

УДК 595.796: 591.5

**ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ  
И ТРОФИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ С НИМИ ТЛЕЙ (HEMIPTERA,  
STERNORRHYNCHA: ARHIDIDAE) НА СТРУКТУРУ  
АССОЦИАЦИЙ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

© 2019 г. С. В. Стукалюк,<sup>1\*</sup> В. В. Журавлев,<sup>2\*\*</sup> М. В. Нецветов,<sup>1\*\*\*</sup>  
Н. С. Козырь<sup>1\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт эволюционной экологии НАН Украины  
ул. Академика Лебедева, 37, Киев, 03143 Украина

\*e-mail: asmoondy@gmail.com, \*\*\*disfleur76@live.fr, \*\*\*\*geobot2@ukr.net

<sup>2</sup>Украинское энтомологическое общество

ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина

\*\*e-mail: aphids62@gmail.com

Поступила в редакцию 10.04.2018 г.

После доработки 20.11.2018 г.

Принята к публикации 20.11.2018 г.

В мае–августе 2015–2017 гг. изучена посещаемость муравьями 15 инвазивных и 22 аборигенных видов растений в 6 биотопах в окрестностях Киева. Выявлено 14 видов муравьев, из которых 12 отмечено на инвазивных, а 9 – на аборигенных видах растений. На 8 инвазивных видах растений обнаружено 8 видов тлей. Установлено, что 5 инвазивных видов растений (*Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium*, *Amaranthus retroflexus*) привлекательны для муравьев, на них обнаружено более половины всех учтенных муравьев во всех биотопах и зарегистрированы многочисленные колонии 7 видов тлей. Вклад этих инвазивных видов растений в структуру ассоциаций муравьев положительный, так как они обеспечивают муравьев трофическим ресурсом (колонии тлей). Остальные 11 инвазивных видов растений, в том числе 5 видов-«трансформеров», мало посещались муравьями, на этих растениях не обнаружены колонии тлей, за исключением *Conyza canadensis*. На этом растении найден немирмекофильный вид тли *Uroleucon erigeronense* (Thomas, 1878). Отмечено, что две трети инвазивных видов растений оказывают отрицательное воздействие на структуру ассоциаций муравьев, так как, вытесняя или заменяя местные виды, они уменьшают трофический ресурс тлей.

*Ключевые слова:* инвазивные виды, муравьи, тли, виды-трансформеры.

DOI: 10.1134/S0367144519030043

В составе современных флор различных регионов значительное место занимают адвентивные виды растений («alien plants»). В странах Балтии, в Белоруссии, Украине и ряде регионов РФ таких видов выявлено более 700 (Виноградова и др., 2009). Основная часть адвентивных видов не оказывает негативного воздействия на структуру биоценозов. Адвентивные виды растений сохраняются в местах заноса и интродукции либо ограниченно распространяются за их пределы. В структуре адвентивного элемента флоры выделяются инвазивные виды и виды-трансформеры, которые быстро распространяются и внедряются в ценозы, существенно изменяют их облик, образу-

ют очаги массового размножения, способны выступить в качестве доминантов, занимают экологические ниши аборигенных видов, формируют одновидовые сообщества (Richardson et al., 2000). Эколого-ценотический успех трансформеров объясняется неприхотливостью к условиям местообитания, толерантностью к отдельным лимитирующим абиотическим факторам, эдификаторным потенциалом, способностью к интенсивному вегетативному размножению, быстрому семенному возобновлению и приросту биомассы (Протопопова и др., 2009б).

Инвазивные виды растений, меняя структуру фитоценозов, оказывают влияние и на зооценоз. При изучении уязвимости биоценозов по отношению к растительным инвазиям удобный модельный объект – многовидовые ассоциации муравьев (Kaspari, Majer, 2000). Ряд публикаций посвящен биологии отдельных видов инвазивных растений и трофическим связям муравьев с ними: питанию нектаром, мутуализму с тлями (Hansen, 2005; Hansen et al., 2006; Gallé et al., 2015; Kajzer-Bonk et al., 2016; Somogyi et al., 2017). Ранее нами было проанализировано влияние инвазивных видов растений на структуру ассоциаций муравьев только в лесных сообществах (Stukalyuk, 2016), что определило актуальность данного исследования.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в мае–августе 2015–2017 гг. на территории Киева (Украина) и Киевской обл. в следующих местах (рис. 1, номера местообитаний приведены в скобках): окр. Вышгородского шоссе (1), парк-памятник садово-паркового искусства государственного значения «Феофания» (ППСПИ «Феофания») (2), Голосеевский лес (3), регионально-ландшафтный парк «Лысая гора» (РЛП «Лысая гора») (4), «Экспоцентр Украина» (Выставка достижений народного хозяйства, ВДНХ) (5), с. Летки (Броварской р-н, Киевская обл.) (6), окр. с. Софиевская Борщаговка (Киево-Святошинский р-н, Киевская обл.) (7).

Обследованные виды растений распределены по 5 биотопам по классификации Дидуха с соавт. (Дідух и др., 2011):

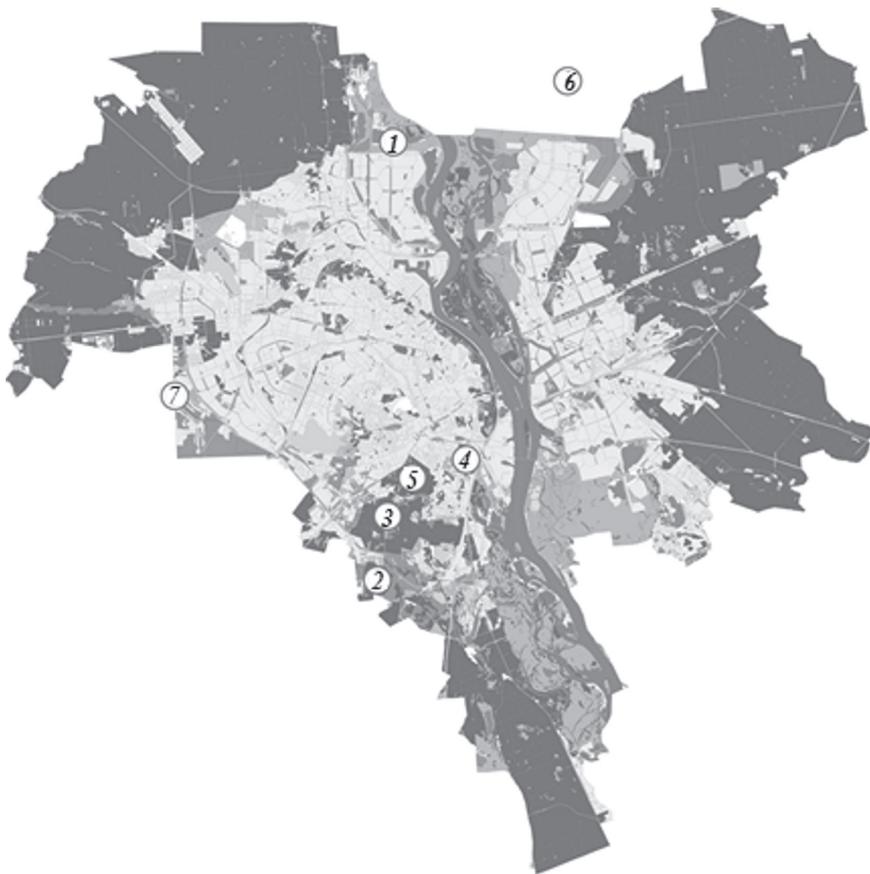
а) биотопы, населенные хамефитами и нанофанерофитами (F2.1 – кустарниковые бордюры, в классификации EUNIS (European Nature Information System, URL <https://eunis.eea.europa.eu/>) соответствует аббревиатуре FA.3, расшифровка: Species-rich hedgerous of native species), местообитание 6;

б) биотопы, сформированные деятельностью человека: I2.21 – рудеральные биотопы травянистых многолетников (E5.1 Anthropogenic herb stands), местообитания 2, 3, 6; I2.11 – биотопы однолетников, нитрофильных рудеральных сообществ (I1.1 Intensive unmixed crops, I1.2 Mixed crops of market gardens and horticulture, I1.5 Bare tilled, fallow or recently abandoned arable land), местообитание 5;

в) искусственно созданные биотопы с древесной и кустарниковой растительностью: I4.111 – искусственно созданные биотопы с доминированием лиственных деревьев (G1.C Highly artificial broadleaved deciduous forestry plantations, G5.2 Small broadleaved deciduous anthropogenic woodlands, G1.C3 *Robinia* plantations), местообитание 1;

г) декоративные и плодовые насаждения: I4.22 – плодовые и декоративные сады (G1.D Fruit and nut tree orchards, I2.2 Small scale ornamental and domestic garden areas, I2.21 Ornamental garden areas), местообитание 5;

д) злаково-травянистые мезо- и ксерофитные биотопы с доминированием гемикриптофитов, сформированные в условиях умеренного или недостаточного увлажнения: E4.12 – термофильные опушечные биотопы, сформированные на достаточно богатых грунтах (E5.21 Xerothermophile fringes). Местообитание 4. Далее в тексте статьи приводятся аббревиатуры названий изученных биотопов.



**Рис. 1.** Места исследования (Киев и Киевская обл.).

- 1 – окр. Вышгородского шоссе; 2 – Парк-памятник садово-паркового искусства «Феофания»; 3 – Голосеевский лесопарк; 4 – регионально-ландшафтный парк «Лыся гора», окр. Вышгородского шоссе; 5 – ВДНХ («Экспоцентр Украина»); 6 – с. Летки (Броварской р-н, Киевская обл.); 7 – окр. с. Софиевская Борщаговка (Киево-Святошинский р-н, Киевская обл.).

### **Видовой состав растений в биотопах и число обследованных особей**

Биотоп F2.1. Инвазивные виды. *Asclepias syriaca* L. (1140 растений), *Solidago canadensis* L. (120); *Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz (120). Аборигенные виды. *Aristolochia clematitis* L. (360), *Tanacetum vulgare* L. (300). Высокое проективное покрытие (до 90 %) чаще всего формируется кустарниками и подростом (преимущественно *Rubus caesius* L.). Травяной покров образован небольшим числом (9–11) лесных, опушечных и луговых видов, а также сорняками (Дідух и др., 2011). Преобладают *A. syriaca*, *S. canadensis* и *T. vulgare*.

Биотоп I2.21. Инвазивные виды. *A. syriaca* (1160), *S. canadensis* (870), *Helianthus tuberosus* L. (120), *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier (90), *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort. (990), *Lupinus polyphyllus* Lindl. (300), *Oenothera biennis* L. (240), *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt. (210), *Onopordum acanthium* L. (180), *Amaranthus retroflexus* L. (30), *Conyza canadensis* (L.) Cronq. (540), *Ambrosia artemisiifolia* L. (150). Аборигенные виды. *T. vulgare* (30), *Cirsium setosum* (Willd.) Besser (30), *Daucus*

*carota* L. (180), *Achillea millefolium* L. (210), *Verbascum thapsus* L. (180), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (150), *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit. (300), *Raphanus raphanistrum* L. (270), *Potentilla argentea* L. (300), *Artemisia absinthium* L. (270), *Chenopodium album* L. (30), *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. (60). Рудеральные и полурудеральные сообщества состоят из термофильных и приспособленных к засухе видов, часто формирующих густые заросли. В биотопе часто встречаются инвазивные виды растений, которые могут быть доминантами или монодоминантами. Данный биотоп рассматривается как начальный этап сукцессии при постоянной антропогенной нагрузке и обычен в населенных пунктах, вдоль дорог, на стройках, пустырях, пастбищах, вдоль рек. Наибольшее распространение в нем получили *Asclepias syriaca*, *S. canadensis*, *Ph. annuum*, *H. tuberosus*, *P. argentea*, *Ambrosia artemisiifolia* (в более ксерофитных стациях), а также *Oe. biennis*, *L. polyphyllus*, *C. canadensis*, *D. carota* (в мезофитных стациях).

Биотоп I2.11. Инвазивные виды. *H. tuberosus* (300), *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt ex Maxim.) Nakai (120), *R. bohémica* Chrtek and Chrtkova (300), *Amaranthus retroflexus* (150), *Ambrosia artemisiifolia* (300). Аборигенные виды. *Artemisia vulgaris* L. (90), *Urtica dioica* L. (300), *Ch. album* (120). Сообщества растений в этом биотопе представляют собой пионерную стадию демулационного процесса после снятия антропогенного пресса. Растения формируют высокие заросли, состоящие из 5–10 видов, или монодоминантное сообщество. Видовой состав сообществ меняется в зависимости от влажности и эдафических условий. В наших учетах преобладали *H. tuberosus*, *A. artemisiifolia*, *U. dioica*, *Ch. album*.

Биотоп I4.111. Инвазивные виды. *Asclepias syriaca* (720), *S. canadensis* (240), *Helianthus tuberosus* (120), *Heracleum mantegazzianum* (194). Аборигенный вид – *C. setosum* (90). Высота деревьев более 5 м, сомкнутость крон от 0.3 до 0.9 (где 0 – открытая местность, 1.0 – полная сомкнутость). Инвазивные виды растений часто формируют монодоминантные сообщества в травяном ярусе на нарушенных землях: лесополосы вдоль сельскохозяйственных угодий и дорог, противоэрозионные посадки деревьев, пионерные стадии зарастания древесными породами. Доминируют *A. syriaca*, *S. canadensis* (на полянах, под деревьями на опушках), *H. mantegazzianum* (в затененных местах и на опушках).

