

К вопросу о трофических связях тлей (Homoptera, Aphididae)
и сирфид-афидофагов (Diptera, Syrphidae)
лесостепной зоны Западной Сибири

On the trophic interactions of aphids (Homoptera, Aphididae)
and aphidophagous hoverflies (Diptera, Syrphidae)
of the forest-steppe zone of Western Siberia

А.В. Гаврилюк*, В.С. Сорокина**, Т.А. Новгородова***
A.V. Gavrilyuk, V.S. Sorokina, T.A. Novgorodova

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

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

Ключевые слова: тли, афидофаги, личинки сирфид, трофические связи, лесостепь.

Key words: aphids, aphidophagous, hoverfly larvae, trophic interactions, forest-steppe zone.

Резюме. Исследованы трофические связи тлей и хищных сирфид в лесостепной зоне Новосибирской и Курганской областей в 2006–2007 гг. Из личинок и пупариев, собранных в колониях тлей 29-ти видов, выращены 163 сирфиды. Всего выявлено 29 видов сирфид-афидофагов из 12-ти родов. В пищевых спектрах личинок исследованных видов сирфид преобладают тли-дендробионты и двудомные виды (мигрирующие с деревьев и кустарников на травянистые растения). Хортобионты занимают промежуточное положение, а наименьшее количество видов приходится на долю тлей, обитающих на корнях растений. Наибольшее число видов сирфид (17) питается тлями рода *Aphis* L. В колониях мирмекофильных тлей отмечено более половины видов сирфид, выявленных в ходе исследования (17 видов из 7 родов). Наиболее богатые в видовом отношении комплексы сирфид-афидофагов отмечены для тлей, посещаемых муравьями *Lasius* F. и *Myrmica* Latr.; наименее богатые — для *Camponotus* Mayr. Есть основания полагать, что степень защищённости мирмекофильных тлей тесно связана с уровнем социальной и территориальной организации семьи, а также поведением муравьёв, собирающих падь.

Abstract. The trophic interactions of aphids and hoverfly larvae were investigated in the forest-steppe zone of Novosibirsk and Kurgan oblast' in 2006–2007. 163 hoverflies were raised from larvae and puparia gathered from the colonies of 29 aphid species. 29 hoverfly species from 12 genera were determined. Dendrobiont-aphids and aphids with the entire life-cycle (migrating from trees and shrubs to grasses) were most preferable for hoverfly larvae under investigation. Chortobiont-aphids take the medium place, and the smallest number of species belonging to aphids inhabiting underground parts of plants. The highest number of hoverfly larvae species (17) feed on aphids of the genus *Aphis* L. More than a half of the determined hoverfly species (17 from 7 genera) were noted in the colonies of myrmecophile aphids. The most species-rich complexes of aphidophagous hoverflies were noted for aphids attended by *Lasius* F. and *Myrmica* Latr., and the poorest for *Cam-*

ponotus Mayr. The degree of protection of myrmecophile aphids seems to be connected with the level of social and territorial organization of an ant colony and with the behaviour of ants collecting honeydew.

Введение

Тли (Homoptera: Aphididae) являются объектом хищничества для многих насекомых. В России наиболее подробные исследования комплекса афидофагов и их трофических связей с тлями проведены в европейской части [Зимица, 1957; Скуфьин и др., 1962; Скуфьин, Кузнецова, 1979], в Якутии [Багачанова, 1990] и на Дальнем Востоке [Сивова, 2000, 2003а, б]. Для территории Западной Сибири упоминания о хищниках тлей встречаются лишь в нескольких работах, основное внимание в которых уделяется тлям-вредителям сельского хозяйства. Так, единичные исследования проведены на территории Алтайского края [Семёнов, 1984], а так же Новосибирской [Алеева, Бабушкина, 1977; Кротова, 1989] и Курганской [Панфилова, 1972] областей. Практически во всех работах личинки мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) выступают в роли одного из основных афидофагов.

Личинки сирфид действительно довольно часто встречаются на колониях тлей. Имаго мух-журчалок начинают откладку яиц спустя 1–2 недели после появления на растениях первых колоний тлей [Сивова, 2003б]. Отмечено, что сирфиды могут откладывать яйца как на растениях без тлей, так и на растениях, заражённых тлями (на нижней поверхности листьев или у основания стеблей) [Chandler, 1968]. Следует отметить, что мирмекофильные тли (посещаемые муравьями) в определённой степени защищены от нападения личинок-сирфид. С одной стороны, муравьи, как правило, активно реагируют

на быстро движущиеся объекты и не дают возможности взрослым хищникам отложить яйца непосредственно в колонии тлей. С другой стороны, муравьи некоторых видов активно защищают колонии тлей и от медленно движущихся личинок [Novgorodova, 2005; Гаврилюк, Новгородова, 2007].

