

СИМБИОЗ МЕЖДУ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ОДНОГО ОТРЯДА (HYMENOPTERA): МУРАВЬЯМИ И ЛИЧИНКАМИ ПИЛИЛЬЩИКОВ СЕМ. BLASTICOTOMIDAE

Бирюкова О.Б., Новгородова Т.А.

В работе представлены предварительные данные исследования трофобиотических отношений муравьев с личинками пилильщиков *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834. Особенности образа жизни пилильщиков *B. filiceti*, а также их трофобиотические связи с муравьями исследованы на Алтае и в Новосибирской области. Установлено, что личинки обитают в кочедыжнике женском, щитовнике шартрском и страуснике. Муравьи собирают жидкие выделения личинок. Трофобиотические связи с личинками *B. filiceti* на Алтае выявлены для 14 видов муравьев (*Formica* – 7, *Camponotus* – 2, *Lasius* – 2, *Myrmica* – 3), в Новосибирске – для 5 видов (*Formica* – 2, *Myrmica* – 2, *Lasius* – 1).

ВВЕДЕНИЕ

Трофобиотические отношения муравьев с различными насекомыми издавна привлекали внимание исследователей [1, 2, 3, 4], однако взаимодействие муравьев с личинками пилильщиков было открыто параллельно разными авторами совсем недавно [5, 6]. Ранее пилильщиков рассматривали исключительно как объект хищничества муравьев [7]. Симбиотические отношения между представителями одного отряда явление редкое, при этом оказалось, что трофобиоз муравьев с личинками пилильщиков достаточно широко распространен. Так, случаи взаимодействий отмечены в Европейской части в Подмосковье [6], Германии [8], а также в Западной Сибири на территории Республики Алтай и в Новосибирской области [5, 9].

Реликтовое семейство Blasticotomidae входит в состав надсемейства Tenthredinoidea [10]. Современные виды известны только из Восточной Азии. Исключение представляет собой *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834. Этот вид широко распространен от Западной Европы до Дальнего Востока, где представлен соответственно подвидами *B. f. filiceti* Klug и *B. f. pacifica* Malaise, 1931 [7]. Далее изученные нами личинки предварительно обозначаются как *B. filiceti* без уточнения подвида (рис. 1).

Цель работы – исследование экологических особенностей пилильщиков *B. filiceti*, которые лежат в основе их симбиоза с муравьями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в мае-сентябре 2006-2007 гг. в пихтово-кедровых лесах в окрестностях п. Артыбаш (Республика Алтай) и в рекреационных березово-сосновых разнотравных лесах г. Новосибирска. Для детальных исследований было выбрано 16 участков различной площади (от 25 до 4900 м²): 3 участка на Алтае и 13 в Новосибирске.

Для приблизительной оценки численности личинок (без вреда для последних) на участках и заселенности папоротников разных видов выявили характерные признаки обитания личинок: изменения вайи (потемнения, отверстия), выделения личинок в местах их расположения, а также присутствие муравьев (рис. 2).

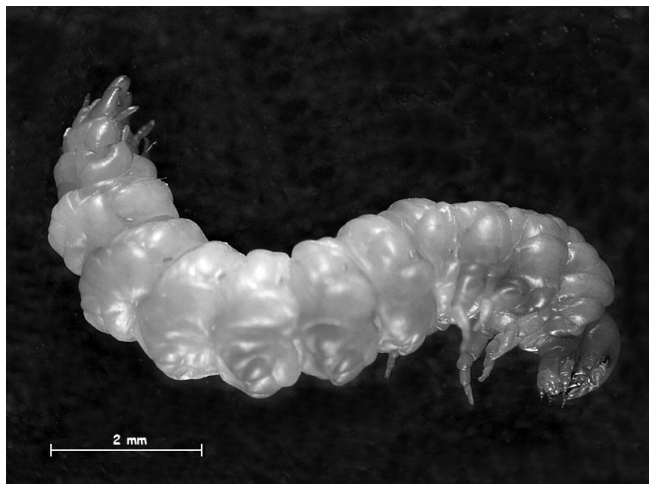


Рис. 1. Личинка папоротникового пилильщика.



Рис. 2. Трофобиоз муравьев *Formica polystena* Först. с личинкой *Blasticotoma filiceti* (фото: Новгородова Т.А.)

Проведено вскрытие предполагаемых мест расположения личинок пилильщиков – вай с характерными изменениями, при этом отмечали наличие выделений личинок, хода, а также наличие в нем живой или мертвой личинки. Вскрытие проводили: на Алтае с середины июля до начала сентября в 2006 и в августе 2007 г., в Новосибирске – в августе 2007 г. Всего вскрыто 1147 потемневших участков вай: на Алтае – 900 в кочедыжнике (428 вай), 28 в щитовнике шартрского (19) , 2 в страуснике (2), в Новосибирске – 170 в кочедыжнике (77 вай) и 44 в страуснике (21).