Биотоп I4.22. Инвазивные виды. *S. canadensis* (1320), *H. mantegazzianum* (600), *Ph. annuum* (180). Аборигенные виды. *Arctium lappa* L. (120), *Artemisia vulgaris* (180), *U. dioica* (60). Искусственно созданные древостой плодовых и декоративных садов. Высота деревьев 5–15 м, сомкнутость крон 0.4–0.6. Травяной покров сформирован синантропной растительностью. Проективное покрытие 30–60 %. Наиболее распространены *S. canadensis*, *Ph. annuum* (в тени деревьев), *H. mantegazzianum* (в тени деревьев и на близлежащих луговых участках).

Биотоп E4.12. Аборигенные виды. *Campanula persicifolia* L. (60), *Valeriana stolonifera* Czern. (90), *Galium verum* L. (30), *Saponaria officinalis* L. (30), *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. (60), *Genista tinctoria* L. (30), *Verbascum thapsus* L. (30). Флористически богатые экотонные ксеротермные термофильные сообщества, связанные с лесами и кустарниковыми зарослями, часто формируются на границе луговостепных ценозов. Проективное покрытие травяного яруса от 80 до 100 %. Преобладают *C. vulgare*, *G. tinctoria*, *V. stolonifera*.

В составе биотопа F2.1 доминируют 5 видов растений (3 инвазивных и 2 аборигенных), в биотопе I2.21 – 24 вида (12 инвазивных); в биотопе I2.11 – 8 видов (5 инвазив-

ных); в биотопе I4.111 – 5 видов (4 инвазивные); в биотопе I4.22 – 6 видов (3 инвазивных); в биотопе E4.12 – 7 видов (все аборигенные).

Из приведенных инвазивных видов растений к видам-трансформерам, характерным для этой части Украины, относятся следующие 5 кенофитов (виды, занесенные на данную территорию после XVI в.) (Протопопова и др., 2014).

1. *Ambrosia artemisiifolia* – североамериканского происхождения. Обычно произрастает на рудеральных экотопах, пустырях, вдоль дорог и железнодорожных путей и др., типичный компонент сообществ синантропной растительности, отмечен на нарушенных луговых и прибрежных участках.

2. *Phalacrogloma annuum* – североамериканского происхождения. Характерен для нарушенных выпасом и рекреацией ксерофитных лугов, лесных полей, прибрежных участков водоемов, а также для синантропных сообществ.

3. *Solidago canadensis* – североамериканского происхождения. Распространяется в основном на пустырях, по обочинам дорог и железнодорожных путей, а также на нарушенных под действием рекреации лесных полянах.

4. *Xanthium albinum* – средневропейского происхождения. Типичен для влажных трансформированных участков лугов, пастбищ, берегов водоемов, а также для пионерных ценозов.

5. *Conyza canadensis* – космополит североамериканского происхождения, в первичном ареале тяготеет к морскому побережью или приморским равнинам; повсеместно распространен на антропогенно измененных территориях.

Остальные 10 видов на территории Украины не относятся к числу трансформеров, хотя в некоторых фитоценозах могут занимать доминирующее положение и образовывать монодоминантные заросли. Часть видов на территории Украины еще не получила широкого распространения, но в других странах они являются массовыми и могут классифицироваться как трансформеры (в России это *H. mantegazzianum*, *Oenothera biennis*, *L. polyphyllus*) (Виноградова и др., 2009). Другие виды, являющиеся трансформерами на территории Украины, в России относятся к инвазивным видам (*X. albinum*, там же). Среди всех 15 инвазивных видов растений 14 относятся к кенофитам, и только *Onopordum acanthium* – археофит (Протопопова и др., 2009а).

При учете посещаемости муравьями растений для каждого вида вычисляли среднее число муравьев на 1 особь растения / 2 мин ± стандартная ошибка среднего (standart error of mean, SE) (Stukalyuk, 2016). Всего осмотрено 14 674 особи 37 видов растений, на которых обнаружено 7925 муравьев, относящихся к 14 видам. Отбирались наиболее широко представленные виды растений с проективным покрытием выше 5 %. Учеты проведены в одновидовых куртинах растений, чтобы исключить влияние других видов на посещаемость муравьями. Участки для учетов выбирали по рандомизированной схеме. Названия видов флоры Украины приведены по: Mosyakin, Fedoronchuk, 1999. 15 видов растений относятся к инвазивным, 22 – к аборигенным.

Представители родов *Myrmica* Latreille, 1804 и *Temnothorax* Mayr, 1861 приведены в таблицах и на фотографиях как *Myrmica* spp. и *Temnothorax* spp., так как в полевых условиях их определение до вида затруднено. Учитывая сходство биологии видов этих родов, мы считаем возможным привести их параметры совместно. Как отдельные виды они перечислены в списке видов муравьев, обнаруженных на исследованных растениях.

Для оценки численности видов муравьев в каждом из биотопов приводится доля каждого вида (в %) от общего числа всех муравьев в биотопе.

При анализе посещаемости муравьями инвазивных видов растений учитывались следующие факторы: а) наличие колоний тлей на растениях; б) освещенность; в) стадия развития растения. При помощи люксметра Solar Power Meter СЕМ DT-1307 измеряли абсолютную величину освещенности (в люксах, лк), которую затем выражали в процентах от освещенности на открытом пространстве.

Часть особей инвазивных видов растений (*A. syriaca*, *H. mantegazzianum*, *Onopordum acanthium*, *Oenothera biennis*, *Ph. annuum*, *R. bohemica*, *C. canadensis*) осматривалась в следующих фазах развития: вегетация (май), цветение (июнь и июль), плодоношение (август). Учет муравьев проводили для одних и тех же растений один раз в каждой фазе. Объемы выборок растений приводятся в разделе «Результаты и обсуждение».

С каждого вида растений отбирали тлей, посещавшихся фуражирами муравьев, для определения видовой принадлежности их помещали в 70%-ный спиртовой раствор. Учитывали встречаемость колоний тлей – процентная доля растений с тлями от общего числа обследованных для каждого вида.

Распределение муравьев на растениях всех видов, за исключением малопосещаемых или тех, на которых они отсутствовали, не отличалось от нормального (тест Шапиро–Уилка). Это определило выбор параметрических методов анализа данных (корреляции Пирсона между признаками, t-тест на достоверность различий при  $p < 0.05$ , кластерный анализ). Кластерный анализ проведен по двум определяющим показателям: виды муравьев на растениях разных видов и виды растений, посещаемые муравьями. Построение дендрограмм иерархического кластерного анализа проводили методом Варда на основе евклидовых расстояний. Для определения сходства в структурах распределения видов муравьев и растений в биотопах использовали канонический анализ соответствий (ter Braak, 1986), который является одним из вариантов многомерного анализа. Процедуру вычислений проводили в программе Origin (v. 8.0) и пакете «ade4» (Dray, Dufour, 2007) для среды вычислений R (R Core Team, 2018).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав муравьев. В общей сложности на аборигенных и инвазивных растениях обнаружено 14 видов муравьев, относящихся к 3 подсемействам. Это *Formica cinerea* Mayr, 1853; *F. rufibarbis* Fabricius, 1793; *F. cunicularia* Latreille, 1798; *F. pratensis* Retzius, 1783; *F. fusca* Linnaeus, 1758; *Lasius niger* (Linnaeus, 1758); *L. emarginatus* (Olivier, 1792) (подсем. Formicinae); *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771) (подсем. Dolichoderinae); *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758); *M. ruginodis* Nylander, 1846; *M. scabrinodis* Nylander, 1846; *Leptothorax muscorum* (Nylander, 1846); *Temnothorax crassispinus* (Karavaiev, 1926); *T. tuberum* (Fabricius, 1795) (подсем. Myrmicinae). Из них на инвазивных растениях найдено 12 видов (все, кроме *L. emarginatus*, *F. pratensis* и *F. cunicularia*), а на аборигенных – 9 (за исключением *D. quadripunctatus*, *F. fusca*, *L. muscorum*, *T. crassispinus* и *T. tuberum*).

Распределение видов муравьев в биотопах и ассоциациях. К наиболее массовым видам муравьев относится *L. niger* (во всех биотопах), *F. cinerea* (во всех, кроме Е4.12, табл. 1) и *Myrmica* spp. (во всех биотопах). Первые два вида могут составлять от 5.0 до 76.0 % от всех муравьев. Остальные виды муравьев или встречаются в одном биотопе (*F. pratensis*, *F. cunicularia*, *F. fusca*, *L. muscorum*), или составляют небольшую долю от всех муравьев в нескольких биотопах (*D. quadripunctatus*,

*Temnothorax* spp., *L. emarginatus*, *F. rufibarbis*). Общее число видов муравьев в биотопах отличается практически в два раза: максимум зафиксирован для I4.111 и E4.12, минимум – в I2.11 и I4.22.

Наиболее массовые виды муравьев могут образовывать одновидовые ассоциации (*L. niger*, биотоп I2.11; *F. cinerea*, биотоп F2.1) или занимать доминирующее положение (те же виды) в многовидовых ассоциациях. Другие виды муравьев, являющиеся в ассоциациях муравьев облигатными (*F. pratensis*) или факультативными (*L. emarginatus*) доминантами, не оказывают существенного влияния на структуру исследованных ассоциаций в связи со своей немногочисленностью в изученных биотопах. Виды муравьев различаются по их численности в составе ассоциации (см. табл. 1). Наибольшее общее число муравьев наблюдали в биотопе I2.21, наименьшее – в биотопе I4.22. Среднее количество муравьев на одно растение максимально в биотопе E4.12, в 3.5 раза меньше – в биотопе I2.21, в 8.0 раз меньше – в F2.1, далее – I2.11 и I4.111, I4.22 ( $p < 0.05$ ). Число муравьев в биотопах I2.11 и I4.111 не отличалось.

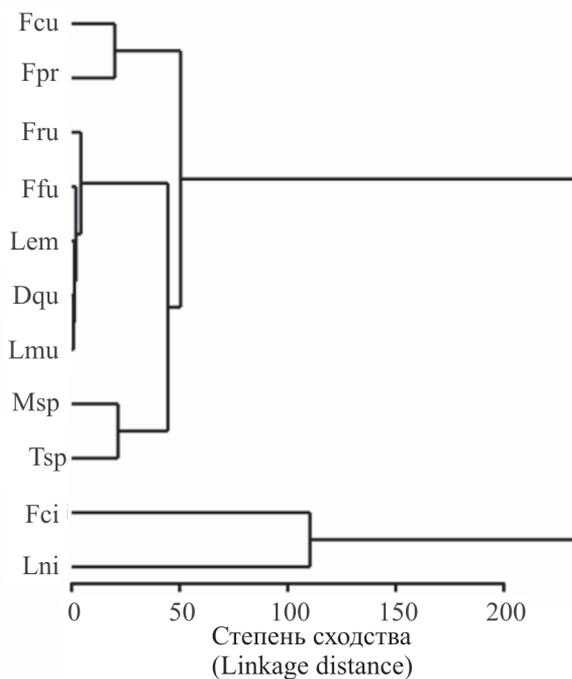
Максимальное число особей на растение и общее число видов муравьев отмечены для биотопа E4.12, в котором присутствуют исключительно аборигенные виды растений, здесь же виды муравьев представлены более равномерно, без подавляющего численного доминирования одного из них. Часть видов муравьев, например *L. emarginatus*, проникает сюда, на луговые участки, из лесов. Такое же количество видов муравьев, но при меньшей посещаемости, в биотопе I2.21, в котором около половины видов растений инвазивные. Участие здесь лесных видов муравьев выше, но их доля незначительна: *Temnothorax* spp., *F. fusca*, *D. quadripunctatus*, *L. muscorum* (см. табл. 1). В остальных биотопах отмечена низкая посещаемость муравьями при большом количестве инвазивных видов растений, в том числе малопривлекательных для муравьев (*H. tuberosus*, *Reynoutria sachalinensis*, *R. bohémica* в I2.11, *S. canadensis*, *H. tuberosus* в I4.111, *S. canadensis*, *Ph. annuum* в I4.22). В таких биотопах по численности преобладает, как правило, *L. niger*.

В схеме иерархической структуры видов муравьев, составленной по распределению видов в биотопах, можно выделить лишь один кластер (рис. 2). Вне кластеров находится самый массовый (в среднем для биотопов  $122.5 \pm 38.3$  особей на 1 вид растения) вид муравьев *L. niger*, часто формирующий одновидовые ассоциации в исследованных биотопах. Он посещает 27 видов растений, из которых к инвазивным относятся 10. Не вошел в кластер также *F. cinerea* ( $63.6 \pm 43.0$ ), обнаруженный на 12 видах растений, 6 из которых – инвазивные. Оба вида муравьев чаще встречаются группами на растениях и не допускают фуражиров других видов к колониям тлей. *Lasius niger* обычен для рудеральных растительных сообществ, подвергшихся сильному антропогенному влиянию. *Formica cinerea* встречается на опушках лесов, лугах, в целом характерен для более ксерофитных стадий. Единственный кластер сформирован остальными видами муравьев, характерными для экотонов, лесных и луговых сообществ. *Formica pratensis* ( $3.4 \pm 3.4$ ) и *F. cunicularia* ( $8.2 \pm 7.8$ ) обнаружены на одном и двух аборигенных видах растений соответственно. 10 других видов муравьев из кластера характерны для лесных сообществ (кроме *Formica rufibarbis*, обнаруженного на границе с лугом). В среднем каждый из них немногочислен на растениях (от 0.8 до 4.0 муравья на 1 вид растений). Количество видов растений, посещаемых муравьями этой группы, колеблется от 1 до 6, из которых 4 – инвазивные. Таким образом, инвазивные растения могут составлять не менее трети посещаемых муравьями видов в каждом из биотопов.

