dissertatsii... doktora biologicheskikh nauk. Novosibirsk. 44 p. [In Russian].
- Lahav S., Soroker V., Hefetz A., Vander Meer R.K. 1999. Direct Behavioral Evidence for Hydrocarbons as Ant Recognition Discriminators // *Naturwissenschaften*. Vol.86. P.246–249.
- Lohman D.J., Liao Q., Pierce N.E. 2006. Convergence of chemical mimicry in a guild of aphid predators // *Ecological Entomology*. Vol.31. No.1. P.41–51.
- Matsuura K., Yashiro T. 2006. Aphid egg protection by ants: a novel aspect of the mutualism between the tree-feeding aphid *Stomaphis hirukawai* and its attendant ant *Lasius productus* // *Naturwissenschaften*. Vol.93. P.506–510.
- Mordvilko A.K. 1901. [Biology and morphology of aphids] // *Trudy Russkogo entomologicheskogo obschestva*. Vol.33. P.418–475. [In Russian].
- Nielsen C., Agrawal A.A., Hajek A.E. 2010. Ants defend aphids against lethal disease // *Biology Letters*. Vol.6. P.205–208.
- Nixon G.E.J. 1951. The association of ants with aphids and coccids // *Commonwealth Institute of Entomology, London*. P.1–36.
- Novgorodova T.A. 2005. Ant-aphid interactions in multispecies ant communities: Some ecological and ethological aspects // *European Journal of Entomology*. Vol.102. No.3. P.495–502.
- Novgorodova T.A. 2008. [The specialization in ant working groups involved in trophobiosis with aphids] // *Zhurnal obshei biologii*. Vol.69. No.4. P.293–302. [In Russian].
- Novgorodova T.A. 2015. Organization of honeydew collection by foragers in different ant species (Hymenoptera, Formicidae): effect of colony size and species specificity // *European Journal of Entomology*. Vol.112. No.4. P.688–697.
- Novgorodova T.A., Gavrilyuk A.V. 2012. The degree of protection different ants (Hymenoptera: Formicidae) provide aphids (Hemiptera: Aphididae) against aphidophages // *European Journal of Entomology*. Vol.109. No.2. P.187–196.
- Phillips I.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.
- Reber A., Purcell J., Buechel S.D., Buri P., Chapuisat M. 2011. The expression and impact of antifungal grooming in ants // *Journal of evolutionary biology*. Vol.24. P.954–964.
- Reznikova Zh.I., Novgorodova T.A. 1998. [Division of labour and exchange of information within ant settlements] // *Uspekhi sovremennoj biologii*. Vol.118. No.3. P.345–357. [In Russian].
- Shapiro-Ilan, D.I. Cottrell T.E., Jackson M.A., Wood B.W. 2008. Virulence of *Hypocreales* fungi to pecan aphids (Hemiptera: Aphididae) in the laboratory // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.99. No.3. P.312–317.
- Stadler B., Dixon A.F.G. 2005. Ecology and evolution of aphid-ant interactions // *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol.36. P.345–372.
- Steinkraus D.C. 2006. Factors affecting transmission of fungal pathogens of aphids // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.92. P.125–131.
- 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.
- Zakharov A.A., Dlusskiy G.M. 2013. Kratkie vidovye ocherki murav'yev *Formica* // Zakharov A.A., Dlusskiy G.M., Goryunov D.N., Gilev A.V., Zryanin V.A., Fedoseeva E.B., Gorokhovskaya E.A., Radchenko A.G. (Eds): *Monitoring of ants Formica*. Moscow: KMK. P.61–79. [In Russian].

Поступила в редакцию 1.11.2015