Для выявления личинок пилильщиков и трофобиотических связей с муравьями проводили осмотр всех папоротников, при этом проводили учет вай с характерными признаками обитания личинок, а также подсчитывали количество подобных участков на вайе. В случае присутствия муравьев, собирали по несколько экземпляров и фиксировали в 70% спирте. Для того чтобы проследить за изменением численности личинок пилильщиков на исследованных участках, в Новосибирске в июле-августе проведено по 3-5 учетов вай с характерными изменениями на 5 участках. Обычно, после ухода личинок, вайи обламываются в местах расположения их ходов. Подобные вайи не учитывали.

Заселенность папоротника личинками пилильщиков оценивали как долю вай с характерными признаками обитания личинок от количества обследованных вай (%). Всего осмотрено: на Алтае – около 21150 вай папоротников, в Новосибирске около 15000. Для расчета заселенности вай папоротника использовали данные на момент максимальной заселенности папоротника пилильщиком. Посещаемость муравьями личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов, сравнивали с помощью z-теста (сравнение долей с учетом поправки Йотсена) [11].

Наблюдения за поведением насекомых при взаимодействии проведены на примере личинок, посещаемых муравьями *Formica polyctena* и *Myrmica rubra*. Исследования сопровождались групповым (135 особей) и индивидуальным (510) мечением. Всего помечено: *F. polyctena* – 425 особей, *M. rubra* – 220. Время наблюдений составило около 100 часов: *F. polyctena* – 60, *M. rubra* – 40.

Статистическую обработку проводили в программе Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности образа жизни личинок *Blasticotoma filiceti*

На исследованной территории отмечены папоротники 5 видов (кочедыжник женский – *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, щитовник шартрский – *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р., страусник – *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., орляк – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, телиптерис болотный – *Thelypteris palustris* Schott): на Алтае – 5, в Новосибирске – 4 (все за исключением щитовника шартрского). Личинки пилильщиков найдены: на Алтае в папоротниках трех видов (кочедыжник женский, щитовник шартрский, страусник), в Новосибирске только в кочедыжнике женском и страуснике. Заселенность вай папоротников на исследованных участках составила 1-4%. Известно, что в Европейской части ареала *B. filiceti* встречается в орляке [12], однако на исследованной территории в вайях орляка и телиптериса болотного личинки не были найдены ни на Алтае, ни в Новосибирске. Это согласуется с данными, полученными в Прибайкалье, где для *B. filiceti* отмечена связь только с кочедыжником женским [13].

Личинки *B. filiceti* развиваются из яиц, отложенных имаго в стержень вайи папоротника. Ранее было показано, что личинка развивается внутри короткого хода, который едва превышает ее длину [9]. Питание происходит, по-видимому, главным образом за счет соков растения. В местах расположения личинок папоротник темнеет. Со временем личинки проделывают отверстия в вайе, которые служат для дыхания и выделения экскрементов. Диаметр отверстий со временем увеличивается, чему способствуют как личинки, так и муравьи, подгрызая папоротник с внешней стороны.

Последние сегменты брюшка личинки имеют ряд морфологических особенностей. На 8 и 9 сегментах находятся мягкие заостренные выросты, функции которых остаются невыясненными [9]. Возможно, они участвуют в формировании и удалении экскретов, во взаимодействии с муравьями и/или выполняют сенсорные функции. Последний сегмент брюшка имеет слегка вогнутую форму и окаймлен склеротизированными зубцами, подобно “тачке” на заднем конце тела короедов и некоторых других древогрызущих жуков. Вероятно, это приспособление также служит для удаления экскрементов из хода.

В одной вайе может развиваться разное количество личинок, при этом ходы близко расположенных личинок иногда соединяются. На вайях кочедыжника женского встречается: на Алтае до 6 личинок (в среднем $2,02 \pm 1,04$, $n=507$), в Новосибирске до 10 личинок (в среднем $3,34 \pm 1,75$, $n=79$), на вайях щитовника – до 3 ($1,29 \pm 0,60$, $n=90$) на Алтае, страусника – до 8 ($3,00 \pm 1,91$, $n=19$) в

Новосибирске.