Таблица 1. Распределение видов муравьев по биотопам (%)

Вид муравья	Биотоп							
	F2.1	I2.21	I2.11	I4.111	I4.22	E4.12		
<i>Lasius niger</i> (Linnaeus)	33.0	66.0	76.0	37.0	59.0	48.0		
<i>L. emarginatus</i> (Olivier)			1.0			2.0		
<i>Formica cinerea</i> Mayr	65.0	31.0	5.0	41.0	9.0			
<i>F. cunicularia</i> Latreille						34.0		
<i>F. fusca</i> Linnaeus				2.0				
<i>F. pratensis</i> Retzius							14.0	
<i>F. rufibarbis</i> Fabricius	1.0	2.0				2.0		
<i>Myrmica</i> spp.	1.0	1.0	18.0	15.0	18.0			менее 0.01
<i>Tennothorax</i> spp.				4.0	14.0			
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Linnaeus)		менее 0.01		менее 0.01				
<i>Leptothorax muscorum</i> (Nylander)				1.0				
Общее число видов муравьев в биотопе	6	7	5	9	5	8		
Доля числа муравьев в биотопе от общего числа муравьев во всех изученных биотопах (100 %)	8.7	72.4	3.0	3.2	1.3	11.4		
Доля учетных особей растений в биотопе от общего числа растений во всех изученных биотопах (100 %)	13.9	47.3	10.4	9.4	16.8	2.2		
Среднее число учетных в биотопе муравьев на 1 растение за 2 мин	0.33 ± 0.03	0.82 ± 0.05	0.16 ± 0.04	0.18 ± 0.02	0.04 ± 0.005	2.72 ± 0.40		

П р и м е ч а н и е. По вертикали: 100 % – общее число учетных видов муравьев в биотопе, по горизонтали: 100 % – общее число особей муравьев и особей растений во всех биотопах.



**Рис. 2.** Дендрограмма распространенности видов муравьев в биотопах.

Сокращенные названия видов: вне кластеров: Fci – *Formica cinerea*; Lni – *Lasius niger*. Кластер 1: Fcu – *Formica cunicularia*; Fpr – *Formica pratensis*; Fru – *Formica rufibarbis*; Ffu – *Formica fusca*; Lem – *Lasius emarginatus*; Dqu – *Dolichoderus quadripunctatus*; Lmu – *Leptothorax muscorum*; Msp – *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis*; Tsp – *Temnothorax crassispinus*, *T. tuberum*.

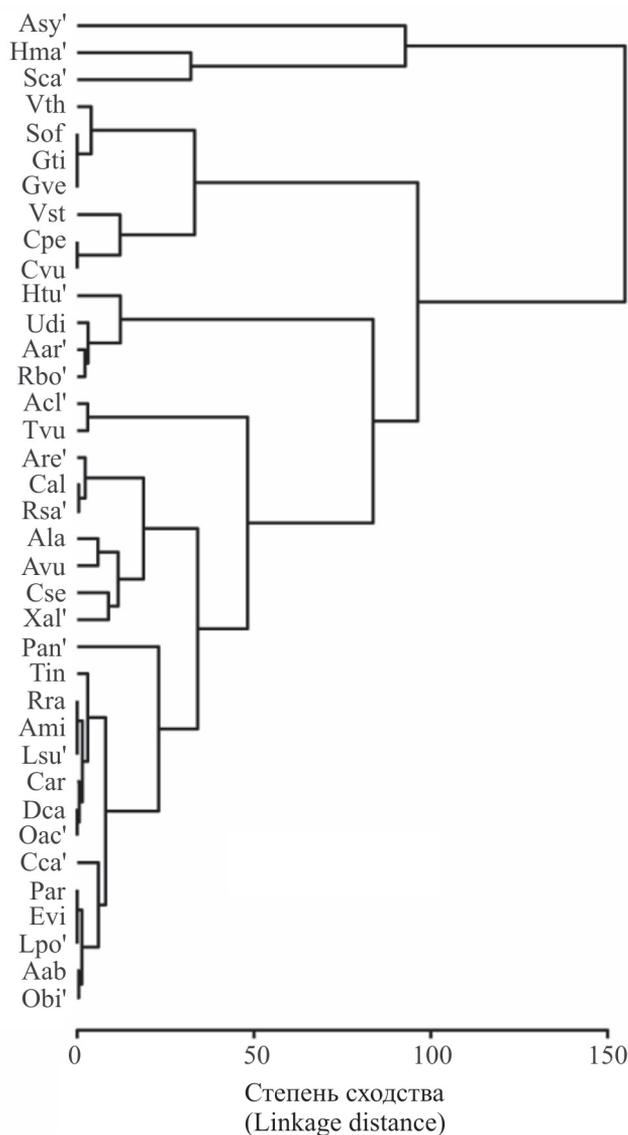
Основные и самые массовые виды муравьев, посещающие исследованные инвазивные растения, – *L. niger* и *F. cinerea*.

Виды растений в биотопах по числу обследованных особей можно разделить на 3 кластера (рис. 3). К первому относятся виды растений с наименьшим числом обследованных особей, которые населяют один биотоп, состоящий из аборигенных видов (Е4.12). Общее количество учтенных особей муравьев колеблется от 30 до 100 для каждого из видов растений.

Второй кластер сформирован видами, способными локально образовывать монодоминантные сообщества на исследованных нами территориях. Он включает в дополнение к прочим 4 вида-трансформера: *Helianthus tuberosus*, *Xanthium albinum*, *Conyza canadensis* и *Ambrosia artemisiifolia*. Количество учтенных особей муравьев не превышает 600 для каждого вида растений.

Третий кластер формируют инвазивные виды растений, включая один трансформер (*Solidago canadensis*), широко распространенные в нескольких биотопах. Количество учтенных особей муравьев – от 800 до нескольких тысяч.

На рис. 4, А показана компромиссная структура биотопов, основанная одновременно на видовом составе муравьев и растений. Биотопы не образуют кластеров, но Е4.12 удален от остальных и вносит основной вклад во вторую главную компоненту (Рс2). Положению Е4.12 на графике соответствуют координаты муравья *F. cunicularia*



**Рис. 3.** Дендрограмма распространенности видов растений в биотопах.

Инвазивные виды обозначены апострофом «'» в конце сокращенного названия. Сокращенные названия видов: Кластер 1. Cpe – *Campanula persicifolia*; Cvu – *Cirsium vulgare*; Gti – *Genista tinctoria*; Gve – *Galium verum*; Sof – *Saponaria officinalis*; Vst – *Valeriana stolonifera*; Vth – *Verbascum thapsus*. Кластер 2. Aab – *Artemisia absinthium*; Aar' – *Ambrosia artemisiifolia*; Acl' – *Aristolochia clematitis*; Ala – *Arctium lappa*; Ami – *Achillea millefolium*; Are' – *Amaranthus retroflexus*; Avu – *Artemisia vulgaris*; Cal – *Chenopodium album*; Car – *Cirsium arvense*; Cca' – *Conyza canadensis*; Cse – *Cirsium setosum*; Dca – *Daucus carota*; Evi – *Euphorbia virgata*; Htu' – *Helianthus tuberosus*; Lpo' – *Lupinus polyphyllus*; Lsu' – *Lepidotheca suaveolens*; Oac' – *Onopordum acanthium*; Obi' – *Oenothera biennis*; Pan' – *Phalacrocoma annuum*; Par – *Potentilla argentea*; Rbo' – *Reynoutria bohemica*; Rra – *Raphanus raphanistrum*; Rsa' – *Reynoutria sachalinensis*; Tin – *Tripleurospermum inodorum*; Tvu – *Tanacetum vulgare*; Udi – *Urtica dioica*; Xal' – *Xanthium albinum*. Кластер 3. Asy' – *Asclepias syriaca*; Hma' – *Heracleum mantegazzianum*; Sca' – *Solidago canadensis*.

(рис. 4, Б), доминирующего по численности в этом биотопе, и группы аборигенных растений (рис. 4, В), которые объединяются в отдельный кластер (Кластер 1). Среди остальных биотопов наибольший вклад в главные компоненты вносят I2.11 и F2.1, к положению которых на графике близки муравьи видов *L. niger* и *F. cinerea* соответственно, это основные виды-доминанты во всех исследованных биотопах (кроме E4.12). I2.11 представлен преимущественно растениями второго кластера, а F2.1 – третьего. Относительное расположение видов муравьев и растений в плоскости главных компонент Pc1–Pc2, а также низкая вариация (длина стрелок на рис. 4, А) координат биотопов указывают на тесную связь между структурами ассоциаций муравьев и сообществ растений. Биотоп, в котором доминирующие виды растений исключительно аборигенные, значительно отличается от остальных, в состав которых входят инвазивные виды. Из этого следует, что биотопы, в фитоценозы которых включены инвазивные растения, отличаются по составу ассоциаций муравьев. Для таких биотопов характерно доминирование одного из видов муравьев, как правило, *L. niger* или *F. cinerea*.

Привлекательность разных видов растений для муравьев. Инвазивные и аборигенные растения могут быть по-разному привлекательными для муравьев. Основная причина массовой посещаемости растений муравьями – наличие колоний мирмекофильных тлей. Проведенный кластерный анализ (рис. 5) позволил выделить 5 групп видов растений, различающихся по привлекательности для муравьев.

1-й кластер образован 21 видом, из которых 10 – инвазивные (*Xanthium albinum*, *Lepidotheca suaveolens*, *Helianthus tuberosus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Lupinus polyphyllus*, *Phalacrolooma annuum*, *Reynoutria bohemica*, *R. sachalinensis*, *Solidago canadensis*, *Conyza canadensis*). Все 10 видов инвазивных растений не заселены тлями (или тли встречаются на единичных особях) и не посещаются либо мало посещаются муравьями.

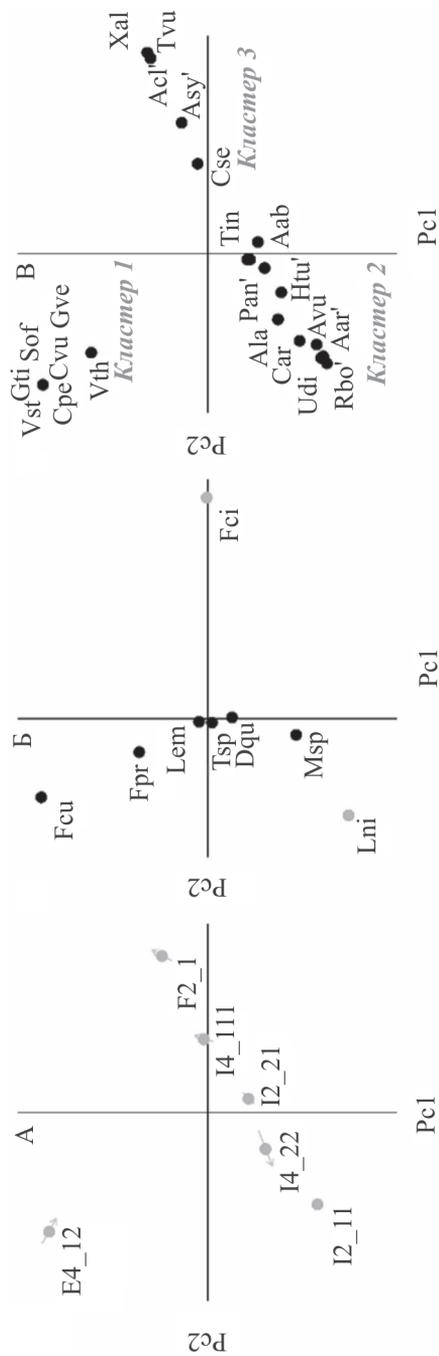
Ко 2-му кластеру относятся 3 вида растений, 1 из которых – инвазивный (*Oenothera biennis*). На этих растениях встречаются колонии тлей, что обуславливает их посещаемость муравьями.

3-й кластер сформирован 2 видами, из которых 1 – инвазивный (*Amaranthus retroflexus*). На этих растениях обнаружены многочисленные колонии тлей, посещаемых муравьями.

4-й кластер образован 6 видами растений, 1 из которых инвазивный (*Asclepias syriaca*). Все растения также с колониями тлей, посещаются муравьями массово, но не во всех биотопах.

