

ISSN 1605-7678

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

---

**ТРУДЫ РУССКОГО  
ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО  
ОБЩЕСТВА**

**Том 86(2)**

Санкт-Петербург  
2015

Труды Русского энтомологического общества. Т. 86(2). С.-Петербург, 2015. 113 с.

Proceedings of the Russian Entomological Society. Vol. 86(2). St Petersburg, 2015. 113 p.

Настоящий выпуск Трудов содержит статьи участников Евроазиатского симпозиума по перепончатокрылым насекомым (III Симпозиума стран СНГ), состоявшегося 7–12 сентября 2015 г. в Нижнем Новгороде. Представленные в сборнике материалы отражают лишь часть из всего многообразия направления в исследовании этого одного из крупнейших, морфологически и биологически очень разнообразного и играющего значимую роль в биоценозах отряда насекомых. Все опубликованные статьи прошли независимое рецензирование.

---

---

## RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

### PROCEEDINGS OF THE RUSSIAN ENTOMOLOGICAL SOCIETY

Vol. 86(2)

Edited by *V.A. Krivokhatsky*

Editor of the volume: *S.A. Belokobylskij*

---

Редактор издания – *В.А. Кривохатский*

Редактор тома – *С.А. Белокобыльский*

ISSN 1605-7678

© Русское энтомологическое общество, 2015

© Зоологический институт РАН, 2015

© Санкт-Петербургский государственный  
лесотехнический университет, 2015

**Исследования  
перепончатокрылых насекомых  
в Евразии**

**Hymenoptera Research  
in Eurasia**



**Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым  
(III Симпозиум стран СНГ) в Нижнем Новгороде**

С.А. Белокобыльский<sup>1</sup>, В.А. Зрянин<sup>2</sup>

**Eurasian Symposium on Hymenoptera  
(III Symposium of CIS Countries) in Nizhni Novgorod**

S.A. Belokobylskij<sup>1</sup>, V.A. Zryanin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия. E-mail: doryctes@gmail.com

<sup>2</sup>Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия.  
E-mail: zryanin@list.ru

<sup>1</sup>Zoological Institute RAS, St Petersburg 199034, Russia. E-mail: doryctes@gmail.com

<sup>2</sup>Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhni Novgorod, Russia. E-mail: zryanin@list.ru

**Резюме.** В сообщении представлен краткий отчет о работе Евроазиатского симпозиума по перепончатокрылым насекомым, который состоялся 6–12 сентября 2015 г. на базе Нижегородского государственного университета.

**Ключевые слова.** Симпозиум, секции, доклады, перепончатокрылые насекомые.

**Abstract.** Short report about work of the Euroasian Symposium on Hymenoptera took placed September 6–12, 2015 in Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod is present in this information.

**Key words.** Symposium, sections, talks, Hymenoptera.

6–12 сентября 2015 г. в Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского (ННГУ) состоялся Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ), организованный совместно с Зоологическим институтом РАН, Биолого-почвенным институтом ДВО РАН и Русским энтомологическим обществом. На симпозиум поступили и к его началу опубликованы тезисы 132 докладов 172 авторов из России, Украины, Беларуси, Азербайджана, Узбекистана, Мексики, Монголии и Словакии [Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум стран СНГ) (Нижний Новгород, 6–12 сентября 2015 г.). Тезисы докладов. Нижний Новгород: Издательство Нижегородского университета, 2015. 233 с. ISBN 978-5-91326-332-2]. Проведение симпозиума поддержано грантом РФФИ (проект № 15-04-20517-г). Непосредственно в работе форума приняли участие 68 человек, сделаны 61 устный и 5 стендовых докладов (рис. 1).



Симпозиум открыл председатель Организационного комитета профессор А.С. Лелей, с приветственными словами выступили профессор А.П. Расницын (Палеонтологический институт РАН) и проректор ННГУ по научной работе и инновациям В.Б. Казанцев. На последовавшем затем пленарном заседании (председатели – А.П. Расницын, В.А. Зрянин, А.С. Лелей, М.В. Мокроусов) были заслушаны 8 докладов: «Таксономическое разнообразие и особенности распространения перепончатокрылых насекомых на Дальнем Востоке России» (А.С. Лелей, С.А. Белокобыльский, Д.Р. Каспарян, М.Ю. Прошалькин); «Сравнительная кариология паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera): между прошлым и будущим» (В.Е. Гохман); «Морфофункциональные пределы миниатюризации перепончатокрылых насекомых (Insecta: Hymenoptera)» (А.А. Полилов); «Многолетняя изменчивость окраски *Formica aquilonia* Yagow (Hymenoptera: Formicidae) на Урале» (А.В. Гилёв); «Состояние генофонда темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae)» (А.Г. Николенко); «Использование пчелиного яда в онкологии» (В.Н. Крылов, А.В. Дерюгина, М.А. Шабалин, Л.М. Обухова, М.Н. Макарова); «Механизмы формирования многовидовых сообществ муравьев» (В.А. Зрянин); «Современный каталог по перепончатокрылым насекомым (Hymenoptera) России» (С.А. Белокобыльский, А.С. Лелей).

В рамках секции «Морфология, систематика и палеонтология» (председатели – С.А. Белокобыльский и Д.А. Дубовиков) сделаны доклады, посвященные молекулярно-генетическим данным как основе для таксономических решений видового и родового уровней в сем. Braconidae (С.А. Белокобыльский), проблемам в классификации рода *Bracon* (К.Г. Самарцев), таксономическому статусу рода *Basoko* в сем. Megaspilidae (В.Н. Алексеев), способам прикрепления яиц в ячейках у складчатокрылых ос и их адаптивному значению (А.В. Фатерыга). Серия докладов касалась различных аспектов изучения морфологии имаго и личинок перепончатокрылых насекомых. Были рассмотрены влияние миниатюризации на строение сложных глаз на примере мельчайших перепончатокрылых насекомых (А.А. Макарова, А.А. Полилов), новые данные по морфологии преимагинальных стадий наездников-сцелионид (А.В. Тимохов), особенности морфологии сенсилл концевой флагоммеры у видов ос-помпил рода *Anoplius* (Р.Т.-о. Багиров) и строение грудных дыхалец муравьев (Е.Б. Федосеева), обсуждено использование геометрической морфометрии переднего крыла для подвидовой идентификации медоносной пчелы (А.А. Брагазин, В.Н. Якимов). Два доклада посвящены палеонтологическим исследованиям: парадоксальным аспектам мирмекокомплексов прошлого на примере новых данных о распространении муравьев рода *Oecophylla* (К.С. Перфильева) и ископаемым муравьям рода *Liotetopus* (Д.А. Дубовиков, А.В. Терехова). Интересным оказался внепрограммный доклад А.П. Расницына о стратегиях эволюционного успеха насекомых. Кроме того А.П. Расницын сделал краткое сообщение, в котором обратил внимание участников Симпозиума на возможность отображения связей между филогенетически несвязанными множествами более естественным способом, чем традиционно используемые в таких случаях дендрограммы. В.Е. Гохман предоставил краткую, но познавательную информа-

---

**Рис. 1.** Общая фотография участников симпозиума у входа в первый корпус Нижегородского университета, 8.09.2015.

**Первый ряд** (слева направо): Р.Т.-о. Багиров, Т.Н. Киреева, Е.Б. Федосеева, Д.А. Дубовиков, Е.В. Целих, О.В. Кошелева, Ю.В. Астафурова, Н.С. Павлова, А.А. Макарова, К.А. Белова. **Второй ряд** (так же): Г.С. Потапов, А.А. Брагазин, Н.С. Колесова, А.С. Лелей, А.П. Расницын, К.С. Перфильева, В.Е. Гохман, Ю.Н. Данилов, О.А. Беляев, Т.М. Кругова, А.Е. Костюнин. **Третий ряд** (так же): В.Н. Алексеев, В.М. Локтионов, А.С. Рябинин, Т.А. Новгородова, И.К. Яковлев, Т.С. Путятин, Н.Б. Винокуров, З.М. Юсупов, А.А. Полилов. **Четвертый ряд** (так же): А.М. Бывальцев, С.А. Быковский, В.А. Зрянин, А.В. Гилев, Т.В. Левченко, К.Г. Самарцев, Э.О. Монгуш, А.Э. Хумала. **Пятый ряд** (так же): С.А. Белокобыльский, К.А. Гребенников, М.Ю. Прошалькин.

цию о работе 8-го Международного конгресса гименоптерологов, который прошел в июле 2014 г. в Куско (Перу), и 11-й Конференции гименоптерологов, состоявшейся в октябре 2014 г. в Штутгарте (Германия).

На секции «Фаунистика и зоогеография» (председатели – М.Ю. Прощалькин, М.В. Мокроусов) были заслушаны сообщения, посвященные фауне сидячебрюхих перепончатокрылых насекомых юго-востока Западной Сибири и ее региональным особенностям (А.Е. Костюнин), итогам и перспективам изучения ос-помпилид фауны России (В.М. Локтионов, А.С. Лелей), фаунистическому составу ос семейств Sphecidae и Crabronidae Узбекистана (М.В. Мокроусов, В.А. Громенко), осам-блестянкам бархана Сарыкум в Дагестане (Н.Б. Винокуров), фауне пчел рода *Sphecodes* Восточной Палеарктики (Ю.В. Астафурова, М.Ю. Прощалькин) и рода *Colletes* России (М.Ю. Прощалькин). Были также рассмотрены зоогеографические особенности пчел Кировской области России (Т.В. Левченко, Г.А. Юферев) и особенности распространения роющих ос сем. Sphecidae в Сибири (Ю.Н. Данилов), представлены сведения о новом для фауны Западной Палеарктики роде ихневмонид *Triancyra* и о неотропических видах рода *Gnathochorisis* (А.Э. Хумала), а также новые данные по хальцидам-птеромалидам Дальнего Востока России (Е.В. Целих).

Секция «Физиология, генетика и экология» (председатели – В.Е. Гохман и Т.С. Путьятина) содержала не так много докладов по сравнению с предыдущими симпозиумами, однако была достаточно интересной. В представленных на ней сообщениях были рассмотрены вопросы механизмов памяти у медоносной пчелы и влияния на них трипептидов (Н.Г. Лопатина, Т.Г. Зачевило, А.В. Медведева, Н.Г. Камышев, Н.И. Чалисова), материнского ингибирования диапаузы у потомства 2 видов трихограмм (С.Я. Резник, К.Г. Самарцев), комплексной методики сравнительного изучения полета Hymenoptera (О.А. Беляев, В.С. Чуканов, С.Э. Фарисенков), степени развития яичников у рабочих и репродуктивных особей различного возраста у *Halictus quadricinctus* (Н.В. Чуканова, А.В. Лопатин). Несомненный интерес вызвали доклады о роли уровня экспрессии гена вителлогенина на продолжительность жизни медоносной пчелы (Е.С. Салтыкова, Л.Р. Гайфуллина) и об оценке генотипического разнообразия медоносной пчелы путем использования микросателлитов (Н.В. Островерхова, О.Л. Конусова, Т.Н. Киреева). Два доклада рассматривали вопросы хозяино-паразитных связей у паразитических хальцид-эвлофид (О.В. Кошелева, З.М. Гунашева, В.В. Костюков) и у браконид Среднего и Южного Урала (Т.С. Костромина).

Несомненный интерес вызвала работа секции «Апитерапия» (председатель – В.Н. Крылов), которая была впервые представлена на гименоптерологическом симпозиуме и базировалась на докладах нижегородских специалистов. На заседании этой секции были заслушаны сообщения о действии маточного молочка пчел и убихинона-10 на показатели крови у профессиональных пловцов (В.В. Селезнев, В.Н. Крылов), об экспериментальном обосновании применения апитерапии при сахарном диабете (О.Ю. Барина, А.В. Дерюгина) и о коррекции электрокинетических про- и антиоксидантных показателей эритроцитов крови больных дисциркулярной энцефалопатией и синдромом миелопатии при апитерапии (А.В. Дерюгина, Е.А. Антипенко, В.Н. Крылов). В докладах была также представлена информация об алергизирующих свойствах и клеточном иммунитете у крыс при влиянии комплексного препарата «Апигалин» в норме и при экспериментальной модели кашля (О.С. Черкунова, С.В. Копылова) и о некоторых морфологических показателях крови крыс на фоне экспериментальной модели кашля и ингаляционной терапии данным препаратом (М.В. Родавская, С.В. Копылова).

В небольшом числе постерных докладов были представлены сообщения о ранне-летнем аспекте населения пчел юга Омской области (К.А. Белова, А.М. Бывальцев), об

особенностях суточной активности многовидовых ассоциаций муравьев в национальном парке «Хвалынский» в Саратовской области (Н.С. Павлова), о влиянии уборки листвы и кошения травы на сообщества муравьев в парках Москвы (Ю.В. Закалюкина, Т.С. Путятин), о перепончатокрылых насекомых, посещающих цветки недотроги железконосной на юге Тюменской области (Т.Н. Киреева, О.Л. Конусова, С.М. Михайлова и Н.В. Островеерхова) и о динамике населения муравьев на залежном лугу в охранной зоне Тигирекского заповедника (Т.М. Кругова).

Заключительная часть Симпозиума проводилась на биостанции ННГУ в с. Пустынь Арзамасского района (рис. 2). Именно здесь работала обширная секция «Общественные насекомые», а также состоялся круглый стол по программе «Мониторинг муравьев *Formica*». На первой секции заслушаны доклады о фауне и населении шмелей в регионах России (А.М. Бывальцев, К.А. Белова, Н.С. Колесова, О.М. Балукова, Г.С. Потапов), о хищниках ос-полистов г. Донецка (И.Н. Оголь), о гнездовании редкого вида пчелы-плотника в Краснодарском крае (И.Б. Попов), о таксономическом составе, населении, особенностях распространения и активности разных групп муравьев (В.В. Аникин и К.А. Гребенников, З.М. Юсупов, А.В. Марков и Т.С. Путятин). Разнообразные мирмекологические вопросы были рассмотрены в докладах Е.А. Конорова и В.А. Скобеевой («Что геном и транскриптом *Lasius niger* могут рассказать о его биологии?»), В.А. Зрянина («Концепция отесненных реликтов в зоогеографии муравьев»), Т.А. Новгородовой и А.С. Рябинина («Влияние различных факторов на широту спектра трофобиотических связей с тлями у муравьев разных видов»), Т.А. Новгородовой («Защищают ли муравьи тлей от энтомопатогенных грибов?»), И.К. Яковлева, А.В. Тиунова и Ж.И. Резниковой («Связь между пищевым статусом и специализацией рабочих особей в семьях *Formica aquilonia* Yagow по данным элементного и изотопного состава углерода и азота»).

На круглом столе мирмекологов после заслушанных там 6 докладов состоялось широкое обсуждение проблем мониторинга муравьев рода *Formica*, а также был поставлен вопрос об активизации работы по информационному обеспечению программы мониторинга средствами интернета. Для участников симпозиума была организована интереснейшая экскурсия в разнообразные лесные биотопы Пустынского заказника.

По результатам работы симпозиума была принята резолюция, в которой в частности говорится: «Симпозиум проходил в непростой обстановке, которая не позволила принять в нем участие многим гименоптерологам Украины. Тем не менее участники данного форума отмечают, что в исследованиях перепончатокрылых насекомых в странах СНГ наблюдаются значительные изменения. Появляются молодые специалисты, изучающие новые группы; интенсивнее используются современные методы исследования; повышается качество исследовательской работы; расширяется география исследований. Заметно возросли как международные контакты, так и число публикаций в мировых рейтинговых журналах. Впервые в рамках Симпозиума работала секция «Апитерапия», организованная специалистами из Нижегородского госуниверситета.

Участники симпозиума выделяют в качестве первоочередной задачи дальнейшее развитие глубоких исследований в области систематики и экологии различных групп перепончатокрылых насекомых (с желательным применением молекулярно-генетических и кариологических методов), а также подготовку бакалавров и магистров соответствующих профилей на базе университетских кафедр. Следует активно развивать научные исследования в области морфологии, палеонтологии, зоогеографии, биохимии, физиологии, этологии и практического использования перепончатокрылых насекомых для биологического контроля вредителей, разработки и производства медицинских препаратов. Форум поддерживает проект создания первого каталога перепончатокрылых насекомых России.



**Рис. 2.** Общая фотография участников Симпозиума в окрестностях биостанции Нижегородского университета «Старая Пустынь», 11.09.2015.

**Сидят** (слева направо): В.А. Скобеева, А.С. Рябинин, Т.А. Новгородова, Д.А. Дубовиков, В.Е. Гохман, Е.Б. Федосеева, С.А. Быковский, П.А. Лисицын, С.А. Белокобыльский, М.В. Мокроусов, Т.В. Левченко. **Стоят** (так же): А.Е. Костюнин, К.А. Гребенников, З.М. Юсупов, Е.А. Коноров, М.В. Голиченков, А.А. Брагазин, А.В. Марков, В.А. Зрянин, Т.С. Пуяткина, Н.В. Чуканова, А.А. Кауфман, И.К. Яковлев, А.В. Гилев, О.Б. Гилева, И.Н. Оголь, Г.С. Потапов, А.П. Расницын, Т.М. Кругова, Н.С. Колесова.

---

Участники симпозиума надеются, что все направления исследований по перепончатокрылым насекомым будут и впредь интенсивно развиваться в странах СНГ, что позволит получить новые сведения как в частных вопросах, так и в вопросах, имеющих важное фундаментальное и практическое значение. Следующий Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым предполагается провести в Уфе в 2019 г.».

**Родовая структура и морфологическая эволюция семейства  
Megaspilidae (Hymenoptera: Ceraphronoidea)**

В.Н. Алексеев

**The generic structure and morphological evolution of the family  
Megaspilidae (Hymenoptera: Ceraphronoidea)**

V.N. Alekseev

Государственный гуманитарно-технологический университет, Орехово-Зуево, Россия.  
E-mail: inostemma@mail.ru

State Humanitarian-Technological University, Orekhovo-Zuevo, Russia. E-mail: inostemma@mail.ru

**Резюме.** К настоящему времени в сем. Megaspilidae описано около 30 родов, но только 13 из них валидные и лишь 6 являются политипическими (*Basoko* Risbec, *Conostigmus* Dahlbom, *Dendrocerus* Ratzeburg, *Lagynodes* Förster, *Megaspilus* Weswood, *Platyceraphron* Kieffer). Роды *Dendrocerus* и *Conostigmus* показывают наиболее яркие примеры эволюции в направлении усиления или ослабления функционирования мезосомы. Решение о синонимии рода *Basoko* с *Dendrocerus* представляется необоснованным, и *Basoko* восстанавливается здесь как валидный род (**stat. resurr.**).

**Ключевые слова.** Церафроноидные наездники, Megaspilidae, валидные роды, эволюция мезосомы, *Basoko*.

**Abstract.** About 30 genera of the family Megaspilidae were described till now, but only 13 of them are considered as valid names and only six of them are polytypical, *Basoko* Risbec, *Conostigmus* Dahlbom, *Dendrocerus* Ratzeburg, *Lagynodes* Förster, *Megaspilus* Weswood, *Platyceraphron* Kieffer. Genera *Dendrocerus* and *Conostigmus* are the most significant examples of evolution in the direction of strengthening or weakening of mesosoma function. The decision about synonymisation of *Basoko* with *Dendrocerus* is unjustified, and *Basoko* is considered here as valid name (**stat. resurr.**).

**Keywords.** Ceraphronoid wasps, Megaspilidae, valid genera, evolution of mesosoma, *Basoko*.

Недостаточная изученность сем. Megaspilidae (надсем. Ceraphronoidea) и, в особенности, фрагментарность сведений о его тропической фауне проявляется в первую очередь в том, что таксономические исследования этой группы ограничены главным образом описаниями видов и/или выявлением видовой синонимии. Что касается родовой структуры семейства, то с начала изучения группы она изменилась главным образом в том аспекте, что около половины всех описанных родов (18 из 31) были сведены в синонимы. В настоящее время сем. Megaspilidae включает 13 валидных родов, из которых только 6 – политипические (выделены полужирным): *Aetholagynodes* Dessart, 1994; *Archysinarsis* Szabo,

1973; *Basoko* Risbec, 1958 (stat. resurr.); *Dendrocerus* Ratzeburg, 1852; *Conostigmus* Dahlbom, 1858; *Creator* Alekseev, 1980; *Holophlebs* Kozlov, 1966; *Lagynodes* Förster, 1840; *Megaspilus* Weswood, 1829; *Platyceraphron* Kieffer, 1906; *Trassedia* Cancemi, 1996; *Trichosteresis* Förster, 1856; *Typholagynodes* Dessart, 1981.

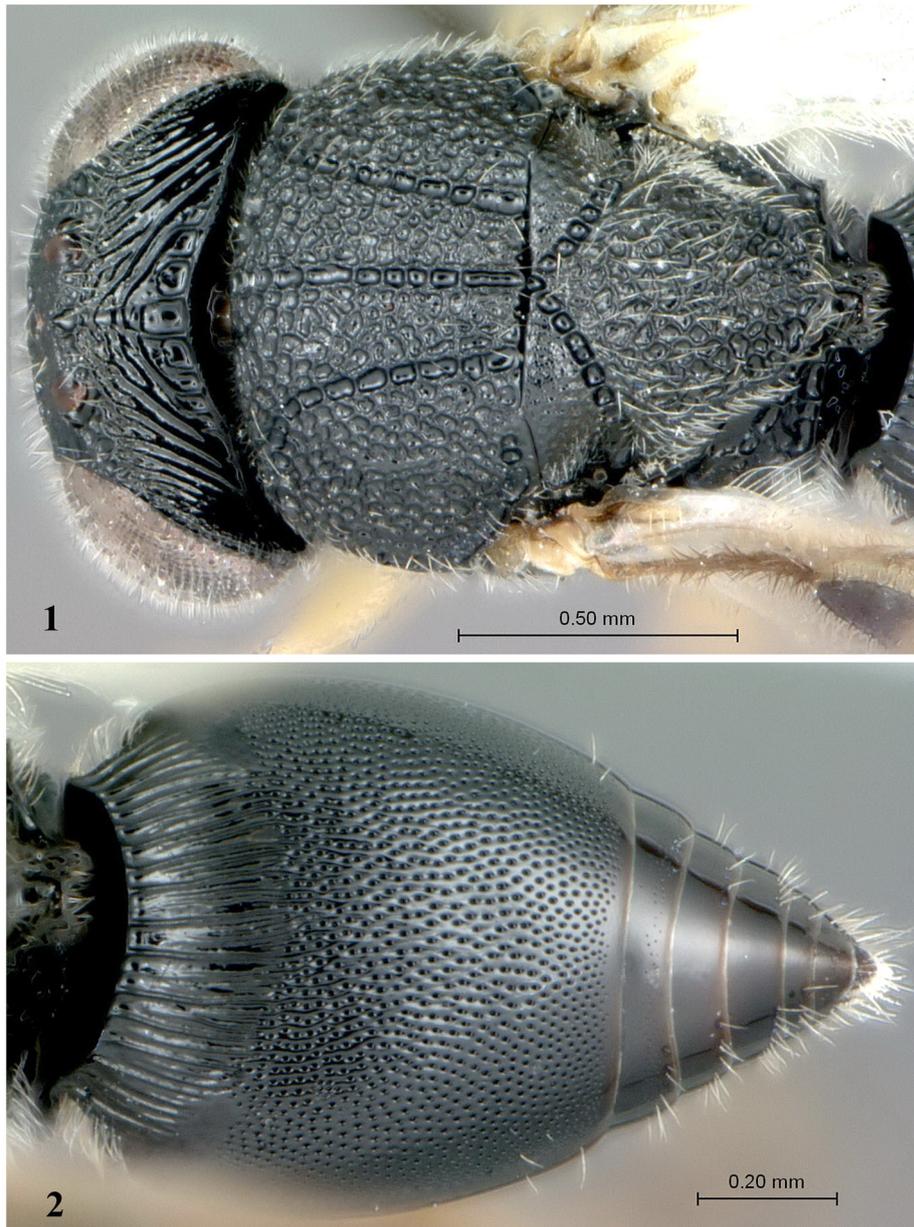
Сравнительный анализ морфологии названных выше политипических родов мегаспилид позволяет наметить вероятные направления их эволюции. С одной стороны, наблюдается явная тенденция к ослаблению функциональности мезосомы, развитию короткокрылости и даже бескрылости у самок. При этом мезосома дорсально уплощается и утрачивает стернаулы, мезоскутум суживается кпереди, а нотаулы теряют изгибы к передним углам мезоскутума или даже совсем исчезают. Это эволюционное направление хорошо прослеживается на последовательности родов *Megaspilus* → *Conostigmus* → *Lagynodes*, в которой *Megaspilus* представляет собой пример полного развития всех вышеуказанных швов и борозд мезосомы, в то время как самки *Lagynodes* полностью бескрылы и отличаются миниатюрными мезоскутумом и скутеллумом. Если принять *Megaspilus* и *Lagynodes* (соответственно 3 и 22 вида в мировой фауне) за крайние точки указанной выше линии эволюции, то *Conostigmus* (известны 163 вида этого рода: Johnson, Musetti, 2004) оказывается не только срединной, но и наиболее разнообразной ветвью эволюции мегаспилид.

