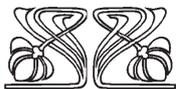
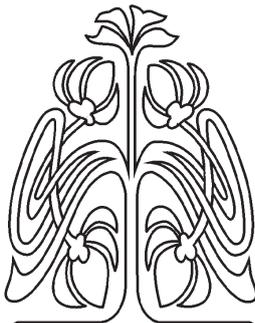
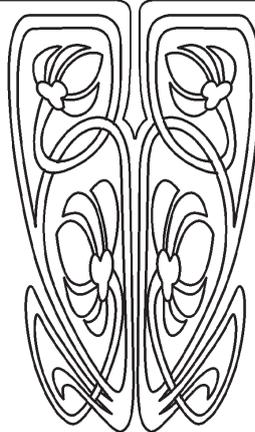




## ЭКОЛОГИЯ



НАУЧНЫЙ  
ОТДЕЛ



УДК 591.9: 595.796

### ТРОФОБИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) И ТЛЕЙ (HEMIPTERA, APHIDOMORPHA) В ЮЖНОМ ЗАУРАЛЬЕ

Т. А. Новгородова, А. С. Рябинин<sup>2</sup>

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск  
E-mail: tanovg@yandex.ru, artmir777@yandex.ru

Трофобиоз с тлями, выделения которых являются одним из основных энергетических ресурсов для муравьев, играет важную роль в их жизни. Представлены первые сведения о трофобиотических связях муравьев и тлей на территории Южного Зауралья. Исследования проведены в 2006–2013 гг. в наиболее характерных для региона лесных, луговых, степных и антропогенных биотопах. Трофобиотические связи с тлями отмечены для муравьев 17 видов из двух подсемейств: Formicinae (*Formica* – 7 видов, *Lasius* – 3, *Camponotus* – 3) и Myrmicinae (*Myrmica* – 4 вида). Выявлено 84 вида мирмекофильных тлей из 30 родов 6 семейств. Наибольшее число видов тлей (65) на территории региона в целом связано с *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), а также с муравьями, доминирующими в многовидовых сообществах: *Formica pratensis* Retzius, 1783 – 23 вида и рыжими лесными муравьями – 17. Для остальных муравьев отмечено взаимодействие с меньшим числом видов тлей (1–5). Количество видов тлей, связанных с доминантами рода *Formica* и *L. niger*, зависит от состава и структуры сообщества муравьев. Облигатные доминанты рода *Formica* посещают колонии тлей наибольшего числа видов, при этом разнообразие трофобиотических связей этих муравьев существенно возрастает в присутствии субдоминантов из подрода *Serviformica* (*F. fusca* и *F. cunicularia*). В отсутствие облигатных доминантов колонии тлей наибольшего числа видов посещают муравьи *L. niger*. В целом наиболее значимую роль в формировании трофобиотических связей в многовидовых сообществах играют облигатные доминанты *Formica* s. str. в тандеме с субдоминантами из подрода *Serviformica*, а в отсутствие доминантов – муравьи *L. niger*.

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

#### Trophobiotic Associations between Ants (Hymenoptera, Formicidae) and Aphids (Hemiptera, Aphidomorpha) in South Zauralye

Т. А. Novgorodova, А. S. Ryabinin

Trophobiosis with aphids producing honeydew, which is one of the main energetic resources for ants, plays an important role in their life. These are the first data on the trophobiotic associations between ants and aphids in South Zauralye. Investigations were carried out in the most typical biotopes for the region (forest, meadow, steppe and antropogenic biotopes) in 2006–2013. Trophobiotic interactions with aphids are revealed for 17 ant species from two subfamilies: Formicinae (*Formica* – 7 species, *Lasius* – 3, *Camponotus* – 3) and Myrmicinae (*Myrmica* – 4). 84 species of myrmecophilic aphids of 30 genera and 6 families were revealed. The majority of aphid species (65) were associated with *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) and also with dominant species: *Formica pratensis* Retzius, 1783 – 23 species, red wood ants of *Formica rufa* group – 17. Other ants were noted in aphid colonies of the less number of species (1–5). The number of aphid species associated with the dominant ants of *Formica* and *L. niger* depends on the composition and structure of ant community. Obligate dominant species of *Formica* attend colonies of the majority of aphid species, besides the variety of trophobiotic interactions of



these ants significantly increases in the presence of subdominants of subgenus *Serviformica* (*F. fusca* and *F. cunicularia*). In the absence of dominant ants of *Formica* aphid colonies of the majority of species are attended by *L. niger*. On the whole, obligate dominants of *Formica* s. str. in tandem with subdominant ants of subgenus *Serviformica* play the most significant role in the forming of trophobiotic interactions in multispecies communities, while in the absence of dominants this role is played by *L. niger*.

**Key words:** ants, aphids, trophobiotic relationships, South Zauralye.

### Введение

Муравьи являются неотъемлемым компонентом большинства наземных биоценозов, где благодаря высокой биомассе и своей многообразной деятельности (хищничество, трофобиоз, опыление растений, почвообразование и др.) они играют ключевую роль в формировании структуры и функционировании локальных сообществ [1].

Особое место в жизни муравьев занимают трофобиотические связи с различными насекомыми-трофобионтами, выделения которых (падь) представляют собой для них важный энергетический ресурс [1–3]. Одним из основных поставщиков пади для муравьев являются тли [4]. В обмен на сладкие выделения муравьи обычно защищают своих симбионтов (мирмекофильных тлей) от всевозможных конкурентов, в том числе и от естественных врагов [2, 3, 5]. Однако уровень защиты в значительной степени зависит от вида муравьев и обусловлен организацией сбора пади [6], которая характеризуется разной степенью функциональной дифференциации фуражиров: от ее отсутствия до «профессиональной» специализации [7–9].

Благодаря тесному взаимодействию муравьев и тлей в многовидовых сообществах формируются сложные системы трофобиотических связей этих насекомых, при этом устойчивость связей (возобновление из года в год) также зависит от вида муравьев [10]. Исследование трофобиотических связей муравьев и тлей позволяет оценить роль разных членов многовидового сообщества муравьев в формировании этих отношений, а также их влияние на видовой состав тлей (по крайней мере, мирмекофильных видов).

До настоящего времени на территории Южного Зауралья достаточно подробно была изучена только фауна муравьев [11]. Наиболее полные сведения по видовому составу тлей региона представлены лишь для Курганской области [12]. При этом исследование трофобиотических связей муравьев и тлей на территории Южного Зауралья до настоящего времени не проводилось.

Цель работы – выявить трофобиотические связи муравьев и тлей на территории Южного

Зауралья, а также факторы, влияющие на широту спектра связей с тлями разных членов многовидового сообщества муравьев.