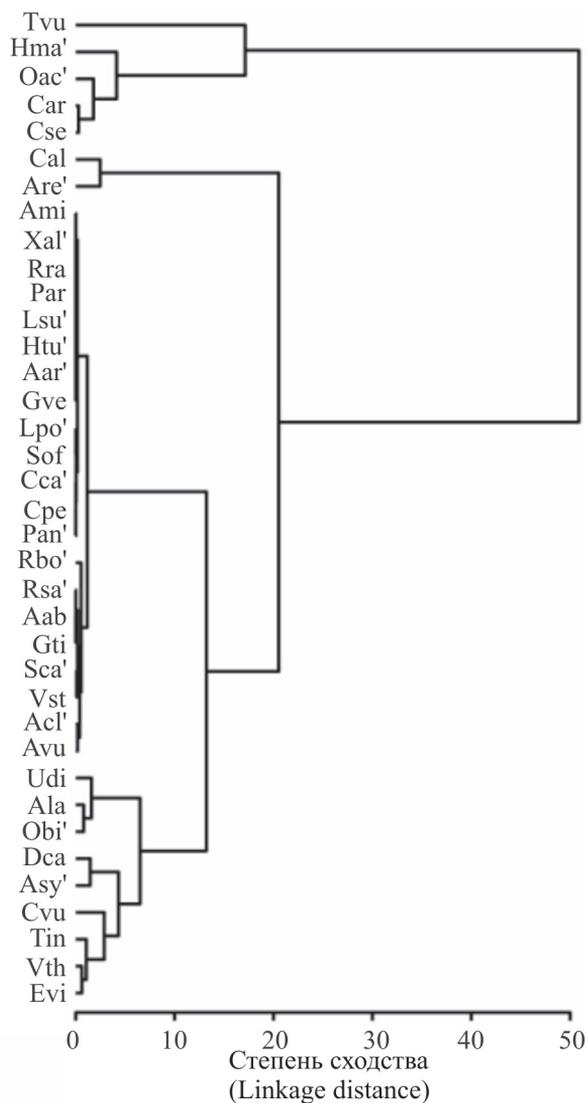
5-й кластер образован 4 самыми посещаемыми видами растений, на которых тли встречается чаще, чем на растениях из других кластеров; 2 из них относятся к инвазивным (*Heracleum mantegazzianum*, *Onopordum acanthium*).

Посещаемость муравьями инвазивных и аборигенных видов растений в разных биотопах. Виды растений в разных биотопах по-разному посещаются муравьями (табл. 2). К наиболее посещаемым (более 0.5 муравья / 1 особь растения / 2 мин) муравьями относятся 15 видов растений: *Asclepias syriaca*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium*, *H. mantegazzianum*, *Amaranthus retroflexus* (инвазивные виды) и 10 аборигенных видов. На особях аборигенных видов, посещаемых муравьями, также обнаружены колонии тлей. В других биотопах тлями могут заселяться и, соответственно, массово посещаться муравьями те виды аборигенных растений, которые показали низкую посещаемость муравьями в наших исследованиях.



**Рис. 4.** Двойной анализ вариации численности видов муравьев и растений в исследованных биотопах.

Распределение биотопов (А), видов муравьев (Б) и растений (В) в поле первых двух главных компонент. На рис. А начало и конец стрелок обозначают координаты биотопов, рассчитанные отдельно по структурам ассоциаций муравьев и фитоценозов. Серые точки обозначают биотопы или виды муравьев, не вошедшие в кластеры. На графиках А и Б обозначены не все точки. Обозначения точек как на рис. 2, 3.



**Рис. 5.** Дендрограмма привлекательности видов растений для муравьев.

Кластер 1 – Ami, Xal', Rra, Par, Lsu', Htu', Aar', Gve, Lpo', Sof, Cca', Cpe, Pan', Rbo', Rsa', Aab, Gti, Sca', Vst, Acl, Avu. Кластер 2 – Udi, Ala, Obi'. Кластер 3 – Cal, Are'. Кластер 4 – Dca, Asy', Cvu, Tin, Vth, Evi. Кластер 5 – Hma', Oac', Car, Cse. Вне кластеров – Tvu. Обозначения как на рис. 3.

Максимально, в 2.0–5.0 раза более массово ( $p < 0.05$ ) по сравнению с остальными видами растений посещаются муравьями 2 аборигенных вида (*Cirsium arvense* и *C. vulgare*, массово заселяются тлями *Aphis cirsiacanthoidis* Scopoli (– *A. fabae cirsiacanthoidis* Scopoli) и *Brachycaudus cardui* (Linnaeus)) и 1 инвазивный (*Onopordum acanthium*, отмечен в высокой численности *B. cardui*) вид растений.

Показатели посещаемости муравьями для отдельно взятого вида растений могут существенно, в 2.0–40.0 раза различаться в разных биотопах (см. табл. 1). Растения

*A. syriaca* в биотопе I4.111 в 5.0 раза меньше посещаются муравьями по сравнению с биотопом I2.21 ( $p < 0.05$ ). Для *H. mantegazzianum* этот показатель может различаться более чем в 40.0 раза между биотопами I4.22 и I2.21 ( $p < 0.05$ ), то же касается и аборигенных видов *Ch. album*, *U. dioica* или *T. vulgare*. Самые высокие значения посещаемости растений видов, встреченных в нескольких биотопах, приходятся на биотоп I2.21, минимальные – на биотопы F2.1 и I4.111. Это может быть связано с разными микроклиматическими условиями (влажность, освещенность, давление хищников и паразитоидов), подходящими для заселения тлями растений в одних биотопах и не подходящими в других. Заселенность растений тлями в конечном итоге будет определять показатели посещаемости муравьями растений в разных биотопах.

Во всех биотопах муравьи отсутствовали или практически не посещали 4 инвазивных (*Ambrosia artemisiifolia*, *Xanthium albinum*, *Helianthus tuberosus*, *Lepidotheca suaveolens*) и 3 аборигенных вида растений (*Galium verum*, *Raphanus raphanistrum*, *Potentilla argentea*). Встречены лишь единичные особи муравьев (среднее от 0.006 до 0.1 муравья на 1 растение) на 6 инвазивных (*Solidago canadensis*, *Phalacrolooma annuum*, *Conyza canadensis*, *Lupinus polyphyllus*, *Reynoutria sachalinensis*, *R. bohemica*) и 7 аборигенных видах (*Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Campanula persicifolia*, *Aristolochia clematidis*, *Saponaria officinalis*, *Genista tinctoria*).

Таким образом, в изученных биотопах доля непривлекательных для муравьев инвазивных видов растений практически в полтора раза превысила таковую аборигенных (67 % против 45 % от общего числа видов каждой категории). Следует отметить, что указанные как непривлекательные и малопривлекательные для муравьев аборигенные виды в районе исследования за пределами изученных биотопов могут массово посещаться муравьями в случае их заселения трофически связанными с ними мирмекофильными видами тлей. Непривлекательные для муравьев инвазивные виды в районе исследования остаются таковыми повсеместно и, даже если на них обнаруживаются многоядные виды тлей, то крайне редко и в очень низкой численности (вероятно, случайное заселение), а на *Conyza canadensis* отмечается вид тли, непривлекательный для муравьев.

Трофобиоз муравьев с тлями. В общей сложности на инвазивных видах растений обнаружено 8 видов тлей (табл. 3), массовые колонии – на 5 видах: *Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium*, *Amaranthus retroflexus*. На *A. retroflexus* крупные колонии многоядного вида *Aphis fabae* наблюдались лишь на растениях, соседствующих с аборигенным видом *Chenopodium album*, с которого, возможно, происходит расселение тлей. Однако *Aphis fabae* отмечался на *Amaranthus retroflexus* во многих европейских странах (Holman, 2009), что не исключает прямого заселения этого растения при миграции тлей с первичных кормовых растений. На *Lepidotheca suaveolens* и *Phalacrolooma annuum* колонии *A. fabae* выявлены лишь на единичных растениях. Колонии *A. fabae* неоднократно находили в Европе на *L. suaveolens* (возможно, он часто заселяется расселительницами с растущих рядом пораженных тлями растений близких родов *Matricaria* и *Tripleurospermum*). На *Ph. annuum* в Палеарктике тли данного вида отмечены только в Чехии (Holman, 2009), что может свидетельствовать о случайном характере заселения этого растения. На *Conyza canadensis* выявлен в невысокой численности вид тлей *Uroleucon erigeronense*, непривлекательный для муравьев. На остальных видах растений

Таблица 2. Посещаемость муравьями инвазивных и аборигенных видов растений (среднее число муравьев / 2 мин / 1 растение)

Вид растения	Биотоп									
	N	X ± SE	F2.1	I2.21	I2.11	I4.111	I4.22	E4.12		
<i>Asclepias syriaca</i>	3020	0.63 ± 0.06	0.34 ± 0.05	1.16 ± 0.16	–	0.23 ± 0.05	–	–		
<i>Tanacetum vulgare</i>	330	0.94 ± 0.14	0.83 ± 0.14	2.06 ± 0.73	–	–	–	–		
<i>Cirsium setosum</i>	120	1.25 ± 0.30	–	5.0 ± 0.9	–	0	–	–		
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	884	0.77 ± 0.12	–	5.8 ± 1.0	–	0.44 ± 0.07	0.13 ± 0.02	–		
<i>Urtica dioica</i>	360	0.58 ± 0.16	–	–	0.70 ± 0.19	–	0	–		
<i>Daucus carota</i>	180	1.17 ± 0.28	–	1.17 ± 0.28	–	–	–	–		
<i>Valeriana stolonifera</i>	90	0.90 ± 0.20	–	–	–	–	–	0.90 ± 0.20		
<i>Cirsium vulgare</i>	60	12.3 ± 1.7	–	–	–	–	–	12.3 ± 1.7		
<i>Cirsium arvense</i>	150	5.80 ± 0.49	–	5.80 ± 0.49	–	–	–	–		
<i>Euphorbia virgata</i>	300	0.83 ± 0.13	–	0.83 ± 0.13	–	–	–	–		
<i>Oenothera biennis</i>	240	2.68 ± 0.48	–	2.68 ± 0.48	–	–	–	–		
<i>Onopordum acanthium</i>	180	4.79 ± 0.57	–	4.79 ± 0.57	–	–	–	–		
<i>Amaranthus retroflexus</i>	180	0.72 ± 0.22	–	0	4.4 ± 1.1	–	–	–		
<i>Chenopodium album</i>	150	1.26 ± 0.52	–	0	6.3 ± 2.4	–	–	–		
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	60	1.25 ± 0.30	–	1.25 ± 0.30	–	–	–	–		

П р и м е ч а н и е. Приведены виды растений с показателями средней посещаемости муравьями более 0.50 / 2 мин / 1 растение.

(*Ambrosia artemisiifolia*, *Xanthium albinum*, *Reynoutria sachalinensis*, *R. bohemica*, *Helianthus tuberosus*, *Lupinus polyphyllus*, *Solidago canadensis*)<sup>1</sup> тли отсутствовали.

В исследованных биотопах выявлено 8 видов тлей, которые заселяли 12 из 22 аборигенных видов растений (табл. 4). Непривлекательность для муравьев большинства из остальных видов относительна, так как за пределами изученных биотопов они могут поражаться тлями и в этих случаях активно посещаться муравьями. Частота встречаемости тлей на растениях, число зараженных особей растений и размеры колоний тлей для разных видов неодинаковы. Так, на *Genista tinctoria* многочисленные колонии тлей (*Aphis craccivora* Koch, *A. genistae* Scopoli) отмечаются во многих местах, часто встречаются тли (*Aphis galiiscabri* Schrank) на многих особях *Galium verum*, но колонии, как правило, не столь многочисленны. Массовые колонии тлей (*Brevicoryne brassicae* (Linnaeus)) могут быть обнаружены на отдельных растениях *Raphanus raphanistrum*. *Potentilla argentea* заселяют менее распространенные олигофаги (*Myzaphis rosarum* (Kaltenbach), *Chaetosiphon potentillae* (Walker)) и, изредка, некоторые многоядные виды (*A. solanella* Theobald, *A. nasturtii* Kaltenbach). В целом пораженные тлями растения обнаруживаются относительно редко. На *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Achillea millefolium* во многих местах могут быть обнаружены как широко распространенные, малопривлекательные для муравьев виды тлей рода *Macrosiphoniella* del Guercio (в колониях тлей этого рода муравьи в ограниченном количестве все же присутствуют), так и целый ряд (около 10) более редких мирмекофильных видов.

Исключительно не мирмекофильным (не привлекательным для муравьев) видом тлей (*Uroleucon campanulae* (Kaltenbach)) заселяется *Campanula persicifolia*. Неизвестны в регионе исследования тли на *Aristolochia clematitis* (в Европе есть единичные находки *Aphis fabae* (Holman, 2009)) и *S. officinalis* (в Европе крайне редко отмечались виды тлей, трофически связанные с растениями рода *Silene*, и некоторые многоядные виды (Ossiannilsson, 1964; Leclant, 1978; Tizado, Morales, 1990)). Таким образом, только 3 из 22 (около 14 %) изученных аборигенных видов растений в регионе исследования абсолютно непривлекательны для муравьев (доля таких видов среди инвазивных растений – 67 %).

В отличие от ряда инвазивных видов растений, на аборигенных видах во многих местообитаниях формируются устойчивые и многочисленные колонии мирмекофильных видов тлей, которые активно посещаются муравьями.