Примером другого направления морфологической эволюции мегаспилид является род *Dendrocerus*, мировая фауна которого включает 98 видов. За исключением редукции стернаулей весь облик этого рода свидетельствует об укреплении мезосомы благодаря выпуклости мезоскутума и скутеллума, расширению передних углов мезоскутума и изгибу нотаулей кнаружи, относительно грубой скульптуре дорсальной поверхности мезосомы. Вершина радиальной жилки *Dendrocerus* несет не одну (как у *Conostigmus*) а две сближенные сенсиллы (Алексеев, 1980), что, возможно, обуславливает усиление лётных качеств крыла.

Оба направления морфологической эволюции коррелируют с экологическими нишами мегаспилид. Насколько известно, преобладающее большинство видов рода *Dendrocerus* – вторичные паразиты тлей, т.е. должны обладать хорошим полетом для поиска хозяев на растениях. Напротив, виды родов *Conostigmus* и *Lagynodes* обычно встречаются в лесной подстилке или в гнездах муравьев и являются паразитами пупариев двукрылых или мирмекофилами, что в какой-то мере может объяснять укорочение или полную редукцию у них крыльев.

С проблемой возможных путей морфологической эволюции мегаспилид связан вопрос о таксономическом положении рода *Basoko* (Risbec, 1958). Этот род был описан в 1958 г. из тропических лесов Бельгийского Конго Жаном Рисбеком [Jean Risbec (1895-1964)]. Род получил свое название от небольшого города Басоко, расположенного на правом берегу реки Конго всего в 1°14' к северу от экватора, и включал всего один типовой вид *B. africana* Risbec. Данный род характеризуется сравнительно крупными размерами (2.9 мм), резкой границей между затылком и теменем, грубой морщинистой скульптурой затылка (рис. 1), грубыми продольными киями на передней половине 1-го тергита мезосомы (рис. 2) и затемненной мембраной передних крыльев. Помимо этого, усики самца обладают 6 длинными отростками на первых члениках жгутика. Наличие некоторых из указанных признаков среди мегаспилид известно также только в роде *Megaspilus*, однако ни у одного из видов этого рода нет подобной грубой скульптуры затылка, а самцы *Megaspilus* имеют не ветвистые, а простые удлинённо-цилиндрические членики жгутика.

Позднее (Алексеев, 1978) были обнаружены другие виды этого рода, например *B. flabellate* Alekseev. Еще в 1979 г. П. Дессар в частном письме к автору писал, что имеет в своем распоряжении более 20 экземпляров *Basoko* из Африки и Бразилии, часть которых может быть описана как новые виды: «Уже много лет я изучаю род *Basoko*, в кото-



**Рис. 1, 2.** *Basoko* sp. из Габона (waspweb.org: фото Simon van Noort, Iziko South African Museum).  
1 – дорсальная скульптура головы и мезосомы; 2 – основание метасомы.

ром различаю несколько видов. Когда речь идет об одном экземпляре (например, из Бразилии) – все просто! Когда же у меня 20 экземпляров (из Африки), не скажешь ничего больше, чем то, что вид очень изменчив или речь идет о 20 различных видах. Более того, ни один из признаков голотипа *B. africana* не присутствует у других родственных (по совокупности многих признаков) видов. Так что [этот] род, если он валиден, не может быть определен иначе как по отчетливому комплексу признаков. ...Вот почему моя статья о *Basoko* лежит в моем шкафу уже 2 года... Я знаю вашу *B. flabellata* из Непала, у меня есть родственный ей самец».

В 1980 г. Н. Фергюссон, ревизуя британские виды *Dendrocerus*, без каких-либо объяснений включил в число его синонимов и род *Basoko* (Fergusson, 1980). В настоящее время виды рода *Basoko* и часть видов рода *Dendrocerus* на основании только ветвистости у самцов объединяются в группу видов «*D. halidayi*» («species-group *halidayi*»), насчитывающую около 20 видов почти из всех биогеографических областей (кроме Голарктики).

Действительно, часть известных морфологических признаков сближает роды *Dendrocerus* и *Basoko*, но *Basoko* отличается грубой скульптурой всех частей его тела (рис. 1), что можно было бы объяснить сравнительно крупными размерами видов этого рода. Однако есть морфологический признак, существенно обособляющий *Basoko* от всех других таксонов мегаспилид. Церафронииды обладают своеобразным типом сочленения мезосомы и метасомы посредством очень маленького и узкого «стебелька», расположенного на передней части метасомы. Но если у представителей Ceraphronidae метасома спереди почти прямая, то у представителей Megaspilidae передний край 1-го тергита сужен и вытянут в так называемую «шейку», покрытую продольными киями (Dessart, Cancemi, 1986). Внутри мегаспилид «шейка» либо достаточно широкая и с несколькими продольными киями, простирающимися до середины 1-го тергита (*Megaspilus*), либо сужена до половины ширины метасомы и удлинена (*Conostigmus*: рис. 3), либо очень короткая и с небольшими киями (*Dendrocerus* и *Trichosteresis*: рис. 4).

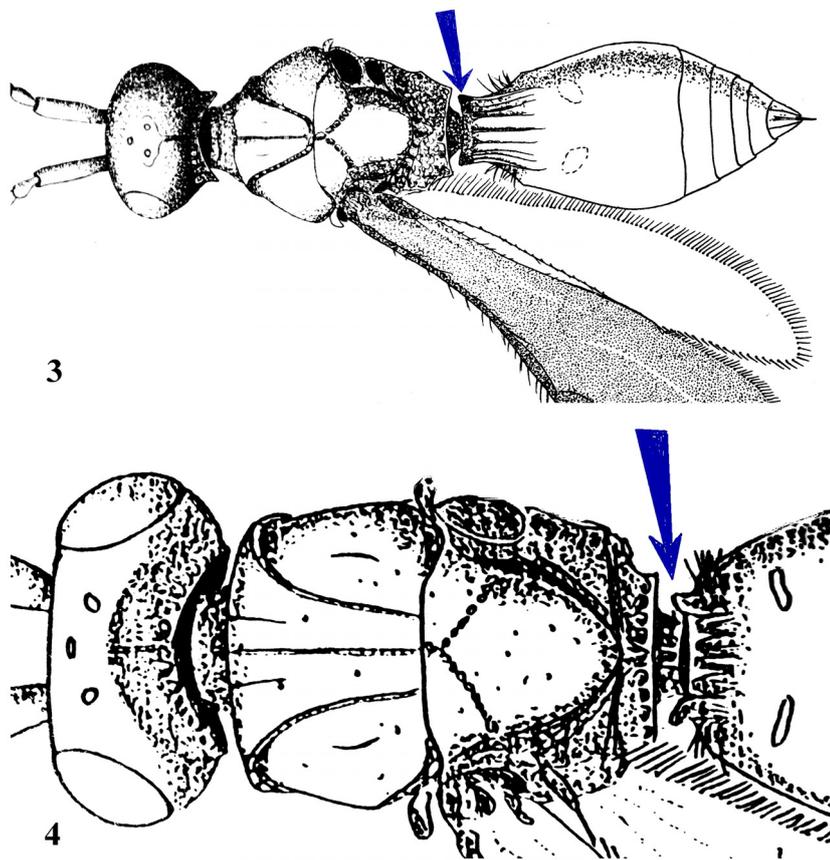


Рис. 3, 4. Мезосома и шейка метасомы *Conostigmus nuchalis* Dessart et Cancemi (3) и *Trichosteresis glabra* Boheman (4) (по: Dessart, Cancemi, 1986, с изменениями).

Исключение составляют известные нам виды рода *Basoko*, у которых шейка метасомы вообще не развита (рис. 2). В сочетании с очень крупными размерами тела и преобладающе тропическим распространением указанный морфологический признак может свидетельствовать не только о таксономической самостоятельности рода *Basoko*, но и ставит его в основание эволюционной линии, ведущей к роду *Dendrocerus*.

Таким образом, исходя из всего вышесказанного, синонимия *Basoko* с *Dendrocerus* кажется нам недостаточно обоснованной, и род *Basoko* должен считаться валидным таксоном (**stat. resurr.**).

## Литература

- Алексеев В. Н. 1978. *Basoko* Risbec (Hymenoptera, Ceraphronoidea) – новый род для фауны Палеарктики и определительная таблица родов церафроноидных наездников. *Энтомологическое обозрение*, **57**(3): 654–660.
- Алексеев В. Н. 1980. Таксономическое положение наездника *Dendrocerus spissicornis* Hellen, 1966 и замечания о систематике рода *Dendrocerus* Ratzeburg (Hymenoptera, Ceraphronoidea, Megaspilidae). *Энтомологическое обозрение*, **59**(2): 385–390.
- Dessart P., Cancemi P. 1986. Tableau dichotomique des genres de Ceraphronoidea (Hymenoptera) et nouvelles espèces. *Frustula Entomologica (Nuova Serie)*, **7–8**: 307–372.
- Fergusson N. D. M. 1980. A revision of the British species of *Dendrocerus* Ratzeburg (Hymenoptera, Ceraphronoidea) with a review of their biology as aphid hyperparasites. *Bulletin British Museum (Natural History). Entomology series*, **41**(4): 1–259.
- Johnson N., Musetti L. 2004. Catalog of systematic literature of the superfamily Ceraphronoidea (Hymenoptera). *Contribution of the American Entomological Institute*, **33**(2): 1–149.
- Risbec J. 1958. Contribution à la connaissance des Hymenopteres Chalcidoïdes et Procrotrupoïdes de l'Afrique Noire. *Annales Musée Royal Congo Belgique* (8), **64**: 111–114.

## Пчелы рода *Sphcodes* Latreille, 1804 (Hymenoptera: Halictidae) Восточной Палеарктики

Ю.В. Астафурова<sup>1</sup>, М.Ю. Прощалыкин<sup>2</sup>

## The bees of the genus *Sphcodes* Latreille, 1804 (Hymenoptera:- Halictidae) of the Eastern Palaearctic Region

Yu.V. Astafurova<sup>1</sup>, M.Yu. Proshchalykin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034, Россия.

E-mail: Yulia.Astafurova@zin.ru

<sup>2</sup>Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022 Россия. E-mail: proshchalikin@biosoil.ru

<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia. E-mail: Yulia.Astafurova@zin.ru

<sup>2</sup>Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia. E-mail: proshchalikin@biosoil.ru

**Резюме.** Приводится список 33 видов пчел рода *Sphcodes* Восточной Палеарктики. Обсуждаются особенности распространения и биогеографии *Sphcodes* в регионах Восточной Палеарктики.

**Ключевые слова.** Клептопаразиты, фауна, распространение, биогеография.

**Abstract.** The list of 33 species of the genus *Sphcodes* from Eastern Palaearctic is given. The patterns of *Sphcodes* diversity and biogeography in the Eastern Palaearctic regions are discussed.

**Key words.** Cleptoparasites, fauna, diversity, biogeography.

### Введение

Halictidae – большое и всемирно распространенное семейство пчел, насчитывающее около 3500 видов, из которых более 950 видов встречаются в Палеарктике. В семейство входят как одиночные виды, так и виды, проявляющие почти все степени развития социального поведения (от субсоциального к эусоциальному), а представители подтрибы *Sphcodina* являются клептопаразитами в гнездах галиктид и ряда других групп пчел. Большинство пчел этой подтрибы относится к роду *Sphcodes* Latreille, включающему 320 описанных видов. В подтрибу также входят еще 4 небольших рода: палеотропический *Eupetersia* Blüthgen и неотропические *Microsphcodes* Eickwort et Stage, *Nesosphcodes* Engel и *Ptilocleptis* Michener) (Песенко, 2007; Ascher, Pickering, 2015).

Род *Sphcodes* распространен практически всемирно, достигая наибольшего разнообразия в Голарктике. В Палеарктике известно не менее 67 видов, причем ее фауна относительно полно, хотя и неравномерно изучена только в ее западной части: 39 видов ука-

заны для Западной Палеарктики (Warncke, 1992) и 33 вида – для Центральной Европы (Bogusch, Straka, 2012). Фауна *Sphcodes* Восточной Палеарктики до последнего времени оставалась слабо изученной, данные для большинства регионов или вовсе отсутствовали или были минимальны и не систематизированы. Исключением является только Япония, где интенсивная работа по изучению *Sphcodes* была начата в 80-х годах прошлого века К. Цунеки (Tsuneki, 1983, 1984, 1986). Из Японии им было описано более 40 видов *Sphcodes*, которые впоследствии были ревизованы (Mitai, Tadauchi, 2013), и их большая часть синонимизирована; всего для фауны Японии приведен список из 20 видов. В результате проведенных нами исследований фауны рода отдельных регионов Восточной Палеарктики (Astafurova, Proshchalykin 2014, 2015a, 2015b) было описано 3 новых для науки вида, значительно уточнен видовой состав локальных фаун, обоснована новая синонимия для 9 таксонов видовой группы. Однако эти пчелы остаются слабо изученными в Китае и Корее. По современным данным (Warncke, 1992; Bogusch, Straka, 2012; Ascher, Pickering, 2015) в палеарктической части Китая насчитывается только 10 видов, причем 7 из них (*Sphcodes alfkeni* Meyer, 1922, *S. chinensis* Meyer, 1922, *S. grahami* Cockerell, 1922, *S. kansuensis* Blüthgen, 1934, *S. manchurianus* Strand et Yasumatsu, 1938, *S. pieli* Cockerell, 1931 и *S. subfasciatus* Blüthgen, 1934) являются исключительно китайскими, а в Корее зарегистрирован только 1 вид – *S. scabricollis* Wesmael, 1835.

В настоящей работе обобщены полученные ранее данные по фауне рода *Sphcodes* в Восточной Палеарктике и проанализированы особенности географического распространения рода в этом регионе.

### Материал и методика

В основу работы положены фондовые коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток), Зоологического музея МГУ (Москва), Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск) и многочисленные литературные источники по фауне, таксономии и систематике пчел рода *Sphcodes*. Ареалогический анализ проведен по схеме разделения Палеарктики, предложенной К.Б. Городковым (1984).

Восточная Палеарктика рассматривается здесь как часть Азии, расположенная на восток примерно от 90° в. д. и на север примерно 32° (в Японии) – 35° (в Китае) с. ш., и включающая Восточную Сибирь (на восток от Енисея и Тувы), Дальний Восток России, Монголию, Северный и Северо-Восточный Китай, п-ов Корея и Японию (Песенко, 2007). В связи с тем, что фауны *Sphcodes* Китая и Кореи изучены крайне слабо, эти территории в анализ не включены.

### Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в фауне Восточной Палеарктики выявлены 33 вида пчел рода *Sphcodes* (не учитывая виды, распространенные в Китае) (табл.). Наиболее богата фауна Восточной Сибири (20 видов), немного меньше видов обитает на Дальнем Востоке (18) и Японии (17), в фауне Монголии известно только 14 видов. Несомненно, число видов распространенных в Восточной Палеарктике должно возрасти за счет изучения фаун Китая и Кореи.

Для проведения ареалогического анализа было выделено 12 типов ареалов, относящихся к 4 долготным группам. Транспалеарктическая группа включает 7 видов, которые относятся к двум типам ареалов: 5 видов – транспалеарктические температурно-субтро-

**Таблица.** Распределение пчел рода *Sphecodes* по регионам Восточной Палеарктики и их ареалы

Виды	ВС	ДВ	МГ	ЯП	Ареал
<i>S. albilabris</i> (Fabricius, 1793)	+	+			ТП-2
<i>S. alternatus</i> Smith, 1853	+				ЗЦ-2
<i>S. crassus</i> Thomson, 1870	+	+	+	+	ТП-1
<i>S. cristatus</i> Hagens, 1882	+	+	+		ЕА-3
<i>S. ephippius</i> (Linneus, 1767)	+		+		ЗЦ-1
<i>S. ferruginatus</i> Hagens, 1882	+	+	+	+	ЕА-4
<i>S. geoffrellus</i> (Kirby, 1802)	+	+	+	+	ТП-1
<i>S. gibbus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+		ТП-1
<i>S. hyalinatus</i> Hagens, 1882	+	+			ЕА-1
<i>S. ikudomei</i> Mitai et Tadauchi, 2013				+	ЯП
<i>S. kozlovi</i> Astafurova et Proshchalykin, 2015			+		ВМГ
<i>S. laticaudatus</i> Tsuneki, 1983		+		+	ВП-2
<i>S. longulus</i> Hagens, 1882	+	+		+	ЕА-2
<i>S. maruyamanus</i> Tsuneki, 1983				+	ЯП
<i>S. miniatus</i> Hagens, 1882	+	+	+		ЕА-1
<i>S. monilicornis</i> (Kirby, 1802)	+	+	+		ТП-1
<i>S. murotai</i> Tsuneki, 1983				+	ЯП
<i>S. nagasei</i> Mitai et Tadauchi, 2013				+	ЯП
<i>S. nambui</i> Tsuneki, 1983				+	ЯП
<i>S. nippon</i> Meyer, 1922	+	+	+	+	ВП-1
<i>S. nipponicus</i> Yasumatsu et Hirashima, 1951				+	ЯП
<i>S. okuyetsu</i> Tsuneki, 1983		+		+	ВП-2
<i>S. orientalis</i> Astafurova et Proshchalykin, 2014		+			ДВ
<i>S. pellucidus</i> Smith, 1845	+	+	+		ТП-1
<i>S. pinguiculus</i> Pérez, 1903	+		+		ЗЦ-2
<i>S. puncticeps</i> Thomson, 1870	+	+	+		ТП-2
<i>S. reticulatus</i> Thomson, 1870	+				ЗЦ-1
<i>S. rufiventris</i> (Panzer, 1798)	+				ЗЦ-1
<i>S. scabricollis</i> Wesmael, 1835	+	+		+	ЕА-4
<i>S. sp.*</i>	+		+		МГ
<i>S. simillimus</i> Smith, 1873		+		+	ВП-2
<i>S. sulcifera</i> Tsuneki, 1983				+	ЯП
<i>S. tanoi</i> Tsuneki, 1983		+		+	ВП-2
	20	18	14	17	

*Примечание.* ВС – Восточная Сибирь, ДВ – Дальний Восток России, МЛ – Монголия, ЯП – Япония (кроме архипелага Рюкю). \* – описание этого вида находится в печати (Astafurova, Proshchalykin, 2015b).

пические (ТП-1) и 2 вида – транспалеарктические температурно-субтропическо-южно-восточнопалеарктические (ТП-2). Виды, отнесенные к последнему типу ареала, в Западной Палеарктике имеют широкое с севера на юг температурно-субтропическое распространение, а в Восточной Палеарктике граница их распространения на севере не выходит за пределы суббореального пояса. Трансевроазиатская группа включает 6 видов, относящихся к четырем типам ареалов: 2 вида имеют евроазиатский температурный ареал (ЕА-1),

1 вид – евроазиатский температурно-субтропический (ЕА-2), 1 вид – евроазиатский суббореальный (ЕА-3) и 2 вида – евроазиатский температурно-субтропическо-южно-восточно-палеарктический (ЕА-4). Западно-центральнопалеарктическую (5 видов) группу составляют виды, восточные границы распространения которых не проходят дальше Байкала и Центральной Монголии. Западно-центральнопалеарктический температурно-субтропический ареал имеют – 3 вида (ЗЦ-1) и суббореально-субтропический – 2 вида (ЗЦ-2). Восточнопалеарктическая группа ареалов является самой многочисленной, включает 15 видов и 4 типа ареалов. Восточнопалеарктический суббореально-субтропический ареал (ВП-1) имеет 1 вид, распространенный от Японии до озера Байкал; 4 вида имеют дальневосточный суббореально-субтропический ареал и известны с юга Дальнего Востока России и Японии (ВП-2); 1 вид с монгольским ареалом (МГ) распространен в Монголии и сопредельных территориях южной Сибири; 1 вид является эндемиком юга Дальнего Востока (ДВ); 7 видов относятся к эндемикам японских островов (ЯП), а 1 вид – эндемик восточной Монголии (ВМГ).

Таким образом, в исследованных регионах Восточной Палеарктики ареалы 15 видов не выходят за пределы этой территории, а остальные 18 видов имеют широкие ареалы транспалеарктической, трансевроазиатской и западно-центральнопалеарктической долготных групп. Такие широко распространенные виды преобладают в фауне Дальнего Востока (12 из 18 видов), Монголии (12 из 14) и Восточной Сибири (18 из 20). Наиболее оригинальной является фауна Японии, где из 17 видов 12 обитают исключительно в Восточной Палеарктике, причем 7 из них – эндемики японских островов.

Самые северные границы ареалов в Восточной Палеарктике имеют *S. geoffrellus*, *S. crassus* и *S. hyalinatus*, находки которых известны от Сахалина и Камчатки до Магаданской области и Якутии. Эти виды определяют северную границу распространения рода в Восточной Палеарктике, которая проходит от Камчатки, через Чукотку, Магаданскую область, а также центральные части Якутии, Иркутской области и Красноярского края, при этом крайняя северная точка распространения (*S. geoffrellus*) находится за полярным кругом примерно на 67° с. ш. (Чукотка, река Омолон).

### Заключение

К настоящему времени в Восточной Палеарктике относительно хорошо изучены фауны *Sphcodes* Японии, Монголии и азиатской части России; в остальных регионах при дальнейшем изучении число известных видов существенно увеличится, в том числе и за счет описания новых для науки таксонов. Основу восточнопалеарктической фауны составляют широко распространенные в Палеарктике виды, и только в Японии преобладают виды с восточнопалеарктическими ареалами.

### Благодарности

Авторы искренне признательны кураторам энтомологических коллекций и коллегам, передавшим материал на изучение, а также Т.В. Левченко (Дарвиновский музей, Москва) за критические замечания по рукописи. Работа частично поддержана грантами РФФИ (№ 13–04–00026; № 14–04–00770; № 14–04–00649; № 14–04–90005; № 15–29–02466 офи\_м; № 15–34–50375), грантом Президента РФ по государственной поддержке ведущих научных школ (№ НШ–150.2014.4) и грантом Президиума ДВО РАН (№ 15–П–6–014).

## Литература

- Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесной зоны европейской части СССР. *Ареалы насекомых европейской части СССР*. Л.: Наука: 3–20.
- Песенко Ю.А. 2007. Сем. Halictidae. Введение. *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5*. Владивосток: Дальнаука: 745–754.
- Ascher J.S., Pickering J. 2015. Discover life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). Available from: [http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea\\_species](http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species) (accessed 22 September 2015).
- Astafurova Yu.V., Proshchalykin M.Yu. 2014. The bees of the genus *Sphecodes* Latreille 1804 of the Russian Far East, with key to species (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *Zootaxa*, **3887**(5): 501–528.
- Astafurova Yu.V., Proshchalykin M.Yu. 2015a. New and little known bees of the genus *Sphecodes* Latreille (Hymenoptera: Halictidae) from Mongolia. *Far Eastern Entomologist*, **289**: 1–9.
- Astafurova Yu.V., Proshchalykin M.Yu. 2015b. Bees of the genus *Sphecodes* Latreille 1804 of Siberia, with a key to species (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *Zootaxa*, in litt.
- Bogusch P., Straka J. 2012. Review and identification of the cuckoo bees of central Europe (Hymenoptera: Halictidae: *Sphecodes*). *Zootaxa*, **3311**: 1–41.
- Mitai K., Tadauchi O. 2013. Taxonomic study of the Japanese species of the genus *Sphecodes* (Hymenoptera, Halictidae). *Esakia*, **53**: 21–78.
- Tsuneki K. 1983. A contribution to the knowledge of *Sphecodes* Latreille of Japan (Hymenoptera, Halictidae). *Special Publications of the Japan Hymenopterists Association*, **26**: 1–72.
- Tsuneki K. 1984. On some species of *Sphecodes* of Japan, with descriptions of new species (Hym., Apoidea). *Special Publications of the Japan Hymenopterists Association*, **30**: 1–10.
- Tsuneki K. 1986. New species and subspecies of the Aculeate Hymenoptera from East Asia with some synonyms, specific remarks and distributional data. *Special Publications of the Japan Hymenopterists Association*, **32**: 1–60.
- Warncke K. 1992. Die westpaläarktischen Arten der Bienengattung *Sphecodes* Latr. *Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Augsburg*, **52**: 9–64.