В данной работе представлены сведения по трофическим связям тлей и личинок хищных сирфид, которые были получены в ходе изучения степени защиты тлей от афидофагов муравьями разных видов.

Материалы и методы

Исследования проводили в лесостепной зоне на территории Новосибирской и Курганской областей в 2006–2007 гг.

В Новосибирской области сборы личинок сирфид проведены: в лесопарках и окрестностях г. Новосибирск, а также Карасукском, Черепановском и Бердском районах. В Курганской области — в лесопарках и окрестностях г. Курган, а так же Притобольном, Лебяжьевском и Кетовском районах.

Для выявления колоний тлей осматривали надземную и корневую части растений на маршрутах и рабочих участках, расположенных в разнотравно-злаковых степях и смешанных сосново-берёзовых и берёзово-осиновых лесах.

В колониях тлей собирали личинок и пупарии сирфид, помещали их в пластиковые контейнеры (0,25 и 0,5 л), затянутые марлей. Тлей и муравьёв (в случае их присутствия) фиксировали в 70 % этиловом спирте, а затем изготавливали постоянные препараты тлей в жидкости Фора. Кормовые растения тлей собирали и монтировали стандартными методами. Всего было собрано 245 личинок и пупариев.

До имагинальной стадии сирфид выращивали в лабораторных условиях при естественном освещении и регулярном увлажнении. Каждые 2–3 дня в контейнеры с личинками помещали части растений с тлями.

Результаты и обсуждение

В настоящее время известно 247 видов (из 60 родов) сирфид, обитающих в лесостепной зоне Западной Сибири [Баркалов, Сорокина, 2006], из которых афидофаги составляют 40,5 % (100 видов из 21 рода). Однако сведения о трофических связях личинок сирфид на изучаемой территории до настоящего времени были известны только для 19 видов [Панфилова, 1972; Алеева, Бабушкина, 1977; Кротова, 1989]. Список жертв личинок сирфид, приведённых в этих работах, составил всего 5 видов тлей (*Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776), *Macrosiphum avenae* (Fabricius, 1775), *Schizaphis graminum* (Rondani, 1852), *Sitobion avenae* (Fabricius, 1775), *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758)). Вероятно, это связано с тем, что практически все исследования проводили в агроценозах. Наибольшая численность

сирфид на полях как Курганской, так и Новосибирской областей была отмечена авторами для трёх видов: *Syrphus ribesii* (Linnaeus, 1758), *Scaeva pyrastris* (Linnaeus, 1758), *Sphaerophoria scripta* (Linnaeus, 1758) [Панфилова, 1972; Алеева, Бабушкина, 1977; Кротова, 1989].

В результате наших исследований из собранных личинок и пупариев сирфид было выведено 163 особи, относящиеся к 29 видам из 12 родов, что составило 29 % от всех видов сирфид-афидофагов, известных для лесостепной зоны Западной Сибири [Баркалов, Сорокина, 2006]. Наибольшее количество видов выведенных сирфид (7) относятся к роду *Paragus* Latr. По видовой насыщенности также выделяются три рода: *Eupeodes* O.-S., *Sphaerophoria* Lep. et Serv. и *Syrphus* F., они включают 5, 4 и 3 вида, соответственно, остальные представлены одним–двумя видами (табл. 1).

Предварительный анализ трофических связей личинок мух-журчалок показал наличие видов как с довольно широким пищевым спектром, так и с ограниченным числом жертв (рис. 1, табл. 1). К яв-