### Методика и материалы

Исследования проводили в 2006–2013 гг. на территории Южного Зауралья в 14 районах в окрестностях 32 населенных пунктов из трех областей (рис. 1).

Сбор материала проводили на маршрутах и рабочих участках в наиболее характерных для территории Южного Зауралья биотопах: лесных (сосново-березовый лес, осиново-березовый колок, сухой бор), степных (полынно-ковыльно-типчачковая степь, типчачковая степь), луговых (полынно-разнотравный луг, разнотравный луг) и антропогенных (дачные участки, парки, скверы, лесополосы, залежи, а также пустыри с рудеральной растительностью).

Для выявления трофобиотических связей муравьев и тлей обследовали надземные и корневые (в случае наличия земляных выбросов и/или построек) части древесных и травянистых растений. Муравьев и тлей фиксировали в 70%-ном спирте. Всего собрано 1050 проб.

Для изучения иерархической структуры многовидовых сообществ муравьев использовали метод белково-углеводных приманок [13], с помощью которого оценивали результат взаимодействия между разными видами муравьев. Кроме того, принимали во внимание количество гнезд муравьев каждого вида на единицу площади [14] с учетом порядка их численности.

Для оценки влияния различных факторов (вид муравьев, количество видов тлей в биотопе, присутствие муравьев подрода *Serviformica*) на число видов тлей, связанных с разными муравьями, детальное исследование трофобиотических связей муравьев и тлей было проведено в окрестностях четырех населенных пунктов (с. Костыгин Лог, с. Лисье, с. Темляково, п. Глинки), где представлены практически все биотопы, характерные для исследуемого региона [15–18].

Статистическую обработку материала осуществляли с помощью пакетов STATISTICA и Microsoft Excel. Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили с помощью критерия Шапиро–Уилка. Все данные оказались ненормально распределены (критерий Шапиро–Уилка,  $p < 0.05$ ), поэтому влияние различных факторов на широту спектра связей с мирмекофильными тлями у муравьев разных видов проанализировано с помощью обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ; распределение Пуассона,  $\chi^2$  тест).

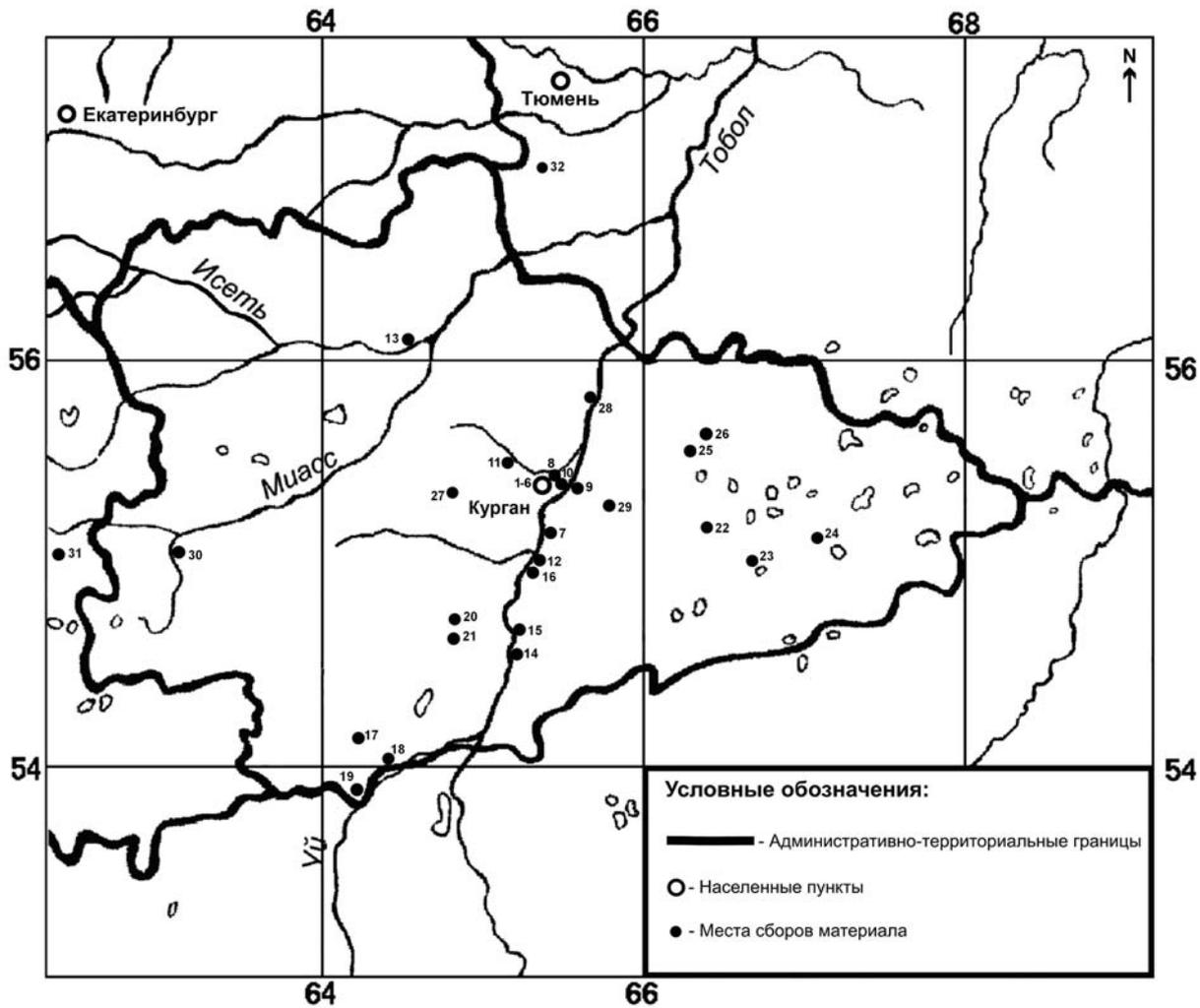


Рис. 1. Места сбора материала на территории Южного Зауралья. Курганская область: 1 – г. Курган, 2 – п. Глинки, 3 – п. Керамзитный, 4 – п. Увал, 5 – ст. Утяк, 6 – с. Шепотково, 7 – с. Бараба, 8 – д. Белый Яр, 9 – с. Колташево, 10 – д. Костоусово, 11 – п. Старый Просвет, 12 – с. Темляково; 13 – с. Осиновское; 14 – с. Боровлянка, 15 – с. Глядянское, 16 – с. Утятское, 17 – с. Костыгин Лог, 18 – д. Приозерное; 19 – с. Усть – Уйское, 20 – г. Куртамыш, 21 – д. Узково; 22 – п. Лебяжье, 23 – с. Лисье, 24 – г. Макушино, 25 – с. Михайловка, 26 – с. Мокроусово, 27 – п. Юргамыш, 28 – с. Нижнетобольное, 29 – п. Варгаши, 30 – г. Щучье. Челябинская область: 31 – п. Лесной. Тюменская область: 32 – с. Леваша

### Результаты и их обсуждение

#### Партнеры-симбионты: видовой состав, трофобиотические связи

Из 30 видов муравьев, собранных в ходе работы на территории Южного Зауралья [11], к настоящему моменту трофобиотические связи с тлями выявлены для 17. Эти виды муравьев существенно различаются по численности семей, иерархическому статусу в сообществе, а также организации кормовой территории и сбора пади.

