

Резкие колебания численности и активности ксилофагов, хвое- и листогрызущих насекомых, оказывающих негативное воздействие на ослабленные древостои и возобновление хвойных пород, значительно задерживают наступление терминальной фазы восстановления таежных биогеоценозов. В этом аспекте деятельность фитотрофных насекомых может выступать в роли фактора, определяющего направление и ритмику сукцессионных процессов таежного ландшафта. Наиболее глубокие изменения структуры биотических сообществ наблюдаются в самых дичайших категориях ландшафта, где при пирогенной трансформации действие лимитирующих факторов значительно усиливается. В фациях сублитоморфного ряда по сравнению с плагиотрофными после пожара степень инсоляции и дефицит влаги в почве увеличивается более значительно. Слабое возобновление растительности сублитоморфных фаций на траппах и сублитоморфных – в днищах мелких долин способствует сильному прогреванию корнеобитаемого слоя почвы. В связи с этим качественный состав энтомоценозов изменяется в сторону повышения удельного веса ксерорезистентных элементов фауны. С усилением ксероморфности трансформированные биогеоценозы в наибольшей степени подвержены угрозе гибели от массового размножения растительноядных насекомых.

Относительно быстро восстанавливается мезофауна средне- и сильноподзолистых почв таежных биогеоценозов, занимающих зональные позиции. Отчасти это можно объяснить тем, что факторы, преобразующие природные режимы и структуру биотических сообществ, в коренных фациях действуют слабее, а стабилизирующие численность и ограничивающие аномальную активность фитотрофных насекомых, – значительно сильнее.

Таким образом, пирогенное воздействие способствует ксероморфизации таежных биогеоценозов (независимо от местоположения) и ухудшению экологических условий для видов, требующих к высокой влажности почвенного субстрата, а также – типичных таежных дендрофитов. В инициальный период пирогенной сукцессии почвенные и герпетобийные сообщества характеризуются обедненным видовым составом и низкими количественными показателями. В последующие годы таксономическое разнообразие обитателей наземных ярусов нарушенных биогеоценозов, как и численность фитотрофных насекомых возрастает, главным образом, за счет появления на горячих пирогенных и «ветровально-почвенных» комплексах беспозвоночных, а также – видов, не свойственных спонтанной тайге, таких как финская совка, сибирская шелкокрыль, луговой мотылек.

В составе энтомоценозов трансформированных (гео-)экосистем по реакции на прямое, либо опосредованное воздействие пирогенного фактора можно выделить три основные группы: 1 – виды, отрицательно реагирующие на изменение экологических условий в результате пожаров, снижающие свою численность; 2 – виды, привлекаемые горячими, значительно увеличивающие численность в зоне пирогенного воздействия; 3 – виды открытых местообитаний, не характерные для таежных и лесных биогеоценозов, склонные к резкому увеличению численности – вспышкам массового размножения. Вторая и третья группа представлены главным образом фитотрофными насекомыми, в результате повышения плотности популяций которых в пирогенных ценозах значительно активизируются процессы деструкции органического вещества и опадения особенностей восстановительных сукцессий таежных биогеоценозов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РГНФ – проект № 04-06-00384а.

К ВОПРОСУ О ТРОФОБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ МУРАВЬЕВ С РАЗНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

¹О.Б. Бирюкова, ²А.П. Расницын, ³Т.А. Новгородова

ON TROPHOBIOTIC INTERACTIONS OF ANTS WITH DIFFERENT INSECTS

¹O.B. Biryukova, A.P. Rasnitsyn, T.A. Novgorodova

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, 630091 г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

²Палеонтологический институт РАН, 117647 г. Москва, ул. Профсоюзная, 123

³e-mail: Olya-Bir@mail.ru.

В работе сделан краткий обзор трофобиотических отношений муравьев с насекомыми разных таксономических групп и выделены наиболее перспективные направления исследования впервое отмеченного взаимодействия муравьев с личинками пилильщиков (Hymenoptera, Tenthredinidae).