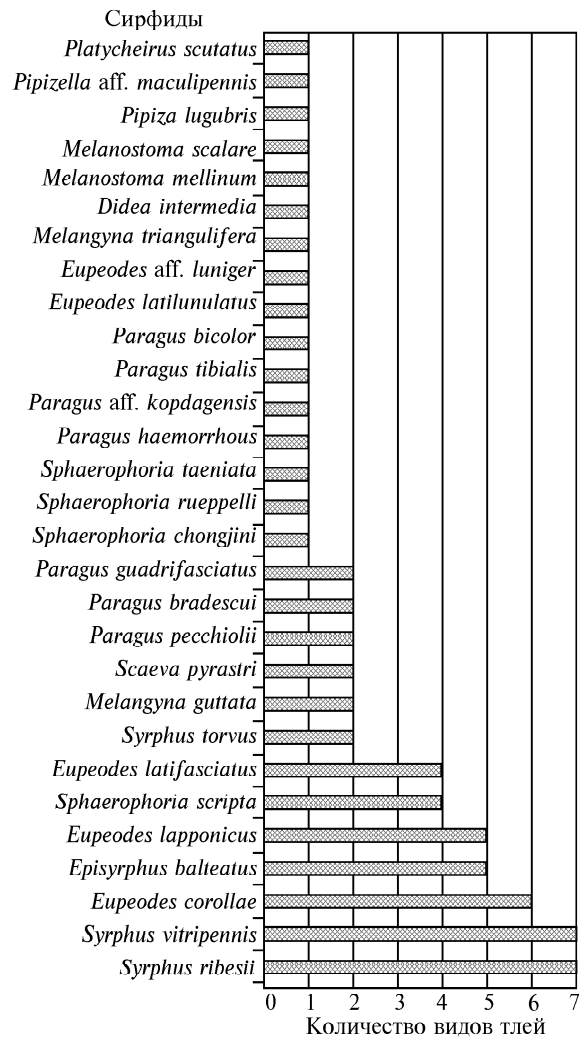


Рис. 1. Пищевые спектры личинок сирфид разных видов.
Fig. 1. The trophic specters of hoverfly larvae of different species.

Таблица 1. Трофические связи личинок сирфид и тлей в Новосибирской и Курганской области
Table 1. Trophic interactions of hoverflies larvae and aphids in Novosibirsk and Kurgan oblast'

№	Сирфиды	Тли	Кормовое растение	Курганская обл.	Новосибирская обл.
1	<i>Didea intermedia</i> Loew, 1854	<i>Symydobius oblongus</i> (Heyden, 1837)	<i>Betula pendula</i> Roth. (берёза повислая)	-	+
2	<i>Episyrphus balteatus</i> (De Geer, 1776)	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
		<i>Aphis farinosa</i> Gmelin, 1790	<i>Salix caprea</i> L. (ива козья)	-	+
		<i>Aphis grossulariae</i> Kaltentbach, 1843 <i>Cryptomyzus ribis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Ribes rubrum</i> L. (смородина красная)	+	-
		<i>Brachycaudus</i> sp. aff. <i>schwartzi</i> (Börner, 1931)	<i>Prunus</i> sp. (слива)	+	-
3	<i>Eupeodes corollae</i> (Fabricius, 1794)	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Solanum nigrum</i> L. (паслён чёрный)	+	-
			<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
		<i>Aphis pomi</i> De Geer, 1773	<i>Malus baccata</i> (L.) (яблоня ягодная)	+	-
		<i>Aphis ulmariae</i> Schrank, 1801	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) (лобазник вязолистный)	+	-
		<i>Aphis acetosae</i> Linnaeus, 1761	<i>Rumex confertus</i> Willd. (щавель конский)	+	-
		<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan, 1950	<i>Tanacetum vulgare</i> L. (пижма обыкновенная)	+	-
		- *	<i>Crataegus sanguinea</i> Pall. (боярышник кровавокрасный)	+	-
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Frangula alnus</i> Miller (крушина ольховая)	-	+
4	<i>Eupeodes latifasciatus</i> (Macquart, 1829)	<i>Aphis ulmariae</i> Schrank, 1801	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) (лобазник вязолистный)	+	-
		<i>Aphis acetosae</i> Linnaeus, 1761	<i>Rumex confertus</i> Willd. (щавель конский)	+	-
		<i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia dracunculul</i> L. (полынь эстрагоновая)	-	+
		<i>Aphis schneideri</i> (Börner, 1940)	<i>Ribes nigrum</i> L. (чёрная смородина)	+	-
5	<i>Eupeodes latilunulatus</i> (Collin, 1931)	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Silaum silaus</i> Schinz et Thell. (морковник горный)	-	+
6	<i>Eupeodes lapponicus</i> (Zetterstedt, 1838)	<i>Pterocomma pilosum konoii</i> Hori, 1939	<i>Salix</i> sp. (ива)	-	+
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Viburnum opulus</i> L. (калина)	-	+
		<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas, 1878)	<i>Rosa</i> sp. (шиповник)	-	+
		<i>Cinara boernerii</i> Hille Ris Lambers, 1956	<i>Larix sibirica</i> Ledeb. (лиственница сибирская)	-	+
		<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
		- *	<i>Betula pendula</i> Roth. (берёза повислая)	-	+
7	<i>Eupeodes</i> aff. <i>luniger</i> (Meigen, 1822)	<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan, 1950	<i>Tanacetum vulgare</i> L. (пижма обыкновенная)	+	-
8	<i>Melangyna guttata</i> (Fallén, 1817)	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
		<i>Longicaudus trihodus</i> (Walker, 1849)	<i>Thalictrum minus</i> L. (василисник малый)	-	+
9	<i>Melangyna triangulifera</i> (Zetterstedt, 1843)	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
10	<i>Melanostoma mellinum</i> (Linnaeus, 1758)				
11	<i>Melanostoma scalare</i> (Fabricius, 1794)				
12	<i>Paragus bicolor</i> (Fabricius, 1794)	<i>Aphis dudichi</i> Börner, 1940	<i>Matricaria perforata</i> Merat (трёхреберник непахучий, или просветлённый)	+	-
13	<i>Paragus bradescui</i> Stănescu, 1981	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763 <i>Semiaphis anthrisci</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Silaum silaus</i> Schinz et Thell. (морковник горный)	-	+
14	<i>Paragus quadrifasciatus</i> Meigen, 1822	<i>Aphis acetosae</i> Linnaeus 1761	<i>Rumex confertus</i> Willd. (щавель конский)	+	-
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
15	<i>Paragus haemorrhous</i> Meigen, 1822	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
16	<i>Paragus</i> aff. <i>kopdagensis</i> Hayat et Claußen, 1997	<i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia dracunculul</i> L. (полынь эстрагоновая)	+	-
17	<i>Paragus tibialis</i> (Fallén, 1817)	<i>Aphis mohelnensis</i> Holman, 1998	<i>Pilosella echiioides</i> (Lumn.) (ястребиночка румяноковая)	-	+