**Многолетняя изменчивость окраски северного лесного муравья  
*Formica aquilonia* Yarrow (Hymenoptera: Formicidae) на Урале**

А.В. Гилев

**Long-term variations of colorings of *Formica aquilonia* Yarrow  
(Hymenoptera: Formicidae) in the Urals**

A.V. Gilev

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург 620144, Россия. E-mail: gilev@ipae.uran.ru

Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 March str., 202, Yekaterinburg 620144, Russia. E-mail: gilev@ipae.uran.ru

**Резюме.** Изучались закономерности многолетней изменчивости окраски северного лесного муравья *Formica aquilonia* на Урале. Промежуток времени между последовательными выборками из одних и тех же локалитетов составлял от 1 до 49 лет. Наибольшие различия обнаружены между выборками, наиболее удаленными друг от друга во времени (27 и 49 лет); наименьшие – между выборками, разделенными промежутком до 10 лет в стабильных условиях внешней среды. Были рассчитаны удельные фенотипические дистанции – условный фенотипический сдвиг за 1 год. Обнаружено, что удельные дистанции связаны с временным промежутком обратной зависимостью. Мы предполагаем стабилизацию величины удельной фенотипической дистанции вблизи некоторого малого значения. По аналогии с «молекулярными часами» эту величину можно будет использовать для оценки времени дивергенции и других сравнительных исследований.

**Ключевые слова.** Муравьи, окраска, фенотипические дистанции.

**Abstract.** A long-term variability in colour patterns of *Formica aquilonia* on the Urals was studied. The time interval between successive samples of the same localities is between 1 and 49 years. The greatest differences were found between the samples the most distant from each other in time (27 and 49 years); the lowest differences are between samples separated by a gap of ten years in stable environments. We calculated the specific phenotypic distance – conventional phenotypic shift for one year. It has been found that the specific distance associated with a time interval inversely. We expect stabilization of the specific phenotypic distance close to a small value. By analogy with the "molecular clock" this value can be used to estimate the time of divergence and other comparative studies.

**Key words.** Ants, color patterns, phenotypic distance.

## Введение

Семья рыжих лесных муравьев теоретически способна существовать неограниченно долгое время, причем реальный срок наблюдения за отдельными гнездами и комплексами гнезд уже превышает 50 лет (Захаров, 2003; Захаров, Калинин, 1998, 2007; Захаров, Захаров, 2010). При этом семья может жить на одном месте или переселяться, проходить через периоды роста, стабильности и упадка, а также неоднократно делиться и за время своего существования испытывать множество различных воздействий окружающей среды.

В течение жизни семьи происходит регулярное обновление рабочего населения (Длусский, 1967; Захаров, 1972, 1991). В связи с этим встает вопрос о степени фенотипической стабильности, фенотипического сходства рабочих особей разных поколений, которые с большой вероятностью генотипически сходны, но появляются на свет и функционируют в различающихся условиях внешней среды.

Данный вопрос оказывается интересным и важным в теоретическом плане. Известно, что фенооблик популяции отличается высокой устойчивостью в течение достаточно длительного времени (Васильев, 1988; Новоженев, 1980, и др.). Во всяком случае периоды стабильности (или крайне медленных фенотипических изменений) длительны, а периоды быстрых изменений кратковременны и часто связаны с какими-то внешними воздействиями.

Для общественных насекомых эти вопросы остаются практически неизученными. Вместе с тем у них отчетливо выделяется семейный уровень организации, на котором могут наблюдаться свои особенности проявления изменчивости и эффекты стабилизации, которые могут существенно влиять на популяционный уровень организации. Таким образом, изучение временных аспектов изменчивости у общественных насекомых представляется весьма актуальной задачей.

Настоящая работа посвящена изучению закономерностей многолетней изменчивости окраски в комплексах гнезд северного лесного муравья *F. aquilonia* Yagow на Урале.

## Материал и методика

Материал для работы был собран на Среднем и Южном Урале. В работе были использованы сборы автора (поселки Сагра, Мурзинка, Нейво-Рудянка, Анатольская), Л.А. Малоземовой (Ильменский государственный заповедник, Висимский государственный заповедник – далее ИГЗ и ВГЗ), А.В. Лагунова (ИГЗ), А.Г. Васильева (ВГЗ), В.Н. Ольшванга и А.Ю. Малоземова (горный массив Ирмель). Всем коллегам, любезно предоставившим сборы муравьев для этого анализа, автор выражает свою искреннюю признательность.

Сборы проводили по единой методике: с купола каждого обнаруженного муравейника были взяты пробы по 30–50 и более рабочих особей для определения видовой принадлежности и изучения изменчивости.

Описание изменчивости окраски муравьев проводили по предложенной ранее схеме (Гилев, 2002; Захаров и др., 2013). У всех собранных муравьев изучали окраску головы и всех отделов груди, однако наиболее интересные и содержательно интерпретируемые результаты были получены по окраске переднегруди. Поскольку известно, что окраска рабочих муравьев зависит от их размеров (крупные муравьи в среднем окрашены светлее, чем мелкие), были изучены размеры муравьев в сравниваемых выборках, которые оказались сходными. В качестве размерной характеристики был взят один из наиболее часто используемых в мирмекологии показателей – длина груди. Все измерения проведены при помощи бинокля МБС-9. Характеристики изученных выборок приведены в табл. 1. Степень фенотипического сходства выборок по частотам вариантов окраски оценивали при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Животовский, 1991; Васильев и др., 2004). Этот

показатель традиционно используется в популяционно-морфологических исследованиях. Матрицы дистанций затем обрабатывались при помощи методов многомерного шкалирования для визуализации различий между выборками. Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Ink., 1984–2001).

**Таблица 1.** Частоты встречаемости окраски переднегруди рабочих особей в аллохронных выборках *F. aquilonia*

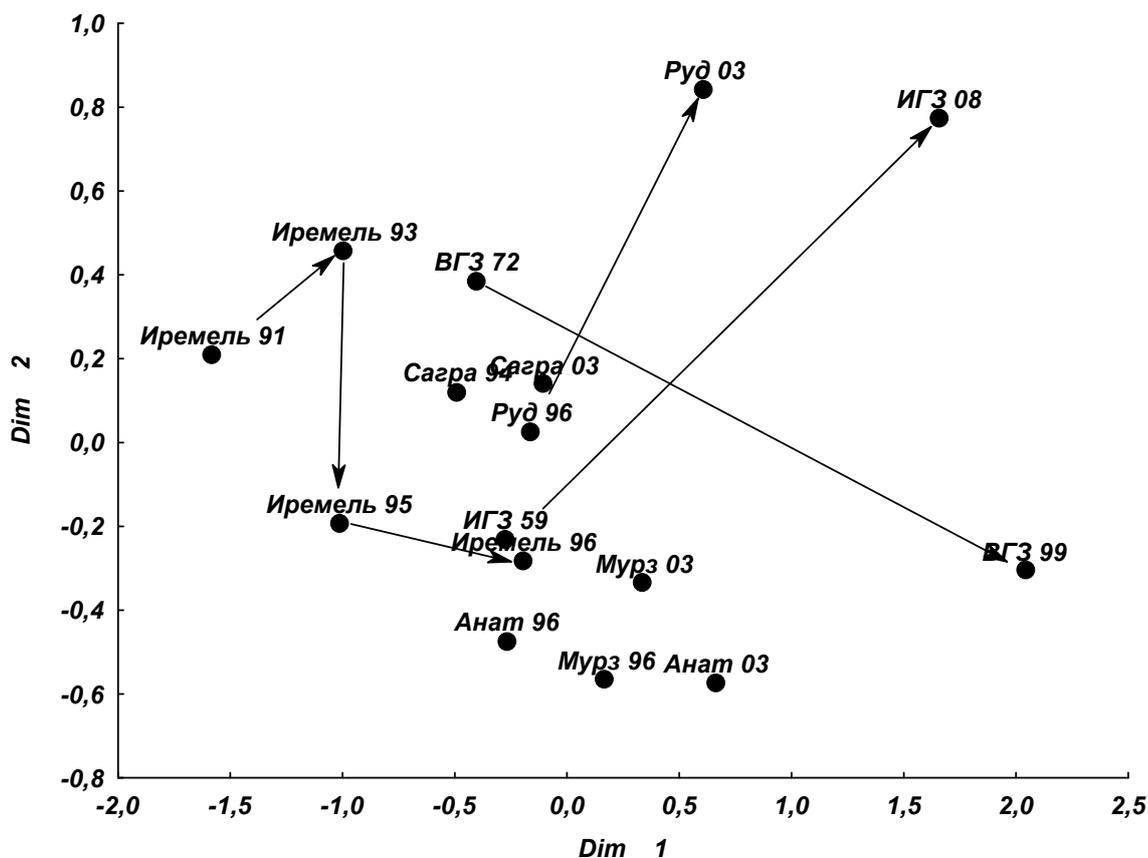
Пункт	Число экз.	Варианты окраски переднегруди					
		1	2	3	4	5	6
ИГЗ, 1959	485	0	0.008	0.313	0.367	0.266	0.045
ИГЗ, 2008	87	0	0	0.402	0.506	0.092	0
ВГЗ, 1972	825	0.002	0.018	0.416	0.337	0.2	0.027
ВГЗ, 1999	126	0	0.008	0.238	0.643	0.111	0
Иремель, 1991	468	0.013	0.019	0.425	0.188	0.28	0.075
Иремель, 1993	514	0.004	0.025	0.459	0.251	0.224	0.037
Иремель, 1995	306	0.01	0.023	0.34	0.275	0.301	0.052
Иремель, 1996	499	0.002	0.014	0.315	0.385	0.257	0.028
Сагра, 1994	552	0.002	0.007	0.391	0.313	0.259	0.027
Сагра, 2003	383	0	0.01	0.379	0.352	0.193	0.065
Мурзинка, 1996	205	0	0.02	0.273	0.463	0.21	0.034
Мурзинка, 2003	152	0	0	0.289	0.421	0.237	0.053
Нейво-Рудянка, 1996	306	0	0.01	0.363	0.356	0.219	0.052
Нейво-Рудянка, 2003	142	0.007	0	0.394	0.451	0.113	0.035
Анатольская, 1996	318	0.006	0.006	0.28	0.399	0.255	0.053
Анатольская, 2003	192	0	0	0.255	0.479	0.245	0.021

### Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены результаты многомерного шкалирования, наглядно показывающие характер различий между изученными выборками.

Хорошо видно, что, во-первых, практически все изученные популяции *F. aquilonia* демонстрируют сдвиг в одном направлении – вдоль первой оси. Из табл. 1 следует, что этот сдвиг обусловлен сходными изменениями частот доминирующих вариантов окраски переднегруди: практически во всех выборках со временем увеличивается доля варианта 4, и уменьшается доля как более светлых, так и более темных вариантов. Иными словами, наблюдается некоторая незначительная тенденция к мономорфизации окраски. Это может означать как однонаправленные изменения условий внешней среды во всем регионе (например, вследствие глобальных климатических изменений), так и некие внутренние закономерности развития комплексов гнезд этого муравья, включающие в себя закономерные

изменения состава населения гнезд и соответствующие фенотипические изменения. Пока на имеющемся материале трудно сказать, какой гипотезе следует отдать предпочтение.



**Рис. 1.** Фенотипические различия между выборками *F. aquilonia* по окраске переднегруди. Обозначения: ИГЗ – Ильменский государственный заповедник (Челябинская обл.); ВГЗ – Висимский государственный заповедник (Свердловская обл.); Сагра – п. Сагра; Мурз – п. Мурзинка; Руд – п. Нейво-Рудянка; Анат – п. Анатольская (Свердловская обл.).

Максимальные различия обнаружены между выборками наиболее удаленными друг от друга во времени – ИГЗ и ВГЗ, разделенными промежутками в 49 и 27 лет соответственно. Это представляется вполне логичным, поскольку за столь длительный срок и в окружающей среде, и в популяциях происходят весьма значительные изменения, в том числе и катастрофического характера (пожары, ветровалы и т.д.). Достаточно сказать, что в Висимском заповеднике в 1995 г. произошел катастрофический ветровал и затем в 1998 г. – пожар (Алесенков и др., 2006). Подобные явления оказывают сильнейшее воздействие на муравьев, приводя к гибели муравейников и целых комплексов, перестройке структурыцелевших поселений, значительному изменению среды обитания, условий освещенности, обеспеченности пищей и т.д. Пожары неоднократно отмечались и на территории Ильменского заповедника (Дубинин, 2001).

Наименьшие различия между разновременными выборками отмечены в среднеуральских выборках, где за прошедший период времени не происходило существенных изменений внешней среды, все комплексы и большинство муравейников в них остались на месте, и, скорее всего, вследствие этого фенотипические изменения не столь велики. В

целом можно говорить о довольно высокой стабильности фенооблика в отдельных комплексах гнезд на протяжении средних по длительности промежутков времени (до 10 лет).

Интересно отметить, что если в окрестностях п. Сагра никаких существенных изменений в комплексе гнезд не зафиксировано, нет признаков бурного роста или деградации, нет брошенных или сильно поврежденных гнезд, практически не изменился размер обследованных муравейников, то в комплексах гнезд в окрестностях п. Мурзинка и Анатольская произошли довольно существенные изменения. Комплекс в окрестностях п. Мурзинка претерпевает бурный рост. Если в 1996 г. там было зафиксировано всего 7 гнезд, то в 2003 – уже более 30. Новые гнезда расположены в непосредственной близости от старых, соединены с ними обменными тропами с высокой активностью движения муравьев, что свидетельствует об интенсивном почковании материнских муравейников. В целом данный комплекс распространяется вдоль опушки леса, его территория увеличилась уже в 4 раза и, видимо, продолжает расти. Комплекс в окрестностях п. Анатольская, наоборот, прошел свой пик развития и претерпевает некоторый распад. Если в 1996 г. это была по всем признакам федерация – вершина социальной организации у рыжих лесных муравьев (Захаров, 1972, 1991) с многочисленными обменными тропами, отводками, парными и даже множественными буферными гнездами и т.д., то в 2003 г. федерация распалась, связи между муравейниками прервались, буферные гнезда и большая часть отводков исчезли. На месте бывшей федерации остались одиночные гнезда, которые существенно выросли в размере, очевидно втянув в себя население бывших отводков.

В обоих этих случаях изменения в комплексах происходили под действием каких-то внутренних закономерностей их роста и развития. Никаких существенных изменений внешней среды, которые могли бы спровоцировать соответствующие перемены у муравьев, зафиксировано не было. Очевидно поэтому и фенотипические изменения в данных поселениях были в целом практически такие же, как и в поселении Сагры (рис. 1).

Комплекс в окрестностях п. Нейво-Рудянка претерпел, пожалуй, наиболее драматические изменения, пережив вырубку леса (расчистку ЛЭП, на которой он находился) непосредственно в 2003 г. в момент взятия повторных выборок. Для муравьев вырубка леса – это очень сильное, катастрофичное воздействие, резко меняющее условия освещения, кормовую базу, разрушающее систему троп и привычных ориентиров, всю структуру кормового участка. Срубленные и оставленные на просеке деревья образовали совершенно новую микросреду, а часть гнезд была повреждена или разрушена. Вероятно, вследствие всех этих изменений и проявились значительные фенотипические различия выборок муравьев Нейво-Рудянки (рис. 1).

Таким образом, на примере среднеуральских выборок мы можем видеть, что временная изменчивость (по крайней мере на промежутках до 10 лет) существенно зависит от процессов, происходящих в комплексах гнезд и в окружающей среде. Фенотипические дистанции на одинаковых промежутках времени минимальны в случае практически стабильных условий и максимальны при резких изменениях внешней среды.

Иную картину фенотипической динамики демонстрируют нам муравьи горного массива Ирмель (Южный Урал). Для этого комплекса характерно наличие существенно разнонаправленных изменений в разные периоды времени (рис. 1). К сожалению, этот комплекс не был обследован столь же тщательно, как и среднеуральские выборки, поэтому мы не можем судить о причинах этих изменений. Однако существенным моментом является то, что при такой достаточно хаотичной динамике (особенно в случае возврата популяции к какому-то исходному состоянию) суммарный фенотипический сдвиг за какой-то сравнительно большой период времени может быть существенно меньше, чем вся фенотипическая траектория, а то и вовсе отсутствовать.

Имеющиеся в нашем распоряжении выборки, разделенные временными промежутками от года до почти 50 лет, позволяют нам оценить еще один важный и интересный параметр – скорость фенотипических изменений у рыжих лесных муравьев. Для каждой пары выборок мы можем рассчитать удельную дистанцию – условный фенотипический сдвиг за 1 год. Аналогичный показатель (условную скорость фенетических изменений в расчете на поколение) впервые предложил и успешно использовал А.Г. Васильев (2005) для анализа темпов эпигенетических изменений у грызунов.

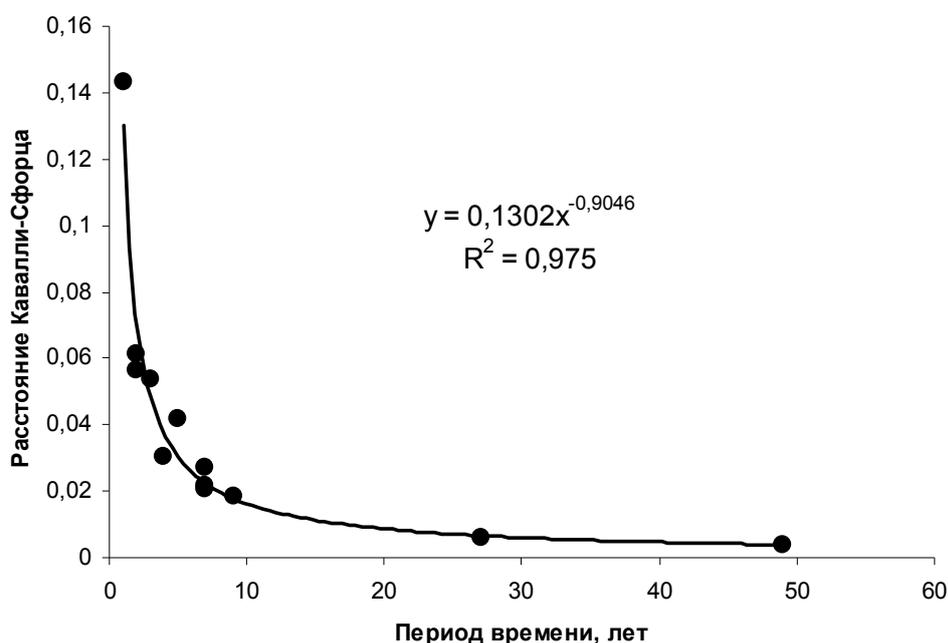
Из табл. 2 видно, что фенотипические дистанции между выборками, разделенными разномасштабными промежутками времени, различаются не так сильно, как можно было бы ожидать. Удельные же дистанции на больших промежутках времени оказываются заметно меньше таковых на малых и средних промежутках. Характер связи удельных фенотипических дистанций с временным разделяющим выборки интервалом отображен на рис. 2. Из этого рисунка хорошо видно, что удельные дистанции связаны с временным промежутком обратной зависимостью. Коэффициент детерминации очень высок и показывает высокую надежность аппроксимации.

**Таблица 2.** Фенотипические дистанции (расстояние Кавалли-Сфорца) между разновременными выборками *F. aquilonia*

Пункты	Период времени	Абсолютные дистанции	Удельные дистанции (за 1 год)
ИГЗ, 1959–2008	49	0.340	0.0069
ВГЗ, 1972–1999	27	0.343	0.0127
Иремель, 1991–1993	2	0.134	0.0669
1991–1995	4	0.125	0.0313
1991–1996	5	0.245	0.0490
1993–1995	2	0.134	0.0669
1993–1996	3	0.178	0.0592
1995–1996	1	0.139	0.1389
Сагра, 1994–2003	9	0.128	0.0142
Мурзинка, 1996–2003	7	0.154	0.0219
Н. Рудянка, 1996–2003	7	0.206	0.0294
Анатольская, 1996–2003	7	0.156	0.0223

Такая зависимость удельных дистанций от времени, прошедшего между последовательным взятием выборок, оказывается несколько неожиданной. С одной стороны, за более длительный период времени в поселениях муравьев может произойти большее количество всякого рода событий и возмущений, вызывающих резкие фенотипические сдвиги в конкретных поселениях муравьев. С другой стороны, выше мы уже отмечали разнонаправленный, случайный характер этих сдвигов, отчетливо наблюдаемый в случае серии последовательных сборов из популяции г. Иремель (рис. 1). Таким образом, на больших промежутках времени существенную роль начинают играть эффекты сглаживания, усредне-

ния, взаимной компенсации разнонаправленных сдвигов. Согласно данным ряда многолетних исследований (Васильев, 1988, 2005; Васильев и др., 2000; Гашков, 2007; Москвитин, Гашков, 2000; Новоженев, 1978, 1989; Новоженев, Коробицын, 1972 и др.), фенотипическая траектория популяции во времени в общем виде представляет собой некоторые случайные колебания вблизи какого-то среднего уровня или каких-то направленных трендов хронографических изменений. Размах колебаний может быть при этом существенно большим, чем величина самого направленного сдвига. Именно такую картину нам демонстрируют выборки с Иремеля (рис. 1). Кроме того, сильные возмущающие события происходят нечасто, и впоследствии в популяции наблюдаются постепенные затухающие колебания вблизи прежнего либо нового среднего уровня (Васильев, 2005; Гашков, 2007, и др.). Как отмечал А.Г. Васильев (2005), в периоды стабильного существования популяции скорость фенетических изменений существенно снижается. Сочетание всех этих эффектов и приводит к снижению величины удельной фенотипической дистанции для больших временных интервалов.



**Рис. 2.** Связь скорости фенотипических изменений в поселениях *F. aquilonia* (средние удельные дистанции) и времени между последовательными сборами.

Наконец, следует отметить, что (как видно из рис. 2) зависимость удельной фенотипической дистанции от периода времени между последовательными выборками выходит на горизонтальный участок, участок медленного асимптотического приближения к оси OX. Это, на наш взгляд, фактически означает стабилизацию величины удельной фенотипической дистанции вблизи некоторого очень небольшого, но все же ненулевого значения, которое еще предстоит уточнить. Это значение может оказаться очень важным во всякого рода сравнительных исследованиях в качестве определенной точки отсчета – своеобразной меры фенотипической дифференциации. Разумеется, эта цифра вначале будет справедлива лишь для небольших временных промежутков – порядка нескольких десятков или сотен лет. Для более длительных периодов (в тысячи и сотни тысяч лет) значение

удельной фенотипической дистанции может оказаться иным вследствие возможных неучтенных эффектов. В целом же следует сказать, что эффект стабилизации удельной (за какой-то период времени) фенотипической дифференциации нуждается в дальнейших серьезных исследованиях. Возможно расстояние Кавалли-Сфорца для этого случая – не самая удачная мера, но нам показалось принципиально важным продемонстрировать само наличие этого эффекта.

## Литература

- Алесенков Ю.М., Мишин А.С., Успин А.А., Якушев А.Б. 2006. Влияние штормовых ветров на леса заповедников Урала. *Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике*. Екатеринбург: 43–49.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. *Фенетика природных популяций*. М.: 158–169.
- Васильев А.Г. 2005. *Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии*. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. *Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход)*. Екатеринбург: Издательство «Екатеринбург». 132 с.
- Гашков С.И. 2007. Биология большой синицы *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири. *Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук*. Томск. 24 с.
- Гилев А.В. 2002. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Зоологический журнал*, **81**(3): 336–341.
- Длусский Г.М. 1967. *Муравьи рода Формика*. М.: Наука. 236 с.
- Дубинин А.Е. 2001. Состояние охраны природного комплекса Ильменского государственного заповедника. *Исследования эталонных природных комплексов Урала*. Екатеринбург: 37–39.
- Животовский Л.А. 1991. *Популяционная биометрия*. М.: Наука. 271 с.
- Захаров А.А. 1972. *Внутривидовые отношения у муравьев*. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А. 1991. *Организация сообществ у муравьев*. М.: Наука. 277 с.
- Захаров А.А. 2003. Видовая специфика внутрипопуляционных структур у рыжих лесных муравьев. *Успехи современной биологии*, **123**(3): 257–266.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. 2010. Иммиграция и формирование смешанных семей у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). *Зоологический журнал*, **89**(12): 1421–1431.
- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилёв А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. 2013. *Мониторинг муравьев Формика*. М.: КМК. 99 с.
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 1998. Деградация комплекса муравейников *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) и сопутствующие структурные изменения. *Успехи современной биологии*. **118**(3): 361–372.
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 2007. Реструктуризация и сохранение жизнеспособности комплекса муравейников *Formica aquilonia* в критических условиях. *Успехи современной биологии*, **127**(2): 190–202.
- Москвитин С.С., Гашков С.И. 2000. Фенетическая структура по признаку пятнистой депигментации рулевых большой синицы (*P. major* L.) южнотаежной популяции Западной Сибири. *Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: итоги и перспективы*. Томск, 2: 80–82.
- Новоженков Ю.И. 1978. Феногеография стабильного полиморфизма. *Физиологическая и популяционная экология животных*. Саратов, **5**(7): 41–47.