Как показало вскрытие вай кочедыжника, страусника и щитовника шартрского количество предполагаемых мест обитания личинок соответствует количеству ходов, сформировавшихся в результате жизнедеятельности личинок *B. filiceti*. При вскрытии участков вай с признаками обитания личинок у кочедыжника женского (1070), щитовника (28), страусника (46) обнаружено 1054, 28 и 46 ходов, соответственно. Соотношение количества характерных изменений вайи (потемнения и отверстия) и найденных ходов, сформировавшихся в результате обитания личинок пилильщиков, составило: у кочедыжника – 0,99, у страусника и щитовника шартрского по 1. Таким образом, выявленные признаки в значительной степени упрощают процесс поиска личинок.

Первые единичные находки личинок пилильщиков были сделаны в первой декаде июля, как на Алтае, так и в Новосибирске. В Новосибирске к 15 июля на 5 исследованных участках заселенность папоротника личинками составила $1,47 \pm 1,10\%$ ($n=5$). Наибольшая заселенность папоротника на тех же участках отмечена во второй половине июля и составила $2,78 \pm 2,37\%$ ($n=5$). На Алтае путем вскрытия вай показано, что в этот период наблюдается наибольшее количество ходов с живыми личинками (93,94% от 67 найденных ходов). По-видимому, во второй половине июля наблюдается пик численности личинок. Это согласуется с данными Б.Н. Вержуцкого, по которым лет пилильщика *Blasticotoma filiceti* в Прибайкалье приходится на конец июня – начало июля [13]. К концу июля – началу августа имаго пилильщиков заканчивают откладку яиц и дальнейшее появление новых личинок не наблюдается. В конце августа – начале сентября личинки начинают покидать ходы и уходить в почву, после чего вайи часто обламываются и высыхают. К этому времени заселенность вай по сравнению с июлем изменилась незначительно $2,64 \pm 2,20\%$ ($n=5$). Однако результаты вскрытия вай с признаками обитания личинок показали, что количество живых личинок в ходах существенно уменьшилось. В этот период количество ходов с живыми личинками составило лишь 39,13% (от 226 исследованных ходов), при этом количество пустых ходов, а также с мертвыми личинками и коконами паразитоидов оказалось значительным и составило 41,30% и 18,14%, соответственно. Сходные данные получены на Алтае. В этот период отмечено наименьшее количество ходов с живыми личинками (41,18% от 85 найденных ходов), в то время как количество пустых ходов составляет более половины исследованных (54,12%). Количество ходов с мертвыми личинками на Алтае в июле-сентябре 2006г. оказалось незначительным и составило от 2 до 7%. Таким образом, к сентябрю численность пилильщиков в ваях папоротников снижается. Это связано с уходом личинок в почву, где происходит их дальнейшее развитие [12]. Нам удалось пронаблюдать за тем, как личинки *B. filiceti* покидают вайи. Личинка выдвигает наружу заднюю часть тела, некоторое время (около минуты) выжидает, затем выползает полностью, падает на землю и быстро зарывается в подстилку. Глубина, на которой личинки зимуют, пока не установлена.

Трофические связи муравьев и личинок пилильщиков *Blasticotoma filiceti*

У личинок папоротниковых пилильщиков было обнаружено три типа выделений: жидкие, твердые и пенные. Именно жидкие выделения личинок привлекают муравьев. Твердые и пенные фракции, которые располагаются рядом с отверстием, муравьи не собирают. Следует отметить, что твердые выделения были отмечены только на Алтае, в Новосибирске не обнаружены. По данным Вержуцкого [7], отверстия ходов личинок пилильщиков семейства *Blasticotomidae* обычно окружены пеной (Европа, Кемеровская обл., Красноярский Край, Иркутская обл., Юж. Приморье). Однако на исследованной нами территории пенные выделения встречаются крайне редко. Наличие таких выделений было отмечено лишь для 11 личинок, обитавших в кочедыжнике женском (по 5 личинок на Алтае и в Новосибирске) и в страуснике (1 личинка в Новосибирске), что во всех случаях составило менее 1% от исследованных личинок. Вопрос о том, что представляют собой пенные выделения и в каком случае личинки их продуцируют, остается открытым.

На Алтае трофобиотические связи с личинками пилильщиков выявлены для 14 видов муравьев из 4 родов (*Formica*, *Camponotus*, *Lasius*, *Myrmica*), в Новосибирске – для 5 видов из 3 родов (*Formica*, *Myrmica*, *Lasius*) (таблица).