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

№	Сирфиды	Тли	Кормовое растение	Курганская обл.	Новосибирская обл.
18	<i>Paragus pecchiolii</i> Rondani, 1857	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
		<i>Aphis spiraecola</i> Patch, 1914	<i>Crepis sibirica</i> L. (скерда сибирская)	-	+
19	<i>Pipiza lugubris</i> (Fabricius, 1775)	<i>Brachycaudus</i> sp. aff. <i>schwartzi</i> (Börner, 1931)	<i>Prunus</i> sp. (слива)	+	-
20	<i>Pipizella</i> aff. <i>maculipennis</i> (Meigen, 1822)	<i>Aphis</i> sp.	<i>Plantago urvillei</i> Opiz. (подорожник степной)	-	+
21	<i>Platycheirus scutatus</i> (Meigen, 1822)	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
22	<i>Scaeva pyrastris</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia dracunculus</i> L. (полынь эстрагоновая)	-	+
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Viburnum opulus</i> L. (калина)	-	+
			<i>Frangula alnus</i> Miller (крушина ольховая)	-	+
23	<i>Sphaerophoria chongjini</i> Bankowska, 1964	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas, 1878)	<i>Rosa</i> sp. (шиповник)	-	+
24	<i>Sphaerophoria rueppelli</i> (Wiedemann, 1830)	<i>Aphis acetosae</i> Linnaeus, 1761	<i>Rumex confertus</i> Willd. (щавель конский)	+	-
25	<i>Sphaerophoria scripta</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Aphis craccivora</i> Koch, 1854	<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) (остролодочник волосистый)	+	-
		<i>Longicaudus trirhodus</i> (Walker, 1849)	<i>Thalictrum minus</i> L. (василисник малый)	-	+
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
		<i>Brachycaudus helichrysi</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Artemisia pontica</i> L. (полынь понтийская)	-	+
26	<i>Sphaerophoria taeniata</i> (Meigen, 1822)	<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) (бодяк щетинистый)	-	+
27	<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Phleum pratense</i> L. (тимopheвка луговая)	-	+
		- *	<i>Ulmus</i> sp. (вяз)	-	+
		<i>Pachypappella</i> sp.	<i>Populus tremula</i> L. (осина)	+	-
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Arctium lappa</i> L. (лопух большой)	+	-
		<i>Brachycaudus</i> sp.	<i>Prunus</i> sp. (слива)	+	-
		<i>Titanosiphon dracunculi</i> Nevsky, 1928	<i>Artemisia dracunculus</i> L. (полынь эстрагоновая)	-	+
		<i>Macrosiphoniella tanacetaria</i> (Kaltenbach, 1843)	<i>Artemisia vulgaris</i> L. (полынь обыкновенная)	-	+
		<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
		<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas, 1878)	<i>Rosa</i> sp. (шиповник)	-	+
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Viburnum opulus</i> L. (калина)	-	+
28	<i>Syrphus torvus</i> Osten-Sacken, 1875	<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
		<i>Schizolachnus pineti</i> (Fabricius, 1781)	<i>Pinus sylvestris</i> L. (сосна обыкновенная)	-	+
29	<i>Syrphus vitripennis</i> Meigen, 1822	<i>Aphis acetosae</i> Linnaeus, 1761	<i>Rumex confertus</i> Willd. (щавель конский)	+	-
		<i>Pachypappella</i> sp.	<i>Populus tremula</i> L. (осина)	+	-
		<i>Brachycaudus</i> sp.	<i>Prunus</i> sp. (слива)	+	-
		<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Padus avium</i> Mill. (черёмуха обыкновенная)	-	+
		<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas, 1878)	<i>Rosa</i> sp. (шиповник)	-	+
		<i>Aphis fabae</i> Scopoli, 1763	<i>Viburnum opulus</i> L. (калина)	-	+
		<i>Chaitophorus tremulae</i> Koch, 1854	<i>Populus tremula</i> L. (осина)	-	+

Примечание: * — личинки мух найдены в погибших колониях тлей (тли не определены).