- Новоженков Ю.И. 1980. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых. *Журнал общей биологии*, **41**(5): 668–679.
- Новоженков Ю.И. 1989. Хронографическая изменчивость популяций. *Журнал общей биологии*, **50**(2): 171–183.
- Новоженков Ю.И., Коробицын Н.М. 1972. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых. *Журнал общей биологии*, **33**(3): 315–323.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Епифанцева Л.Ю., Дупал Т.А., Поздняков А.А., Абрамов С.А. 2004. *Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих*. Новосибирск: Издательство СО РАН. 232 с.

## Сравнительная кариология паразитических перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): между прошлым и будущим

В.Е. Гохман

## Comparative karyology of parasitic Hymenoptera: between the past and the future

V.E. Gokhman

Ботанический сад Московского государственного университета, Москва, Россия.  
E-mail: vegokhman@hotmail.com

Botanical Garden, Moscow State University, Moscow, Russia. E-mail: vegokhman@hotmail.com

**Резюме.** Сделан обзор основных методов, используемых в настоящее время для хромосомного исследования паразитических перепончатокрылых насекомых. Среди этих методов можно найти как так называемые «классические» (обычная окраска хромосом, их морфометрический анализ, традиционные методы дифференциальной окраски, такие как С-бэндинг, AgNOR-бэндинг и др.), так и «современные» [окраска АТ- и ГЦ-специфичными флуорохромами, гибридизация ДНК *in situ* (прежде всего FISH), а также методы иммуноцитогенетики]. На конкретных примерах (как правило, опубликованных в течение последних лет) показано, что данные, получаемые традиционными методами, в основном представляют интерес для систематики паразитических Hymenoptera, тогда как результаты работ, проводимых с использованием современных методов, прежде всего важны для генетических исследований этих насекомых. Кратко обсуждаются перспективы изучения хромосом наездников.

**Ключевые слова.** Хромосомы, кариотипы, методы, паразитоиды, паразитические перепончатокрылые.

**Abstract.** A review of the principal methods currently used for chromosomal study of parasitoid Hymenoptera is given. The so-called «classic» methods (routine chromosome staining, morphometric analysis of chromosomes, traditional methods of differential staining) as well as «modern» ones [staining with AT- and GC-specific fluorochromes, DNA hybridization *in situ* (mostly FISH) as well as methods of immunocytogenetics] can be found among them. Particular examples (usually published during the last years) show that data obtained by traditional methods have main implications for systematics of parasitic Hymenoptera, whereas results provided by modern methods are most important for genetic studies of those insects. Prospects of chromosomal studies of parasitoids are briefly discussed.

**Key words.** Chromosomes, karyotypes, methods, parasitoids, parasitic Hymenoptera.

## Введение

Паразитические перепончатокрылые насекомые или наездники – одна из наиболее крупных, таксономически сложных и практически важных групп насекомых (Heraty et al., 2011). В мире насчитывается около миллиона видов паразитических Hymenoptera (Quicke, 1997). Многие наездники имеют существенное экономическое значение, поскольку они паразитируют на различных насекомых и других членистоногих, включая важнейших вредителей сельского и лесного хозяйства (Godfray, 1994). К настоящему времени изучены хромосомные наборы порядка 470 видов паразитических перепончатокрылых насекомых (Gokhman, 2009, 2015b), что таким образом составляет приблизительно 0.05 % от их возможного числа в мировой фауне. Тем не менее в последние годы опубликован ряд важных исследований, позволяющих существенно продвинуться в области изучения хромосом наездников (см. ниже). Показательно, что эти работы включают результаты исследования кариотипов как с помощью обычной окраски [в сущности хромосомы паразитических Hymenoptera изучались подобными способами еще в первой половине XX в.: см., например, обзор Крозье (Crozier, 1975)], так и с применением более продвинутых методов хромосомного анализа. Информация о числе хромосом и других аналогичных особенностях структуры кариотипа востребована, прежде всего (хотя и не только) систематикой наездников, тогда как данные, полученные с помощью современных методов, в основном могут быть использованы в генетических исследованиях этой группы.

Методы, применяемые в настоящее время для изучения хромосом паразитических перепончатокрылых, можно условно разделить на «традиционные» и «современные». К первым относятся обычная окраска хромосом, их морфометрический анализ и (кроме того) «классические» методы дифференциальной окраски, т.е. C- и AgNOR-бэндинги. В свою очередь к «новым» методам можно отнести окраску флуоресцентными красителями (флуорохромами), специфически связывающимися с областями ДНК, обогащенными АТ- или ГЦ-парами оснований, а также гибридизацию нуклеиновых кислот *in situ* (прежде всего флуоресцентную гибридизацию или FISH) и методы иммуноцитогенетики, предусматривающие использование специфических антител, меченных флуорохромами.

### Основные особенности структуры и эволюции кариотипа наездников

Прежде всего необходимо напомнить, что для большинства перепончатокрылых (в том числе паразитических) характерен аррентотокический партеногенез, при котором самки развиваются из оплодотворенных (диплоидных) яиц, а самцы – из неоплодотворенных, т.е. гаплоидных яиц, хотя из этого правила имеется целый ряд исключений (Crozier, 1975). Хромосомы паразитических Hymenoptera сравнительно крупные (длиной в среднем 3–5 мкм) и являются моноцентрическими, т.е. каждая из них имеет единственную локализованную центромеру. Гаплоидное число хромосом ( $n$ ) у наездников может варьировать от 3 до 23 (Gokhman, 2009). Распределение паразитических Hymenoptera по числу хромосом на видовом уровне является отчетливо бимодальным с 2 максимумами при  $n = 6$  и 11. Первый из них характерен прежде всего для надсем. Chalcidoidea, а второй – для большинства других групп, в том числе Ichneumonoidea. Эволюционно исходным для наездников очевидно следует считать хромосомный набор с относительно высоким значением  $n$  (14–17) и преобладанием двуплечих хромосом (Gokhman, 2009). В различных филогенетических линиях паразитических Hymenoptera преобладало независимое и неоднократное уменьшение хромосомных чисел. В целом в эволюции наездников доминировали 2 основных процесса: редукция числа хромосом и диссимметризация кариотипа за счет увеличения размерной дифференциации его элементов, а также повышения пропор-

ции субтелоцентрических и акроцентрических хромосом в наборе. Разумеется в тех или иных филогенетических ветвях происходили и обратные процессы, т.е. увеличение хромосомных чисел и рост доли мета- и субметацентриков, однако эти процессы были существенно ограничены по своим масштабам.

### Традиционные методы изучения хромосом паразитических перепончатокрылых насекомых

Как отмечено выше, хромосомные наборы паразитических перепончатокрылых насекомых изучены относительно слабо, особенно с учетом огромного числа описанных видов этой группы, не говоря уже о представителях, не известных для науки. Неудивительно поэтому, что первые данные о кариотипах тех или иных семейств наездников продолжают появляться вплоть до настоящего времени. Следует заметить, однако, что это в основном касается групп, преимущественно распространенных в тропиках и субтропиках. Например, хромосомный набор первого представителя хальцид из сем. Agaonidae, *Blastophaga psenes* (Linnaeus) с  $2n = 12$  (единственного опылителя культурного инжира) был описан всего несколько лет назад (Gokhman et al., 2010). Аналогичные данные для паразитирующих на муравьях наездников сем. Eucharitidae, относящихся к роду *Kapala* Cameron (*Kapala* sp. с  $2n = 8$ ) были опубликованы в 2015 г. (Santos et al., 2015). Поскольку за первыми сведениями о кариотипах семейств паразитических перепончатокрылых обычно следуют серии работ, посвященных хромосомному исследованию тех или иных родов и видов, принадлежащих к этим семействам, новые данные о структуре хромосомных наборов групп более низкого таксономического ранга появляются гораздо чаще (см., например: Гохман, Гумовский, 2012; Gebiola et al., 2012; Gokhman, Mikhailenko, 2012; Gokhman et al., 2014b, 2015a, 2015b и др.).

Необходимо напомнить, что в кариотипах эукариот, наряду с постоянными элементами основного хромосомного набора (А-хромосомы), могут быть представлены и добавочные, т.н. В-хромосомы, факультативно присутствующие в кариотипе. Наибольшее известное для наездников число В-хромосом недавно обнаружено у *Pnigalio gyamiensis* Myartseva et Kurashev, еще одного представителя хальцид из сем. Eulophidae с  $2n = 12 + 0-6B$  (Gokhman et al., 2014b). До сих пор в диплоидных наборах паразитических перепончатокрылых было выявлено не более двух В-хромосом, как, например, у других представителей рода *Pnigalio* Schrank – *P. agraulis* (Walker) и *P. mediterraneus* Ferrière et Delucchi (Gebiola et al., 2012; Gokhman et al., 2014b). Ранее пара добавочных хромосом была описана в диплоидном кариотипе *Aphidius ervi* Haliday (Braconidae) (Gokhman, Westendorff, 2003).

В последние годы все более очевидной становится важная роль сведений о структуре кариотипа в решении вопросов систематики наездников, прежде всего при выявлении и диагностике криптических видов (Gokhman, 2015a). В частности, в ходе таксономической ревизии рода *Anisopteromalus* Ruschka из сем. Pteromalidae нам удалось обнаружить и описать в качестве нового для науки всеветно распространенный вид *A. quinarius* Gokhman et Baur с  $n = 5$ , который связан с жуками-точильщиками (Anobiidae), в основном обитающими в человеческом жилище (Baur et al., 2014). Данный наездник ранее отождествлялся с хорошо известным *A. calandrae* (Howard), имеющим  $n = 7$  и обычно паразитирующим на других жесткокрылых, причем прежде всего – на связанных с запасами зерна долгоносиках сем. Dryophthoridae. Эти виды настолько существенно отличаются друг от друга по структуре кариотипа, что определить перестройки, за счет которых происходили преобразования их хромосомных наборов, в настоящее время не представляется возможным (Gokhman et al., 1998). Весьма вероятно, однако, что подобная цель в перспективе может быть достигнута путем применения современных методов цитогенетического ис-

следования, например, хромосомного пэинтинга (см. ниже). *A. quinarius* и *A. calandrae* хорошо различаются как по качественным, так и по количественным морфологическим признакам. Наряду с этим между ними обнаружены существенные различия по ядерным и по митохондриальным генам – структуре последовательностей ДНК спейсера ITS2 и цитохрома b (Baug et al., 2014). Полное взаимное соответствие данных, полученных по этим последовательностям, по-видимому указывает на отсутствие гибридизации между *A. quinarius* и *A. calandrae* (как в настоящем, так и в обозримом прошлом).

Отдельного обсуждения заслуживает тот факт, что несмотря на все различия между *A. calandrae* и *A. quinarius* последний вплоть до недавнего времени оставался незамеченным большинством специалистов-систематиков. Основные причины такой ситуации обсуждаются в соответствующей статье (Baug et al., 2014). Прежде всего эти виды довольно близки морфологически, и только тщательный анализ количественных и качественных признаков позволил выявить надежные различия между ними. Далее, различные предпочтения *A. calandrae* и *A. quinarius* по отношению к хозяевам привели к тому, что лишь немногие исследователи могли одновременно получить и содержать живые культуры обоих видов, чтобы проверить их на репродуктивную изоляцию. Однако даже если бы подобную изоляцию удалось обнаружить, ее, скорее всего, посчитали бы побочным результатом разнонаправленной адаптации наездников к различным видам-хозяевам. Более того, наблюдаемые морфологические различия между этими паразитоидами можно было бы объяснить развитием наездников на тех или иных хозяевах (как с точки зрения предшествующего отбора в длинном ряду поколений, так и в терминах модификационной изменчивости). Наконец, обнаружение *A. quinarius* было существенно затруднено тем, что можно условно назвать «давлением таксономической традиции», поскольку почти все авторитетные специалисты-систематики (см., например: Bouček, Rasplus, 1991) утверждали, что *A. calandrae* является единственным всесветно распространенным представителем рода *Anisopteromalus*, и таким образом требовались достаточно серьезные основания, чтобы поставить это мнение под вопрос.

В ходе наших многолетних исследований было показано, что *A. quinarius* и *A. calandrae* обладают альтернативными стратегиями жизненного цикла, соответствующими аналогичным характеристикам предпочитаемых ими хозяев (Gokhman et al., 1999; Timokhov, Gokhman, 2003). Более того, представляется весьма вероятным, что такие разные (с точки зрения их аутэкологии) хозяева, как долгоносики и точильщики, имеют слишком различные жизненные стратегии, чтобы на них мог успешно развиваться один и тот же паразитоид-полифаг. Видимо именно такими соображениями руководствовались наши зарубежные коллеги, когда предположили, что еще один всесветно распространенный наездник из сем. Pteromalidae со сходной биологией *Lariophagus distinguendus* (Förster) также представляет собой комплекс 2 близких видов (König et al., 2015). Проверка показала, что данные паразитоиды отличаются друг от друга по некоторым молекулярно-генетическим признакам и экологическим особенностям (König et al., 2015). Наряду с этим проведенное нами исследование (Gokhman, 2015a, 2015b) продемонстрировало, что рассматриваемые виды различаются и по числу хромосом ( $n = 5$  и  $6$ ). Морфометрический анализ хромосомных наборов показал, что в кариотипе с  $n = 5$  каждому из плеч самого крупного метацентрика соответствует та или иная хромосома в кариотипе с  $n = 6$ . Одна из них также является метацентриком, а другая – небольшим акроцентриком. Отсюда следует, что хромосомные наборы с  $n = 5$  и  $6$  очевидно различаются по 2 последовательным перестройкам – центрическому разделению и перичентрической инверсии (Gokhman, 2015a, 2015b). Эта инверсия превратила одну из двух акроцентрических хромосом, образовавшихся в результате такого деления, в новый более короткий метацентрик (Gokhman, 2015a, 2015b). Теоретически возможна и обратная последователь-

ность событий. Можно предположить, что в кариотипе с  $n = 6$  сначала произошла перичентрическая инверсия, превратившая метацентрическую хромосому в акроцентрическую, а затем – центрическое слияние 2 акроцентриков с образованием крупного метацентрика. Этой версии, однако, противоречат 2 обстоятельства. Прежде всего у подавляющего большинства птеромалид отмечены гаплоидные наборы, состоящие из 5 двуплечих хромосом, так что  $n = 6$  в соответствующем кариотипе, очевидно, является более продвинутым состоянием, да и среди всех представителей сем. Pteromalidae акроцентрические хромосомы выявлены только в наборе указанного вида. Важно отметить, что эти паразитоиды способны при определенных условиях давать гибридное потомство (König et al., 2015), что является первым известным случаем успешной гибридизации 2 видов наездников с различным числом хромосом.

Сведения о хромосомных числах наездников и других перепончатокрылых, наряду с их использованием в систематике, могут оказаться полезными и для генетиков, в частности в рамках популярной ныне концепции больших массивов данных («big data») (May, 2014). Например, в сотрудничестве с зарубежными коллегами нам удалось продемонстрировать существенно более высокий разброс уровней генетической рекомбинации у общественных (эусоциальных) перепончатокрылых по сравнению с одиночными (Ross et al., 2015). В качестве мерил такой рекомбинации были использованы оригинальные и литературные данные о хромосомных числах более полутора тысяч видов перепончатокрылых. Указанные сведения были наложены на филогенетическое древо отряда Hymenoptera, построенное по результатам изучения 9 последовательностей ДНК, взятых из хорошо известного интернет-депозитария GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>). В частности, скорость эволюции хромосомных чисел (т.е. межвидовая дисперсия по этому показателю) у общественных перепончатокрылых оказалась примерно втрое выше, чем у одиночных.

Филогенетический анализ хромосомных перестроек, обнаруженных у паразитических Hymenoptera, также может оказаться достаточно эффективным. Например, исследование хромосомных наборов хальцид рода *Aphelinus* Dalman (Aphelinidae) показало (Gokhman et al., 2015a), что исходным для этого рода, вероятно, является гаплоидный кариотип с 5 близкими по размерам метацентрическими хромосомами, характерный для менее продвинутых видовых комплексов *A. daucicola* (*A. daucicola* Kurdjumov) и *A. mali* [*A. coreae* Hopper et Woolley, *A. glycinis* Hopper et Woolley, *A. rhamni* Hopper et Woolley, а также *A. mali* (Haldeman)]. В то же время у видов комплекса *A. varipes*, имеющих  $n = 4$  [*A. atriplicis* Kurdjumov, *A. certus* Yasnosh и *A. varipes* (Förster)], обнаружен хромосомный набор с одним крупным метацентриком и еще одним метацентриком среднего размера, а также 2 более мелкими акроцентрическими хромосомами. Очевидно, в этой группе произошло одно хромосомное слияние и несколько перичентрических инверсий. При этом у 2 других представителей данного комплекса (*A. kurdjumovi* Mercet и *A. hordei* Kurdjumov), являющихся сестринскими видами, вначале сохраняется более короткий метацентрик (*A. hordei*), хотя его центромера немного сдвигается в терминальном направлении. У *A. kurdjumovi*, однако, эта хромосома превращается в близкий по размерам акроцентрик; в данном случае, видимо, имели место 2 последовательные перичентрические инверсии. Интересно, что размер генома у представителей комплекса *A. mali* (определенный как цитофотометрически, так и по результатам полного секвенирования геномов) существенно выше, чем у 2 других групп рода *Aphelinus*, несмотря на сходство кариотипов данного комплекса с таковым *A. daucicola* и их отличия от хромосомных наборов группы *A. varipes* (Gokhman et al., 2015a).

Параллельное исследование кариотипов и размеров генома паразитических перепончатокрылых позволяет показать, что рассматриваемые характеристики обычно эволю-

ционируют относительно независимо друг от друга (см., например, Gokhman et al., 2011). Это связано как с возможностью существенного накопления/утраты повторяющихся последовательностей ДНК (как правило, в гетерохроматиновых районах) без заметных изменений структуры кариотипа (по крайней мере, числа хромосом), так и с тем, что большинство известных для наездников хромосомных перестроек практически не отражается на определяемых современными методами размерах генома вследствие весьма ограниченных изменений количества ядерной ДНК в подобных случаях (Gokhman, 2009).

В некоторых случаях удается не только идентифицировать те или иные хромосомные перестройки, базируясь на существующих филогенетических реконструкциях, но и выделить синапоморфии по особенностям структуры кариотипа. Так, было показано, что относительно низкие хромосомные числа некоторых представителей рода *Eurytoma* Illiger с  $n = 5-7$  представляют собой апоморфные состояния этого признака по сравнению с плезиоморфным  $n = 10$ , характерным для других видов данного таксона (Gokhman, Mikhailenko, 2008). Указанные представители этого рода – *Eu. robusta* Mayr, *Eu. serratulae* (Fabricius) и *Eu. compressa* (Fabricius) – принадлежат к 2 группам видов *Eu. robusta* и *Eu. tibialis* (первый и два других вида соответственно), и таким образом эти группы являются синапоморфными не менее чем по 3 хромосомным слияниям, а представители последней из них [*Eu. compressa* ( $n = 5$ ) и *Eu. serratulae* ( $n = 6$ )] – по еще одной подобной перестройке.

Наконец, к «традиционным» методам исследования хромосом наездников очевидно следует отнести и широко используемые для изучения других объектов методы дифференциальной окраски, а именно C- и AgNOR-бэндинг, соответственно выявляющие на хромосомах конститутивный гетерохроматин и область ядрышкового организатора. В частности, с помощью C-окраски впервые для паразитических перепончатокрылых был обнаружен популяционный полиморфизм по гетерохроматиновым блокам у *Dirophanes invisor* (Thunberg) из сем. Ichneumonidae (Гохман, 1997). В этой же работе показано, что близкие виды наездников с одинаковым числом хромосом, *D. invisor* и *D. fulvitaris* (Wesmael) с  $2n = 20$ , резко различаются по величине и локализации блоков конститутивного гетерохроматина. С другой стороны, число и расположение ядрышковых организаторов, т.е. кластеров рибосомной ДНК (см. ниже), также весьма лабильно и может существенно различаться даже в пределах рода (см., например, Giorgini, Baldanza, 2004).

### Современные методы изучения хромосом паразитических перепончатокрылых насекомых

В последние годы существенно возрос объем хромосомных исследований паразитических Hymenoptera, выполняемых с использованием современных методов. Одним из этих методов, в частности, является окраска АТ- и ГЦ-специфичными флуорохромами. Примером первых могут служить такие красители, как DAPI или Hoechst 33258, а вторых – хромомидин А<sub>3</sub> (СМА<sub>3</sub>). Поскольку хромосомная ДНК паразитических перепончатокрылых, как правило, обогащена АТ-парами, она почти полностью окрашивается соответствующими флуорохромами за исключением области ядрышкового организатора, которая обогащена ГЦ-парами и селективно окрашивается СМА<sub>3</sub> (Bolsheva et al., 2012).

Перспективным методом хромосомного исследования является гибридизация *in situ*, подразумевающая использование меченных тем или иным способом последовательностей ДНК и позволяющая локализовать их на хромосомах. С помощью этого метода была выполнена пионерская для своего времени работа, продемонстрировавшая локализацию генома симбиотического полидnavируса на одной из хромосом бракониды *Cotesia congregata* (Say) (Belle et al., 2002). Однако ныне в качестве меток для вышеуказанных последовательностей ДНК служат почти исключительно различные флуорохромы, в силу чего

сама методика получила название «флуоресцентной гибридизации *in situ*» или FISH. Число исследований, выполненных с использованием этой методики, в последнее время существенно увеличилось. Так, при помощи FISH нами впервые проведено сравнительное изучение локализации кластеров рДНК у представителей надсемейств Ichneumonoidea (Ichneumonidae), Cynipoidea (Cynipidae) и Chalcidoidea (Eurytomidae и Torymidae) (Gokhman et al., 2014a). На основании собственных (Bolsheva et al., 2012; Gokhman et al., 2014a) и литературных (Belle et al., 2002; Van Vugt et al., 2005; Carabajal Paladino et al., 2013) данных было продемонстрировано, что количество кластеров рДНК в гаплоидных хромосомных наборах паразитических Hymenoptera варьирует от 1 до 6, причем данный показатель в целом коррелирует с числом хромосом, хотя исключения из этого правила встречаются довольно часто (например, в сем. Eurytomidae). В недавней работе (Gokhman et al., 2014a) было впервые показано, что у вышеприведенных перепончатокрылых (и, очевидно, у наездников в целом) отсутствуют ДНК-повторы типа TTAGG, характерные для теломерных (концевых) областей хромосом многих других насекомых, включая большинство жалящих Hymenoptera. Необходимо, однако, отметить, что отсутствие TTAGG-повторов было выявлено также и у единственного изученного представителя надсем. Vespoidea – *Metapolybia decorata* (Gribodo) из сем. Vespidae (Menezes et al., 2013). Таким образом, картина распределения теломерных последовательностей в пределах отряда Hymenoptera в настоящее время является существенно более сложной, чем это представлялось еще несколько лет назад (см.: Mason et al., 2015). Кроме того, FISH в сочетании с техникой хромосомной микродиссекции позволяет опознавать отдельные хромосомы и их сегменты, получающие те или иные флуоресцентные метки. С использованием многоцветной FISH или хромосомного пэинтинга ныне изучен единственный вид перепончатокрылых, а именно – наездник *Nasonia vitripennis* (Walker) из сем. Pteromalidae (Rütten et al., 2004).

Таким образом, FISH в настоящее время является важнейшим способом физического картирования последовательностей ДНК на хромосомах различных организмов (в том числе паразитических перепончатокрылых), что делает его весьма перспективным методом в связи с резким ростом объема исследований по секвенированию геномов (Gadau et al., 2015). Дополнительную значимость этой методике придает тот факт, что повторяющиеся последовательности, обычно занимающие значительную часть генома эукариот, с большим трудом поддаются картированию при полногеномном секвенировании (см., например, Treangen, Salzberg, 2011), но успешно картируются с помощью FISH.