Тли могут обитать и питаться на разных частях растений. Для *Asclepias syriaca* это плоды (рис. 6, А), а также верхняя и нижняя стороны листьев (рис. 6, Б). Помимо выделений тлей, муравьи на этих растениях могут питаться нектаром цветков (рис. 6, В). На *Heracleum mantegazzianum* тли встречаются на наружной и внутренней поверхности пазухи листьев (рис. 6, Г – 6, Е), а также на генеративных побегах и нижней стороне листьев. Количество муравьев на всех наиболее посещаемых муравьями инвазивных растениях больше, чем на особях растений без тлей ( $p < 0.05$ , табл. 5). Для *A. syriaca* эта разница больше в 5.0, для *H. mantegazzianum* – в 8.0, *Oenothera biennis* – в 14.0, *Onopordum acanthium* – в 8.0, и для *C. canadensis* – в 3.0 раза. Му-

<sup>1</sup> На некоторых инвазивных видах растений (*Helianthus tuberosus*, *Solidago canadensis*, *Lepidotheca suaveolens*) известны виды тлей, обитающие на подземных частях (Blackman, Eastop, 2006; Holman, 2009), но учеты корневых тлей нами не проводились, и утверждение об отсутствии тлей или их наличии на единичных растениях (*L. suaveolens*) относится только к их надземной части растений.

Таблица 3. Виды глй на инвазивных растениях

Вид глй	Вид растения	Общая характеристика вида глй
<i>Aphis fabae</i> Scopoli	<i>Asclepias syriaca</i> , <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Lepidotheca suaveolens</i> , <i>Phallacrolopha annuus</i> , <i>Oenopordium asanthium</i>	С <i>Eupomptus europaе</i> , <i>Eu. verrucosа</i> , <i>Viburnum opulus</i> , <i>Philadelphus coronarius</i> мигрирует на многие травянистые растения и некоторые кустарники. Космополит.
<i>Aphis nerii</i> Boyer de Fonscolombe	<i>Asclepias syriaca</i>	Однодомный, преимущественно на Asclepiadaceae и Arosupaceae, однако известен и на растениях других семейств. Страны тропического, субтропического, и умеренного поясов; Средиземноморье, Болгария, Румыния, Венгрия, Крым (Holman, 1961), Закарпатская обл. Украины (Чумак и др., 2016), в закрытом грунте в Бельгии, Германии и Литве. В Киеве обнаружен впервые – адвентивный вид.
<i>Aphis brohmeri</i> Börner	<i>Heracleum mantegazzianum</i>	Однодомный олигофаг на Umbelliferae. Северная и Центральная Европа, Западная Сибирь.
<i>Dysaphis lauberti</i> (Börner)	<i>Heracleum mantegazzianum</i>	С <i>Strataegus</i> spp. мигрирует на <i>Heracleum</i> spp. и некоторые другие Umbelliferae; Европа, Юго-Западная и Центральная Азия. В Украине ранее отмечался в Закарпатье (Чумак, 2004), в Киеве обнаружен впервые.
<i>Paratamyzus heraclei</i> Börner	<i>Heracleum mantegazzianum</i>	Однодомный на <i>Heracleum</i> spp. Европа, Восточная Сибирь, Япония.
<i>Aphis holoenotherae</i> Rakauskas	<i>Oenothera biennis</i>	Однодомный вид, в Польше и Литве зарегистрирован полный цикл развития (Rakauskas, 2007), вероятно, может развиваться и с неполным циклом. Происхождение вида неизвестно, в настоящее время выявлен в ряде стран Центральной и Южной Европы. В Украине адвентивный вид, отмечается с 2005 г. (Журавлев, неопубликованные данные).
<i>Brachycaudus cardui</i> (Linnaeus)	<i>Oenopordium asanthium</i>	С <i>Prunus divaricata</i> , <i>P. domestica</i> , <i>P. spinosa</i> , <i>P. armeniaca</i> мигрирует на многие травянистые растения семейств Asteraceae и Boraginaceae. Европа, Северная Африка, Кавказ, Юго-Западная и Центральная Азия, Китай, Индия, Северная Америка.
<i>Uroleucon erigeronense</i> (Thomas)	<i>Conyza canadensis</i>	Однодомный, преимущественно на <i>Conyza</i> spp. и <i>Erigeron</i> spp., отмечался и на других Asteraceae. Не мирмекофильный адвентивный вид североамериканского происхождения. В Евразии заселяет <i>Conyza canadensis</i> . От Европы до Северного Казахстана, Корейский полуостров.

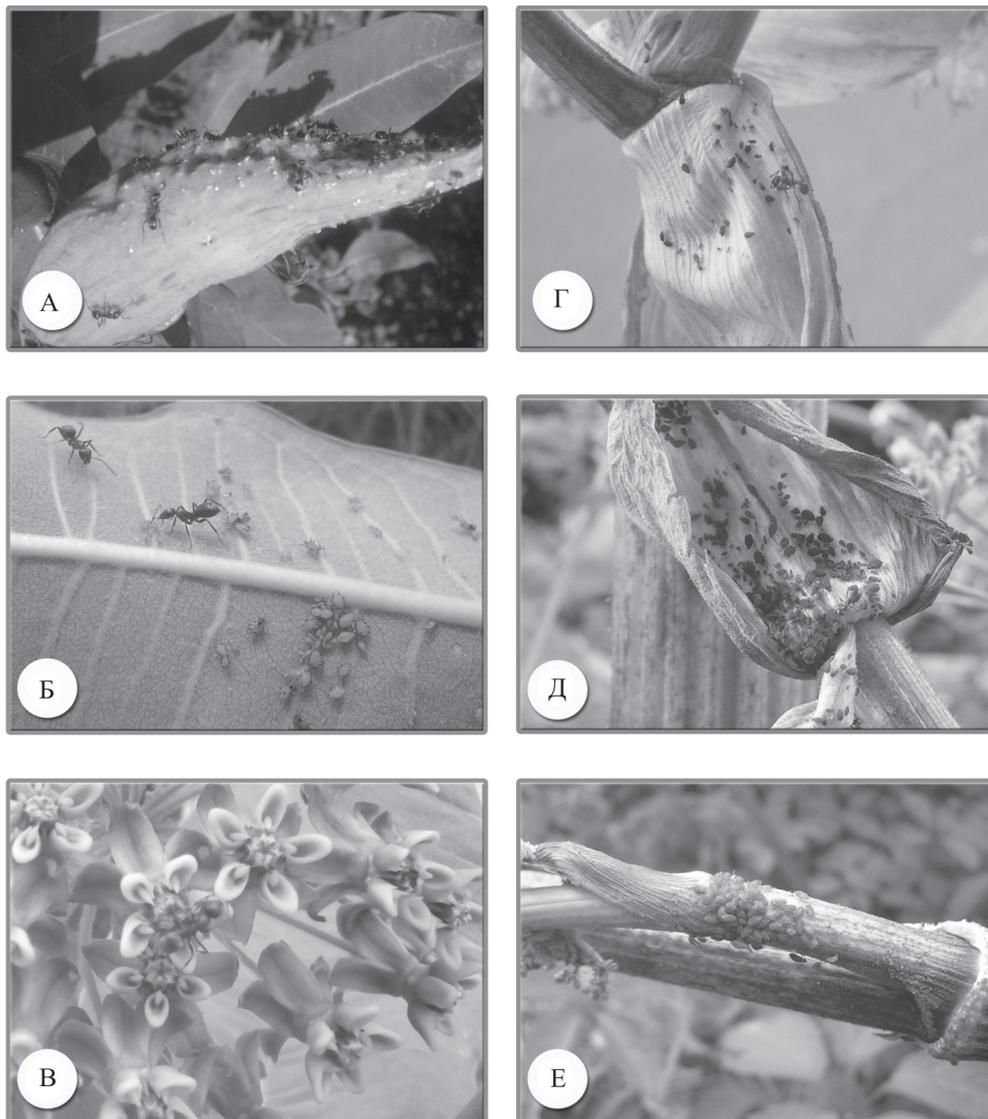
**Таблица 4.** Виды тлей, обнаруженные на аборигенных растениях

Вид тли	Кормовое растение
<i>Aphis fabae</i> Scopoli	<i>Arctium lappa</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Tripleurospermum inodorum</i> , <i>Valeriana stolonifera</i>
<i>A. cirsiacanthoidis</i> Scopoli (= <i>A. fabae cirsiacanthoidis</i> Scopoli)	<i>Cirsium arvense</i> , <i>C. vulgare</i> , <i>C. setosum</i>
<i>A. euphorbiae</i> Kaltenbach	<i>Euphorbia virgata</i>
<i>A. urticata</i> J. F. Gmelin	<i>Urtica dioica</i>
<i>A. verbasci</i> Schrank	<i>Verbascum thapsus</i>
<i>Brachycaudus cardui</i> (Linnaeus)	<i>Cirsium arvense</i>
<i>Metopeurum fuscoviride</i> Stroyan	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>Semiaphis dauci</i> (Fabricius)	<i>Daucus carota</i>

равьи посещают в 2.0 раза большее число растений *A. syriaca*, *H. mantegazzianum* и *C. canadensis*, на которых нет колоний тлей. У двух других видов (*Oenothera biennis* и *Onopordum acanthium*) число растений с колониями тлей, напротив, преобладает (табл. 5). На растениях *A. syriaca* во время цветения муравьи могут питаться нектаром, хотя привлекательность цветущих растений, но без колоний тлей, почти в 2.0 раза ниже ( $p < 0.05$ ). На *Conyza canadensis* питаются тли *Uroleucon erigeronense*, которые разбрызгивают свои выделения, затрудняя муравьям сбор пади, поэтому растения этого вида чаще без муравьев, но с колониями тлей (табл. 5).

Посещаемость муравьями инвазивных видов растений в разные фазы их жизненного цикла. В течение сезона вегетации численность тлей и количество зараженных ими растений меняются, что обуславливает неодинаковую привлекательность инвазивных растений для муравьев в разные фенологические фазы и этапы жизненного цикла растений (табл. 6). Заселение тлями происходит а) в начале вегетации в апреле–мае вышедшими из яиц самками-основательницами при полном или перезимовавшими личинками при неполном цикле развития (возможен у *Aphis holoenotherae* на *Oe. biennis*, по крайней мере, у части популяций); б) в период миграции двудомных видов (*Aphis fabae*, *Brachycaudus cardui*, *Dysaphis lauberti*) с первичных на вторичные кормовые растения в мае–июне; в) при расселении тлей на протяжении всего сезона.

Пики численности тлей на массово заселяемых инвазивных видах наблюдались в июне – начале июля и совпадали с фазой цветения и/или плодоношения растений. Численность тлей и количество заселенных растений в конце весны – первом месяце лета зависят от а) количества успешно перезимовавших яиц или зимующих личинок (при развитии с неполным циклом); б) погодных условий весеннего периода, во время развития первых генераций тлей. Этот фактор необычайно важен, так как, обладая высоким репродуктивным потенциалом, тли при благоприятных условиях весеннего периода способны быстро нарастить численность и полностью компенсировать потери в результате неблагоприятной зимовки. С другой стороны, неблагоприятные условия при развитии первых весенних генераций могут значительно замедлить развитие тлей и ограничить их численность; в) состояния кормовых растений в июне. В лесостепной зоне Украины, как правило, в это время в почве еще сохраняется достаточно влаги и состояние кормовых растений удовлетворительно для тлей, что позволяет им наращивать численность и расселяться на другие растения.



**Рис. 6.** Тли и муравьи на инвазивных растениях.

А – *Formica cinerea* и тли *Aphis fabae* на плодах *Asclepias syriaca*; Б – *F. cinerea* и тли *Aphis nerii* на листьях *A. syriaca*; В – *F. cinerea*, питающиеся нектаром на цветках *A. syriaca*; Г – *Myrmica* spp. и колония тлей *Aphis brohmeri* на наружной стороне пазушных листьев *Heracleum mantegazzianum*; Д – *Lasius niger* и тли *A. brohmeri* на внутренней стороне пазушных листьев *H. mantegazzianum*; Е – колония тлей *Dysaphis lauberti* на наружной стороне пазушных листьев *H. mantegazzianum*.

В дальнейшем численность тлей будет зависеть от температуры, влажности и состояния кормовых растений. При жаркой и сухой погоде, уменьшении содержания влаги в почве и, как следствие, ухудшении состояния кормовых растений колонии тлей подавляются и их численность падает, к тому же возрастает давление на колонии тлей со стороны паразитов и хищников, способных полностью уничтожать целые колонии. Однако тли могут сохранять довольно высокую численность на растениях, произрастающих в благоприятных условиях увлажненности (резерваты), при этом часто проис-

**Таблица 5.** Средняя посещаемость муравьями инвазивных растений с колониями тлей и без них (среднее число муравьев / 2 мин / 1 растение)

Вид растения	Наличие или отсутствие колоний тлей на растениях		Число особей растений	Число муравьев (n / 2 мин / 1 растение)
	С колониями тлей	Только с тлями		
<i>Asclepias syriaca</i>	С колониями тлей	Только с тлями	63	16.5 ± 2.3
		С тлями и с муравьями, питающимися нектаром на цветах	48	6.7 ± 0.9
		Только с муравьями	271	2.2 ± 0.2
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	С колониями тлей		33	14.4 ± 2.0
		Только с муравьями	78	1.7 ± 0.1
<i>Oenothera biennis</i>	С колониями тлей		45	14.3 ± 1.7
		Только с муравьями	2	1.0 ± 0
<i>Onopordum acanthium</i>	С колониями тлей		100	8.6 ± 0.8
		Только с муравьями	4	1.0 ± 0
<i>Conyza canadensis</i>	С колониями тлей и муравьями		5	3.0 ± 0.9
		Только с муравьями	10	1.0 ± 0
		Без муравьев, но с тлями	23	0

ходит смена размещения тлей на растении; так, тли обычно переходят с прекративших расти стеблей на плодоножки и формирующиеся плоды.