Note: * — hoverfly larvae were found in the extinct aphid colonies (aphids are not defined).

ным полифагам относятся *Syrphus vitripennis* Meigen, 1822 и *S. ribesii*. Они отмечены в колониях тлей 7 видов каждый. Личинки *Eupeodes corollae* (Fabricius, 1794) были собраны в колониях тлей 6 видов, *Eupeodes lapponicus* (Zetterstedt, 1838) и *Epi-syrphus balteatus* (De Geer, 1776) — в колониях тлей 5 видов каждый. Богатые пищевые спектры вышеперечисленных видов, по-видимому, объясняются их высокой экологической пластичностью.

Так, имаго всех этих видов в лесостепной зоне распространены практически повсеместно, и также характеризуются широкими пищевыми спектрами [Сорокина, 2003, 2005].

Пищевые спектры некоторых других сирфид составили: для *Eupeodes latifasciatus* (Macquart, 1829) и *Sphaerophoria scripta* — по 4 вида тлей, для *Syrphus torvus* Osten-Sacken, 1875, *Scaeva pyrastris*, *Paragus pecchiolii* Rondani, 1857, *Paragus quadri-*

fasciatus Meigen, 1822, *Paragus bradescui* Stanescu, 1981 и *Melangyna guttata* (Fallén, 1817) — по 2. Остальные личинки сирфид (16 видов) были обнаружены в колониях тлей единичных видов (рис. 1). Однако, имеющегося на настоящий момент материала недостаточно для того, чтобы отнести эти виды к олиго- или монофагам. Для этого требуются дополнительные исследования.

На исследуемой территории афидофаги были собраны в колониях тлей 29 видов из 16 родов. Колонии тлей располагались на растениях 33 видов, среди которых доля травянистых растений составила 51,5 % (17 видов), деревьев — 27,3 % (9), кустарников — 21,2 % (7). По месторасположению колоний на растении принято выделять три жизненные формы тлей, разделяя их на обитателей: наземных частей деревьев и кустарников (дендробионты), наземных частей травянистых растений (хортобионты), а также корневой системы (ризобионты). В пищевых спектрах исследованных личинок сирфид представлены все три жизненные формы: дендробионты, хортобионты и ризобионты. Дендробионты составили 37,9 %, хортобионты — 24,1 %, ризобионты — 6,9 %. Остальные 31,1 % приходятся на долю двудомных видов тлей (мигрирующих с деревьев и кустарников на травянистые растения) (рис. 2).

Наибольшее количество личинок сирфид (74 особи) собрано в колониях тлей мигрирующих (двудомных) видов. Они оказались представителями 20 видов из 10 родов, что составило 68,9 % от количества выявленных видов. В прикорневой зоне растений было найдено наименьшее количество личинок сирфид (3 особи). Собранные личинки являются представителями двух видов журчалок (6,9 % от 29 видов): *Pipizella* aff. *maculipennis* (Meigen, 1822) и *Paragus bicolor* (Fabricius, 1794). Следует отметить, что в отличие от мух рода *Pipizella* Rd., которые характеризуются тем, что имаго откладывают яйца у основания стеблей растений, заражённых корневыми тлями [Chandler, 1968; Виолович, 1983], личинок рода *Paragus* в колониях корневых тлей ранее не находили. Осталь-

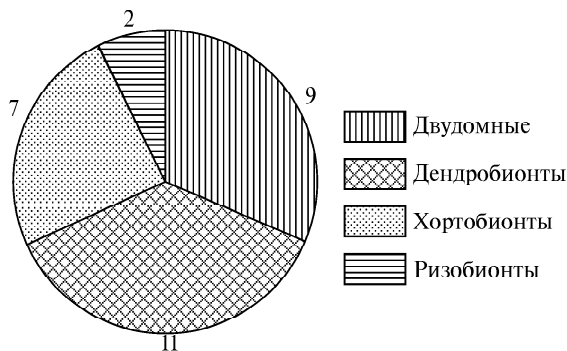


Рис. 2. Доля видов различных тлей в пищевых спектрах личинок сирфид.