Наконец, все большее распространение в изучении хромосом наездников будут находить методы иммуноцитогенетики, позволяющие определять содержание и локализацию различных хромосомных компонентов. Например, в ходе нашего исследования (Bolsheva et al., 2012) впервые для перепончатокрылых изучено распределение интенсивности метилирования ДНК по длине хромосом у *Entedon cionobius* Thomson и *E. cioni* Thomson (Eulophidae) с использованием антител к 5-метилцитозину. Как известно, метилирование оснований ДНК (прежде всего цитозина) существенно влияет на уровень работы различных генов (Glastad et al., 2011). Оказалось, что наиболее интенсивные метки выявляются в теломерных областях хромосом обоих представителей рода *Entedon* Dalman, хотя на некоторых хромосомах также обнаружены более слабые прицентромерные и/или интеркалярные сигналы.

## Перспективы хромосомных исследований

Из вышеизложенного становится ясно, что сочетание классических и современных методов, используемых для изучения хромосом паразитических перепончатокрылых на-

секомых из природных популяций и лабораторных культур, позволяет достичь результатов, весьма важных с точки зрения систематики, экологии и генетики данной группы. Очевидно, что перспективные направления подобных исследований будут прежде всего связаны с выявлением, описанием и диагностикой криптических видов, особенно в тех таксонах, где уже отмечены различия по структуре кариотипа между близкими по происхождению формами (например, у хальцид семейств Encyrtidae, Aphelinidae, Pteromalidae и др. – см.: Гохман, 2015). Кроме того, параллельное изучение структуры кариотипа и размеров генома позволит лучше понять многие вопросы геномной эволюции паразитоидов. Наконец, результаты физического (хромосомного) картирования генов и отдельных последовательностей ДНК могут быть весьма важны для будущих исследований по секвенированию генома наездников.

### Благодарности

Автор искренне признателен В.Г. Кузнецовой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за ценные замечания, существенно улучшившие текст настоящей статьи. Данная работа частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (№ 15–04–07709).

### Литература

- Гохман В.Е. 1997. Дифференциальная окраска хромосом наездников рода *Dirophanes* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Зоологический журнал*, **76**(1): 65–68.
- Гохман В.Е. 2015. Итоги и перспективы хромосомного исследования основных групп наездников надсем. Chalcidoidea (Hymenoptera), имеющих экономическое значение. *Энтомологическое обозрение*, **94**(2): 328–336.
- Гохман В.Е., Гумовский А.В. 2012. Новые данные по хромосомам хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Зоологический журнал*, **91**(8): 975–979.
- Baur H., Kranz-Baltensperger Y., Cruaud A., Rasplus J.-Y., Timokhov A.V., Gokhman V.E. 2014. Morphometric analysis and taxonomic revision of *Anisopteromalus Ruschka* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) – an integrative approach. *Systematic Entomology*, **39**(4): 691–709.
- Belle E., Beckage N.E., Rousselet J., Poirié M., Lemeunier F., Drezen J.-M. 2002. Visualization of polydnavirus sequences in a parasitoid wasp chromosome. *Journal of Virology*, **76**: 5793–5796.
- Bolsheva N.L., Gokhman V.E., Muravenko O.V., Gumovsky A.V., Zelenin A.V. 2012. Comparative cytogenetic study on two species of the genus *Entedon* Dalman, 1820 (Hymenoptera: Eulophidae) using DNA-binding fluorochromes and molecular and immunofluorescent markers. *Comparative Cytogenetics*, **6**(1): 79–92.
- Bouček Z., Rasplus J.-Y. 1991. *Illustrated key to West-Palearctic genera of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea)*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. 140 p.
- Carabajal Paladino L., Papeschi A., Lanzavecchia S., Cladera J., Bressa M.J. 2013. Cytogenetic characterization of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid wasp used as a biological control agent. *European Journal of Entomology*, **110**(3): 401–409.
- Crozier R.H. 1975. *Animal cytogenetics*, 3 (7). Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. V + 95 p.
- Gadau J., Rütten K., Neusser M. 2015. Parasitoid wasps (Hymenoptera). In: Sharakhov I.V. (ed.). *Protocols for cytogenetic mapping of arthropod genomes*. Boca Raton: CRC Press: 257–284.

- Gebiola M., Giorgini M., Navone P., Bernardo U. 2012. A karyological study of the genus *Phygadeuon* Schrank (Hymenoptera: Eulophidae): Assessing the taxonomic utility of chromosomes at the species level. *Bulletin of Entomological Research*, **102**: 43–50.
- Giorgini M., Baldanza F. 2004. Species status of two populations of *Encarsia sophia* (Girault & Dodd) (Hymenoptera: Aphelinidae) native to different geographic areas. *Biological Control*, **30**: 25–35.
- Glastad K.M., Hunt B.G., Yi S.V., Goodisman M.A.D. 2011. DNA methylation in insects: on the brink of the epigenomic era. *Insect Molecular Biology*, **20**(5): 553–565.
- Godfray H.C.J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton: Princeton University Press. XI + 475 p.
- Gokhman V.E. 2009. *Karyotypes of parasitic Hymenoptera*. Dordrecht: Springer Science + Business Media B.V. XIII + 183 p.
- Gokhman V.E. 2015a. Chromosomal analysis: an effective research tool in phylogenetics and taxonomy of parasitoid Hymenoptera. *Кавказский энтомологический бюллетень*, **11**(1): 71–73.
- Gokhman V.E. 2015b. Studying karyotype evolution in parasitoid Hymenoptera: from chromosome numbers to DNA repeats. *Материалы Международной конференции «Хромосома 2015». 24–28 августа 2015, Новосибирск, Россия*. Новосибирск: 22–24.
- Gokhman V.E., Anokhin B.A., Kuznetsova V.G. 2014a. Distribution of 18S rDNA sites and absence of the canonical TTAGG insect telomeric repeat in parasitoid Hymenoptera. *Genetica*, **142**(4): 317–322.
- Gokhman V.E., Fedina T.Yu., Timokhov A.V. 1999. Life-history strategies in parasitic wasps of the *Anisopteromalus calandrae* complex (Hymenoptera: Pteromalidae). *Russian Entomological Journal*, **8**(3): 201–211.
- Gokhman V.E., Johnston J.S., Small C., Rajwani R., Hanrahan S.J., Govind S. 2011. Genomic and karyotypic variation in *Drosophila* parasitoids (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae). *Comparative Cytogenetics*, **5**(3): 211–221.
- Gokhman V.E., Kuhn K.L., Hopper K.R. 2015a. Genome size and karyotype variation among closely related parasitoids of aphids (Hymenoptera: Aphelinidae). *4th International Entomophagous Insects Conference. Torre del Mar, Málaga, Spain, 4–9 October, 2015. Abstracts*: 152.
- Gokhman V.E., Mikhailenko A.P. 2008. Karyotypic diversity in the subfamily Eurytominae (Hymenoptera: Eurytomidae). *Folia biologica (Kraków)*, **56**(3–4): 209–212.
- Gokhman V.E., Mikhailenko A.P. 2012. Karyotype of *Homolobus infumator* (Lyle, 1914) (Hymenoptera: Braconidae). *Russian Entomological Journal*, **21**(3): 325–326.
- Gokhman V.E., Mikhailenko A.P., Fursov V.N. 2010. Chromosomes of *Blastophaga penes* (Hymenoptera: Agaonidae). *Journal of Hymenoptera Research*, **19**(1): 187–188.
- Gokhman V.E., Ott J.R., Egan S.P. 2015b. Chromosomes of *Belonocnema treatae* Mayr, 1881 (Hymenoptera, Cynipidae). *Comparative Cytogenetics*, **9**(2): 221–226.
- Gokhman V.E., Timokhov A.V., Fedina T.Yu. 1998. First evidence for sibling species in *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Russian Entomological Journal*, **7**(3–4): 157–162.
- Gokhman V.E., Westendorff M. 2003. Chromosomes of *Aphidius ervi* Haliday, 1834 (Hymenoptera, Braconidae). *Beiträge zur Entomologie*, **53**(1): 161–165.
- Gokhman V.E., Yefremova Z.A., Yegorenkova E.N. 2014b. Karyotypes of parasitic wasps of the family Eulophidae (Hymenoptera) attacking leaf-mining Lepidoptera (Gracillariidae, Gelechiidae). *Comparative Cytogenetics*, **8**(1): 31–41.
- Heraty J., Ronquist F., Carpenter J.M., Hawks D., Schulmeister S., Dowling A.P., Murray D., Munro J., Wheeler W.C., Schiff N., Sharkey M. 2011. Evolution of the hymenopteran megaradiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **60**: 73–88.
- König K., Krimmer E., Brose S., Gantert C., Buschläuter I., König C., Klopstein S., Wendt I., Baur H., Krogmann L., Steidle J.L.M. 2015. Does

- early learning drive ecological divergence during speciation processes in parasitoid wasps? *Proceedings of the Royal Society B*, **282**: 20141850.
- Mason J.M., Randall T.A., Capkova Frydrychova R. 2015. Telomerase lost? *Chromosoma, Online First*, doi: 10.1007/s00412-015-0528-7
- May M. 2014. Big biological impacts from big data. *Science*, **344**(6189): 1298–1300.
- Menezes R.S.T., Silva T.M., Carvalho A.T., Andrade-Souza V., Silva J.G., Costa M.A. 2013. Numerical and structural chromosome variation in the swarm-founding wasp *Metapolybia decorata* Gribodo 1896 (Hymenoptera, Vespidae). *Genetica*, **141**(7–9): 273–280.
- Quicke D.L.J. 1997. *Parasitic wasps*. London: Chapman and Hall. XVII + 470 p.
- Ross L., Blackmon H., Lorite P., Gokhman V.E., Hardy N.B. 2015. Recombination, chromosome number and eusociality in the Hymenoptera. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**(1): 105–116.
- Rütten K.B., Pietsch C., Olek K., Neusser M., Beukeboom L.W., Gadau J. 2004. Chromosomal anchoring of linkage groups and identification of wing size QTL using markers and FISH probes derived from microdissected chromosomes in *Nasonia* (Pteromalidae: Hymenoptera). *Cytogenetic and Genome Research*, **105**: 126–133.
- Santos I.S., Delabie J.H.C., Costa M.A., Mariano C.S.F., Silva J.G. 2015. First description of the karyotype of a eucharitid wasp (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eucharitidae). *Comparative Cytogenetics*, **9**(4): 607–612.
- Timokhov A.V., Gokhman V.E. 2003. Host preferences of parasitic wasps of the *Anisopteromalus calandrae* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **67**(1): 35–39.
- Treangen T.J., Salzberg S.L. 2011. Repetitive DNA and next-generation sequencing: computational challenges and solutions. *Nature Reviews Genetics*, **13**(1): 36–46.
- Van Vugt J.J.F.A., de Nooijer S., Stouthamer R., de Jong H. 2005. NOR activity and repeat sequences of the paternal sex ratio chromosome of the parasitoid wasp *Trichogramma kaykai*. *Chromosoma*, **114**: 410–419.

## Анализ мирмекокомплексов тропического муссонного леса на основе изотопной метрики

В.А. Зрянин

## Analysis of ant assemblages of a monsoon tropical forest based on isotopic metrics

V.A. Zryanin

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия.  
E-mail: zryanin@list.ru

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhni Novgorod, Russia. E-mail: zryanin@list.ru

**Резюме.** Определен изотопный состав азота ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) и углерода ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) у 80 видов муравьев из 37 родов 8 подсемейств в двух лесных биотопах в национальном парке Кат Тьен (Южный Вьетнам). Общий диапазон  $\delta^{15}\text{N}$  в изученных мирмекокомплексах составил 8 ‰, что соответствует трем трофическим уровням. Диапазон  $\delta^{13}\text{C}$  на разных трофических уровнях существенно различается: на нижних уровнях он больше (до 6 ‰), на верхних – меньше (около 3 ‰) и смещен в область более высоких значений. Доминанты (*Philidris* sp. 1, *Dolichoderus thoracicus* и 3 вида *Crematogaster*) образуют изотопную группу, обособленную от других членов сообщества муравьев. Изотопные подписи Myrmicinae (за исключением *Cataulacus granulatus*) и Ponerinae образуют континуум, смещенный у второго подсемейства в область высоких значений («область» зоофагов). Изотопные подписи Formicinae и части Dolichoderinae распадаются на 2 пула, связанные с разными трофическими уровнями. У видов Camponotini (Formicinae), имеющих сравнительно низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  (1.6–3.8 ‰), зафиксирован максимальный диапазон  $\delta^{13}\text{C}$  (около 4.5 ‰), что объясняется различиями их базовых пищевых ресурсов. В этом диапазоне условно выделены 3 изотопные группы. Обсуждается возможная роль эндосимбиотических бактерий в дифференциации трофических ниш у муравьев трибы Camponotini и некоторых других видов.

**Ключевые слова.** Муравьи, трофическая структура сообщества, стабильные изотопы, тропические муссонные леса, Вьетнам.

**Abstract.** Isotopic compositions of nitrogen ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) and carbon ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) in 80 ant species from 37 genera and eight subfamilies in two forest habitats in Cat Tien National Park (South Vietnam) are defined. The total range of  $\delta^{15}\text{N}$  in the studied ant assemblages was 8 ‰, which corresponds to the three trophic levels. The range of  $\delta^{13}\text{C}$  in ant species at different trophic levels varies considerably: at the lower levels it is more (up to 6 ‰), at the upper – lower (about 3 ‰) and shifted to higher values. The dominants (*Philidris* sp. 1, *Dolichoderus thoracicus* and three species of *Crematogaster*) creates an isotopic group differentiating from other members of ant community. Isotopic signatures of Myrmicinae (except *Cataulacus granulatus*) and Ponerinae form a continuum, an offset of the second subfamily to higher values (“area” of zoophagous species). Isotopic signatures of Formicinae and some Dolichoderinae split into two pools

associated with different trophic levels. In species of Camponotini (Formicinae) having low values of  $\delta^{15}\text{N}$  (1.6–3.8 ‰) is fixed the maximum range of  $\delta^{13}\text{C}$  (about 4.5 ‰) that is explained to the differences of their basic food resources. Three isotope groups are conditionally allocated within this range. The possible role of endosymbiotic bacteria in the differentiation of trophic niches in ants of the tribe Camponotini and some other ant species is discussed.

**Key words.** Ants, trophic structure of community, stable isotopes, tropical monsoon forests, Vietnam.

## Введение

Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) демонстрируют широкий спектр трофических ниш и могут занимать практически все уровни в трофической структуре экосистем (Hölldobler, Wilson, 1990). Сравнительно недавно при изучении трофических ниш муравьев тропических лесов стали применять изотопный анализ, основанный на определении содержания в изучаемых объектах стабильных изотопов азота и углерода (Blüthgen et al., 2003; Davidson et al., 2003; Pfeiffer et al., 2013 и др.). Метод основан на фракционировании (накоплении) тяжелых нерадиоактивных изотопов ( $^{15}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}$ ) в пищевых цепях, причем для первого изотопа фракционирование выражено значительно сильнее (около 3 ‰ на один трофический уровень). Это позволяет определить относительный трофический уровень разных видов в сообществе (Тиунов, 2007). Накопление тяжелого углерода обычно не превышает 0.5–1 ‰ на один трофический уровень, но разные кормовые субстраты могут значительно отличаться по его содержанию, что позволяет использовать отношение  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  как своего рода метку базовых пищевых ресурсов. В целом изотопная подпись животного отражает интегрированную во времени информацию о его трофической позиции, о пищевых связях с другими членами сообщества и о базовых источниках энергии (углерода). Сравнение изотопных подписей дает ценную информацию о нишевой дифференциации в пределах сообщества (Newsome et al., 2007), что особенно актуально в отношении сообществ муравьев тропических лесов, насчитывающих десятки видов.

В кронах тропического леса обитают муравьи, пищевой рацион которых базируется на первичной продукции, бедной азотом (падь Hemiptera, экстрафлоральный нектар и др.). В связи с этим активно обсуждается проблема их азотного бюджета (Davidson, 2005; Davidson, Cook, 2008). Важным приобретением многих видов, лимитированных азотом, являются эндосимбиотические бактерии, живущие в бактериоцитах (у Camponotini) или в просвете кишечника (например, у видов *Tetraponera* и *Cephalotes*) (Zientz et al., 2005; Vutton, Caetano, 2008). Как показали лабораторные исследования на примере *Camponotus floridanus* (Buckley) (Feldhaar et al., 2009), эндосимбионты не влияют на интенсивность трофического фракционирования стабильных изотопов азота и углерода, но они могут значительно изменить азотный бюджет муравьев за счет переработки продуктов обмена или фиксации атмосферного азота. Это дает преимущества муравьям, обладающим определенными эндосимбионтами, в освоении специфических пищевых ресурсов и может отражаться на их изотопных подписях. Однако до сих пор такая возможность слабо учитывается при анализе нишевой дифференциации в сообществах муравьев.

Характерные отличия изотопного состава почвы, опада и зеленых листьев отражаются на всех звеньях трофических цепей в лесных экосистемах. Так, известный «эффект лесного полога», т.е. закономерное изменение концентрации  $^{13}\text{C}$  в зеленых листьях с высотой (Структура ..., 2011), может служить для оценки трофического статуса видов, добывающих пищу в древесном ярусе. С другой стороны, значительное (до 5 ‰ по сравнению с опадом) фракционирование  $^{13}\text{C}$  в основании детритных пищевых цепей, связанное преимущественно с деятельностью сапротрофных микроорганизмов (Potapov et al., 2013), позволяет оценить степень участия тех или иных видов в детритных пищевых цепях. Как

известно, многие муравьи являются полифагами, поэтому важно выяснить, из каких пищевых цепей разные виды получают основную долю ресурсов. Кроме того, выраженный вертикальный градиент  $\delta^{13}\text{C}$ , может использоваться для оценки пространственной приуроченности кормовых ресурсов муравьев.

Несмотря на проведенные исследования, до сих пор слабо разработан вопрос, как виды муравьев «делят» нишевое пространство и насколько это разделение устойчиво. Особый интерес представляют взаимоотношения в гильдии доминантов, создающие эффект «муравьиной мозаики» (Ribeiro et al., 2013). Важно оценить, насколько совпадают (расходятся) трофические позиции доминантов и как отстоят от них трофические ниши муравьев других гильдий. Это позволит понять значение трофической дифференциации в сообществах муравьев в эволюционном плане. Имеющиеся изотопные данные свидетельствуют об относительной консервативности трофических ниш муравьев (Gibb, Cunningham, 2011), а значит и о существовании экологических эквивалентов в сообществах муравьев.

Мирмекокомплексы тропических муссонных лесов Южного Вьетнама характеризуются высоким видовым богатством (более 30 видов на  $100\text{ м}^2$ ) и функциональным разнообразием, поэтому представляло интерес описание их структуры на основе изотопной метрики. Это было основной целью исследования. В анализе использованы изотопные подписи 80 видов, обитающих во всех вертикальных ярусах от почвы и подстилки до крон верхнего лесного полога. Это позволило дополнить «изотопную картину сообщества», полученную ранее (Зрянин, 2009) и выявить связь таксономической, пространственной и трофической структуры мирмекокомплексов района исследования.

## Материал и методы

Полевые исследования и сборы муравьев проведены в национальном парке Кат Тьен, а именно – в его южном секторе Нам Кат Тьен (провинция Донг Най, Южный Вьетнам) в период с 2007 по 2010 гг. Климатический тип района исследования – муссонный субэкваториальный с летними дождями. Годовое поступление осадков – 2450 мм, пик влажного сезона приходится на август–сентябрь, среднегодовая температура воздуха –  $+25.4\text{ }^\circ\text{C}$ . В районе исследования распространены тропические муссонные полулистопадные леса с доминированием *Lagerstroemia* spp. в ассоциации с *Dipterocarpaceae* и *Fabaceae* (Blanc et al., 2000). Проведенные ранее эколого-фаунистические исследования муравьев (Зрянин, 2010; Структура ... , 2011) выявили существенные различия в структуре мирмекокомплексов двух типов леса в окрестностях центральной усадьбы: 1) с преобладанием *Lagerstroemia calyculata* Kurz на низких базальтовых грядах и 2) с доминированием *Dipterocarpus alatus* Roxb. на аллювиальных песчаных отложениях р. Донг Най. В пределах этих типов леса были заложены модельные полигоны «Лагерстремия» (Л) и «Приречный» (П), на которых проводилась дальнейшая работа. Дополнительные учеты на деревьях (63 учета в разных пунктах района исследования) позволили охарактеризовать гильдию доминантов («экологических доминантов»: Davidson, 1998).

Муравьи, собранные для изотопного анализа, хранились на ватных слоях и лишь незначительная часть материала – в спирте. Материал, послуживший для оценки накопления тяжелого азота в системе «растение – ложнощитовки – муравьи», был высушен в день сбора с помощью термостата при температуре  $60\text{ }^\circ\text{C}$  и до анализа хранился в сухом виде в герметично закрытых пробирках. Изотопный анализ углерода и азота (определение соотношений  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) проведен на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnigan Delta V Plus в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН. Изотопные подписи определены у 80 видов муравьев, относящихся к 37 родам из 8 подсемейств (всего около 2300 особей).

Учтены также частично опубликованные данные изотопных анализов почвы и опада в пределах модельных полигонов (Структура ... , 2011). Муравьи мелких и средних видов использовались для изотопного анализа целиком, особи крупных видов анализировались по частям (голова, грудь, конечности, брюшко). Изотопная подпись брюшного отдела муравьев существенно отличается от таковой других отделов тела (Tillberg et al., 2006), поэтому она не включалась в расчеты. В случае полиморфных видов использованы данные по малым рабочим (минорам), составляющим большую часть семьи. Изотопные подписи солдат оговариваются специально. Изотопный состав элементов выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (VPDB и атмосферный азот для углерода и азота соответственно),  $\delta$  (‰):  $\delta^n E = [(R_{\text{проба}} - R_{\text{стандарт}})/R_{\text{стандарт}}] \cdot 1000$ , где  $E$  – элемент (C или N),  $n$  – масса более тяжелого (и редкого) изотопа,  $R$  – относительное обилие этого изотопа в анализируемой пробе и в стандарте (Тиунов, 2007). Аналитическая ошибка определения  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  не превышала  $\pm 0.3$  ‰.

Статистическая обработка данных [расчет средних, стандартных отклонений ( $SD$ ), коэффициентов корреляции, проверка достоверности различий средних] и графическое представление изотопных данных выполнены в программе MS Excel.

**Корректировка изотопного состава и определение относительного трофического уровня муравьев.** Местные различия изотопного состава продуцентов, связанные преимущественно с особенностями азотного цикла в почве, отражаются на всех звеньях трофических цепей и требуют корректировки для проведения сравнительного анализа. Подобные различия установлены также для модельных полигонов: значения  $\delta^{15}\text{N}$  почвы, опада и зеленых листьев на модельном полигоне «Л» были выше в среднем на 2.5 ‰ по сравнению с полигоном «П». Так, средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  листьев на полигоне «Л» и «П» были  $2.5 \pm 0.2$  и  $-0.4 \pm 0.3$  ‰ соответственно (Структура ... , 2011). Однако изотопный состав азота в разных растительных субстратах сильно варьировал и наблюдался большой разброс данных в пределах каждого модельного полигона. К тому же на полигоне «Л» обнаружено накопление  $^{15}\text{N}$  с поверхности почвы до глубины 10–20 см примерно на 2 ‰ (Структура ... , 2011). Подобные вариации накладывают существенные ограничения на выбор базового уровня для корректировки  $\delta^{15}\text{N}$ , что показано и в отношении сообществ муравьев (Woodcock et al., 2012), поэтому в настоящей работе корректировка выполнена на основе изотопных подписей нескольких общих для обоих участков видов муравьев. С целью снижения влияния сезонных различий для корректировки взяты выборки муравьев, сделанные примерно в одни и те же сроки (март–апрель 2010 г.). Использованы 7 мас-совых для района исследования видов (табл. 1). Результат, полученный для корректировки  $\delta^{15}\text{N}$  муравьев на полигоне «П» ( $+0.9$  ‰), совпадает с таковым для орибатид и термитов на тех же модельных полигонах (А.В. Тиунов, личное сообщение). Эта величина прибавлена ко всем значениям  $\delta^{15}\text{N}$ , полученным для проб с полигона «Приречный». Различия по  $\delta^{13}\text{C}$  в большинстве случаев оказались недостоверны, поэтому корректировки по изотопному составу углерода не проводились.