Доминанты (*Formica pratensis* Retzius, 1783; *F. rufa* Linnaeus, 1761; *F. polystena* Foerster, 1850; *F. sanguinea* Latreille, 1798 и *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798)) живут крупными семьями ( $10^5$ – $10^6$  рабочих особей) и обладают обширными охраняемыми территориями. При проведении анализа

данные по рыжим лесным муравьям (группа *Formica rufa*: *F. rufa* и *F. polystena*), которые обитают в однотипных биотопах и обладают сходным территориальным и фуражировочным поведением, были объединены. К субдоминантам относятся муравьи с частично охраняемой кормовой территорией (*Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895; *C. herculeanus* (Linnaeus, 1758); *C. vagus* (Scopoli, 1763) и *L. niger*), а также представители подрода *Serviformica*, не охраняющие свои кормовые участки (*F. fusca* Linnaeus, 1758; *F. cunicularia* Latreille, 1798; *F. rufibarbis* Fabricius, 1793). Группа инфлюентов представлена муравьями рода *Myrmica* (*M. rubra* (Linnaeus, 1758); *M. ruginodis* Nylander, 1846; *M. sulcinodis* Nylander, 1846; *M. lobicornis* Nylander, 1846), а также *L. alienus* (Foerster, 1850),



для которых характерна невысокая численность семей ( $10^2$ – $10^3$  рабочих особей) и отсутствие охраняемой кормовой территории. Список видов муравьев с указанием мирмекофильных тлей, связанных с ними, приведен ниже.

#### Список. Трофобиотические связи муравьев и тлей Южного Зауралья

##### 1. *Formica pratensis* Retzius, 1783

Тли: *Cinara pinea* (Mordvilko, 1894); *C. pini* (Linnaeus, 1758); *Cinara* sp.; *Callipterinella tuberculata* (von Heyden, 1837); *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837); *Chaitophorus populeti* (Panzer, 1804); *Sipha maydis* Passerini, 1860; *Aphis acetosae* Linnaeus, 1761; *A. craccivora* Koch, 1854; *A. eryngiiglomerata* Bozhko, 1963; *A. esulae* (Börner, 1940); *A. fabae* Scopoli, 1763; *A. gossypii* Glover, 1877; *A. polygonata* (Nevsky, 1929); *A. urticata* J. F. Gmelin, 1790; *Ammiaphis sii* (Koch 1855); *Ctenocallis dobrovjanskii* Klodnitsky, 1924; *Brachycaudus spiraeae* Börner, 1932; *Hydaphias hofmanni* Börner, 1950; *Microsiphum ptarmicae* Cholodkovsky, 1902; *M. woronieckae* Judenko, 1931; *Microsiphum* cf. *giganteum* Nevsky, 1928; *Titanosiphon dracunculi* Nevsky, 1928.

##### 2. *Formica rufa* Linnaeus, 1761

Тли: *Pemphigus populinigrae* (Schrank, 1801); *Cinara pinea* (Mordvilko, 1894); *C. pini* (Linnaeus, 1758); *Schizolachnus pineti* (Fabricius, 1781); *Callipterinella tuberculata* (von Heyden, 1837); *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837); *Chaitophorus populeti* (Panzer, 1804); *Ch. tremulae* Koch, 1854; *Pterocomma* cf. *kozuchovae* Pastschenko, 1988; *Aphis fabae* Scopoli, 1763; *A. forbesi* Weed, 1889; *A. gossypii* Glover, 1877; *A. pomi* de Geer, 1773; *A. urticata* J.F. Gmelin, 1790.

##### 3. *Formica polyctena* Foerster, 1850

Тли: *Cinara pini* (Linnaeus, 1758); *Schizolachnus pineti* (Fabricius, 1781); *Chaitophorus populeti* (Panzer, 1804); *Ch. tremulae* Koch, 1854; *Pterocomma tremulae* Börner, 1940; *Aphis acetosae* Linnaeus, 1761; *A. frangulae* Kaltenbach, 1845.

##### 4. *Formica fusca* Linnaeus, 1758

Тли: *Glyphina betulae* (Linnaeus, 1758); *Callipterinella tuberculata* (von Heyden, 1837); *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837); *Chaitophorus populeti* (Panzer, 1804); *Ch. tremulae* Koch, 1854; *Laingia psammae* Theobald, 1922; *Hyalopterus pruni* (Geoffroy, 1762); *Aphis fabae* Scopoli, 1763; *A. frangulae* Kaltenbach, 1845; *A. gossypii* Glover, 1877; *A. urticata* J.F. Gmelin, 1790; *Aphis* cf. *astragali* Ossiannilsson, 1959; *Semiaphis anthrisci* (Kaltenbach, 1843).

##### 5. *Formica cunicularia* Latreille, 1798

Тли: *Chaitophorus crinitus* Ivanovskaja, 1973; *Ch. vitellinae* (Schrank, 1801); *Aphis craccivora*

Koch, 1854; *A. esulae* (Börner, 1940); *A. euphorbiae* Kaltenbach, 1843; *A. fabae* Scopoli, 1763; *A. ulmariae* Schrank, 1801; *Hydaphias mosana* Hille Ris Lambers 1956.

##### 6. *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793

Тли: *Cinara pinea* (Mordvilko, 1894); *Metopeurum fuscoviride* Stroyan, 1950.

##### 7. *Formica sanguinea* Latreille, 1798

Тли: *Cinara pini* (Linnaeus, 1758); *Callipterinella tuberculata* (von Heyden, 1837); *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837); *Aphis esulae* (Börner, 1940); *Metopeurum fuscoviride* Stroyan, 1950.