Fig. 2. The share of species of different aphids in trophic spectra of hoverfly larvae.

ные экземпляры мух были выведены из личинок, собранных в колониях тлей хорто- (33 особи) и дендробионтов (53). Они относятся к пяти родам и включают представителей 11 (37,9 % от 29 видов) и 9 (31,1 %) видов, соответственно.

Следует отметить, что личинки сирфид одного вида могут встречаться в колониях тлей из разных групп. Прежде всего, это характерно для видов-полифагов. Однако для некоторых видов прослеживается чёткая связь с определёнными жизненными формами тлей. Так, личинки *Didea intermedia* Loew, 1854 и *Sphaerophoria chongjini* Bankowska, 1964 были отмечены только в колониях тлей-дендробионтов, а личинки *Sphaerophoria rueppelli* (Wiedemann, 1830) — в колониях тлей-хортобионтов.

Основную часть в списке выявленных видов — 23 (77 особей) занимают личинки сирфид, собранные в колониях тлей, принадлежащих родам *Aphis* L. и *Rhopalosiphum* Koch. В колониях тлей рода *Aphis* выявлено наибольшее число видов журчалок — 17 (57 особей), что составляет 58,6 % от общего количества выведенных видов. По-видимому, это связано с тем, что данный род тлей является одним из самых многочисленных по видовому составу [Remaudière, Remaudière, 1997]. Кроме того, следует отметить, что большинство видов сирфид — 12 (23 особи) — обнаружены в колониях широко распространённого полифага *Aphis fabae* Scopoli 1763, в массе представленного на различных травянистых растениях. Наибольшее число личинок (6 особей), собранных в колониях *Aphis fabae*, являются представителями вида *Eupeodes corollae*.

В колониях тлей рода *Rhopalosiphum* найдены личинки сирфид 9 видов (20 особей). Все они были собраны в колониях тлей *Rhopalosiphum padi* на черёмухе в мае-июне. Именно в этот период наблюдается пик численности *Rhopalosiphum padi* на исследуемой территории [Ивановская, 1977]. Остальные виды тлей присутствуют в кормовом спектре меньшего числа видов сирфид (табл. 1).

В колониях тлей, посещаемых муравьями, было собрано 29,5 % материала (48 личинок). Установлено, что в колониях мирмекофильных тлей встречаются личинки более половины видов сирфид, выявленных в ходе исследования (58,6 %) — 17 видов, принадлежащих к 7 родам. По видовой насыщенности выделяются три рода: *Eupeodes* — 4 вида, *Paragus* и *Sphaerophoria* — по 3 вида (табл. 2).

Наибольшее число видов журчалок — 15 (38 особей) из 6 родов найдены в колониях тлей, посещаемых муравьями рода *Lasius* F. Из них один вид — *Episyrphus* Mats., по три вида сирфид относятся к родам *Eupeodes*, *Sphaerophoria* и *Paragus*, по два — к родам *Melangyna* Verr., *Syrphus*. Наиболее многочисленными в сборах (по 7 особей) оказались личинки *Syrphus vitripennis* и *Eupeodes latifasciatus*, а так же *Eupeodes corollae* и *Sphaerophoria scripta* — 5 и 4 особи, соответственно.

В колониях тлей, посещаемых муравьями рода *Myrmica* Latr., отмечены личинки 5 видов из трёх

Таблица 2. Количество личинок сирфид, собранных на колониях тлей, посещаемых разными муравьями

Table 2. The quantity of hoverfly larvae collected on aphid colonies attended by different ants

№ п/п	Сирфиды	Муравьи		
		<i>Lasius</i>	<i>Myrmica</i>	<i>Camponotus</i>
1	<i>Episyrphus balteatus</i>	1	2	-
2	<i>Eupeodes corollae</i>	5	1	-
3	<i>E. latifasciatus</i>	7	-	-
4	<i>E. lapponicus</i>	2	1	-
5	<i>E. aff. luniger</i>	-	1	-
6	<i>Melangyna guttata</i>	1	-	-
7	<i>M. triangulifera</i>	1	-	-
8	<i>Paragus bicolor</i>	1	-	-
9	<i>P. quadrifasciatus</i>	1	-	-
10	<i>P. pecchiolii</i>	1	-	-
11	<i>Pipizella aff. maculipennis</i>	1	-	-
12	<i>Sphaerophoria rueppelli</i>	1	-	-
13	<i>S. taeniata</i>	2	-	-
14	<i>S. scripta</i>	4	-	-
15	<i>Syrphus ribesii</i>	3	3	1
16	<i>S. torvus</i>	-	-	1
17	<i>S. vitripennis</i>	7	-	-

родов (*Eupeodes* — 3 вида, *Syrphus* и *Episyrphus* — по 1 виду). В колониях муравьёв *Camponotus* Майт. собраны единичные личинки *Syrphus ribesii* и *S. torvus*. В колониях тлей, посещаемых муравьями *Formica* s.str., также было собрано 5 личинок. К сожалению, вывести из них имаго не удалось.