На *Onopordum acanthium* мигрируют 2 двудомных вида тлей – *Aphis fabae* и *Brachycaudus cardui*, иногда формируя смешанные колонии. Первый может начать мигрировать на вторичные кормовые растения уже в начале мая, второй – в конце мая – начале июня, но у обоих видов миграция растянута до конца июня и даже до начала июля. Высокая численность тлей – в 1-й декаде июня в фазу цветения. В этот период *O. acanthium* массово посещается муравьями. После цветения побеги постепенно усыхают, колонии тлей подавляются паразитами и хищниками, большое количество крылатых расселительниц перелетает на другие виды растений. В этот период тли и муравьи встречались в 2.5 и в 10.0 раза реже, чем в фазе цветения.

На *Asclepias syriaca* выявлены 2 вида тлей – *Aphis fabae*, многочисленный во все фазы развития растения, и однодомный вид *Aphis nerii*, массовый в июле–августе. Цветущие и плодоносящие растения *A. syriaca* привлекательны для муравьев и посещаются ими в 6.0–7.0 раза чаще, чем вегетирующие ( $p < 0.05$ ).

Однодомный, частично неполноциклый вид *Aphis holoenotherae* формирует колонии на *Oenothera biennis*, перемещаясь по мере роста растения от прикорневой розетки на верхушку стебля, молодые листья, цветоножки, плоды. Максимум численности тлей достигается в фазе цветения (третья декада июня) и сохраняется в период плодоношения.

**Таблица 6.** Средняя посещаемость муравьями инвазивных растений в разные фазы их жизненного цикла (среднее число муравьев / 2 мин / 1 растение)

Вид растения	Фаза жизненного цикла растения	Число обследованных растений	Число муравьев (n / 2 мин / 1 растение)	Встречаемость колоний тлей, %
<i>Asclepias syriaca</i>	Вегетация	70	1.1 ± 0.3	20.0
	Цветение	70	7.7 ± 1.0	16.0
	Плодоношение	70	6.3 ± 2.1	23.0
<i>Solidago canadensis</i>	Вегетация	660	0.004 ± 0.002	0
	Цветение	660	0.010 ± 0.004	0
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	Вегетация	90	0.20 ± 0.06	0
	Цветение	90	5.8 ± 1.0	35.5
	Плодоношение	90	0.4 ± 0.1	1.1
<i>Phalacrologoma annuum</i>	Вегетация	180	0.028 ± 0.012	1.1
	Цветение	180	0.067 ± 0.020	2.2
<i>Reynoutria bohemica</i>	Вегетация	60	0.11 ± 0.06	0
	Цветение	60	0.20 ± 0.07	0
<i>Oenothera biennis</i>	Цветение	120	3.1 ± 0.8	19.2
	Плодоношение	120	2.3 ± 0.5	18.3
<i>Onopordum acanthium</i>	Цветение	90	8.8 ± 0.9	83.3
	Плодоношение	90	0.8 ± 0.1	30.0
<i>Conyza canadensis</i>	Вегетация	60	0.03 ± 0.02	3.3
	Цветение	60	0.12 ± 0.08	5.0
	Плодоношение	60	0.18 ± 0.09	26.6

Двудомный вид тлей *Dysaphis lauberti* мигрирует на *Heracleum mantegazzianum* с *Crataegus* spp. в конце мая – начале июня. Тли *Aphis brohmeri* и *Paramyzus heraclei* с однодомным циклом сначала развиваются на прикорневых листьях, позже переходят на верхушки стеблей и цветоножки. Численность всех трех видов тлей и посещения муравьями *H. mantegazzianum* возрастают во время цветения в конце июня.

*Amaranthus retroflexus* заселяет расселительницами *Aphis fabae*, перелетавшими с соседних растений *Chenopodium album*, либо путем прямой миграции (Holman, 2009), поэтому численность тлей значительна и посещаемость растения муравьями в августе высокая.

На *Conyza canadensis* обнаружен не мирмекофильный вид тлей *Uroleucon erigeronense*. Как следствие, посещаемость растений муравьями стабильно низкая.

На растениях *Reynoutria bohemica* тлей не обнаружено, но сентябре–октябре цветки посещаются муравьями в период, когда их активность за пределами гнезда уже низкая.

Влияние освещенности на встречаемость тлей и посещаемость муравьями инвазивных видов растений. Растения, находящиеся на участках биотопа, по-разному освещаемыми солнцем, могут быть неравномерно заселены тлями (табл. 7). На особях *A. syriaca* тли встречаются чаще всего на участках, частично затененных (0.05–0.1, табл. 7), и практически отсутствуют в густой тени

(0.02–0.04) и на открытом солнце (0.7–1.0). Соответственно, посещаемость *A. syriaca* муравьями в полутени больше в 7.0 раза, чем в тени, а в тени – в 11.0 раза больше, чем на солнце ( $p < 0.05$ ).

На *H. mantegazzianum* тля встречается в полутени. Муравьев на полутененных участках в 6.0 раз больше, чем на солнце и в тени ( $p < 0.05$ ). На *S. canadensis* муравьи встречаются чаще в тени ( $p < 0.05$ ).

Распределение муравьев на наиболее посещаемых инвазивных растениях. На 4 наиболее посещаемых муравьями видах инвазивных растений в общей сложности обнаружено 4095 особей муравьев, относящихся к 11 видам (табл. 8). Это составляет более половины (53 %) от всех учтенных муравьев на растениях 37 видов во всех биотопах. На *Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium* в сумме встречаются практически все виды муравьев из учтенных нами. На *A. syriaca*, *H. mantegazzianum* – по 9 видов муравьев, на *Oenothera biennis* и *Onopordum acanthium* – преимущественно один вид, *Lasius niger*. На растениях *Onopordum acanthium* этот вид монополизировал колонии тлей, а на *Oenothera biennis* посещаемость на несколько порядков выше, чем у *Myrmica* spp. ( $p < 0.05$ ). В биотопе I2.21, где произрастают оба вида растений, доля *L. niger* составляет две трети от всех муравьев (см. табл. 2).

*Asclepias syriaca* посещается в основном *F. cinerea*, на порядок реже – *L. niger* ( $p < 0.05$ ), и на несколько порядков реже остальными видами муравьев ( $p < 0.05$ , табл. 8). На растениях *H. mantegazzianum* преобладает *L. niger* – посещаемость им на порядок выше, чем у *F. cinerea*, *Myrmica* spp. и *Temnothorax* spp. ( $p < 0.05$ ). Для *H. mantegazzianum* в основном характерны лесные и луговые виды муравьев, а для *Asclepias syriaca* – луговые. Это может быть связано с биотопическими предпочтениями растений и посещающих их муравьев – *Formica cinerea* предпочитает более ксерофитные станции, чем *L. niger* и виды родов *Myrmica* и *Temnothorax* (Радченко, 2017). Пятый вид, *Amaranthus retroflexus*, посещается всего одним видом муравьев (*F. cinerea*, биотоп I2.11).

Изученные инвазивные виды растений разделяются на две группы: привлекательные для муравьев и не посещаемые (или мало посещаемые) муравьями. К первой группе относятся *Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium*, *Amaranthus retroflexus*. По посещаемости муравьями они сравнимы со средне и высоко привлекательными аборигенными видами (см. табл. 1). Ко второй группе

**Таблица 7.** Средняя посещаемость муравьями инвазивных растений при разных уровнях освещенности (среднее число муравьев / 2 мин / 1 растение)

Вид растения	Режим освещенности, %	Число обследованных растений	Число муравьев (n / 2 мин / 1 растение)	Встречаемость колоний тлей на растениях, %
<i>Asclepias syriaca</i>	0.02–0.04	210	0.16 ± 0.03	1.0
	0.05–0.1	210	1.11 ± 0.21	14.0
	0.7–1.0	210	0.014 ± 0.008	0.50
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	0.02–0.04	90	0.07 ± 0.03	0
	0.05–0.1	180	0.43 ± 0.07	0.55
	0.7–1.0	180	0.07 ± 0.02	0
<i>Solidago canadensis</i>	0.02–0.04	120	0.05 ± 0.02	0
	0.7–1.0	120	0	0

**Таблица 8.** Распределение муравьев по наиболее посещаемым инвазивным видам растений

Вид муравьев	Вид растений			
	<i>Asclepias syriaca</i>	<i>Heracleum mantegazzianum</i>	<i>Oenothera biennis</i>	<i>Onopordum acanthium</i>
<i>Lasius niger</i> (Linnaeus)	0.09 ± 0.01	0.61 ± 0.11	2.6 ± 0.5	4.8 ± 0.6
<i>Formica cinerea</i> Mayr	0.52 ± 0.06	0.04 ± 0.02	–	–
<i>F. fusca</i> Linnaeus	0.001 ± 0.001	0.002 ± 0.001	–	–
<i>F. rufibarbis</i> Fabricius	0.003 ± 0.001	–	–	–
<i>Myrmica</i> spp.	0.007 ± 0.002	0.09 ± 0.03	0.008 ± 0.008	–
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Linnaeus)	–	0.001 ± 0.001	–	–
<i>Temnothorax</i> spp.	0.0006 ± 0.0006	0.03 ± 0.007	–	–
<i>Leptothorax muscorum</i> (Nylander)	–	0.003 ± 0.002	–	–
Общее число особей муравьев (в скобках – их доля от всех муравьев на всех видах растений во всех изученных биотопах)	1903 (25 %)	685 (9 %)	644 (8 %)	863 (11 %)
Общее число видов муравьев на данном виде растения (в скобках – их доля от 14 видов муравьев, обнаруженных на всех растениях во всех биотопах)	9 (64 %)	9 (64 %)	2 (14%)	1 (7 %)

Пр и м е ч а н и е. 100 % – число всех муравьев во всех биотопах на всех 37 видах растений.

относятся остальные 11 видов инвазивных растений. Вообще не посещаются муравьями *Ambrosia artemisiifolia*, *Xanthium albinum*, *Helianthus tuberosus*. Единичные особи муравьев обнаружены на *Solidago canadensis*, *Phalacrolooma annuum*, *Lepidotheca suaveolens* (от 0.006 до 0.01 особей / 1 растение / 2 мин). Невысокие показатели посещаемости (от 0.01 до 0.5 особей / 1 растение / 2 мин) у *Reynoutria bohemica*, *R. sachalinensis*, *Lupinus polyphyllus*, *Conyza canadensis*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Причины привлекательности разных групп инвазивных растений для муравьев. Часть видов растений привлекательной для муравьев группы является медоносами (*Asclepias syriaca*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium*) и помимо муравьев привлекает многих других насекомых, в том числе опылителей. Во вторую группу также входят виды-медоносы (*Solidago canadensis*, *Lupinus polyphyllus* (Виноградова и др., 2009)), но большая часть растений к таковым не относится. Некоторые виды растений (*Ambrosia artemisiifolia*) из этой группы выделяют вещества, непривлекательные для насекомых, и могут быть опасны для здоровья человека. Стебли других покрыты жестким опушением, делающим растение труднодоступным для муравьев (у *Conyza canadensis* (Sansom et al., 2013)).

*Asclepias syriaca* может оказывать различное действие на разные группы беспозвоночных животных: положительное на муравьев, что связано с их трофобиозом с глян-

ми, и отрицательное – на пауков (Gallé et al., 2015). Виды рода *Temnothorax* Mayr могут заселять сухие стебли этого растения. В молодых лесах из белого тополя (*Populus alba* L.) в стеблях *A. syriaca* гнездились и виды муравьев, для которых не характерен такой тип гнездования: *T. crassispinus*, *T. interruptus*, *Lasius psammophilus*, *Myrmica sabuleti* и *Formica fusca* (Gallé et al., 2015).

*Heracleum mantegazzianum* также оказывает положительное воздействие на ассоциации муравьев. Для этого вида на территории вторичного ареала в Западной Европе приводятся 7 видов тлей (Hansen, 2005). Колонии тлей во вторичном ареале борщевика в основном посещаются 3 видами муравьев, *Lasius niger* (57 % обследованных растений), *Myrmica rubra* и *M. scabrinodis* (39 % растений). В 4 % случаев на растениях присутствовало более 1 вида муравьев. По нашим данным, на особях *H. mantegazzianum*, как и на других наиболее посещаемых муравьями инвазивных видах растений, как правило, присутствует 1 вид муравьев. Каждая семья муравьев (в первую очередь *L. niger* и *Formica cinerea* на особях *Heracleum Mantegazzianum* и *Asclepias syriaca*) монополизирует доступ к постоянному источнику корма и не допускает к нему других муравьев. *Lasius niger*, по данным Хансена и по нашим наблюдениям, могут строить земляные укрытия («павильоны») вокруг колоний тлей, а также гнездиться в стеблях. В другой работе этим автором (Hansen, 2006) обнаружена положительная зависимость между активностью муравьев, количеством мирмекофильных тлей и высотой растений *H. mantegazzianum*. Полость на стебле, домиций (domatium), служит местом укрытия и обитания для тлей *Anuraphis subterranea*, посещаемых муравьями. Размеры домиция ограничивают рост популяции тлей, что не наносит существенного ущерба растению. В этой мутуалистической системе, состоящей из трех партнеров, сохраняется их большая приспособленность друг к другу.