##### 8. *Lasius niger* (Linnaeus, 1758)

Тли: *Pachypappella* sp.; *Thecabius affinis* (Kaltenbach, 1843); *Cinara pilicornis* (Hartig, 1841); *C. pinea* (Mordvilko, 1894); *C. pini* (Linnaeus, 1758); *Trama troglodytes* von Heyden, 1837; *Glyphina betulae* (Linnaeus, 1758); *Callipterinella tuberculata* (von Heyden, 1837); *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837); *Chaitophorus leucomelas* Koch, 1854; *Ch. populeti* (Panzer, 1804); *Ch. salicti* (Schrank, 1801); *Ch. vitellinae* (Schrank, 1801); *Laingia psammae* Theobald, 1922; *Sipha arenarii* Mordvilko, 1921; *S. maydis* Passerini, 1860; *Pterocomma jacksoni* Theobald, 1921; *P. konoii* Hori ex Takahashi, 1939; *P. rufipes* (Hartig, 1841); *Schizaphis agrostis* Hille Ris Lambers, 1947; *Aphis acetosae* Linnaeus, 1761; *A. affinis* Del Guercio, 1911; *A. coronillae* Ferrari, 1872; *A. craccivora* Koch, 1854; *A. crepidis* (Börner, 1940); *A. elegantula* Szelegiewicz, 1963; *A. eryngiiglomerata* Bozhko, 1963; *A. esulae* (Börner, 1940); *A. fabae* Scopoli, 1763; *A. farinosa* J.F. Gmelin, 1790; *A. forbesi* Weed, 1889; *A. frangulae* Kaltenbach, 1845; *A. gentianae* (Börner, 1940); *A. hieracii* Schrank, 1801; *A. idaei* van der Goot, 1912; *A. in-tybi* Koch, 1855; *A. neothalictri* Pashtshenko, 1994; *A. plantaginis* Goeze, 1778; *A. polygonata* (Nevsky, 1929); *A. pomi* de Geer, 1773; *A. pseudocomosa* Stroyan, 1972; *A. sanguisorbicola* Takahashi, 1966; *A. schneideri* (Börner, 1940); *A. solanella* Theobald, 1914; *A. spiraephaga* F.P. Müller, 1961; *A. ucrainensis* Zhuravlyov, 1997; *A. ulmariae* Schrank, 1801; *A. umbelliferarum* (Shaposhnikov, 1950); *A. urticata* J. F. Gmelin, 1790; *A. grossulariae* Kaltenbach, 1843; *A. picridicola* Holman, 1966; *Protaphis dudichi* Börner, 1940; *Brachycaudus prunicola* (Kaltenbach, 1843); *B. cardui* (Linnaeus, 1758); *Hydaphias hofmanni* Börner, 1950; *H. mosana* Hille Ris Lambers 1956; *H. molluginis* Börner, 1939; *Myzus cerasi* (Fabricius, 1775); *Acaudinum centaureae* (Koch, 1854); *Metopeurum fuscoviride* Stroyan, 1950; *Microlophium sibiricum* (Mordvilko, 1914); *Microsiphum jazykovi* Nevsky, 1928; *M. woronieckae* Judenko, 1931; *Microsiphum* cf. *giganteum* Nevsky, 1928; *Titanosiphon dracunculi* Nevsky, 1928.



9. *Lasius alienus* (Foerster, 1850)

Тли: *Aphis eryngiiglomerata* Bozhko, 1963; *A. plantaginis* Goeze, 1778; *Protaphis dudichi* Börner, 1940; *Titanosiphon dracunculi* Nevsky, 1928.

10. *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798)

Тли: *Stomaphis quercus* (Linnaeus, 1758); *Callipterinella tuberculata* (von Heyden, 1837); *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837); *Aphis pomi* de Geer, 1773.

11. *Camponotus saxatilis* Ruzsky, 1895

Тли: *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837).

12. *Camponotus herculeanus* (Linnaeus, 1758)

Тли: *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837).

13. *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763)

Тли: *Cinara pinea* (Mordvilko, 1894).

14. *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758)

Тли: *Chaitophorus populeti* (Panzer, 1804); *Aphis rumicis* Linnaeus, 1758; *A. ucrainensis* Zhuravlyov, 1997; *A. ulmariae* Schrank, 1801; *Metopeurum fuscoviride* Stroyan, 1950.

15. *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846

Тли: *Cinara pinea* (Mordvilko, 1894); *Eulachnus* cf. *agilis* (Kaltenbach, 1843).

16. *Myrmica sulcinodis* Nylander, 1846

Тли: *Aphis fabae* Scopoli, 1763.

17. *Myrmica lobicornis* Nylander, 1846

Тли: *Aphis solanella* Theobald, 1914.

Для 13 видов муравьев (*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. rugulosa* Nylander, 1849, *M. scabrinodis* Nylander, 1846 и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758)) трофобиотические связи с тлями на территории исследуемого региона к настоящему времени не выявлены.

Мирмекофильные тли на территории Южного Зауралья насчитывают 84 вида, которые относятся к 30 родам из 6 семейств (Aphididae – 61 вид, Chaitophoridae – 9, Lachnidae – 8, Pemphigidae – 3, Drepanosiphidae – 2, Thelaxidae – 1 вид). Наибольшее число видов мирмекофильных тлей относится к роду *Aphis* (35). Другие роды представлены в наших сборах существенно меньшим числом видов: *Chaitophorus* – 6, *Pterocomma* – 5, *Microsiphum* – 4, *Cinara* и *Brachycaudus* – по 3, остальные — по 1–2 вида.

Тли, посещаемые разными видами муравьев («общие симбионты»), составили около 39% (33 вида). Наибольшее количество видов муравьев (от 5 до 8) было отмечено в колониях тлей шести видов: *Symydobius oblongus* – 8 видов, *Chaito-*

*phorus populeti*, *Cinara pinea*, *Aphis fabae* и *Callipterinella tuberculata* – по 6, *C. pini* – 5. Колонии других видов тлей посещали муравьи меньшего числа видов.

Тли, связанные с большим количеством видов муравьев, характеризуются разной степенью мирмекофилии. Облигатные мирмекофилы (*C. tuberculata*, *Ch. populeti*, *S. oblongus* и представители рода *Cinara*) редко встречаются без муравьев, обычно это происходит в период расселения крылатых мигрантов, что согласуется с результатами исследования, проведенного на территории Северо-Восточного Алтая [10]. Что касается *Aphis fabae*, этот вид известен как факультативный мирмекофил [10, 19–21]. На исследуемой территории колонии тлей данного вида, так же как и в других регионах, были зарегистрированы как с муравьями, так и без них.

Из специализированных тлей, приспособленных к взаимодействию с муравьями конкретных видов, на территории региона был найден только один вид – *Stomaphis quercus*, колонии которого располагаются в трещинах коры берез в основании ствола на высоте до 1.5 м от земли. Тли этого вида в Южном Зауралье встречались только с муравьями *Lasius fuliginosus*. Несмотря на то что в Европе представители рода *Stomaphis* посещаются и другими муравьями, в частности *Liometopum microcephalum* (Panzer 1798) [22, 23], в ходе исследований трофобиотических связей муравьев и тлей в Западной Сибири *S. quercus* ни разу не встречался с другими муравьями [24, 25].