Трофобиоз – это взаимодействие муравьев с насекомыми, выделяющими падь, которую они собирают и используют в качестве углеводной пищи. До настоящего времени считалось, что муравьи вступают в трофобиотические отношения с представителями трех отрядов: равнокрылые

(Homoptera: Aphidae, Coccidae, Pseudococcidae, Membracidae, Cicadellidae, Aleyrodidae), бабочки (Lepidoptera: Lycaenidae) и полужесткокрылые (Heteroptera: Plataspidae, Coreidae, Pentatomidae). Наиболее полно изучен трофобиоз муравьев с равнокрылыми, в первую очередь с тлями и кокцидами. Первые сведения об этих взаимодействиях относятся к началу XX века (Мордвилко, 1901, 1921; Wheeler, 1910). В симбиоз с муравьями вступает приблизительно 60% тлей мировой фауны (Shingleton, 2001), что составляет около 2700 видов (Stern, Foster, 1996). На втором месте по степени изученности стоят бабочки, по приблизительным оценкам 6000 видов взаимодействуют с муравьями (Pierce et. al., 2002). Трофобиоз муравьев и клопов менее изучен. К настоящему моменту известно лишь нескольких видов клопов, связанных с муравьями (Myers, 1928; Gibernau, Dejean, 2000; Walckircher et. al., 2004).

Исследованы разные аспекты взаимодействия муравьев с выделяющими падь насекомыми. Подробно изучены анатомические и морфологические особенности равнокрылых и бабочек, вступающих в трофобиоз с муравьями, и степень их мирмекофилии (Delabie, 2001; Pierce et. al., 2002). Проведена оценка преимуществ и затрат партнеров-симбионтов при взаимодействии (Flaty et. al., 2000; Stadler et. al., 2001; Phillips, 2005). Важным условием устойчивости трофобиотического союза разных видов является «баланс инвестиций», т.е. выигрыш от взаимодействия должен превышать для каждого из них размер затрат (Резникова, 2001). Изучены особенности поведения некоторых видов муравьев-трофобионтов, ухаживающих за тлями (Новгородова, 2002). Исследована конкуренция как со стороны муравьев за «пищевые ресурсы» – колонии симбионтов (Hölldobler, Wilson, 1990), так и со стороны тлей за заботу муравьев (Cushman, Addicott, 1989). До сих пор остается спорным вопрос о влиянии муравьев на численность партнеров-симбионтов. С одной стороны, муравьи, собирая выделения насекомых, могут способствовать их выживанию и расселению, при этом в определенных ситуациях муравьи могут охотиться на своих партнеров (Cherix, 1987). Вопрос о том, что является причиной подобного переключения, до сих пор остается слабоизученным.

Наиболее интригующим является взаимодействие муравьев с представителями отряда перепончатокрылых. На территории Республики Алтай в окрестностях поселка Артыбаш нами впервые зафиксированы трофобиотические отношения муравьев с личинками пилильщиков семейства Blasticotomidae (фото 1). Ранее связь муравьев с личинками Blasticotomidae наблюдал Д.Е. Щербаков в Подмосковье (личное сообщение). До настоящего момента в литературе не упоминались трофобиотические отношения муравьев с представителями этого отряда. Пилильщиков рассматривали исключительно как объект хищничества муравьев (Вержущий, 1981).

Семейство Blasticotomidae является реликтовым и распространено в Палеарктической и Ориентальной областях. К настоящему моменту эта группа остается малоизученной. Работы посвящены главным образом фаунистике и систематике. Особенности биологии и экологии видов практически не исследованы.

Представители семейства характеризуются рядом примитивных признаков. Они являются фитофагами, обитают в стержне ваий папоротника (фото 2). По нашим наблюдениям каждая



Фото 1–2. Личинки пилильщиков: 1 – *Camponotus* sp., собирающий выделения личинки пилильщика (автор А.П. Расницын), 2 – личинка пилильщика в стебле папоротника (автор Т.А. Новгородова).

личинка проделывает в папоротнике два отверстия на расстоянии около 2 см друг от друга, которые необходимы ей для дыхания и выделения. Одно из отверстий может быть окружено комком пены (Вержудкий, 1981), однако на Алтае этого не наблюдалось. Около отверстий нами отмечено присутствие муравьев разных видов трех родов: *Formica*, *Camponotus* и *Myrmica*.

В связи с тем, что в трофобиотические отношения с муравьями вовлечены представители разных отрядов (Homoptera, Lepidoptera, Hymenoptera), так или иначе приспособленные к взаимодействию, возникает ряд вопросов. В первую очередь они касаются характера выделений личинок пилильщиков. Известно, что у представителей разных отрядов муравьи используют как экскременты (тли, кокциды, цикады), так и выделения экзокринных желез (голубянки). Кишечник равнокрылых, в частности тлей и кокцид, имеет своеобразное строение: средняя кишка петлеобразно изгибается и образует фильтрационную камеру, благодаря чему вода и сахара сразу из передней кишки поступают в заднюю (Бей-Биенко, 1966; Kunkel, Kloft, 1977).