Относительный трофический уровень муравьев ( $\lambda$ ) определялся по формуле:  $\lambda = \lambda_0 + (\delta^{15}\text{N} - \delta^{15}\text{N}_0)/\Delta\delta^{15}\text{N}$ , где  $\delta^{15}\text{N}_0$  – изотопный состав «опорного» вида, имеющего известный трофический уровень  $\lambda_0$ , а  $\Delta\delta^{15}\text{N}$  – накопление  $^{15}\text{N}$  на один трофический уровень («трофическое обогащение»: Post et al., 2000) Для насекомых средняя величина трофического обогащения  $^{15}\text{N}$  по работам разных авторов составляет 2.7 ‰ (Тиунов, 2007), а для муравьев – 3 ‰ (Blüthgen, Feldhaar, 2009). Для более точной оценки в нашем исследовании была определена величина  $\Delta\delta^{15}\text{N}$  в 3 трофических комплексах «растение – ложнощитовка – муравей» с муравьями *Dolichoderus thoracicus*, *Cladomyrma sirindhornae* и *Crematogaster modiglianii*. При разных величинах  $\Delta\delta^{15}\text{N}$  между растениями и ложнощитовками, а также между ложнощитовками и муравьями значения рассматриваемого показателя

между растениями и муравьями оказались практически идентичными (2.8 ‰ для *D. thoracicus* и 2.7 ‰ для *C. sirindhornae* и *C. modiglianii*), что вряд ли является простым совпадением. Для дальнейшего расчета  $\lambda$  в качестве опорного вида принят *C. modiglianii* с  $\lambda_0 = 2$ , среднее обогащение на один трофический уровень  $\Delta\delta^{15}\text{N} = 2.8$  ‰. Данный вид является массовым трофобионтом (потребителем пади) в районе исследования, что позволяет рассматривать его как вторичного фитофага и использовать для оценки относительного трофического уровня остальных видов муравьев. Выбор *C. modiglianii* в качестве «опорного» определялся также тем, что этот вид является доминантом в сообществах муравьев района исследования, не специализирован в отношении определенных растений (как *C. sirindhornae* в отношении лиан рода *Sphenodesme*) и не склонен к частым переселениям (как *D. thoracicus*).

**Таблица 1.** Различия величин  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  фоновых видов муравьев на изученных модельных полигонах (МП), использованные для корректировки изотопных подписей

Виды	МП		$\delta$	$\Delta$ (Л – П)	t	p
	Л	П				
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	7	3	$^{15}\text{N}$	1.2	6.15	< 0.001
			$^{13}\text{C}$	0.7	1.71	0.126 n.s.
<i>Crematogaster modiglianii</i>	6	9	$^{15}\text{N}$	0.6	3.21	0.007
			$^{13}\text{C}$	0.4	1.62	0.132 n.s.
<i>Diacamma cf. rugosum</i>	6	14	$^{15}\text{N}$	0.7	3.15	0.006
			$^{13}\text{C}$	0.5	2.64	0.017
<i>Leptogenys processionalis</i>	6	11	$^{15}\text{N}$	1.0	9.36	< 0.001
			$^{13}\text{C}$	-0.2	-2.03	0.060 n.s.
<i>Odontoponera denticulata</i>	15	10	$^{15}\text{N}$	0.8	4.95	< 0.001
			$^{13}\text{C}$	0.3	2.80	0.010
<i>Philidris</i> sp. 1	3	4	$^{15}\text{N}$	1.1	6.17	0.002
			$^{13}\text{C}$	-0.1	-0.54	0.614 n.s.
<i>Polyrhachis armata</i>	6	12	$^{15}\text{N}$	1.0	6.22	< 0.001
			$^{13}\text{C}$	0.3	1.21	0.246 n.s.

*Примечание.* В колонке МП указаны объемы выборок на модельных полигонах «Лагерстремия» (Л) и «Приречный» (П). Разность средних значений  $\delta$  между «Л» и «П» обозначена как  $\Delta$  (Л – П); остальные обозначения стандартны. Для большинства видов различия по  $\delta^{13}\text{C}$  недостоверны (n.s.) (корректировка не требуется). Корректировка для  $\delta^{15}\text{N}$  на «П», рассчитанная как средняя арифметическая соответствующих значений  $\Delta$  (Л – П), составляет +0.9 ‰.

## Результаты

Общий диапазон значений  $\delta^{15}\text{N}$  в изученных мирмекокомплексах составил 8 ‰, что примерно соответствует 3 «изотопным» трофическим уровням. На каждом трофическом уровне выявлены характерные отличия видов по  $\delta^{13}\text{C}$ . Ниже проводится сравнение изотопных подписей муравьев по подсемействам. Номера в квадратных скобках при первом упоминании видов соответствуют номерам этих видов на рис. 1–3 и в табл. 2.

**Таблица 2.** Изотопный состав ( $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$ ), объем выборок (n) и относительный трофический уровень ( $\lambda$ ) изученных видов муравьев

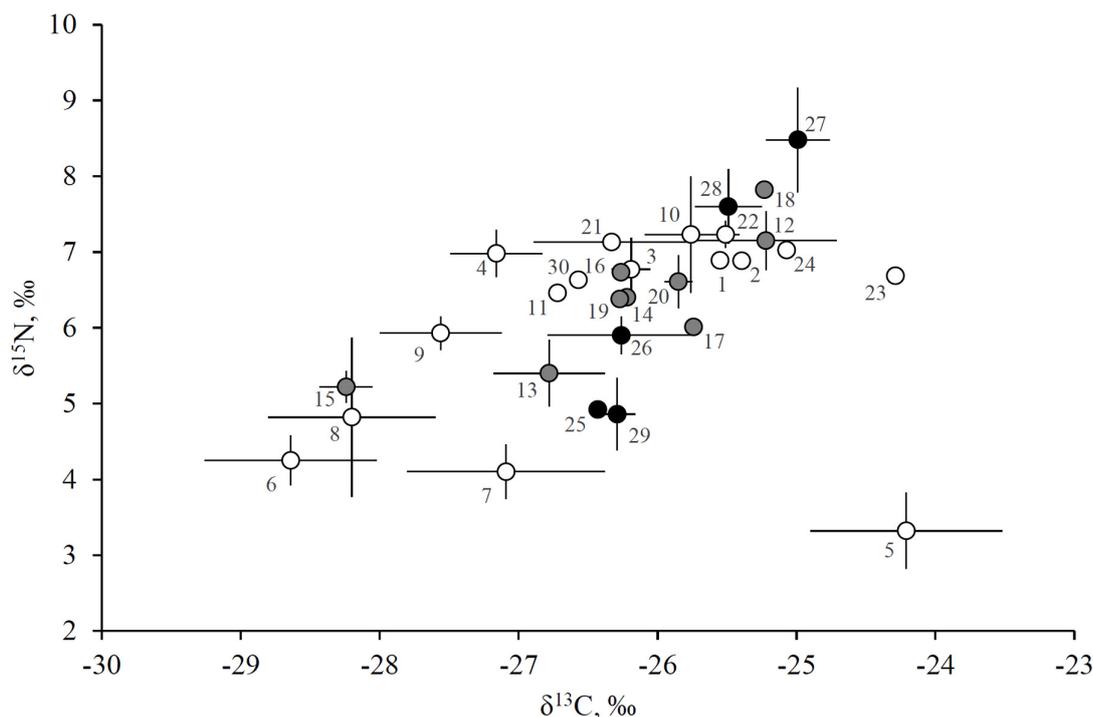
№	Виды	$\delta^{15}\text{N}$ (M $\pm$ SD)	$\delta^{13}\text{C}$ (M $\pm$ SD)	n	$\lambda$
1	<i>Carebara affinis</i> (Jerdon, 1851) [My]	6.9	-25.6	1	2.9
2	<i>Carebara</i> cf. <i>bouvardi</i> (Santschi, 1913)	6.9	-25.4	1	2.9
3	<i>Carebara lignata</i> Westwood, 1840	6.8 $\pm$ 0.4	-26.2 $\pm$ 0.1	4	2.9
4	<i>Carebara pygmaea</i> (Emery, 1887)	7.0 $\pm$ 0.3	-27.2 $\pm$ 0.3	3	3.0
5	<i>Cataulacus granulatus</i> (Latreille, 1802)*	3.3 $\pm$ 0.5	-24.2 $\pm$ 0.7	6	1.6
6	<i>Crematogaster modiglianii</i> Emery, 1900 <sup>D</sup>	4.3 $\pm$ 0.4	-28.5 $\pm$ 0.6	19	2.0
7	<i>Crematogaster sewardi</i> Forel, 1901 <sup>D</sup>	4.1 $\pm$ 0.9	-27.1 $\pm$ 0.7	7	1.9
8	<i>Crematogaster</i> sp. 2 <sup>D</sup>	4.8 $\pm$ 1.1	-28.2 $\pm$ 0.6	7	2.2
9	<i>Dilobocondyla eguchi</i> Bharti ye Kumar, 2013	5.9 $\pm$ 0.2	-27.6 $\pm$ 0.4	3	2.6
10	<i>Lophomyrmex birmanus</i> Emery, 1893*	7.2 $\pm$ 0.8	-25.8 $\pm$ 0.3	12	3.1
11	<i>Myrmecina</i> sp. 1	6.5	-26.7	1	2.8
12	<i>Pheidole</i> cf. <i>biloba</i> (Karavaiev, 1935)	5.4 $\pm$ 0.4	-26.8 $\pm$ 0.4	12	2.4
13	<i>Pheidole binghamii</i> Forel, 1902*	7.2 $\pm$ 0.4	-25.2 $\pm$ 0.5	5	3.0
14	<i>Pheidole dugasi</i> Forel, 1911	6.4	-26.2	2	2.8
15	<i>Pheidole laevithorax</i> Eguchi, 2008	5.2 $\pm$ 0.2	-28.2 $\pm$ 0.2	5	2.3
16	<i>Pheidole planidorsum</i> Eguchi, 2001*	6.7	-26.3	1	2.9
17	<i>Pheidole planifrons</i> Santschi, 1920*	6.0	-25.7	2	2.6
18	<i>Pheidole rinae</i> Emery, 1900*	7.8	-25.2	2	3.3
19	<i>Pheidole rugithorax</i> Eguchi, 2008	6.4	-26.3	2	2.7
20	<i>Pheidole tjibodana</i> Forel, 1905	6.6 $\pm$ 0.3	-25.9 $\pm$ 0.1	3	2.8
21	<i>Pheidologeton diversus</i> (Jerdon, 1851)	7.1 $\pm$ 0.1	-26.3 $\pm$ 0.6	3	3.0
22	<i>Proatta butteli</i> Forel, 1912	7.2 $\pm$ 0.2	-25.5 $\pm$ 0.1	4	3.1
23	<i>Strumigenys feae</i> Emery, 1895	6.7	-24.3	1	2.9
24	<i>Sylophopsis</i> cf. <i>australica</i> (Forel, 1907)	7.0	-25.1	2	3.0
25	<i>Tetramorium flavipes</i> Emery, 1893	5.9 $\pm$ 0.3	-26.3 $\pm$ 0.5	11	2.6

№	Виды	$\delta^{15}\text{N}$ (M $\pm$ SD)	$\delta^{13}\text{C}$ (M $\pm$ SD)	n	$\lambda$
26	<i>Tetramorium inglebyi</i> Forel, 1902	8.5 $\pm$ 0.7	-25.0 $\pm$ 0.2	3	3.5
27	<i>Tetramorium kraepelini</i> Forel, 1905*	7.6 $\pm$ 0.5	-25.5 $\pm$ 0.2	5	3.2
28	<i>Tetramorium</i> cf. <i>pacificum</i> Mayr, 1870	4.9	-26.4	1	2.2
29	<i>Tetramorium</i> sp. 1	4.9 $\pm$ 0.5	-26.3 $\pm$ 0.1	3	2.2
30	<i>Vollenhovia</i> sp. 1	6.6	-26.6	2	2.8
31	<i>Anoplolepis gracilipes</i> (F. Smith, 1857)* [Fo]	6.3 $\pm$ 0.5	-26.2 $\pm$ 0.6	11	2.7
32	<i>Camponotus auriventris</i> Emery, 1889	3.4 $\pm$ 0.3	-26.1 $\pm$ 0.4	10	1.7
33	<i>Camponotus</i> cf. <i>bedoti</i> Emery, 1893	1.7 $\pm$ 0.4	-27.6 $\pm$ 0.3	3	1.1
34	<i>Camponotus irritans pallidus</i> (F. Smith, 1858)	2.4 $\pm$ 0.3	-25.7 $\pm$ 0.3	3	1.3
35	<i>Camponotus</i> cf. <i>mitis</i> (F. Smith, 1858)*	2.6 $\pm$ 0.2	-25.8 $\pm$ 0.4	15	1.4
36	<i>Camponotus nicobarensis</i> Mayr, 1865	2.9	-25.9	2	1.5
37	<i>Camponotus rufifemur</i> Emery, 1901	3.5 $\pm$ 0.2	-26.9 $\pm$ 0.3	5	1.7
38	<i>Camponotus saundersi</i> Emery, 1889	2.9 $\pm$ 0.3	-28.8 $\pm$ 1.0	5	1.5
39	<i>Camponotus</i> sp. D	2.2 $\pm$ 0.5	-24.3 $\pm$ 0.4	11	1.2
40	<i>Camponotus vitreus</i> (F. Smith, 1868)*	2.7 $\pm$ 0.4	-27.3 $\pm$ 0.5	5	1.4
41	<i>Cladomyrma sirindhornae</i> Jaitrong et al., 2013	5.8 $\pm$ 0.2	-26.6 $\pm$ 0.4	3	2.5
42	<i>Lepisiota rothneyi</i> (Forel, 1894)	4.3 $\pm$ 0.1	-26.6 $\pm$ 0.2	5	2.0
43	<i>Nylanderia picta</i> Wheeler, 1927*	5.8 $\pm$ 1.1	-25.7 $\pm$ 0.6	11	2.5
44	<i>Oecophylla smaragdina</i> (Fabricius, 1775)	5.2 $\pm$ 0.6	-25.1 $\pm$ 0.3	9	2.3
45	<i>Paraparatrechina</i> sp. 1*	6.7	-26.5	1	2.9
46	<i>Polyrhachis armata</i> (Le Guillou, 1842)*	3.2 $\pm$ 0.4	-27.0 $\pm$ 0.5	12	1.6
47	<i>Polyrhachis exercita rastrata</i> Emery, 1889	3.8 $\pm$ 0.3	-26.4 $\pm$ 0.6	4	1.8
48	<i>Polyrhachis</i> cf. <i>fruhstorferi</i> Emery, 1898	1.8 $\pm$ 0.4	-28.3 $\pm$ 0.4	11	1.1
49	<i>Polyrhachis illaudata</i> Walker, 1863*	3.6 $\pm$ 0.4	-26.5 $\pm$ 0.7	10	1.7
50	<i>Polyrhachis saevissima</i> F. Smith, 1860	2.5 $\pm$ 0.3	-27.5 $\pm$ 0.3	8	1.3
51	<i>Prenolepis</i> sp. 1	6.3	-26.1	1	2.7
52	<i>Prenolepis</i> sp. 2	6.4 $\pm$ 0.0	-25.5 $\pm$ 0.2	3	2.7
53	<i>Pseudolasius silvestrii</i> Wheeler, 1927	6.7	-24.6	2	2.9
54	<i>Pseudolasius</i> sp. 1	6.8 $\pm$ 0.2	-24.9 $\pm$ 0.2	5	2.9
55	<i>Dolichoderus sulcaticeps</i> (Mayr, 1870) [Do]	4.2 $\pm$ 0.6	-30.4 $\pm$ 0.7	4	2.0
56	<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith, 1860) <sup>D</sup>	4.4 $\pm$ 0.6	-27.4 $\pm$ 0.7	5	2.0

№	Виды	$\delta^{15}\text{N}$ (M $\pm$ SD)	$\delta^{13}\text{C}$ (M $\pm$ SD)	n	$\lambda$
57	<i>Philidris</i> sp. 1 <sup>D</sup>	4.6 $\pm$ 0.6	-27.3 $\pm$ 0.9	17	2.1
58	<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius, 1793)*	6.9 $\pm$ 1.8	-23.8 $\pm$ 1.9	5	2.9
59	<i>Tapinoma</i> sp. 1	2.1	-28.3	1	1.2
60	<i>Technomyrmex</i> sp. 1	5.6 $\pm$ 0.4	-25.1 $\pm$ 0.9	4	2.5
61	<i>Technomyrmex</i> sp. A	1.5	-25.7	2	1.0
62	<i>Diacamma longitudinale</i> Emery, 1889 [Po]	5.8 $\pm$ 0.4	-26.9 $\pm$ 0.6	20	2.5
63	<i>Diacamma cf. rugosum</i> (Le Guillou, 1840)*	6.6 $\pm$ 0.4	-26.3 $\pm$ 0.5	13	2.8
64	<i>Ectomyrmex annamitus</i> (Andre, 1892)	7.6 $\pm$ 0.4	-25.2 $\pm$ 0.4	9	3.2
65	<i>Ectomyrmex astutus</i> (F. Smith, 1858)	7.2 $\pm$ 0.6	-25.0 $\pm$ 0.2	3	3.0
66	<i>Ectomyrmex leeuwenhoekii</i> (Forel, 1886)*	7.1 $\pm$ 0.3	-24.8 $\pm$ 0.6	12	3.0
67	<i>Ectomyrmex lobocarenum</i> (Xu, 1995)	7.1 $\pm$ 0.5	-25.5 $\pm$ 0.5	21	3.0
68	<i>Hypoponera</i> sp. 1*	8.0 $\pm$ 0.3	-25.1 $\pm$ 0.1	3	3.3
69	<i>Hypoponera</i> sp. 2	7.3 $\pm$ 0.1	-25.5 $\pm$ 0.3	3	3.1
70	<i>Leptogenys kitteli</i> (Mayr, 1870)*	8.2 $\pm$ 0.5	-25.3 $\pm$ 0.3	10	3.4
71	<i>Leptogenys processionalis</i> (Jerdon, 1851)*	7.0 $\pm$ 0.6	-24.8 $\pm$ 0.4	14	3.0
72	<i>Leptogenys</i> sp. A	9.6 $\pm$ 0.2	-25.8 $\pm$ 0.2	7	3.9
73	<i>Odontoponera denticulata</i> (F. Smith, 1858)*	6.3 $\pm$ 0.5	-25.7 $\pm$ 0.4	28	2.7
74	<i>Aenictus gracilis</i> Emery, 1893 [Dr]	5.6 $\pm$ 0.5	-26.1 $\pm$ 0.3	4	2.5
75	<i>Cerapachys cf. fragosus</i> (Roger, 1862)	9.4	-25.3	2	3.8
76	<i>Cerapachys sulcinodis</i> Emery, 1889	8.1 $\pm$ 0.3	-26.3 $\pm$ 1.1	7	3.4
77	<i>Gnamptogenys binghamii</i> (Forel, 1990) [Ec]	6.0 $\pm$ 0.4	-25.9 $\pm$ 0.3	4	2.6
78	<i>Discothyrea</i> sp. 1 [Pr]	6.8	-26.4	2	2.9
79	<i>Tetraponera allaborans</i> (Walker, 1859)* [Ps]	4.2 $\pm$ 0.2	-25.3 $\pm$ 0.4	4	2.0
80	<i>Tetraponera binghami</i> (Forel, 1902)	2.6 $\pm$ 0.6	-27.7 $\pm$ 0.4	10	1.4

*Примечание.* Виды в пределах подсемейств перечислены в алфавитном порядке, коды подсемейств даны рядом с первым видом каждого подсемейства в квадратных скобках: My – Myrmicinae, Fo – Formicinae, Do – Dolichoderinae, Po – Ponerinae, Dr – Dorylinae, Ec – Ectatomminae, Pr – Proceratiinae, Ps – Pseudomyrmicinae. Номера видов в первой колонке соответствуют таковым на рис. 1–3, а также использованы в тексте. Для диморфных и полиморфных видов указаны значения миноров. Индексом <sup>D</sup> после названия вида обозначены доминанты, звездочкой (\*) – фоновые виды в изученных мирмекокомплексах.

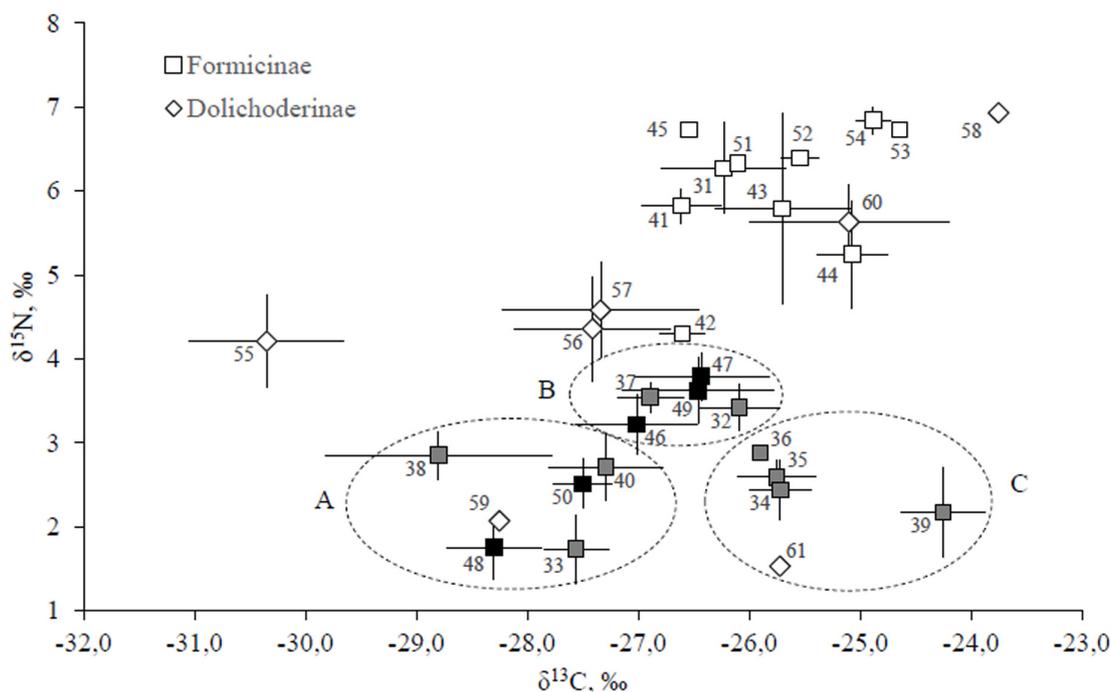
**Изотопный состав азота и углерода у муравьев подсемейства *Myrmicinae*** (рис. 1, табл. 2). Выделяются виды *Crematogaster* [6–8] со сравнительно низкими величинами  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  и *Cataulacus granulatus* [5] с низким значением  $\delta^{15}\text{N}$ , но высоким  $\delta^{13}\text{C}$ . Среди видов *Pheidole* и *Tetramorium* отмечаются существенные различия в изотопных подписях. Ближе к основанию пищевых цепей располагаются *Ph. laevithorax* [15], *Ph. cf. biloba* [12], *Tetramorium* sp. 1 [29] и *T. cf. pacificum* [28], причем первый из этих видов занимает явно обособленную трофическую нишу, о чем говорит низкое значение  $\delta^{13}\text{C}$  ( $< -28\text{‰}$ ). Это один из немногих видов *Pheidole*, который в районе исследования связан с нижним древесным подъярусом, где он, вероятно, и фуражирует. Более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  у *Ph. rinae* [18], *T. kraepelini* [27] и, особенно, *T.inglebyi* [26] на полигоне «Л» можно объяснить получением азотного бюджета из детритных пищевых цепей в почве, где содержание  $^{15}\text{N}$  выше. Интересно отметить различие в диапазонах изотопных подписей у 4 изученных представителей рода *Carebara* (sensu: Ward et al., 2015) [1–4] и *Pheidologeton diversus* [21]. По средним значениям  $\delta^{15}\text{N}$  рабочих муравьев (миноров) этот диапазон составил всего  $0.3\text{‰}$  ( $6.8\text{--}7.1\text{‰}$ ), тогда как по  $\delta^{13}\text{C}$  он оказался  $1.7\text{‰}$  ( $-27.2 \dots -25.4\text{‰}$ ), т.е. почти в 6 раз больше. У солдат и миноров *C. pygmaea* (= *Pheidologeton pygmaeus*) [4] и *Ph. diversus* разница средних  $\delta^{13}\text{C}$  превысила  $2\text{‰}$  ( $-29.1$  и  $-27.2\text{‰}$  соответственно у первого вида,  $-24.0$  и  $-26.3\text{‰}$  – у второго). Это может свидетельствовать о существенных межвидовых и внутривидовых вариациях источников питания, что сочетается с номадным образом жизни данных видов. В целом для подсемейства можно констатировать более или менее постепенный (без существенных разрывов) переход по трофическим уровням, что определяется разнообразием трофических позиций видов *Pheidole* и *Tetramorium*, составляющих значительную часть сообществ муравьев тропического леса. Кроме того, просматривается прямая зависимость между значениями  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$ . При исключе-



**Рис. 1.** Изотопные подписи муравьев подсемейства *Myrmicinae*: для каждого вида показаны средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  и стандартные отклонения ( $n = 3\text{--}19$ ). Серые кружки приняты для *Pheidole* (9 видов), черные кружки – для *Tetramorium* (5 видов). Названия видов по соответствующим номерам приведены в табл. 2.