По месту локализации колонии тлей на растении выделяют три жизненные формы этих насекомых: дендробионты (обитают на наземной части деревьев и кустарников), гербобионты (на наземной части травянистых растений) и ризобионты (на корневой части растений). Среди мирмекофильных тлей региона преобладают гербобионты (51 вид), дендробионты составили 33 вида, ризобионты – всего 5 видов. Следует отметить, что колонии тлей четырех видов (*Aphis coronillae*, *A. plantaginis*, *Microsiphum jazykovi* и *Microsiphum* cf. *giganteum*) были отмечены в различные периоды сезона как на корнях, так и на наземных частях растений. Кроме того, в течение сезона некоторые виды мигрируют с древесных на травянистые растения, образуя колонии на наземной части или на корнях [26, 27]. Большинство мигрирующих видов было собрано только на первичном или вторичном хозяине. Исключение составил вид *A. frangulae*: тли в течение сезона были собраны как на крушине, так и на травянистых растениях (иван-чай, ястребинка). В результате каждый из пяти вышеперечисленных



видов, колонии которых встречались на разных частях растений, попал в две группы.

Соотношение представителей различных жизненных форм в мирмекофильных ансамблях тлей, связанных с разными видами муравьев, в значительной степени зависит от биотопического, а также отчасти ярусного распределения последних. Так, у доминирующих в лесных растительных ассоциациях рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*: *F. rufa* и *F. polyctena*) и *L. fuliginosus* мирмекофильные ансамбли тлей главным образом состоят из тлей-дендробионтов, относящихся к нескольким родам (*Symydobius*, *Cinara*, *Stomaphis* и *Callipterinella*). В то же время в мирмекофильных ансамблях тлей, связанных с *M. rubra*, который занимается фуражировкой преимущественно в нижних ярусах (почвенном и поверхностном), преобладают тли-гербобионты (80%).

У *F. pratensis*, тяготеющего к степным и луговым биотомам, в мирмекофильных ансамблях тлей преобладают тли-гербобионты (68% от общего количество видов тлей, связанных с луговым муравьем). Достаточно большая доля тлей-дендробионтов (28%) объясняется тем, что луговой муравей часто строит гнезда на границе колков и степных участков, посещая колонии тлей и на деревьях.

У экологически пластичного вида *L. niger*, способного заселять всевозможные биотопы (от осиново-березовых колков до разнотравной степи и садов) и работать в различных ярусах – от почвенного до крон деревьев и кустарников [28], мирмекофильные ансамбли тлей включают все жизненные формы. Однако в связи с тем что наиболее широкие спектры тлей связаны с муравьями *L. niger* на участках, где преобладает травянистая растительность (залежи, пустыри с рудеральной растительностью), в мирмекофильных ансамблях тлей данного вида муравьев преобладают тли-гербобионты, которые составляют более 60% общего количества тлей, связанных с *L. niger*.

Ширина спектров связей с мирмекофильными тлями существенно отличается у муравьев разных видов (см. рис. 1, таблица). Наибольшее число видов тлей оказалось связано с *L. niger* (65 видов), *Formica pratensis* (23) и рыжими лесными муравьями (17). Муравьи *F. fusca* и *F. cunicularia* были отмечены в колониях тлей 13 и 8 видов, соответственно. Колонии наименьшего количества видов тлей посещали муравьи *F. sanguinea* – 5, *Lasius fuliginosus* – 4, а также представители родов *Myrmica* – от 1 до 5 и *Camponotus* – по 1 виду (рис. 2).

**Влияние различных факторов на широту спектра связей с тлями у разных муравьев**  
(*N* – количество; есть/нет – наличие в биотопе)

Зависимая переменная	Факторы	<i>df</i>	$\chi^2$	<i>p</i>
<i>N</i> видов тлей, связанных с разными видами муравьев	Вид муравьев	7	49.39	< 0.001
Рыжие лесные муравьи (группа <i>F. rufa</i> )	<i>N</i> видов тлей в биотопе	1	6.67	0.009
	Есть/нет <i>F. fusca</i>	1	4.73	0.02
<i>F. pratensis</i>	<i>N</i> видов тлей в биотопе	1	6.03	0.01
	Есть/нет <i>F. cunicularia</i>	1	4.61	0.03
<i>F. fusca</i>		1	4.98	0.02
<i>F. cunicularia</i>		1	6.23	0.01
<i>L. niger</i>		1	4.41	0.03
<i>L. alienus</i>		1	4.88	0.02
<i>Camponotus</i>		1	0.10	0.74
<i>Myrmica</i>		1	0.36	0.54

Детальные исследования показали, что соотношение числа видов тлей, связанных с облигатными доминантами рода *Formica* (*Formica* s. str.) и *L. niger*, может меняться в зависимости от состава и структуры сообщества. Так, в многовидовых сообществах муравьев, в которых присутствуют *Formica* s. str., наиболее широкие спектры мирмекофильных тлей (от 5 до 8 видов) были отмечены именно для представителей этой группы, при этом

*L. niger* посещал колонии меньшего числа видов тлей (рис. 3, а, в). Сходные данные ранее были получены в ходе исследования трофобиотических связей муравьев и тлей в кедрово-пихтовых лесах Северо-Восточного Алтая [10].

В сообществах, в которых отсутствуют *Formica* s. str., роль доминанта часто (65% от исследованных сообществ) выполняет экологически пластичный вид *L. niger* (например, на участках,