*Onopordum acanthium* в патагонской степи (Аргентина), где он также является инвазивным видом, имеет показатели посещаемости муравьями выше, чем у аборигенных видов растений. Это также связано с трофобиозом с тлями. Все растения *O. acanthium* были с колониями тлей и с посещающими их муравьями 4 видов. *Onopordum acanthium* оказывает положительное воздействие на местные ассоциации муравьев (Lescano, Farji-Brener, 2011), т. е. растения этого вида посещаются большим числом муравьев по сравнению с аборигенными видами растений Патагонии. Эти данные согласуются с нашими, что может указывать на положительное воздействие *O. acanthium* на ассоциации муравьев в разных регионах Земли при условии наличия на этих растениях колоний тлей.

Увеличение численности тлей часто ведет к повышению численности муравьев и расширению границ их кормовых участков (Davidson, 1998). К видам инвазивных растений, на которых часто встречаются тли, относятся *Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *Oenothera biennis* и *Onopordum acanthium*.

Положительное действие на ассоциации муравьев оказывает вид-«трансформер» *Impatiens parviflora* DC. (Stukalyuk, 2016) – наиболее посещаемое муравьями травянистое лесное растение. Основной ресурс, предоставляемый *I. parviflora* муравьям, – сахаристые выделения колоний тлей *Impatiens asiaticum*. На *Impatiens parviflora* обнаружено 14 видов муравьев, из которых 3 – доминанты (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, *L. emarginatus*), но посещается оно преимущественно муравьями-инфлюэнтами. Благодаря этому в травяном ярусе создается высокая динамическая плотность инфлюэнтов, не испытывающих значительного воздействия со стороны доминантов.

Отрицательное действие некоторых инвазивных видов растений на численность муравьев показано на примере *Solidago canadensis*. Количество гнезд *Myrmica*

(*M. scabrinodis*, *M. ruginodis*, *M. rubra*), а также *Lasius flavus* на участках с этим растением было на 50 % меньше по сравнению с контролем (Kajzer-Bonk et al., 2016). Фуражиры муравьев на участках с *S. canadensis* вынуждены преодолевать большие расстояния, что означает более низкую доступность трофического ресурса (Lenda et al., 2013). Число и плотность гнезд муравьев всех видов были почти в 3.0 раза меньше на участках с *S. canadensis*, чем на участках без него, а число видов муравьев в 2.0 раза меньше (Lenda et al., 2013). Мы не обнаружили на растениях *S. canadensis* ни одной особи тли, что также указывает на непривлекательность этого растения для муравьев. В других работах (Trigos-Peral et al., 2018) отмечены изменения, происходящие на участках инвазии *S. canadensis*: уменьшались численности и видовое богатство ассоциаций муравьев в связи с уменьшением влажности почвы, сокращением биомассы и изменением распределения беспозвоночных, потенциальной добычи муравьев. Сокращение видового богатства проявилось в первую очередь у видов рода *Myrmica*, чувствительных к понижению влажности. Семьи *Myrmica* имеют меньшие размеры на лугах с инвазией *S. canadensis*, но не отличаются по числу цариц. Семьи *Myrmica* с участков лугов без инвазии *S. canadensis* производят больше молодых рабочих, тогда как семьи на лугах с инвазией – больше самок (но не самцов, их количество не отличалось). На участках лугов с инвазией *S. canadensis* семьи *Myrmica* увеличивают производство самок, что позволяет повысить шансы на основе новых семей в более благоприятных местобитаниях (Grześ et al., 2018). В то же время на лугах с инвазией *S. canadensis* доминирующим видом стал *Lasius niger*, обилие которого отрицательно коррелирует с количеством других беспозвоночных, свидетельствуя о стратегии сокращения межвидовой конкуренции (Trigos-Peral et al., 2018). Это подтверждается и нашими исследованиями – на растениях *S. canadensis* обнаружен *L. niger*, и лишь один раз – *Formica cinerea*. Дополнительный отрицательный эффект создает отсутствие тлей на этом растении.

Сходное отрицательное действие могут оказывать и другие растения группы, не привлекающие муравьев. Хотя все 5 видов-«трансформеров», указанных для Украины, можно отнести к этой группе, на некоторых из них, например *Helianthus tuberosus*, встречаются тли, питающиеся на корневищах (Blackman, Eastop, 2006).

Большое значение может иметь давность инвазии. На археофите *Onopordum acanthium* уже сформировался комплекс видов тлей, и это растение регулярно посещается муравьями. Растения, занесенные в Европу значительно позже (кенофиты), могли попасть сюда без тлей, а аборигенные виды тлей не приспособились к обитанию на них (*Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis*, *Reynoutria sachalinensis*, *Lupinus polyphyllus*). На всех привлекательных для муравьев видах растений обитают специфические комплексы видов тлей, посещаемых муравьями, например, тля *Impatiensium asiaticum* встречается только на растениях *Impatiens parviflora* во вторичном ареале. Некоторые многоядные виды тлей могут попадать на инвазивные растения (*Amaranthus retroflexus*) при расселении с аборигенных видов (*Chenopodium album*).

Привлекательность инвазивных растений для муравьев и тлей определяют также и другие условия: биотоп, освещенность, особенности жизненного цикла. Некоторые виды инвазивных растений посещаются муравьями только во время цветения или плодоношения (*Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*), другие – в обеих фазах цикла (*Oenothera biennis*).

Особенности заселения тлями инвазивных растений. Освоение растений-интродуцентов насекомыми-фитофагами изучено Дмитриевым (1969), у тлей оно происходит тремя способами.

1. Полифагами<sup>2</sup> с неизвестным исходным ареалом – *Aphis fabae*, заселяющий многие заносные растения.

2. Аборигенными видами олигофагов, трофически связанными с представителями того же или близких родов растений аборигенной флоры, – *Aphis brohmeri* и *Paramyzus heraclei* на *Heracleum mantegazzianum*. Двудомный вид тлей *Dysaphis lauberti* мигрирует с растений рода *Crataegus* на различные виды *Heracleum* и некоторые другие Umbelliferae, распространен в Западной и Центральной Европе, на территории Украины отмечался в Закарпатье (Чумак, 2004); в районе Киева обнаружен нами впервые. Двудомный широкораспространенный вид неизвестного происхождения *Brachycaudus cardui* мигрирует с *Prunus domestica*, *P. spinosa*, реже – *P. divaricata* и *P. armeniaca* на многие травянистые растения семейств Asteraceae и Boraginaceae, в том числе на археофит *Onopordum acanthium*.

3. В результате заноса или проникновения видов тлей на новые, сопредельные с их ареалами территории вслед за кормовыми растениями – *Uroleucon erigeronense*, заселяющий *Conyza canadensis*; *Aphis holoenotherae*, обитающий на *Oenothera biennis*, и *Aphis nerii*, питающийся на *Asclepias syriaca*. Отметим, что Р. Ракаускас (Rakauskas, 2007) описал *Aphis holoenotherae* как вид, отличный от американского *Aphis oenotherae* Oestlund, на основании различий в жизненных циклах и незначительных морфологических отличий. Обнаруженные им в Польше и Литве основательницы и обоеполое поколение тлей на *Oenothera biennis* показывают, что *A. holoenotherae* может развиваться на этом растении с полным циклом, по крайней мере в части колоний (в Украине основательницы и обоеполое поколение пока не найдены). *Aphis oenotherae*, вероятно, двудомный вид, мигрирующий на различные Onagraceae с *Ribes* spp. (Blackman, Eastop, 2006). Однако утверждение Р. Ракаускаса (Rakauskas, 2007, 2008), что *Aphis holoenotherae* является европейским викарным видом для *Aphis oenotherae*, спорно, так как не дает ответа на вопросы, почему тли на *Oenothera biennis* в Европе впервые были обнаружены только в 70-х годах XX в. (Hille Ris Lambers, 1971; Müller, 1974; Szelegiewicz, 1976), и почему тля обитает исключительно на североамериканском виде растения<sup>3</sup>. В настоящий момент *A. holoenotherae* рассматривается нами как адвентивный вид, проникший на территорию Украины вслед за своим кормовым растением. Впервые он обнаружен в стране в 2004 г. (Журавлев, неопубликованные данные).

Первичный ареал *Aphis nerii* – тропический и субтропический пояса Евразии и Северная Африка, где этот вид заселяет преимущественно растения семейств Аросупасеae и Asclepiadaceae (чаще всего отмечался на *Nerium oleander*, в том числе в Крыму (Holman, 1961)). *Asclepias syriaca* не является изначальным кормовым растением для *Aphis nerii*. По-видимому, этот вид тлей освоил инвазивный вид растений в пределах своего исходного ареала, так как трофически связан с аборигенными растениями близких к *Asclepias* родов (второй путь заселения тлями инвазивных растений), а затем вслед за новым кормовым растением распространился на сопредельные территории Румынии, Болгарии, Сербии (Holman, 2009) и Закарпатской обл. Украины (Чумак и др.,

<sup>2</sup> Трофическая специализация основательниц у двудомных видов тлей, как правило, значительно уже, чем у последующих генераций на вторичных кормовых растениях; термин «полифаг» относится к последующим поколениям этих тлей.

<sup>3</sup> *Aphis holoenotherae* отмечен также на *Oenothera rubricaulis*, но этот вид обычно рассматривается как возникший в Европе вследствие мутации или гибридизации *Oenothera biennis*.

2016) (третий путь). Находка в окрестностях Киева – крайняя на северо-востоке для местностей, где вид был обнаружен в открытом грунте.

Учитывая заселяемость тлями изученных инвазионных видов растений в их исходных (Blackman, Eastop, 2006) и вторичных ареалах в Палеарктике (Божко, 1976; Petrovich, 1998; Чумак, 2004; Holman, 2009), можно оценить их привлекательность и влияние на ассоциации муравьев.

Данных о заселении тлями *Xanthium albinum* и *Reynoutria bohemica* нет. Возможно, отсутствие тлей на этих растениях – результат их недостаточной изученности, так как на других видах растений этих родов тли известны. Согласно имеющимся данным, оба вида повсеместно непривлекательны для муравьев, хотя *R. bohemica* может незначительно ими посещаться в период цветения.

*Lupinus polyphyllus* заселяется как в первичном, так и во вторичном ареале только одним не мирмекофильным видом тлей – *Macrosiphum albifrons* Essig, который не влияет на посещаемость растения муравьями. Единичное сообщение о заселении этого вида растения *Aphis fabae* в Австрии, вероятно, результат случайного заселения. *Lupinus polyphyllus* повсеместно не привлекателен для муравьев.

*Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis* и *Reynoutria sachalinensis* в своих первичных ареалах заселяются аборигенными видами тлей. Есть данные о заселяемости этих растений многоядными космополитами, однако сведения о находках тлей на этих растениях во вторичных ареалах немногочисленны. Опубликованы сообщения о заселении *Ambrosia artemisiifolia* многоядными видами *Aphis nasturtii* Kaltenbach и *Brachycaudus helichrysi* Kaltenbach в Сербии (Petrovich, 1998), данные об успешной пересадке на *S. canadensis* многоядного вида *Aphis solanella* и находках на этом растении двух не мирмекофильных видов, единичных находках на *R. sachalinensis* полифагов *Aphis fabae* и *A. nasturtii* в Чехии, Словакии и Болгарии, а также *Aphis solanella* Theobald (= *A. fabae solanella* Theobald) в Закарпатской области Украины. Все три вида во вторичных ареалах практически повсеместно непривлекательны для муравьев, но на корнях *S. canadensis* в пределах первичного ареала отмечены 2 вида тлей – *Pemphigus bursarius* (Linnaeus) и *Smynturodes betae* Westwood. Ареалы этих видов почти всесветные, поэтому не исключено заселение ими *Solidago canadensis* и во вторичном ареале, а поскольку корневые тли мирмекофильны, привлекательность растения для муравьев в этом случае будет значительной).

Инвазивные виды растений, на которых тли неизвестны вообще (*Xanthium albinum*, *Reynoutria bohemica*), или заселяющие их виды тлей немирмекофильные (*Lupinus polyphyllus*) либо во вторичном ареале заселяются тлями единично (*Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis*, *Reynoutria sachalinensis*), повсеместно непривлекательны во вторичных ареалах. Наличие таких видов в биотопах нарушает структуру ассоциаций муравьев за счет вытеснения аборигенных видов растений, что снижает потенциальный трофический ресурс из-за отсутствия колоний тлей.