нии позиции *C. granulatus* корреляционная связь становится тесной ( $r = 0.7$ ). Трофический статус последнего вида требует специального обсуждения, что будет сделано ниже.

**Изотопный состав азота и углерода у муравьев подсемейств Formicinae и Dolichoderinae** (рис. 2, табл. 2). В отношении муравьев подсемейства Formicinae следует говорить о 2 пулах видов, занимающих разные трофические уровни. Причем первый из них ( $\delta^{15}\text{N} = 1.7\text{--}3.8\text{‰}$ ;  $\lambda = 1.1\text{--}1.8$ ) образуют исключительно виды Camponotini (в данном случае *Camponotus* и *Polyrhachis*). Важно подчеркнуть величину диапазона  $\delta^{13}\text{C}$  у этих видов. В изученных биотопах по средним значениям он составил  $4.5\text{‰}$  ( $-28.8\text{...}-24.3\text{‰}$ ), что свидетельствует о явном расхождении трофических ниш представителей данной трибы. В рассматриваемом пуле видов условно можно выделить 3 изотопные группы (см. рис. 2). Группу А образуют сравнительно мелкие виды *Camponotus saundersi* [38], *C. vitreus* [40] (оба из подрода *Colobopsis*) и *C. cf. bedoti* [33] (подрод *Myrmambilis*), а также *Polyrhachis saevissima* [50] и *P. cf. fruhstorferi* [48], связанные с нижним древесным подъярусом («древесно-кустарниковый комплекс»: Zakharov, 1990). Низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$  близкие к таковым СЗ растений (около  $-28\text{‰}$ ) свидетельствуют о том, что перечисленные виды находятся в основании пищевых цепей, начинающихся на этих растениях, и вполне вероятно потребляют пасть и/или экстрафлоральный нектар. Группу В образуют наиболее крупные в районе исследования виды *Camponotus* (*C. auriventris* [32] и *C. rufifemur* [37]) и достаточно крупные *Polyrhachis armata* [46], *P. illaudata* [49] и *P. exercita rastrata* [47]. Последний вид и *C. auriventris* сооружают гнезда в почве, но все виды второй группы используют как наземный, так и древесный ярус для фуражировки. Более высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-27\text{...}-26\text{‰}$ ) у этих видов можно объяснить потреблением части углерода из детритных пищевых цепей. Наконец, в группе С, образованной видами подрода *Tanaemyr-*



**Рис. 2.** Изотопные подписи муравьев подсемейства Formicinae и Dolichoderinae: для каждого вида показаны средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  и стандартные отклонения ( $n = 3\text{--}15$ ) (кроме вида 58). Серые квадраты приняты для *Camponotus* (9 видов), черные квадраты – для *Polyrhachis* (5 видов). Эллипсы ограничивают 3 изотопные группы (А–С), условно выделенные для Camponotini. Названия видов по соответствующим номерам приведены в табл. 2.

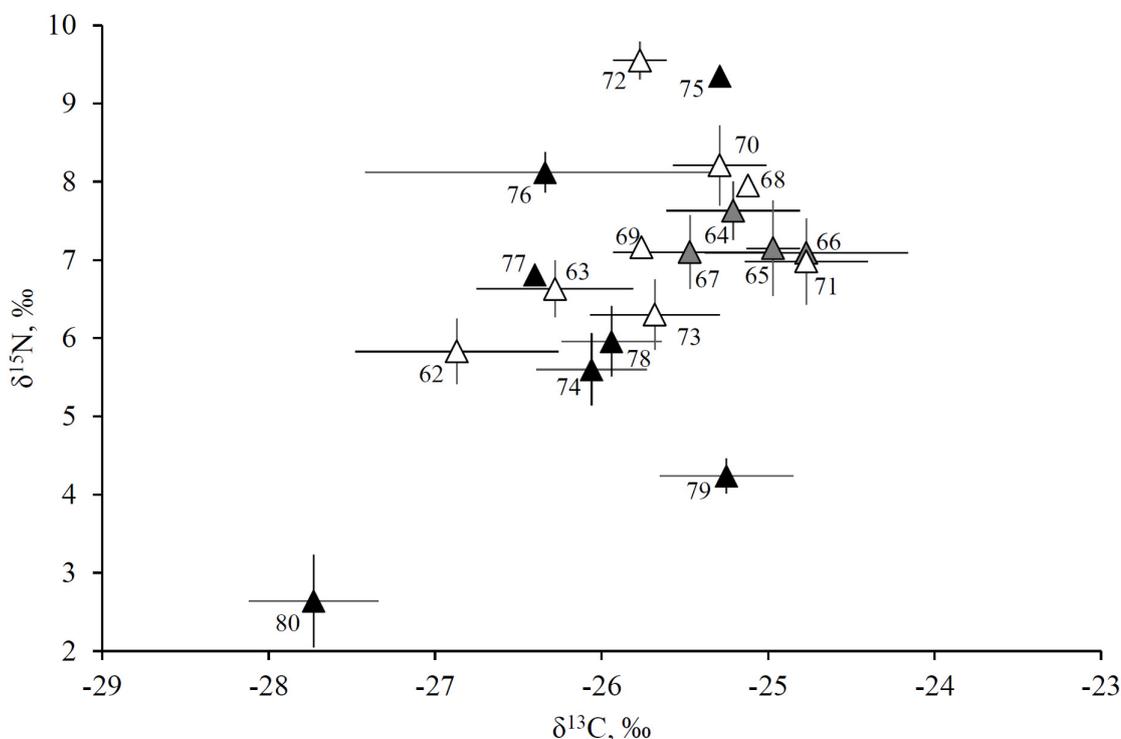
*mex* (*Camponotus* sp. D [39], *C. irritans pallidus* [34], *C. cf. mitis* [35] и *C. nicobarensis* [36]) наблюдаются самые высокие значения  $\delta^{13}\text{C}$  ( $> -26\text{‰}$ ), в то время как значения  $\delta^{15}\text{N}$  остаются на уровне группы А. Это может свидетельствовать о большом значении детритных пищевых цепей в питании данных видов, т.е. эти муравьи используют преимущественно другой источник энергии (углерода) по сравнению с видами первой группы.

Второй пул видов Formicidae ( $\delta^{15}\text{N} = 4.3\text{--}6.8\text{‰}$ ;  $\lambda = 2.5\text{--}2.9$ ) образуют преимущественно виды из родовой группы *Prenolepis* (по 2 вида *Prenolepis* [51, 52] и *Pseudolasius* [53, 54], *Paraparatrechina* sp. 1 [45] и *Nylanderia picta* [43]). Они фуражируют преимущественно на поверхности почвы, а муравьи рода *Pseudolasius* являются геобионтами. С древесным ярусом связаны *Paraparatrechina* sp. 1 (часто заселяет эпифитные папоротники *Asplenium nidus* L.) и *Cladomyrma sirindhornae* [41] (вид облигатно связан с лианами рода *Sphenodesme*). По изотопному составу углерода эти виды оказались смещенными в сторону дендробионтов. В целом для подсемейства за счет видов *Tanaemyrmex* корреляция между  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  оказывается невысокой ( $r = 0.5$ , без *Tanaemyrmex* –  $r = 0.8$ ).

Из 20 видов Dolichoderinae, выявленных в районе исследования (Структура ... , 2011), изотопный состав определен для 7 видов. Этого оказалось достаточно, чтобы установить существенный диапазон  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ , который, вероятно, отражает общую картину для подсемейства. Изученные виды можно разделить на группу из 2 представителей рода *Dolichoderus* [55, 56] и *Philidris* sp. 1 [57] и на 2 пары видов *Tapinoma* и *Technomyrmex* с принципиально разными изотопными подписями. В отношении последних 2 родов просматривается аналогия с разделением Formicidae на 2 пула видов (см. выше). На нижнем трофическом уровне находятся *Tapinoma* sp. 1 [59] и *Technomyrmex* sp. А (*albipes* gr.) [61], связанные преимущественно с древесным ярусом. Вторую пару образуют *Tapinoma melanocephalum* [58] и *Technomyrmex* sp. 1 (*bicolor* gr.) [60], которые осваивают наземный ярус, хотя *T. melanocephalum* часто заселяет подходящие полости на деревьях (Зрянин, 2013). Этот инвазивный вид демонстрирует необычно высокое для Dolichoderinae значение  $\delta^{15}\text{N}$  ( $6.9 \pm 1.8\text{‰}$ ), что согласуется с данными других авторов (Blüthgen et al., 2003; Pfeiffer et al., 2013).

**Изотопный состав азота и углерода у муравьев остальных подсемейств** (рис. 3, табл. 2). Виды Ponerinae, Dorylinae (sensu Brady et al., 2014), Ectatomminae и Proceratiinae образуют общую изотопную группу зоофагов с разной степенью специализации. Это вполне закономерно и неоднократно подтверждено как прямыми наблюдениями, так и с помощью изотопных методов. Более низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  ( $5.6\text{--}6.6\text{‰}$ ) установлены для 2 видов *Diacamma* [62, 63], *Gnamptogenys binghamii* [77], *Aenictus gracilis* [74] и *Odontoponera denticulata* [73]. Все перечисленные виды (кроме *Ae. gracilis*) отмечались на углеводных кормушках. Данный факт дополнительно свидетельствует о широком диапазоне пищевых ресурсов, потребляемых этими муравьями. Для легионера *Ae. gracilis* известна специализация на видах муравьев с низким содержанием  $^{15}\text{N}$ , например *Technomyrmex* и *Crematogaster* (Hirosawa et al., 2000). Более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$  ( $6.8\text{--}9.6\text{‰}$ ) выявлены для видов *Cerapachys*, *Discothyrea* sp. 1, *Ectomyrmex*, *Hypoponera* и *Leptogenys*. В пределах родов Ponerinae установлено, что более мелкие виды демонстрируют достоверно более высокие значения  $\delta^{15}\text{N}$ . Например, более мелкий вид *E. annamitus* [64] достоверно отличался по этому показателю от более крупных *E. leeuwenhoekii* [66] и *E. lobocarensis* [67] ( $F_{2,39} = 8.5$ ;  $p < 0.001$ ), а *Leptogenys* sp. А [72] от *L. kitelli* [70] и *L. processionalis* [71] ( $F_{2,28} = 75$ ;  $p < 0.001$ ). Для изученных видов *Cerapachys* недостаточно данных для проверки достоверности различий, но и в данном случае у мелкого *C. cf. fragosus* [75] значение  $\delta^{15}\text{N}$  оказалось выше, чем у более крупного *C. sulcinodis* [76] ( $9.4$  и  $8.1\text{‰}$  соответственно). Зафиксированный тренд может быть связан с преимущественным использованием мелкими и крупными видами разных пулов азота (соответственно подземного и наземного), по-разному обогащенных тяжелым изотопом (Hyodo et al., 2008).

Из 7 выявленных в районе исследования видов *Tetraponera* (Pseudomyrmecinae) изотопный состав азота и углерода определен для 2 – *T. allaborans* [79] и *T. binghami* [80]. Второй вид облигатно связан с бамбуком (Schellerich-Kaaden, 2001) и вероятно этим объясняются его более низкие значения дельты по обоим изотопам ( $\delta^{15}\text{N} = 2.6 \text{ ‰}$ ;  $\delta^{13}\text{C} = -27.7 \text{ ‰}$ ) в сравнении с *T. allaborans* ( $\delta^{15}\text{N} = 4.2 \text{ ‰}$ ;  $\delta^{13}\text{C} = -25.3 \text{ ‰}$ ). Изотопная подпись *T. allaborans* оказалась очень сходна с таковыми *Cataulacus granulatus* и видов *Tanaemyrmex*. Таким образом, эти виды образуют общую изотопную группу.



**Рис. 3.** Изотопные подписи муравьев подсемейства Ponerinae (белые и серые треугольники) и остальных подсемейств (черные треугольники): для каждого вида показаны средние значения  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  и стандартные отклонения ( $n = 3-28$ ). Серые треугольники приняты для *Ectomyrmex* (4 вида). Названия видов по соответствующим номерам приведены в табл. 2.

**Трофическая дифференциация доминантов.** В изученных мирмекокомплексах существует представительная группа (гильдия) доминантов, которые имеют высокую численность, образуют поликалические семьи на деревьях и контролируют находящиеся здесь кормовые ресурсы (колонии трофобионтов), охраняя их от других муравьев. К числу доминантов относятся *Philidris* sp. 1, *Dolichoderus thoracicus*, *Crematogaster modiglianii*, *C. sewardi* и *Crematogaster* sp. 2. Еще один потенциальный доминант древесного яруса – *Oecophylla smaragdina* – в районе исследования связан преимущественно с окраинами леса, бамбучниками и плантациями. В результате проведенных учетов на деревьях в отношении доминантов установлено: 1) виды *Crematogaster* и *Philidris* sp. 1 предпочитают заселять деревья разных подъярусов (*Crematogaster* – преимущественно нижнего, *Philidris* sp. 1 – верхнего); 2) при высоком обилии *Philidris* sp. 1 в биотопе не встречаются *C. sewardi* и *D. thoracicus*, а *C. modiglianii* часто отмечается в парабiose с *Camponotus rufi-*

*femur*. В 63 учетах *Philidris* sp. 1 отмечен 47 раз, *C. modiglianii* – 43, *Crematogaster* sp. 2 – 33, *D. thoracicus* – 26 и *C. sewardi* – 14.

Анализ изотопного состава азота и углерода доминантов выявил, что они образуют вполне обособленную изотопную группу в сообществе муравьев. Диапазон  $\delta^{15}\text{N}$  для нее составил от  $4.1 \pm 0.4$  до  $4.8 \pm 1.1$  ‰, диапазон  $\delta^{13}\text{C}$  – от  $-28.5 \pm 0.6$  до  $-27.1 \pm 0.7$  ‰. Наиболее близкие изотопные подписи по углероду установлены для *Philidris* sp. 1, *D. thoracicus* и *C. sewardi* ( $F_{2.26} = 0.30$ ;  $p = 0.7$ ). Возможно, сходные требования к трофическим ресурсам приводят эти виды к конкурентному исключению. Изотопный состав углерода двух других видов *Crematogaster* и *Philidris* sp. 1 свидетельствует о расхождении их трофических ниш ( $F_{2.40} = 12.0$ ;  $p < 0.001$ ). Наряду с отмеченными выше стациальными предпочтениями, это позволяет им сосуществовать в одном сообществе. Трофические ниши остальных фоновых видов сообщества муравьев достаточно четко отстоят от трофических ниш доминантов, что выявляется анализом изотопного состава азота и углерода. Особенно важно это подчеркнуть в отношении видов (Camponotini и ряд других), обитающих в древесном ярусе вместе с доминантами. Вероятно, дифференциация трофических ниш доминантов и подчиненных видов является эволюционным механизмом ухода от конкуренции.

### Обсуждение

В работах по трофической структуре сообществ муравьев на основе изотопной метрики до сих пор использовалось в основном отношение  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  (см.: Pfeiffer et al., 2013). Считается, что изотопная подпись по азоту более информативна (Blüthgen et al., 2003; Fiedler et al., 2007, но см.: Davidson, Cook, 2008), однако добавление в анализ изотопных подписей по углероду дает очень ценную дополнительную информацию по разделению ресурсов (базовых источников энергии) на разных трофических уровнях. В принципе это позволяет рассматривать сообщество муравьев в изотопных координатах подобно тому, как это делается на основе морфологических или других признаков с известным или предполагаемым функциональным значением. Причем если для насыщенных гильдий почвенно-подстилочных видов большей предсказательной силой обладают морфологические данные (Brandão et al., 2012), то для муравьев, находящихся ближе к основанию пищевых цепей, такую роль могут выполнять изотопные подписи. В изученных мирмекокомплексах диапазон значений  $\delta^{13}\text{C}$  у видов нижних трофических уровней ( $\lambda = 1.0\text{--}2.0$ ) превысил 6 ‰, тогда как на более высоких уровнях ( $\lambda > 2.5$ ), которые включают 46 обследованных видов (без учета *Tapinoma melanocephalum*), он оказался почти в 2 раза ниже (3.3 ‰). Сам этот факт является закономерным следствием интеграции трофических цепей на верхних уровнях, однако причины широкого диапазона  $\delta^{13}\text{C}$  у муравьев на нижних трофических уровнях не вполне ясны.

Установлено, что многие муравьи с бедным в отношении белков рационом обладают эндосимбиотическими бактериями (внутриклеточными или полостными), которые поддерживают метаболизм своих хозяев, например синтезируют незаменимые аминокислоты (обзор: Zientz et al., 2005). У всех изученных до сих пор видов Camponotini в бактериоцитах средней кишки обнаружены внутриклеточные симбионты *Blochmannia* (Feldhaar et al., 2007), специфичные для разных родов и подродов (Wernegreen et al., 2009). Бактерии отряда Rhizobiales найдены в родах *Tetraponera*, *Cataulacus* и некоторых других с низкими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  (Russell et al., 2009). В разных видовых группах *Tetraponera* спектр эндосимбионтов оказался также различным; в частности, в группе *T. allaborans* были найдены энтеробактерии, родственные *Blochmannia* (Stoll et al., 2007). Муравьи-хозяева способны добывать все необходимые пищевые объекты, однако эндосимбионты могут давать им существенные преимущества при освоении ниш (Feldhaar et al., 2007).

При этом разные симбионты, вероятно, дают своим хозяевам неодинаковые возможности, позволяя некоторым из них использовать даже малопригодные источники пищи, в т.ч. экскременты птиц. В отношении видов с низкими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  возникает важный вопрос, какие из них получают азотный бюджет из растительных выделений, включая выделения трофобионтов, а какие за счет полифагии с последующей переработкой азота (Davidson, Cook, 2008).

Выше был показан значительный диапазон значений  $\delta^{13}\text{C}$  у видов *Camponotini* в изученных мирмекокомплексах, что позволяет условно разделить их на 3 изотопные группы. Можно предполагать, что в группе С (виды *Tanaemyrmex*) (к которой примыкают *C. granulatus*, *Tetraoponera allaborans* и *Technomyrmex* sp. A) с высокими значениями  $\delta^{13}\text{C}$  (–25.9...–24.2 ‰), характерными для сапрофагов (Структура ... , 2011), происходит значительная трансформация потребленной пищи эндосимбионтами. Данное обстоятельство увеличивает спектр возможных местообитаний муравьев, и они широко распространены в районе исследования. Массовый вид этой группы *Camponotus* cf. *mitis* чаще других заселял искусственные полости в субпессимальных условиях лагерстремиевого леса (Зрянин, 2013). В изотопной группе А, к которой примыкают *T. binghami* и *Tapinoma* sp. 1, наиболее вероятно азотный бюджет муравьи получают из растительных выделений непосредственно или через падь Hemiptera. Это может накладывать ограничения на распространение муравьев, привязывая их к определенным растениям. Соответственно их представленность на модельном полигоне «П» с более разнообразным растительным сообществом была выше, чем на «Л». Изотопная группа В занимает промежуточное положение как по включенности в цепи питания разного типа (пастбищные и детритные), так и по представленности в сообществах. Фоновыми видами этой группы в сообществах являются *Polyrhachis armata* и *P. illaudata*, которые также активно занимали предоставленные искусственные полости.

В отношении остальной части сообщества, связанной с более высокими трофическими уровнями, изотопные данные становятся менее интерпретируемыми, однако и здесь выделяются как минимум 2 важных момента. Во-первых, группа доминантов (*Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 2, *C. modiglianii*, *C. seawardi*, *Dolichoderus thoracicus*) занимает весьма ограниченную изотопную область, смещенную по  $\delta^{13}\text{C}$  влево (изотопная позиция трофобионтов). Среди них складываются наиболее напряженные отношения вплоть до конкурентного исключения. Так, на модельном полигоне «П» при высоком обилии *Philidris* sp. 1 за все время исследования не отмечали *C. seawardi* и *D. thoracicus*. Во-вторых, просматривается отмеченный ранее эффект: с повышением трофического уровня муравьев уменьшается диапазон значений  $\delta^{13}\text{C}$ , который сдвигается вправо. Здесь не берутся в расчет отдельные виды с высокой изменчивостью изотопной подписи и ведущие по существу номадный образ жизни (*Carebara* spp., *Pheidologeton diversus*, *Cerapachys sulcinodis*). Увеличение значений  $\delta^{13}\text{C}$  может быть связано с преобладанием углерода почвы и опада из детритных пищевых цепей (в среднем –26 ‰) в питании муравьев.

Изотопные подписи большинства видов почвенно-подстилочного и наземного ярусов значительно перекрываются, однако их сосуществование базируется на значительных морфологических (в т.ч. размерных) и этологических различиях. Максимальное таксономическое разнообразие муравьев (на уровне родов и подсемейств) сосредоточено в почве и подстилке тропического леса, которые эволюционно раньше осваивались муравьями благодаря обильной кормовой базе в виде различных беспозвоночных (Hölldobler, Wilson, 1990). Появление представительного комплекса дендробионтов (в т.ч. доминантов), базирующихся на пади Hemiptera, произошло эволюционно позднее. Поскольку доминанты благодаря обилию и агрессивному поведению часто охраняют своих трофобионтов, потребовался компромисс между стратегиями доминантов и субдоминантов (прежде всего

Camponotini). Вероятно, эндосимбионты сыграли при этом важную роль. Мощная диверсификация муравьев трибы Camponotini (только в роде *Camponotus* насчитывается более 1000 видов) также во многом связана с их эндосимбионтами, которые увеличивают конкурентоспособность при освоении ниш.

### Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность заведующему лабораторией почвенной зоологии и общей энтомологии ИПЭЭ РАН, д.б.н. А.В. Тиуну, который увлек меня проблемами изотопной экологии, лично собрал часть мирмекологического материала, руководил проведением изотопных анализов в Центре коллективного пользования ИПЭЭ и оказывал постоянную помощь при обсуждении всех вопросов, касающихся темы исследования. Я благодарен сотруднику названной лаборатории, к.б.н. Е.Э. Семениной за подготовку и проведение изотопных анализов, ставших основой для написания данной статьи. Я также признателен руководству Южного отделения Российско-Вьетнамского тропического центра за организацию исследований на территории национального парка Кат Тьен.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01824.

### Литература

- Зрянин В. А. 2009. Структура сообщества муравьев муссонного тропического леса (Южный Вьетнам). *Муравьи и защита леса: Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума*. Н. Новгород: 166–170.
- Зрянин В. А. 2010. Анализ локальной фауны муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Южного Вьетнама. *Зоологический журнал*, **89**(12): 1477–1490.
- Зрянин В. А. 2013. Разделение ресурсов и функциональные группы муравьев в древесном ярусе тропического леса. *Муравьи и защита леса: Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума*. М.: 170–175.
- Структура и функции почвенного населения муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, южный Вьетнам)*. 2011. Тиунов А.В. (ред.). М.: КМК. 277 с.
- Тиунов А. В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях. *Известия РАН. Серия биологическая*, **4**: 475–489.
- Blanc L., Maury-Lechon G., Pascal J.-P. 2000. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: an analysis of the successional trends. *Journal of Biogeography*, **27**: 141–157.
- Blüthgen N., Gebauer G., Fiedler K. 2003. Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia*, **137**: 426–435.
- Blüthgen N., Feldhaar H. 2009. Food and shelter: how resources influence ant ecology. Lach L., Parr C.L., Abbot K.L. (Eds). *Ant ecology*. Oxford: Oxford University Press: 115–136.
- Brady S.G., Fisher B.L., Schultz T.R., Ward P.S. 2014. The rise of army ants and their relatives: diversification of specialized predatory doryline ants. *BMC Evolutionary Biology*, **14**: 93.
- Brandão C.R.F., Silva R.R., Delabie J.H.C. 2012. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. Panizzi A.R., Parra J.R.P. (Eds). *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*. Boca Raton, FL: CRS Press: 213–236.
- Bution M.L., Caetano F.H. 2008. Ileum of the *Cephalotes* ants: a specialized structure to harbor symbiont microorganisms. *Micron*, **39**: 897–909.
- Davidson D.W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**: 484–490.
- Davidson D.W. 2005. Ecological stoichiometry of ants in a New World rain forest. *Oecologia*, **142**: 221–231.