В целом, в колониях тлей, посещаемых муравьями *Lasius* и *Myrmica*, обнаружено наибольшее количество особей и видовое разнообразие личинок сирфид. В колониях, посещаемых муравьями *Camponotus* и *Formica* s.str., количество личинок (а для *Camponotus* и видовое богатство) сирфид были значительно меньше.

Есть основания полагать, что такое распределение личинок сирфид по колониям мирмекофильных тлей связано с поведением муравьёв, собирающих падь. Ранее было установлено, что степень защиты колоний мирмекофильных тлей от хищников зависит от вида муравьёв-симбионтов [Гаврилюк, Новгородова, 2007]. Так, муравьи, обладающие охраняемой территорией (*Formica* s.str., *Camponotus*, *Lasius*), достаточно эффективно защищают тлей от подвижных афидофагов, в том числе и от имаго сирфид, не давая им откладывать яйца непосредственно в колонии тлей. Ю.С. Тарбинский считал, что в этом случае личинки могут попасть в колонии тлей, посещаемые муравьями только путём миграции с земли или травянистых растений [Тарбинский и др., 1967]. Однако, по нашим наблюдениям, имаго некоторых видов сирфид используют определённые стратегии поведения, в частности откладывают яйца в непосредственной близости

от колоний тлей (на соседних веточках, листьях и т.п.) либо выжидают момент, когда муравьи оставят тлей без присмотра. Что касается медленно двигающихся афидофагов, в том числе и личинок сирфид, то ранее было установлено, что муравьи с частично охраняемыми кормовыми территориями (*Camponotus* и *Lasius*) обычно не реагируют на их появление, в то время как муравьи с обширными охраняемыми территориями проявляют целый спектр агрессивных реакций. Для муравьёв с неохраняемым участком (*Myrmica*, *Serviformica*) характерна нейтральная реакция на всех афидофагов [Гаврилюк, Новгородова, 2007]. Кроме того, степень защиты тлей от афидофагов в значительной степени определяется поведением муравьёв, собирающих падь. В многовидовом сообществе муравьёв глубина специализации рабочих в группах, ухаживающих за конкретными колониями тлей, существенно различается у разных видов [Новгородова, 2005]. Выявлены схемы взаимодействия — от работы неспециализированных фуражиров до «профессиональной» специализации с чётким разделением функций сбора пади и охраны тлей [Резникова, Новгородова, 1998; Новгородова, 2004]. Последняя схема с чётким разделением функций сбора пади и охраны тлей, выявлена только для *Formica* s.str. с высоким уровнем социальной организации семей [Новгородова, 2008]. Все это согласуется с представленными данными: на колониях тлей, связанных именно с этими муравьями, афидофаги практически не встречаются.

Заключение

В результате проведённых исследований в колониях 29-ти видов тлей было выявлено 29 видов сирфид-афидофагов из 12 родов. В целом, к настоящему времени на территории лесостепной зоны Западной Сибири известны трофические связи личинок сирфид 35 видов и 33 видов тлей.

В пищевых спектрах личинок исследованных видов сирфид представлены все жизненные формы тлей. Преобладают дендробионты и двудомные виды тлей (мигрирующие с деревьев и кустарников на травянистые растения). Хортобионты занимают промежуточное положение, а на долю ризобионтов приходится наименьшее количество видов.

Личинки, собранные в колониях тлей двудомных видов, преобладали по количеству как собранных особей (74 особи), так и представленных видов (20), которые составили 68,9 % от выявленных видов.

Наибольшее число видов сирфид развивается в колониях тлей рода *Aphis* и *Rhopalosiphum* — 17 и 9, соответственно, при этом более половины отмеченных личинок сирфид развивались в колониях тлей *Aphis fabae* и *Rhopalosiphum padi*.

Установлено, что в колониях мирмекофильных тлей встречаются более половины видов сирфид, выявленных в ходе исследования (17 видов из 7

родов). Наиболее богаты в видовом отношении комплексы сирфид-афидофагов отмечены для тлей, посещаемых муравьями *Lasius* и *Myrmica*. Там же было собрано наибольшее количество личинок. В колониях тлей, посещаемых муравьями *Camponotus* и *Formica* s.str., количество личинок (для *Camponotus* и видовой состав) сирфид были значительно беднее. Есть основания полагать, что степень защищённости мирмекофильных тлей тесно связана с уровнем социальной и территориальной организации семьи, а также поведением муравьёв, отвечающих за сбор пади.