Сходное влияние на структуру ассоциаций муравьев оказывает и часть инвазивных видов растений, которые в изученных биотопах не заселялись тлями (*Helianthus tuberosus*), обнаруживались с единичными колониями (*Phalacroloa annuum*, *Lepidotheca suaveolens*) или с колониями немирмекофильных видов тлей (*Conyza canadensis*). Тем не менее, на этих растениях во многих странах Европы отмечались многоядные мирмекофильные виды тлей, что делает их потенциально привлекательными для муравьев.

На *H. tuberosus* в Европе найдены *Aphis fabae* (Чехия, Сербия), *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Испания), в Закарпатье Украины – *A. solanella* (= *A. fabae solanella*) и *Brachycaudus helichrysi* (Чумак, 2004). На корнях часто встречаются тли родов *Trama* von Heyden и *Protrama* Baker (Германия, Польша, Латвия), в частности, *Trama troglodytes* von Heyden найден и в районе исследования (Журавлев, неопубликованные данные).

На *Ph. annuum* отмечены *Aphis fabae* (Чехия), *Brachycaudus helichrysi* (балканские страны, Молдавия, Чехия, Словакия, Закарпатская обл. Украины), *Macrosiphum euphorbiae* (Чехия, Сербия), *Myzus persicae* (Sulzer) (Сербия), *M. ornatus* (Laing) (Италия).

Помимо *Uroleucon erigeronense* на *C. canadensis* отмечались *Brachycaudus helichrysi* (многие страны Европы, в том числе Закарпатье в Украине (Чумак, 2004)), *Myzus persicae* (Испания, Италия), *M. ascalonicus* (Германия, Дания, Франция), *Nasonovia ribisnigri* (Испания), *Uroleucon simile* (Испания). Кроме того, для Закарпатской обл. Украины приводится *Aphis craccivora* Koch (Чумак, 2004).

На *L. suaveolens* обнаружены *Aphis fabae* (во многих странах, в том числе Украине), *A. cirsiacanthoidis* (Германия, Латвия), *Aulacorthum solani* (Норвегия, Швеция, Чехия), *Brachycaudus cardui* (Польша, Австрия, Украина), *B. helichrysi* (во многих странах, в том числе Украине), *B. lateralis* (Walker) (Польша). Кроме того, в Молдавии отмечен *Coloradoa inodorella* Ossiannilsson, а в Польше – корневой вид *Smynthuroides betae*.

Виды инвазивных растений (*Onopordum acanthium*, *Oenothera biennis*, *Heracleum mantegazzianum*, *Asclepias syriaca*, *Amaranthus retroflexus*), которые во вторичных ареалах повсеместно поражаются тлями, оказывают скорее положительное влияние на ассоциации муравьев, обеспечивая их дополнительным трофическим ресурсом. Помимо выявленных в изученных биотопах, на этих растениях могут селиться и другие виды тлей. Так, археофит *Onopordum acanthium* в регионе исследования заселяется по крайней мере 8 видами, в том числе *Trama troglodytes* (на корнях). Помимо *Aphis holoenotherae* на *Oenothera biennis* могут быть найдены еще 4 вида тлей, однако это кормовое растение не основное для них. На *H. mantegazzianum* известны 8 видов. *Asclepias syriaca* помимо *Aphis fabae* и *A. nerii* может заселять *A. gossypii*. На *Amaranthus retroflexus* в регионе исследования виды тлей помимо *Aphis fabae* не отмечались, однако для Европы указывались еще 5 многоядных видов, в том числе *Smynthuroides betae* на корнях.

Таким образом, на 2/3 изученных инвазивных видов растений тли отсутствуют повсеместно (*Xanthium albinum*, *Reynoutria bohemica*), питается только немирмекофильный вид тлей (*Lupinus polyphyllus*), и за пределами первичных ареалов отмечаются лишь редкие, без формирования устойчивых колоний, случаи заселения тлями (*Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis*, *Reynoutria sachalinensis*). Даже с учетом того, что некоторые из этих растений могут заселяться многоядными видами тлей, в настоящее время их вряд ли можно отнести к предпочитаемым кормовым растениям для выявленных на них многоядных видов тлей. Поэтому данные виды инвазивных растений малопривлекательны для муравьев в районе исследования и оказывают отрицательное воздействие на их ассоциации. Среди инвазивных видов растений 5 – «трансформеры», т. е. способны распространяться на многие территории и формировать на обширных площадях одновидовые сообщества, что существенно усиливает их негативное воздействие на ассоциации муравьев.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Б. А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за ценные советы и замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Божко М. П. 1976. Тли кормовых растений. Харьков: Вища школа, Харьковское отделение, 134 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. 2009. Черная книга флоры Средней России. М.: Геос, 494 с.
- Дідух Я. П., Фіцайло Т. В., Коротченко І. А., Якушенко Д. М., Пашкевич Н. А. 2011. Біотопи лісової та лісо-степової зон України. Київ: Макрос, 288 с.
- Дмитриев Г. В. 1969. Основы защиты зеленых насаждений от вредных членистоногих. Киев: Наукова думка, 410 с.
- Протопопова В. В., Шевера М. В., Мосякін С. Л., Соломаха В. А., Соломаха Т. Д., Васильєва Т. В., Петрик С. П. 2009а. Інвазійні рослини у флорі Північного Причорномор'я. Київ: Фітосоціоцентр, 56 с.
- Протопопова В. В., Шевера М. В., Мосякін С. Л., Соломаха В. А., Соломаха Т. Д., Васильєва Т. В., Петрик С. П. 2009б. Види-трансформери у флорі Північного Причорномор'я. Український ботанічний журнал **66** (6): 770–782.
- Протопопова В. В., Шевера М. В., Федорончук М. М., Шевчик В. Л. 2014. Види-трансформери у флорі Середнього Придніпров'я. Український ботанічний журнал **71** (5): 563–572.
- Радченко А. Г. 2016. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев: Институт зоологии НАН Украины, 495 с.
- Чумак В. О., Журавльов В. В., Мигаль А. В., Галац В. В. 2016. Нові інвазійні види попелиць, зареєстровані в Україні. Українська ентомофауністика **7** (3): 97.
- Blackman R. L., Eastop V. F. 2006. Aphids on the World's Herbaceous Plants and Shrubs. London: CABI, 1460 p.
- Chumak V. 2004. Blatläuse der Ukrainischen Karpaten. Ужгород: Мистецька лінія, 160 p.
- Davidson D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the tradeoff. *Ecological Entomology* **23**: 484–490.
- Dray S., Dufour A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* **22** (4): 1–20.
- Galle R., Erdélyi N., Szpisjak N., Tolgyesi C., Maák I. 2015. The effect of the invasive *Asclepias syriaca* on the ground-dwelling arthropod fauna. *Biologia* **70** (1): 104–112.
- Grześ I. M., Ślipiński P., Babik H., Morón D., Walter B., Trigos-Peral G., Maak I., Witek M. 2018. Colony size and brood investment of *Myrmica rubra* ant colonies in habitats invaded by goldenrods. *Insectes Sociaux*: 1–6. <https://doi.org/10.1007/s00040-018-0612-0>
- Hansen S. O. 2005. Interactions between the Invasive Weed *Heracleum mantegazzianum* and Associated Insects. PhD Thesis, University of Bern, Switzerland, 111 p.
- Hansen S. O., Hattendorf J., Nentwig W. 2006. Mutualistic relationship beneficial for aphids and ants on giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). *Community Ecology* **7** (1): 43–52.
- Hille Ris Lambers D. 1971. Grensoverschrijdend verkeer van bladluizen. *Entomologische Berichte* **31**: 155–156.
- Holman J. 1961. Contribution to the Crimean fauna of the family *Aphididae*. *Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae* **7**: 109–128.
- Holman J. 2009. Host Plant Catalog of Aphids: Palaearctic Region. Springer, 1216 p.
- Kajzer-Bonk J., Szpityk D., Woyciechowski M. 2016. Invasive goldenrods affect abundance and diversity of grassland ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Conservation* **20**: 99–105.
- Kaspari M., Majer J. D. 2000. Using ants to monitor environmental change. In: D. Agosti (eds). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 89–98.
- Leclant F. 1978. Étude bioécologique des Aphides de la région méditerranéenne. Implications Agronomiques. PhD These. Academie Montpellier; Université Sciences et Techniques du Languedoc, vol. 1, 134 p.; vol. 2, 318 p.
- Lenda M., Witek M., Skórka P., Morón D., Woyciechowski M. 2013. Invasive alien plants affect grassland ant communities, colony size and foraging behaviour. *Biological Invasions* **15**: 2403–2414.
- Mosyakin S. L., Fedoronchuk M. M. 1999. Vascular Plants of Ukraine. A Nomenclatural Checklist. Kiev: Kholodny Institute of Botany, 345 p.
- Müller F. P. 1974. *Aphis oenotherae* Oestlund, 1887, Erstfunde in Europa und als potentieller Zierpflanzenschädling. *Entomologische Nachrichten* **18**: 129–133.
- Ossiannilsson F. 1964. Contributions to the knowledge of Swedish aphids. III. Lantbrukshögskolans Annales **30**: 435–464.
- Petrovic O. 1998. Check-list of aphids (Homoptera, Aphididae) in Serbia. *Acta Entomologica Serbica* **3**: 9–42.
- Rakauskas R. 2007. *Aphis holoenotherae* sp. n. – a European sibling of the Nearctic *A. oenotherae* Oestlund (Hemiptera: Aphididae). *Aphids and other Homopterous Insects* **13**: 15–34.

- Rakauskas R. 2008. Species of *Aphis* inhabiting European *Oenothera*: their biology, morphology and systematics (Hemiptera: Aphididae). *Central European Journal of Biology* **3** (3): 307–319.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Richardson D., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta D. F., West C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**: 93–107.
- Sansom M., Saborido A. A., Dubois M. 2013. Control of *Conyza* spp. with glyphosate – a review of the situation in Europe. *Plant Protection Science* **49** (1): 44–53.
- Szelegiewicz H. 1976. Aphid species (Homoptera, Aphidoidea) new to the Polish fauna. *Annales Zoologici* **33**: 217–227.
- Somogyi A. Á., Lőrinczi G., Kovács J., Maák I. E. 2017. Structure of ant assemblages in planted poplar (*Populus alba*) forests and the effect of the common milkweed (*Asclepias syriaca*). *Acta Zoologica* **63** (4): 443–457.
- Stukalyuk S. V. 2016. Changes in the structure of ant assemblages in broad-leaved forests with domination of *Impatiens parviflora* Dc. (Balsaminaceae) in herbaceous layer. *Russian Journal of Biological Invasions* **7** (4): 383–395.
- Ter Braak C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**: 1167–1179.
- Tizado Morales E. J. 1990. Estadio comparada de la fauna y la biología de las pulgones (Homoptera), Aphidiidos y otros insectos acompañantes en dos áreas de la provincial de León. León: Ph.D. Thesis, Universidad de León, 294 p.
- Trigos-Peral G., Casacci L. P., Ślipiński P., Grzeź I. M., Morón D., Babik H., Witek M. 2018. Ant communities and *Solidago* plant invasion: Environmental properties and food sources. *Entomological Science*: 1–9. doi: 10.1111/ens.12304

EFFECT OF INVASIVE SPECIES OF HERBACEOUS PLANTS  
AND ASSOCIATED APHIDS (HEMIPTERA, STERNORRHYNCHA:  
APHIDIDAE) ON THE STRUCTURE OF ANT ASSEMBLAGES  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

S. V. Stukalyuk, V. V. Zhuravlev, M. V. Netsvetov, M. S. Kozyr

*Key words*: invasive species, ants, aphids, transformer species.

SUMMARY

In 2015–2017, the attendance of 15 invasive and 22 native species of herbaceous plants by ants in 6 habitats (Kyiv, Kyiv Province, Ukraine) were observed. 14 species of ants were found, 12 were recorded on invasive plants, and 9 species, on native plants. 8 aphid species were found on 8 invasive species of plants. 5 invasive plant species (*Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *Oenothera biennis*, *Onopordum acanthium* and *Amaranthus retroflexus*) are attractive to ants. More than half of all workers of ants recorded in all habitats were found on these 5 species of invasive plants, and numerous colonies of 7 aphid species also were recorded. The effect of these invasive species of plants on the structure of ant assemblages is positive, because aphids provide ants with food resource. The remaining 10 invasive plant species, including 5 transformer species, were poorly visited by ants; no aphid colonies were found on these plants, with the exception of *Conyza canadensis*, visited by a non-mymecophilous aphid species *Uroleucon erigeronense* (Thomas, 1878). 75% of invasive species of studied herbaceous plants have no associated aphid species in all habitats (*Xanthium albinum*, *Reynoutria bohemica*), or only one non-mymecophilous aphid species (*Lupinus polyphyllus*) feeds on them, or only rare, apparently random, forming no permanent colonies beyond native areas, aphid populations were recorded (*Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis*, *Reynoutria sachalinensis*). Some of invasive species of plants, according to the literature data, may be used by polyphagous aphid species in some regions (*Conyza canadensis*, *Phalacrolooma annuum*, *Lepidotheca suaveolens*, and *Helianthus tuberosus* on above-ground plant parts). This implies a low attractiveness of these species of invasive plants to the ants in the area of research and a negative impact on their assemblages. Among invasive species of plants 5 are transformers, i. e. can dominate vegetation in large areas of invasion in Europe, and thus produce greater negative effect on the local ant assemblages.