Трофобиотические связи муравьев и личинок пилильщиков,
обитающих в папоротниках разных видов

№ п/ п	Муравьи	Алтай			Новосибирск	
		кж	щщ	стр	стр	кж
1	<i>Formica (Formica) polyctena</i> Först.	+	+	+	–	+
2	<i>F. (F.) truncorum</i> F.	+	–	–		
3	<i>F. (F.) rufa</i> L.	+	–	–		
4	<i>F. (F.) aquilonia</i> Yarr.	+	–	–	–	–
5	<i>F. (F.) lugubris</i> Zett.	+	–	–		
6	<i>F. (Serviformica) fusca</i> L.	+	–	–	–	+
7	<i>F. (Coptoformica) exsecta</i> Nyl.	+	–	–		
8	<i>Myrmica rubra</i> L.	+	–	–	+	+
9	<i>M. ruginodis</i> Nyl.	+	+	–	–	+
10	<i>M. scabrinodis</i> Nyl.	–	–	+		
11	<i>Lasius niger</i> L.,	+	–	–		
12	<i>L. plathytorax</i> Seif.	+	–	–	+	+
13	<i>Camponotus saxatilis</i> Ruzs.	+	–	–		
14	<i>C. herculeanus</i> Ruzs.	+	–	–		

Примечание. Папоротники: кж – кочедыжник (*Athyrium filix-femina*), стр – страусник (*Matteuccia struthiopteris*), щщ – щитовник (*Dryopteris carthusiana*).

Значимые отличия в посещаемости муравьями личинок пилильщиков, обитающих в папоротниках разных видов, были выявлены только на Алтае. Посещаемость личинок, обитающих в кочедыжнике, оказалась значительно выше, чем в щитовнике шартрского: доля личинок с муравьями составила 48,32 и 23,68%, соответственно ($z_{\text{стат}}=5,42 > z_{\text{крит}}=2,58$; $p < 0,01$). В Новосибирске достоверных отличий в посещаемости личинок пилильщиков, обитающих в кочедыжнике и страуснике не обнаружено, доля личинок с муравьями составила 27,27 и 19,05%, соответственно ($z_{\text{стат}}=0,95 < z_{\text{крит}}=1,97$; $p < 0,05$).

Установлено, что далеко не все личинки посещаются муравьями. Доля непосещаемых участков вай с характерными признаками обитания личинок составила: в Новосибирске в 2007 г. – 73,71% (от исследованных 350), на Алтае в 2006 и 2007 гг. – 64,89% ($n=319$) и 54,60% ($n=1044$), соответственно. Вскрытие подобных участков показало, что в ходах часто встречаются живые личинки, которые составили существенную долю от исследованных ходов: на Алтае в 2006 и 2007 гг. 54,11% (или 112 особей) и 39,75% (219 особей), соответственно; в Новосибирске в 2007 г. – 18,07% (30 личинок). Таким образом, есть основания полагать, что личинки *B. filiceti* достаточно успешно могут существовать и без муравьев, а их взаимодействие с муравьями носит факультативный характер.

Взаимодействие муравьев с личинкой определяется образом жизни последней. Все контакты происходят около отверстий в вайе папоротника. Муравьи собирают выделения личинок либо непосредственно в момент экскреции, либо соскребают подсохшие капли с растения. Муравьи разных видов обычно не встречаются на одних и тех же вайях. Исключение составляют муравьи *F. fusca*, которые отмечены на растениях с личинками, посещаемыми *Myrmica*, *Formica*, *Lasius*. Они собирали выделения личинок в тот момент, когда других муравьев не оказывалось рядом. Подобное поведение муравьев *Serviformica* отмечалось и ранее, когда они "воровали" падь тлей, посещаемых муравьями других видов [14]. Кроме того, отмечено три случая, когда муравьи *Myrmica* разных видов одновременно находились на одних и тех же вайях.

В ожидании появления выделений муравьи обследуют растение или курсируют по стеблю от одной личинки к другой. В это время они могут соскребать остатки сладкой жидкости, оказавшейся на стебле папоротника вокруг отверстий. Момент выделения жидких экскрементов хорошо заметен по появлению жидкости внутри хода (создается впечатление, что весь ход заполнен жидкостью). По-видимому, личинка может некоторое время удерживать выделенные капли с помощью приспособлений на последних сегментах брюшка. В это время муравьи окружают отверстия в вайе со всех сторон и наполняют зобики жидкостью, при этом они ведут себя так же, как на кормушках с сахарным сиропом. По предварительным данным, процесс транспортировки пади в гнездо отличается у разных видов и нуждается в детальном исследовании. По нашим наблюдениям, количество фуражиров (сборщиков), одновременно присутствующих на вайе с несколькими личинками, может достигать у *Formica s. str.* 20 особей, у *Myrmica* – 30.