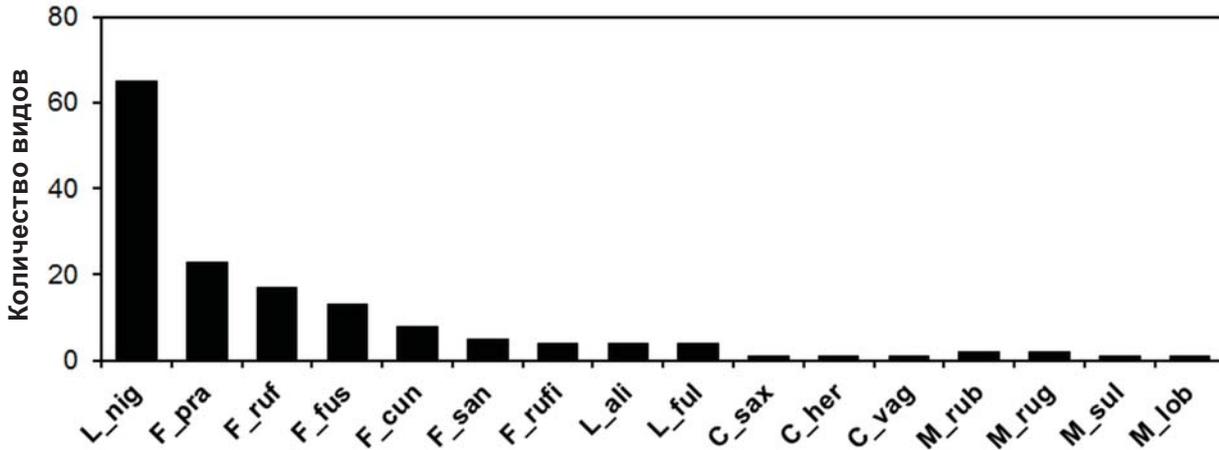


Рис. 2. Количество видов тлей, связанных с разными видами муравьев на территории Южного Зауралья. Муравьи: F\_pra – *Formica pratensis*, F\_ruf – муравьи *F. rufa*, F\_pol – муравьи *F. polyctena*, F\_fus – муравьи *F. fusca*, F\_cun – муравьи *F. cunicularia*, F\_rufi – муравьи *F. rufibarbis*, F\_san – муравьи *F. sanguinea*, L\_nig – муравьи *Lasius niger*, L\_ali – муравьи *L. alienus*, L\_ful – муравьи *L. fuliginosus*, C\_sax – муравьи *Camponotus saxatilis*, C\_her – муравьи *C. herculeanus*, C\_vag – муравьи *C. vagus*, M\_rub – муравьи *Myrmica rubra*, M\_rug – муравьи *M. ruginodis*, M\_sul – муравьи *M. sulcinodis*, M\_lob – муравьи *M. lobicornis*

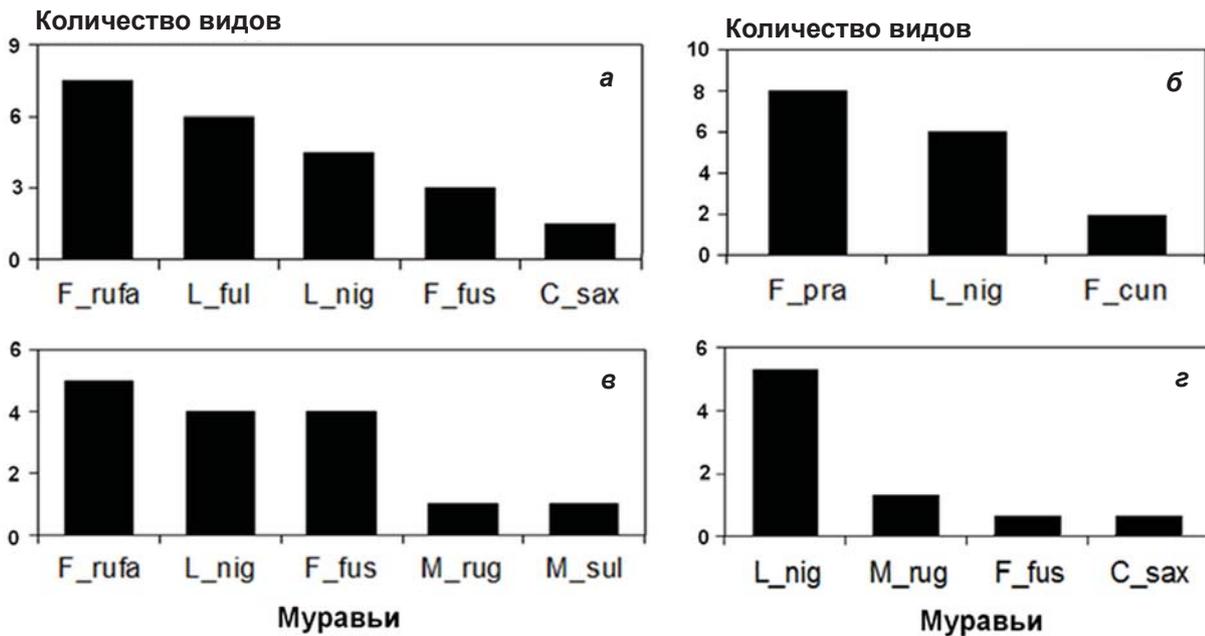


Рис. 3. Количество видов мирмекофильных тлей, связанных с разными видами муравьев: а – в осиново-березовом колке (окр. с. Костыгин Лог); б – на разнотравном лугу (окр. с. Костыгин Лог); в – в смешанном лесу (окр. с. Глинки); г – в смешанном лесу (окр. с. Колташево). Муравьи: F\_pra – *Formica pratensis*, F\_ruf – муравьи *F. rufa*, F\_fus – муравьи *F. fusca*, F\_cun – муравьи *F. cunicularia*, L\_nig – муравьи *Lasius niger*, L\_ful – муравьи *L. fuliginosus*, C\_sax – муравьи *Camponotus saxatilis*, M\_rug – муравьи *M. ruginodis*, M\_sul – муравьи *M. sulcinodis*

нарушенных в результате антропогенного воздействия). В подобных случаях наиболее широкие спектры мирмекофильных видов тлей были отмечены для данного вида (см. рис. 3, г). Учитывая, что в Южном Зауралье площадь нарушенных участков в результате сельскохозяйственных работ достаточно велика (более 30% территории региона), есть все основания полагать, что помимо

облигатных доминантов *Formica* s. str., важную роль в процессе формирования трофобиотических связей с тлями играют муравьи *L. niger*.

#### Влияние различных факторов на широту спектра видов тлей, связанных с муравьями

В ходе детальных исследований впервые проведена оценка воздействия различных факторов на число видов тлей, связанных с разными



муравьями. Увеличение числа видов тлей в биотопах положительно влияет на широту спектра трофобиотических связей муравьев практически всех видов (см. таблицу). Исключение составили представители родов *Myrmica* и *Camponotus*, для которых характерны небольшие семьи ( $10^2$ – $10^3$  рабочих особей) с неохраняемой или частично охраняемой кормовой территорией [29, 30]. Отсутствие влияния, по всей видимости, объясняется меньшей потребностью этих муравьев в углеводной пище по сравнению с другими членами многовидового сообщества.

Установлено, что существенное влияние на число видов тлей, связанных с облигатными доминантами рода *Formica*, оказывает присутствие муравьев подрода *Serviformica* – *Formica cunicularia* и *F. fusca* (см. таблицу). При наличии этих видов в биотопе количество видов тлей, связанных с *Formica* s. str., возрастает (рис. 4).