Благодарности

Авторы искренне признательны А.В. Стекольщикову за консультацию при определении тлей, а также Н.Н. Весниной за помощь в определении растений. Исследования поддержаны грантами РФФИ (06-04-48288) Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы», а также Интеграционным проектом РАН (№ 11.10).

Литература

- Алеева М.Н., Бабушкина Н.Г. 1977. Энтомофаги злаковых тлей // Эффективность химизации сельского хозяйства в Сибири. Сб. научных трудов СибНИИЗХим. No.3. Новосибирск. С.69–78.
- Багачанова А.К. 1990. Фауна и экология мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии. Якутск. 163 с.
- Баркалов А.В., Сорокина В.С. 2006. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.209–214.
- Виолович Н.А. 1983. Сирфиды Сибири (Diptera, Syrphidae). Определитель. Новосибирск: Наука. С.69.
- Гаврилук А.В., Новгородова Т.А. 2007. Эффективность защиты тлей от энтомофагов муравьями разных видов // Доклады Академии наук. Т.417. No.3. С.1–3.
- Зими́на Л.В. 1957. Новые данные по экологии и фаунистике журчалок (Diptera, Syrphidae) Московской области // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т.62. No.4. С.51–54.
- Ивановская О.И. 1977. Тли Западной Сибири. Новосибирск. Т.2. 327 с.
- Кротова И.Г. 1989. Видовой состав энтомофагов злаковых тлей (Homoptera, Aphididae) Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. Т.68. Вып.1. С.51–56.
- Новгородова Т.А. 2004. Симбиотические взаимоотношения муравьёв и тлей // ЖОБ. Т.65. No.2. С.152–165.
- Новгородова Т.А. 2008. Специализация в рабочих группах муравьёв-трофобионтов, собирающих падь тлей // Журнал общей биологии. Т.69. No.4. С.293–302.
- Панфилова А.Н. 1972. Энтомофаги гороховой тли в Курганской области // Защита растений. No.11. С.29–30.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьёв // Успехи современной биологии. Т.118. No.3. С.345–357.
- Семёнов П.В. 1984. Злаковые тли, особенности их биологии, меры по снижению вредности // Защита растений на Алтае. Новосибирск. С.69–81.
- Сивова А.В. 2000. Развитие и питание личинок мухи-журчалки *Syrphus ribesii* (L.) (Diptera, Syrphidae) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып.Х. Владивосток: Дальнаука. С.61–64.
- Сивова А.В. 2003а. Морфология и биология преимагинальных стадий *Betasyrphus nipponensis* (Van der Goot, 1964) (Diptera, Syrphidae) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып.ХIII. Владивосток: Дальнаука. С.121–124.
- Сивова А.В. 2003б. Экология и трофические связи некоторых личинок-энтомофагов мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Дальнего Востока России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып.ХIV. Владивосток: Дальнаука. С.21–29.
- Сорокина В.С. 2003. Кормовые предпочтения имаго мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) в условиях Южного Зауралья // Евразийский энтомологический журнал. Т.2. Вып.3. С.197–214.
- Сорокина В.С. 2005. Пространственно-временная структура и организация сирфидокомплексов Южного Зауралья // Сибирский экологический журнал. Т.3. С.401–415.
- Скуфьин К.В., Зими́на Л.В., Переяславцева А.Б. 1962. Материалы по фауне сирфид (Diptera, Syrphidae) Воронежской области в связи с их значением как ландшафтных насекомых // Охрана природы Центрально-чернозёмной полосы. No.4. Воронеж. С.179–189.
- Скуфьин К.В., Кузнецова В.Т. 1979. Новые данные по видовому составу мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) заповедника Галичья гора // Изучение заповедных ландшафтов Галичской горы. Воронеж. С.22–26.
- Тарбинский Ю.С., Пэк Л.В., Ибраимова К.И. 1967. Пищевые взаимосвязи муравьёв, тлей и журчалок в плодовых лесах Киргизии // Зоологический журнал. Т.46. No.7. С.1063–1068.
- Chandler A.E.F. 1968. A preliminary key to the eggs of some of the commoner aphidophagous Syrphidae (Diptera) occurring in Britain // Trans. R. ent. Soc. Lond. Vol.120. No.8. P.199–217.
- Novgorodova T.A. 2005. Ant-aphid interactions in multispecies ant communities: Some ecological and ethological aspects // Europ. J. Entom. Vol.102. No.3. P.495–502.
- Remaudière G., Remaudière M. 1997. Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphididae). Paris: INRA. 473 p.