Наблюдения показали, что личинки старших возрастов периодически высовываются из хода (выдвигают наружу хвостовой отдел, 3-4 сегмента) на несколько секунд (3-45 с). В этом случае муравьи обычно активно постукивают личинку антеннами, соскребая с нее остатки жидкости. Поведение муравьев при этом напоминает действия фуражиров, ухаживающих за тлями.

Привлекательность выделений личинок *B. filiceti* в качестве источника углеводной пищи для муравьев, по-видимому, определяется несколькими факторами. Объем экскретируемой личинками жидкости значительно превышает выделения тлей, при этом личинки располагаются на небольшой высоте, что сокращает энергетические затраты на доставку пади в гнездо. Кроме того, сбор выделений личинок по сравнению с выделениями тлей не требует специальных навыков. Личинки, почти все время находящиеся внутри вайи, представляют собой для муравьев подобие сахарных кормушек. Непосредственное взаимодействие насекомых обычно возможно только в моменты выхода личинки из хода. В целом, выделения личинок пилильщиков *B. filiceti* являются важным источником углеводной пищи для муравьев. В связи с этим, вопросы, связанные с трофобиозом муравьев и личинок папоротниковых пилильщиков, в частности, особенностей биологии *Blasticotomidae* и поведения насекомых при взаимодействии, требуют дальнейшего детального исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность А.П. Расницыну за консультации и ценные замечания при проведении исследований и обсуждении результатов. Работа выполнена под руководством Ж.И. Резниковой при финансовой поддержке РФФИ (06-04-48288), Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

Литература

1. Новгородова Т.А. Симбиотические взаимоотношения муравьев и тлей // Журнал общей биол. 2004. Т. 65. № 2. С. 152-165.
2. Nixon G.E.J. The association of ants with aphids and coccids. Commonwealth Institute of Entomology. London, 1951. 36 p.
3. Pierce N.E., Braby M.F. Heath A., Lohman D. J., Mathew J., Rand D.B., Travassos M.A. The ecology of ant association the Lycaenidae (Lepidoptera) // Annu. Rev. Entomol. 2002. № 47. P. 733-771.
4. Way M.J. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // Ann. Rev. Entomol. 1963. V. 8. P. 307-344.
5. Бирюкова О.Б., Расницын А.П., Новгородова Т.А. К вопросу о симбиотических отношениях муравьев с разными насекомыми // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока в рамках Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 2006. С. 203-205.
6. Shcherbakov D.E. Fern sawfly larvae *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 (Hymenoptera: Blasticotomidae) are visited by ants: a new kind of trophobiosis // Russian Entomol. 2006. J. № 16. P. 67-72.
7. Вержущий Б.Н. Растительные насекомые в экосистемах Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981а. 302с.
8. Liston A. D. Zur Biologie und Vorkommen von *Blasticotoma filiceti* KLUG, 1834 (Hymenoptera, Blasticotomidae) in Brandenburg und Berlin // Nachrichten und Berichte. 2007. Bd. 51. № 2. S. 95-99.
9. Бирюкова О.Б. Трофобиотические отношения муравьев с личинками пилильщиков семейства *Blasticotomidae* // Исследования по перепончатокрылым насекомым. М.: КМК, 2007. С. 197-204.
10. Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. Т. 174. М.: Наука, 1980. 192 с.
11. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459с.
12. Ермоленко В.М. Рогохвосты та пилильщики // Фауна України. Київ: Наукова Думка, 1972. Т. 10. Вып. 2. 203 с.
13. Вержущий Б.Н. Трофические связи пилильщиков с папоротниками Сибири и Дальнего Востока // Фауна и экология членистоногих Сибири. Материалы V совещания энтомологов Сибири. Новосибирск: Наука, 1981b. С. 25-27.
14. Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сибирский экологич. журн. 1996. № 3-4. С. 239-245.

SIMBIOSIS BETWEEN REPRESENTATIVES OF THE SAME ORDER (Hymenoptera): ANTS AND SAWFLY LARVAE OF Blasticotomidae

Biryukova O.B., Novgorodova T.A.

Preliminary results of investigation of trophobiotic interrelations of ants and sawfly larvae of *Blasticotoma filiceti* Klug, 1834 are presented. Peculiarities of fern sawfly's life and trophobiotic interactions with ants were investigated in Altai and Novosibirsk Oblast'. Sawfly larvae were stated to inhabit *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. and *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Trophobiotic interactions with sawfly larvae were revealed for 14 ant species (*Formica* – 7, *Camponotus* – 2, *Lasius* – 2, *Myrmica* – 3) in Altai and for 5 ant species (*Formica* – 2, *Myrmica* – 2, *Lasius* – 1) in Novosibirsk.