Есть основания полагать, что облигатные доминанты отчасти используют муравьев подрода *Serviformica* для поиска новых колоний тлей. Подобное поведение наблюдалось у лугового муравья в экспериментах с использованием различных приманок [31, 32]. Успех поиска колоний тлей (которые являются природным аналогом «углеводных приманок»), крайне важен для поддержания жизнеспособности семьи. Это особенно актуально в периоды расселения тлей и образования ими новых колоний. Вероятно, именно этим объясняется и тот факт, что доминанты достаточно терпимо относятся к субдоминантам на растениях с тлями. Это дает возможность муравьям *F. fusca* и *F. cunicularia* «воровать» падь на колониях тлей, принадлежащих доминантам *Formica* s. str., в отсутствие хозяев или при их низкой численности в колонии тлей [7, 33].

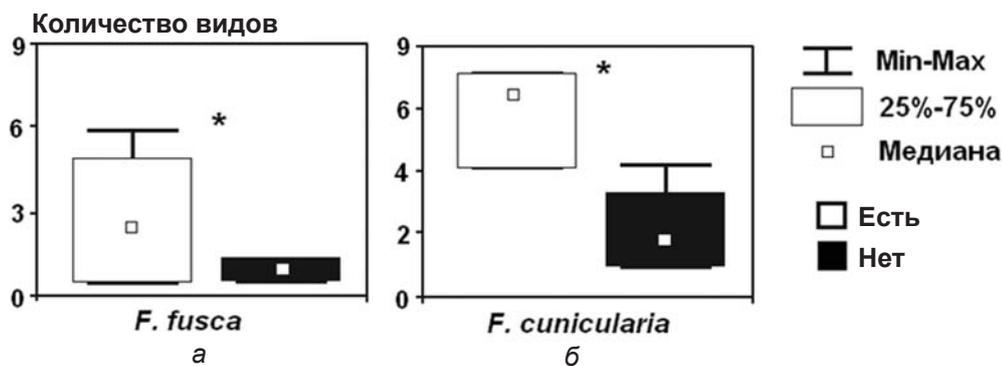


Рис. 4. Количество видов тлей, связанных с рыжими лесными муравьями (а) и *F. pratensis* (б), при наличии/отсутствии в биотопе *F. fusca* и *F. cunicularia*. Данные значительно отличаются (табл. 1); \* –  $p < 0.05$

Благодаря работе облигатных доминантов рода *Formica* в тандеме с субдоминантами подрода *Serviformica* выигрывают не только муравьи из обеих групп, но и тли. Так, чем быстрее будут найдены колонии тлей, образовавшиеся в период расселения крылатых мигрантов, тем больше у них шансов выжить. Известно, что муравьи подрода *Serviformica* быстрее находят новые источники пищи [28, 31, 32]. Однако, как известно, эти виды муравьев не способны обеспечить высокий уровень защиты своим симбионтам [6, 34]. Колонии тлей, найденные субдоминантами, а впоследствии занятые облигатными доминантами, получают явное преимущество. Благодаря наличию «профессиональной» специализации в группах сборщиков пади [7, 9] облигатные доминанты *Formica* s. str. обеспечивают своим симбионтам наиболее высокую степень защиты от хищников [6, 34, 35], а также способны защитить тлей в открытых ко-

лониях от неблагоприятных погодных условий [7, 9, 36]. Все это положительно сказывается на выживаемости тлей, связанных с доминантами [10].

В целом мирмекофильные ансамбли тлей, связанных с разными муравьями на территории Южного Зауралья, существенно различаются по числу видов. Наиболее широкие спектры связей с тлями выявлены для *L. niger*, рыжих лесных муравьев и *F. pratensis*, при этом соотношение числа видов тлей, связанных с доминантами рода *Formica* и *L. niger*, зависит от состава и структуры сообщества. Облигатные доминанты *Formica* s. str. посещают колонии тлей наибольшего числа видов, при этом разнообразие трофобиотических связей этих муравьев существенно возрастает в присутствии субдоминантов из подрода *Serviformica* (*F. fusca* и *F. cunicularia*). В отсутствие *Formica* s. str. в сообществе колонии тлей наибольшего числа видов посещает *L. niger*. Таким образом,



наиболее значимую роль в формировании трофобиотических связей в многовидовых сообществах играют облигатные доминанты *Formica* s. str. в тандеме с субдоминантами из подрода *Serviformica*, а в отсутствие облигатных доминантов – муравьи *L. niger*.

Авторы благодарны О. Ю. Южаковой и А. В. Гаврилюку за помощь в сборе материала, а также А. В. Стекольщикову за консультации и помощь в определении отдельных видов тлей.

Исследования выполнены при частичной поддержке по Программе ФНИ государственных академий наук на 2012–2020 гг. (проект VI.51.1.6) и РФФИ (проект № 13-04-00268).