В результате предварительного исследования было выявлено, что длина хода личинки *Blasticotoma* sp. составляет не более 10 см (измерения проводили в конце сентября 2005г.) По-видимому, личинка питается в основном именно соком растения, выделяя сладкие экскременты, которые муравьи и собирают в качестве углеводной пищи, так же как при взаимодействии с тлями. Это дает основание предполагать, что кишечник личинок пилильщиков, вступающих в симбиоз с муравьями, также имеет некоторые особенности.

Кроме того, важными являются вопросы о конкурентоспособности личинок пилильщиков по сравнению с другими потенциальными партнерами-симбионтами муравьев, в частности с мирмекофильными тлями, а также о значении выделений личинок пилильщиков для семей разных видов муравьев в течение сезона.

Одним из наиболее интересных и дискуссионных направлений является исследование характера взаимодействия муравьев с личинками пилильщиков и его роли в жизни партнеров-симбионтов. При изучении трофобиотических отношений муравьев с выделяющими падь симбионтами, в частности с тлями, исследователи обычно характеризуют их как мутуалистические (взаимовыгодные): муравьи получают углеводную пищу в виде пади, охраняя своих партнеров-симбионтов от хищников (Гринфельд, 1961). Однако трофобиоз невозможно отнести к какой-либо одной из известных форм взаимодействия (Новгородова, 2004). Так, мутуализм в строгом смысле слова подразумевает полную зависимость видов друг от друга и невозможность существования по-отдельности, а протокооперация наоборот – отношения, которые строятся на факультативной основе. В обоих случаях не соблюдается ряд условий. Это хорошо прослеживается на примере взаимодействия муравьев с тлями. В данном случае, со стороны тлей отношения могут носить как облигатный, так и факультативный характер, а муравьи могут обходиться без них, переключаясь на другие источники углеводной пищи. Более того, известно, что муравьи используют тлей не только для получения пади, но и в качестве добычи (Cherix, 1987; Sakata, 1994, 1995), причем наличие альтернативных источников углеводной пищи может привести к увеличению количества самих тлей в рационе муравьев (Offenberg, 2001).

В случае взаимодействия с личинками пилильщиков муравьи получают богатый источник углеводной пищи. Что касается личинок, то остается загадкой, какую именно пользу они получают от присутствия муравьев. Следует отметить, что обитание внутри стержня вайи папоротника обеспечивает личинкам определенную защиту как от возможного нападения самих муравьев, так и от естественных врагов. Однако это не спасает их от нападения паразитоидов. Известно, что степень защиты симбионтов во многом зависит от вида муравьев, в частности реакция последних на хищников и паразитоидов может быть различной (Тарбинский и др., 1966; Novgorodova, 2005). В связи с этим, трофобиотические отношения муравьев и личинок пилильщиков в зависимости от вида партнеров-симбионтов также могут включать ряд взаимодействий от мутуалистических до паразитических (выгодных одному партнеру в ущерб другому).

В целом, наиболее перспективными направлениями исследования трофобиоза муравьев с личинками пилильщиков семейства *Blasticotomidae* являются: 1) исследование особенностей строения пищеварительной и выделительной систем личинок пилильщиков; 2) изучение состава выделений; 3) исследование конкурентоспособности личинок пилильщиков по сравнению с другими возможными симбионтами муравьев (тли, кокциды, личинки голубянок и др.); 4) выяснение характера взаимодействий личинок пилильщиков с разными видами муравьев, в частности оценка степени защиты личинок от нападения паразитоидов.

Исследования выполнены при частичной поддержке РФФИ (05-04-48104), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2006.4; МК-1231.2005.4), Совета молодых ученых ИСЭЖ СО РАН, а также Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

Президиум Сибирского отделения РАН
Институт систематики и экологии животных СО РАН
Всероссийский научно-исследовательский институт
ветеринарной энтомологии и арахнологии СО РАСХН
Сибирское отделение Всероссийского энтомологического общества
Департамент науки, инноваций, информатизации и связи Новосибирской области
Управление Федеральной службы в сфере природопользования
(Росприроднадзор) по Новосибирской области

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Материалы VII Межрегионального совещания
энтомологов Сибири и Дальнего Востока
в рамках Сибирской зоологической конференции
Новосибирск, 20–24 сентября 2006 г.



Новосибирск, 2006