### Список литературы

1. Hölldobler B., Wilson E. O. The ants. Berlin : Springer-Verlag. 1990. 732 p.
2. Nixon G. E. J. The Association of Ants with Aphids and Coccids. L. : Common. Inst. of Entomol., 1951. 36 p.
3. Длусский Г. М. Муравьи рода Формика. М. : Наука, 1967. 236 с.
4. Oliver T. H., Leather S. R., Cook J. M. Macroevolutionary Patterns in the Origin of Mutualisms Involving Ants // J. Evolution. Biol. 2008. Vol. 21. P. 1597–1608.
5. Way M. J. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // Ann. Rev. Entomol. 1963. Vol. 8. P. 307–344.
6. Novgorodova T. A., Gavriljuk A. V. The degree of protection different ants (Hymenoptera: Formicidae) provide aphids (Hemiptera : Aphididae) against aphidophages // Eur. J. Entomol. 2012. Vol. 109. P. 187–196.
7. Новгородова Т. А., Резникова Ж. И. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. 1996. Т. 3, № 3–4. С. 239–245.
8. Резникова Ж. И., Новгородова Т. А. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Усп. совр. биол. 1998. Т. 118, № 3. С. 345–356.
9. Новгородова Т. А. Специализация в рабочих группах муравьев при трофобиозе с тлями // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69, № 4. С. 284–293.
10. Новгородова Т. А. Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с тлями (Homoptera, Aphidoidea) на Северо-Восточном Алтае // Тр. Рус. энтомол. о-ва. 2012. Т. 83, № 1. С. 45–57.
11. Рябинин А. С., Новгородова Т. А. Фауна муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Южного Зауралья // Евразият. энтомол. журн. 2013. Т. 12, № 2. С. 161–166.
12. Novgorodova T. A., Stekolshchikov A. V. A contribution to the aphids (Homoptera: Aphidinea) fauna of the Kurgan Province // Zoosystematica Rossica. 2013. Vol. 22. P. 230–246.
13. Резникова Ж. И. Методы исследования поведения и межвидовых отношений муравьев в полевых условиях // Евразият. энтомол. журн. 2009. Т. 8, № 3. С. 265–278.
14. Захаров А. А. Общие методы полевых экологических исследований // Муравьи и защита леса : материалы 14-го Всерос. симп. Н. Новгород, 2009. С. 77–81.
15. Pontin A. J. The number and distribution of subterranean aphid and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.) // Ecol. Entomol. 1978. Vol. 3. P. 203–207.
16. Брайен М. В. Общественные насекомые. М. : Мир, 1986. 400 с.
17. Захаров А. А. Колониальность у рыжих лесных муравьев (биология, развитие колоний и основы их использования в лесозащите) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 21 с.
18. Малоземова Л. А. Избирательное питание *Formica aquilonia* в условиях Висимского заповедника (Средний Урал) // Муравьи и защита леса : материалы 10-го Всесоюз. симп. М., 1998. С. 77–78.
19. Banks C. J. Effects of the ant *Lasius niger* on the behavior and reproduction of the aphids *Aphis fabae* // Bull. Entomol. Res. 1958. Vol. 49. P. 701–714.
20. Stadler B., Dixon A. F. G., Kindlmann P. Relative fitness of aphids : effects of plant quality and ants // Ecol. Lett. 2002. Vol. 5. P. 216–222.
21. Novgorodova T. A. The symbiotic relationships between ants and aphids // Zh. Obsch. Biol. 2004. Vol. 65. P. 152–165.
22. Макаревич О. Н. *Liometopum microcephalum* Panzer (Hymenoptera, Formicidae) на островах Нижнего Днепра // Тез. док. XII съезда Рус. энтомол. о-ва. 2002. Т. 73. С. 221–222.
23. Макаревич О. Н. *Liometopum microcephalum* (Hymenoptera, Formicidae) в Нижнем Приднепровье // Вестн. зоол. 2003. Т. 37, № 4. С. 51–56.
24. Новгородова Т. А. Особенности мутуалистических отношений с тлями двух видов муравьев рода *Lasius* (Formicinae) // Усп. совр. биол. 2005. Т. 125, № 2. С. 199–205.
25. Гаврилюк А. В. Роль муравьев разных видов в защите тлей от афидофагов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 22 с.
26. Ивановская О. И. Тли Западной Сибири. Ч. 1. Семейства Adelgidae – Chaitophoridae. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 272 с.
27. Ивановская О. И. Тли Западной Сибири. Ч. 2. Семейство Aphididae. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 328 с.
28. Резникова Ж. И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 208 с.
29. Beckers R., Goss S., Deneubourg J. L., Pasteels J. M. Colony size, communication and ant foraging strategy // Psyche. 1989. Vol. 96. P. 239–256.
30. Radchenko A. G., Elmes G. W. Myrmica ants of the Old World. Fauna Mundi. Warszawa, 2010. 789 p.
31. Стебаев И. В. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* Retz. и взаимодействие муравьев



- одного и разных видов // Зоол. журн. 1971. Т. 50, №. 10. С. 1504–1519.
32. Резникова Ж. И. Неантогонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. журн. 1975. Т. LIV, вып. 7. С. 1020–1031.
33. Новгородова Т. А. Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе // Евразият. энтомол. журн. 2003. Т. 2, вып. 4. С. 243.
34. Гаврилюк А. В., Новгородова Т. А. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов // Докл. АН. 2007. Т. 417, №. 3. С. 427–429.
35. Novgodorova T. A. Ant-aphid interactions in multispecies ant communities: Some ecological and ethological aspects // Eur. J. Entomol. 2005. Vol. 102. P. 495–501.
36. Новгородова Т. А. Влияние рыжих лесных муравьев (Formicidae) на многовидовые комплексы тлей (Aphididae) в рекреационных лесах Новосибирска // Евразият. энтомол. журн. 2005б. Т. 4, № 2. С. 117–120.

УДК 574.3

## К ВОПРОСУ О СОХРАНЕНИИ УНИКАЛЬНОЙ ГАЛОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

О. Н. Давиденко

Саратовский государственный университет  
E-mail: alenka71980@mail.ru



В статье дана характеристика галофильной растительности трех уникальных для Саратовской области территорий дальнего Заволжья. Приводятся данные по составу, структуре растительности, редким видам растений. Оценена природоохранная значимость каждого участка и даны рекомендации по включению их в число новых комплексных памятников природы региона.

**Ключевые слова:** галофильная растительность, Саратовская область, памятники природы.

### To the Question of Conservation of the Unique Halophytic Vegetation of the Saratov Region

O. N. Davidenko

In this article the halophytic vegetation characteristic of three unique for the Saratov region territories is considered. The information about vegetation composition, structure and rare plants species is provided. The environmental significance of each territory is evaluated and the recommendations for inclusion it's in the new integrated natural monuments of the region are given.

**Key words:** halophytic vegetation, Saratov region, monuments of nature.

Сеть особо охраняемых природных территорий Саратовской области существует уже давно и достаточно хорошо проработана, но видам растений-галофитов и сообществам с их участием уделено в этом плане недостаточное внимание [1]. Вместе с тем, только на солончаки в Саратовской области приходится 1,5 тыс. га, кроме того, по всей области встречаются солонцы и солонцеватые разности зональных типов почв. Им свойственна особая галофильная растительность, основные особенности состава и

строения которой для региона достаточно хорошо изучены [2, 3]. В последние годы появилось немало работ, раскрывающих новые сведения о синтаксономическом разнообразии галофильной растительности, о находках новых для региона видов галофитов. В связи с этим встает вопрос о необходимости пересмотра и расширения сети особо охраняемых природных территорий Саратовской области с возможностью включения в ее состав ряда участков с галофильной растительностью.

Цель работы – характеристика растительного покрова некоторых территорий Саратовской области, перспективных для организации новых комплексных памятников природы с галофильной растительностью, и обоснование необходимости придания им природоохранного статуса.

Исследования проводились в 2008–2014 гг. на территории 13 административных районов саратовского Заволжья. Растительность изучалась с использованием стандартных методик фитоценологических описаний, принятых для наземной растительности [4–6]. Всего за период исследования выполнено более 500 описаний галофильной растительности, что позволило с высокой степенью достоверности судить о частоте встречаемости и характере распространения по территории саратовского Заволжья сообществ разных ассоциаций. Основное внимание было уделено фитоценозам, в которых в качестве доминанта или содоминанта выступают виды растений, занесенные во второе издание Красной