- Davidson D.W., Cook S.C. 2008. Tropical arboreal ants: linking nutrition to roles in rainforest ecosystems. Carson W.P., Schnitzer S.A. (Eds). *Tropical forest community ecology*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd: 334–348.
- Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R., Chua T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, **2003**: 969–972.
- Feldhaar H., Gebauer G., Blüthgen N. 2009. Stable isotopes: past and future in exposing secrets of ant nutrition (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **13**: 3–13.
- Feldhaar H., Straka J., Krischke M., Berthold K., Stoll S., Mueller M.J., Gross R. 2007. Nutritional upgrading for omnivorous carpenter ants by the endosymbiont *Blochmannia*. *BMC Evolutionary Biology*, **5**: 48.
- Fiedler K., Kuhlmann F., Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Gebauer G. 2007. Stable N-isotope signatures of central European ants – assessing positions in a trophic gradient. *Insectes Sociaux*, **54**: 393–402.
- Gibb H., Cunningham S.A. 2011. Habitat contrasts reveal a shift in the trophic position of ant assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 119–127.
- Hirosawa H., Higashi S., Mohamed M. 2000. Food habits of *Aenictus* army ants and their effects on the ant community in a rain forest of Borneo. *Insectes Sociaux*, **47**: 42–49.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. *The ants*. Cambridge: Harvard University Press. 732 p.
- Hyodo F., Tayasu I., Konaté S., Tondoh J.E., Lavelle P., Wada E. 2008. Gradual enrichment of  $^{15}\text{N}$  with humification of diets in a below-ground food web: relationship between  $^{15}\text{N}$  and diet age determined using  $^{14}\text{C}$ . *Functional Ecology*, **22**: 516–522.
- Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**(8): 429–436.
- Pfeiffer M., Mezger D., Dyckmans J. 2013. Trophic ecology of tropical leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) – a stable isotope study in four types of Bornean rain forest. *Myrmecological News*, **19**: 31–41.
- Post D.M., Pace M.L., Hairston N.G. Jr. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, **405**: 1047–1049.
- Potapov A.M., Semenina E.E., Kurakov A.V., Tiunov A.V. 2013. Large  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and small  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  isotope fractionation in an experimental detrital foodweb (litter – fungi – collembolans). *Ecological Research*, **28**: 1069–1079.
- Ribeiro S.P., Espirito N.B., Delabie J.H.C., Majer J.D. 2013. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecological News*, **18**: 113–120.
- Russell J.A., Moreau C.S., Goldman-Huertasa B., Fujiwaraa M., Lohman D.J., Piercea N.E. 2009. Bacterial gut symbionts are tightly linked with the evolution of herbivory in ants. *PNAS*, **106**(50): 21236–21241.
- Schellerich-Kaaden A. 2001. *Ameisengemeinschaften südostasiatischer Baumbambusse: Bestand-saufnahme der Artendiversität, Ressourcennutzung und Besiedlungsdynamik*. Dissertation. Frankfurt am Main. 235 S.
- Stoll S., Gadau J., Feldhaar H. 2007. Bacterial microbiota associated with ants of the genus *Tetraponera*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90**: 399–412.
- Tillberg C.V., McCarthy, Dolezal A.G., Suarez A.V. 2006. Measuring the trophic ecology of ants using stable isotopes. *Insectes Sociaux*, **53**: 65–69.
- Ward P., Brady S.G., Fisher B., Schultz T. 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, **40**: 61–81.
- Wernegreen J.J., Kauppinen S.N., Brady S.G., Ward P.S. 2009. One nutritional symbiosis begat another: phylogenetic evidence that the ant tribe Camponotini acquired *Blochmannia* by tending sap-feeding insects. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 292.
- Woodcock P., Edwards D.P., Newton R.J., Edwards F.A., Khen C.V., Bottrell S.H. Hamer, K.C. 2012. Assessing trophic position from nitrogen isotope ratios: effective calibration against spatially varying baselines. *Naturwissenschaften*, **99**: 275–283.
- Zakharov A.A. 1990. Vertical structure of ant communities and their role in the Peruvian selva. *Memorabilia Zoologica*, **44**: 7–11.
- Zientz E., Feldhaar H., Stoll S., Gross R. 2005. Insights into the microbial world associated with ants. *Archives of Microbiology*, **184**: 199–206.

**Фауна сидячебрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera: Symphyta) юго-востока Западной Сибири и ее региональные особенности**

А.Е. Костюнин

**Sawfly fauna (Hymenoptera: Symphyta) of the south-eastern part of Western Siberia and its regional features**

A.E. Kostjunin

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия.  
E-mail: rhabdophis\_tigrina@mail.ru

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia. E-mail: rhabdophis\_tigrina@mail.ru

**Резюме.** Список сидячебрюхих перепончатокрылых насекомых фауны юго-востока Западной Сибири включает 131 вид из 35 родов 10 семейств. Впервые для Западной Сибири указываются 3 рода и 15 видов, 10 видов исключены из фауны этого региона. Проведена оценка сходства фауны Symphyta юго-востока Западной Сибири с фаунами Северной, Средней и Южной Европы, Кавказа, Среднего Поволжья, Прибайкалья, Южной Якутии, Приамурья, Приморского края, Кореи, Сахалина и Японии.

**Ключевые слова.** Hymenoptera, Symphyta, фауна, Западная Сибирь.

**Abstract.** A list of 131 species from 35 genera and 10 families of Symphyta of the south-eastern part of Western Siberia is given. Three genera and 15 species are newly recorded from Western Siberia; ten species are excluded from the fauna of Western Siberia. The similarity of sawfly fauna of south-eastern part of Western Siberia and faunas of the North, Central and South Europe, Caucasus, Middle Volga region, Baikal region, Southern Yakutia, Amur Region, Primorskiy Territory, Korea, Sakhalin Island and Japan is evaluated based on Czekanowski–Sorensen index.

**Key words.** Hymenoptera, Symphyta, fauna, Western Siberia.

**Введение**

Сидячебрюхие перепончатокрылые насекомые (Hymenoptera: Symphyta) – это самостоятельный подотряд в отряде Hymenoptera. В мировой фауне насчитывается более 8 тыс. видов симфит (Taeger et. al., 2010; Taeger, Blank, 2011), а на территории России зарегистрировано более 1400 (Сундуков, Лелей, 2012). Представители этой группы играют существенную роль в наземных биоценозах, многие их виды являются вредителями лесного и

сельского хозяйства. Степень изученности симфит России, в том числе и Западной Сибири, все еще недостаточная. В данной работе представлены новые данные по фауне Symphyta юго-востока Западной Сибири.

## Материал и методы

Материалом для работы послужили собственные сборы автора (2008–2015 гг.), а также коллекции Института систематики и экологии животных (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск), Кемеровского государственного университета (КемГУ, Кемерово) и Томского государственного университета (ТГУ, Томск). Всего изучено более 8000 экз.

Для определения материала использованы следующие работы: Гуссаковский, 1935, 1947; Мaa, 1949; Желоховцев, 1968, 1988; Ермоленко, 1975; Taeger, 2002; Синохара, Лелей, 2007; Blank et al., 2013; также были изучены фотографии типовых экземпляров (Taeger, Blank, 2011). Часть видов определена А.Д. Листоном (Dr. A.D. Liston, Germany) и А. Тэгером (Dr. A. Taeger, Germany). Классификация Symphyta дана по каталогу Тэгера с соавторами (Taeger et al., 2010). Для установления сходства фаун использована программа PAST, ver. 1.57 (Hammer et al., 2006). В качестве меры сходства использован коэффициент Чекановского-Съеренсена (Песенко, 1972). Звёздочкой (\*) отмечены виды, впервые найденные на территории Западной Сибири.

Юго-восток Западной Сибири рассматривается как территория, лежащая между 48–57° с. ш. и 75–91° в. д., занимающая западную оконечность Алтае-Саянской горной системы (Кузнецко-Салаирское среднегорье и Алтайские горы) и примыкающие к ней равнины юго-восточной окраины Западно-Сибирской низменности.

## Результаты

На территории юго-востока Западной Сибири обнаружен 131 вид из 35 родов и 16 подсемейств 10 изученных семейств Symphyta. В настоящей работе не рассматривается семейство Tenthredinidae, так как достоверное определение значительной части сибирских видов на данный момент не представляется возможным. Ниже приведен список выявленных видов (для каждого из семейств в скобках через запятую дано число родов и видов).

**Cephalidae (5, 18):** *Calameuta bicornis* Stroganova 1976, *C. filiformis* (Eversmann, 1847), *C. filum* (Gussakovskij, 1935), *C. pallipes* (Klug, 1803), \**C. kuzini* Zhelochovtsev, 1968, *Cephus brachycercus* Thomson, 1871, *C. cinctus* Norton, 1872, *C. fumipennis* Eversmann, 1847, *C. nigritus* Thomson, 1871, *C. pulcher* Tischbein, 1852, *C. pygmeus* (Linnaeus, 1767), *C. spinipes* (Panzer, 1800), \**Characopygus modestus* Dovnar-Zapolskij, 1931, *Hartigia etorofensis* Takeuchi, 1955, *H. linearis* (Schrank, 1781), *H. nigra* (Harris, 1776), *H. sibiricola* (Jakovlev, 1892), *Trachelus troglodyta* (Fabricius, 1787).

**Megalodontesidae (1, 3):** *Megalodontes plagioccephalus* (Fabricius, 1804), *M. spireae* (Klug, 1824), \**M. thor* Taeger, 2002.

**Pamphiliidae (5, 28):** *Acantholyda erythrocephala* (Linnaeus, 1758), *A. flaviceps* (Retzius, 1783), *A. aglaia* Zhelochovtsev, 1968, *A. hieroglyphica* (Christ, 1791), *A. laricis* (Giraud, 1861), *A. posticalis* (Matsumura, 1912), *Cephalcia abietis* (Linnaeus, 1758), \**C. alpina* (Klug, 1808), *C. arvensis* Panzer, 1803, *C. lariciphila* (Wachtl, 1898), *Onycholyda armata* (Maa, 1949), *O. sertata* (Konow, 1903), *Pamphilius albopictus* (Thomson, 1871), *P. balteatus* (Fallén, 1808), *P. betulae* (Linnaeus, 1758), \**P. brevicornis* Hellén, 1948, *P. festivus* C. Pesarini et F. Pesarini, 1984, *P. hilaris* (Eversmann, 1847), *P. histrio* Latreille, 1812, *P. hortorum* (Klug, 1808), *P. jucundus* (Eversmann, 1847), \**P. latifrons* (Fallén, 1808), *P. pallipes* (Zetterstedt, 1838), *P. stra-*

*mineipes* (Hartig, 1837), *P. sylvaticus* (Linnaeus, 1758), *P. vafer* (Linnaeus, 1767), *P. varius* (Serville, 1823), *Pseudocephaleia praeteritorum* (Semenov, 1934).

**Siricidae (4, 8):** *Sirex ermak* (Semenov, 1921), *S. juvenis* (Linnaeus, 1758), *S. noctilio* Fabricius, 1793, *Urocerus fantoma* (Fabricius, 1781), *U. gigas* (Linnaeus, 1758), *Xeris spectrum* (Linnaeus, 1758), *Tremex fuscicornis* (Fabricius, 1787), *T. magus* (Fabricius, 1787).

**Xiphydriidae (1, 4):** *Xiphydria betulae* (Enslin, 1911), *X. camelus* (Linnaeus, 1758), *X. prolongata* (Geoffroy, 1785), *X. ribesii* (Zhelochovtsev, 1968).

**Argidae (5, 28):** *Arge altaica* Gussakovskij, 1935, *A. azhendarovensis* Vasilenko, 2010, *A. captiva* (Smith, 1874), *A. caucasica* Tournier, 1889, *A. ciliaris* (Linnaeus, 1767), *\*A. cyanocrocea* (Forster, 1771), *A. dimidiata* (Fallén, 1808), *A. enodis* (Linnaeus, 1767), *A. expansa* (Klug, 1834), *A. fuscipes* (Fallén, 1808), *A. gracilicornis* (Klug, 1814), *\*A. macrops* Shinohara, Hara et Kim, 2009, *\*A. melanochra* (Gmelin, 1790), *A. nigripes* (Retzius, 1783), *A. ochropus* (Gmelin, 1790), *A. pagana* (Panzer, 1797), *A. pullata* (Zaddach, 1859), *A. stroganovae* Sundukov, 2007, *A. ustulata* (Linnaeus, 1758), *A. verticosa* Konow, 1907, *Spinarge metallica* (Klug, 1834), *\*Aproceros leucopoda* Takeuchi, 1939, *Aprosthemata fulvum* Vasilenko, 2009, *A. melanurum* (Klug, 1814), *A. stroganovae* Vasilenko, 2009, *A. tardum* (Klug, 1814), *A. xanthurum* Gussakovskij, 1935, *\*Sterictiphora geminata* (Gmelin, 1790).

**Blasticotomidae (1):** *Blasticotoma filiceti* (Klug, 1834).

**Cimbicidae (6, 24):** *Abia aenea* (Klug, 1820), *A. fasciata* (Linnaeus, 1758), *A. mutica* Thomson, 1871, *A. sibirica* Mocsáry, 1883, *Cimbex connatus* (Schrank, 1776), *C. femoratus* (Linnaeus, 1758), *C. luteus* (Linnaeus, 1758), *Praia taczanowskii* Wankowicz, 1880, *Pseudoclavelaria amerinae* (Linnaeus, 1758), *Trichiosoma aenescens* Gussakovskij, 1947, *T. crassum* Kirby, 1882, *T. latreillii* Leach, 1817, *T. lucorum* (Linnaeus, 1758), *\*T. nigricoma* Konow, 1906, *T. pusillum* Stephens, 1835, *T. sachalinense* Matsumura, 1911, *T. sericeum* Konow, 1903, *T. sibiricum* Gussakovskij, 1947, *T. sorbi* Hartig, 1840, *T. sylvaticum* Leach, 1817, *T. tibiale* Stephens, 1835, *T. villosum* (Motschulsky, 1860), *T. vitellina* (Linnaeus, 1760), *Corynis obscura* (Fabricius, 1775).

**Diprionidae (6, 15):** *Diprion pini* (Linnaeus, 1758), *D. similis* (Hartig, 1836), *Gilpinia abieticola* (Dalla Torre, 1894), *\*G. catocala* (Snellen van Vollenhoven, 1858), *G. frutetorum* (Fabricius, 1793), *G. hercyniae* (Hartig, 1837), *G. laricis* (Jurine, 1807), *\*G. pallida* (Klug, 1812), *G. polytoma* (Hartig, 1834), *G. variegata* (Hartig, 1834), *G. virens* (Klug, 1812), *Macrodipteron nemoralis* (Enslin, 1917), *Microdipteron pallipes* (Fallén, 1808), *Neodipteron sertifer* (Geoffroy, 1785), *Monoctenus obscuratus* (Hartig, 1837).

**Xyelidae (1, 2):** *Xyela julii* (Brébisson, 1818), *\*X. sibiricae* Blank, 2013.

Из фаунистического списка Западной Сибири исключены 10 видов, отмеченных здесь ранее (Строганова, 1970, 1980; Василенко, Долгов, 2005; Василенко, 2010, 2011). Среди них 7 видов приводились для Западной Сибири как ошибочно определенные: *Hartigia xanthostoma* (Eversmann, 1847), *Trachelus tabidus* (Fabricius, 1775), *Arge carbonaria* Gussakovskij, 1935, *A. compar* Konow, 1900, *A. fuscipennis* (Herrich-Schäffer, 1835), *A. przhivalskii* Gussakovskij, 1935 и *Trichiosoma anthracinum* Forsius, 1930. Находки *Janus formosus* (Zhelochovtsev, 1935), *Abia marginata* Mocsáry, 1909 и *Monoctenus juniperi* (Linnaeus, 1758) нуждаются в дополнительном подтверждении.

Приведенный список не является исчерпывающим. На сопредельных территориях обнаружены еще 20 видов, нахождение которых возможно в Западной Сибири. Видовой состав изученных 10 семейств симфит на территории юго-востока Западной Сибири можно считать выявленным на 80–85 %.

Состав 10 семейств Symphyta в фауне юго-востока Западной Сибири приведен в табл. 1. Фауна этих семейств в различных районах Палеарктики изучена крайне неравномерно (табл. 2), но лучше всего исследована в зарубежной Европе и Японии. В России же наиболее изученными являются ее европейская часть и юг Дальнего Востока.

**Таблица 1.** Состав 10 семейств Symphyta в фауне юго-востока Западной Сибири

Семейство	Число подсемейств	Число родов	% от общего числа родов	Число видов	% от общего числа видов
Cephiidae	1	5	14.3	18	13.7
Megalodontesidae	1	1	2.9	3	2.3
Pamphiliidae	2	5	14.3	28	21.4
Siricidae	2	4	11.4	8	6.1
Xiphydriidae	1	1	2.9	4	3.1
Argidae	2	5	14.3	28	21.4
Blasticotomidae	1	1	2.9	1	0.8
Cimbicidae	3	6	17.1	24	18.3
Diprionidae	2	6	17.1	15	11.5
Xyelidae	1	1	2.9	2	1.5
Всего	16	35	100	131	100

**Таблица 2.** Состав 10 семейств Symphyta в фауне некоторых районов Палеарктики

Семейство	Число видов												
	NE	ME	SE	C	MV	WS	ES	SY	AR	PR	K	SI	J
Cephiidae	15	28	32	29	10	19	12	1	7	12	7	5	17
Megalodontesidae	–	10	19	9	3	3	2	–	1	1	1	–	–
Pamphiliidae	39	53	41	22	12	28	34	20	30	54	43	27	74
Siricidae	9	16	10	12	7	8	8	5	10	11	13	10	23
Xiphydriidae	5	6	3	5	2	4	6	1	5	14	6	8	21
Argidae	26	57	47	40	19	28	18	10	24	35	19	20	51
Blasticotomidae	1	1	1	–	1	1	1	–	3	3	1	1	6
Cimbicidae	32	34	34	26	15	24	26	23	26	36	24	18	31
Diprionidae	20	19	12	7	7	15	16	10	5	7	6	4	25
Xyelidae	2	10	5	2	1	2	2	–	–	5	8	–	12
Всего	149	236	208	152	77	131	125	70	110	179	130	94	261

*Сокращения:* NE – Северная Европа, ME – Средняя Европа, SE – Южная Европа, C – Кавказ, MV – Среднее Поволжье, WS – юго-восток Западной Сибири, ES – Прибайкалье, SY – Южная Якутия, AR – Приамурье, PR – Приморье, K – Корея, SI – Сахалин, J – Япония.

На основе коэффициента Чекановского-Съернсена (Ics) изучена степень сходства фаун Symphyla юго-востока Западной Сибири с фаунами Северной, Средней и Южной Европы, Кавказа, Среднего Поволжья, Прибайкалья, Южной Якутии, Приамурья, Приморского края, Кореи, острова Сахалин и Японии (табл. 3). Сравнительные данные взяты из работ Вержуцкого (1966, 1974, 1981), Желоховцева (1988), Желоховцева и Зиновьева (1995, 1996), Зиновьева (2000), Ленгесовой (2005), Сундукова и Лелея (2012), Попова (2014), Тэгера и Бланка (Taeger, Blank, 2011) и Бланка с соавторами (Blank et al., 2012), а также из коллекционного материала ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск), М.Ю. Сеницкого (Кемерово) по Прибайкалью и сборов автора в Приморском крае (2011 и 2014 гг.) и Республике Адыгея (2012 г.).

**Таблица 3.** Матрица сходства видового состава сидячебрюхих перепончатокрылых сравниваемых районов Палеарктики (коэффициент Чекановского-Съернсена)

	NE	ME	SE	C	MV	WS	ES	SY	AR	PR	K	SI	J
NE	1	0.69	0.54	0.50	0.58	0.71	0.66	0.51	0.45	0.38	0.28	0.35	0.20
ME	0.69	1	0.69	0.57	0.46	0.55	0.48	0.33	0.30	0.29	0.20	0.24	0.19
SE	0.54	0.69	1	0.57	0.45	0.44	0.37	0.23	0.25	0.24	0.18	0.20	0.14
C	0.50	0.57	0.57	1	0.50	0.47	0.40	0.31	0.30	0.27	0.21	0.25	0.17
MV	0.58	0.46	0.45	0.50	1	0.61	0.52	0.48	0.43	0.33	0.29	0.37	0.20
WS	0.71	0.55	0.44	0.47	0.61	1	0.75	0.57	0.54	0.45	0.33	0.40	0.24
ES	0.66	0.48	0.37	0.40	0.52	0.75	1	0.66	0.64	0.51	0.38	0.46	0.29
SY	0.51	0.33	0.23	0.31	0.48	0.57	0.66	1	0.58	0.40	0.35	0.45	0.23
AR	0.45	0.30	0.25	0.30	0.43	0.54	0.64	0.58	1	0.72	0.55	0.56	0.36
PR	0.38	0.29	0.24	0.27	0.33	0.45	0.51	0.40	0.72	1	0.63	0.53	0.46
K	0.28	0.20	0.18	0.21	0.29	0.33	0.38	0.35	0.55	0.63	1	0.43	0.41
SI	0.35	0.24	0.20	0.25	0.37	0.40	0.46	0.45	0.56	0.53	0.43	1	0.43
J	0.20	0.19	0.14	0.17	0.20	0.24	0.28	0.23	0.36	0.46	0.41	0.43	1

Сокращения как в табл. 2.

Деление Европы на 3 физико-географических района приведено по схеме Б.Ф. Добрынина (1948); Кавказ рассматривается в границах Кавказской горной страны (Мальков, Гвоздецкий, 1976); под Средним Поволжьем понимается общая территория Приволжской возвышенности и Низменного Заволжья (Ленгесова, 2005); под Прибайкальем – юго-восточная часть Среднесибирского плоскогорья и прилегающие хребты Прибайкальской горной системы (Гвоздецкий, Михайлов, 1963); Южная Якутия – в границах Республики Саха (Якутия), южнее рек Алдан и Вилюй (Сундуков, Лелей, 2012); Приамурье – как территория левобережья бассейна среднего и нижнего течения Амура (Гвоздецкий, Михайлов, 1963).

На дендрограмме сходства (рис. 1) фауна юго-востока Западной Сибири находится в западнопалеарктическом мегакластере. Она наиболее сходна с фаунами Прибайкалья

(Ics 0.75) и Северной Европы (Ics 0.71), что во многом определяется сходством ландшафтно-растительных условий этих регионов, а также общностью генезиса этих фаун. Наименьшее сходство в этом мегакластере фауна юго-востока Западной Сибири имеет с фаунами неморальных и субтропических регионов: Кавказом (Ics 0.47), Средней (Ics 0.55) и Южной Европой (Ics 0.44). Полученная ординация (рис. 2) отражает широтный (с севера на юг) и долготный (с востока на запад) тренды.

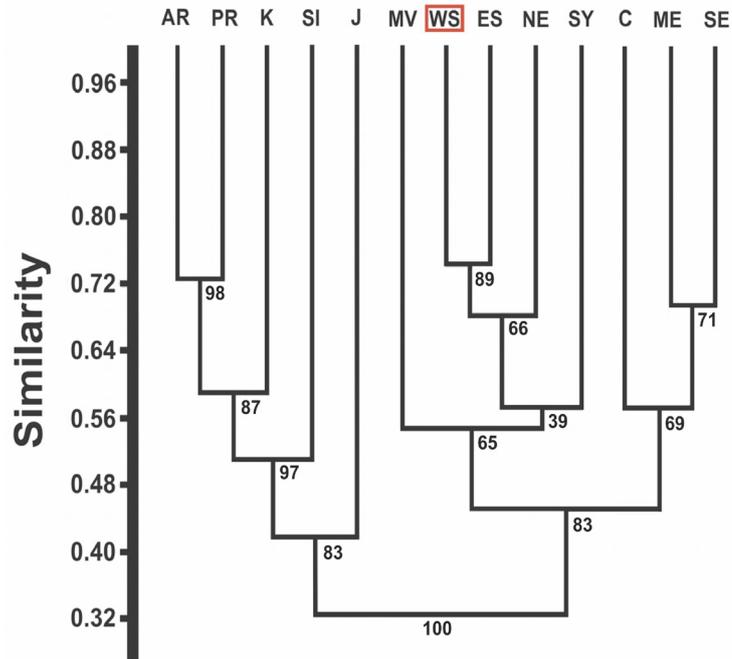


Рис. 1. Дендрограмма сходства симфиофаун различных районов Палеарктики (UPGMA, Ics). В основании кластеров указаны бутструп-значения (%). Сокращения как в табл. 2.

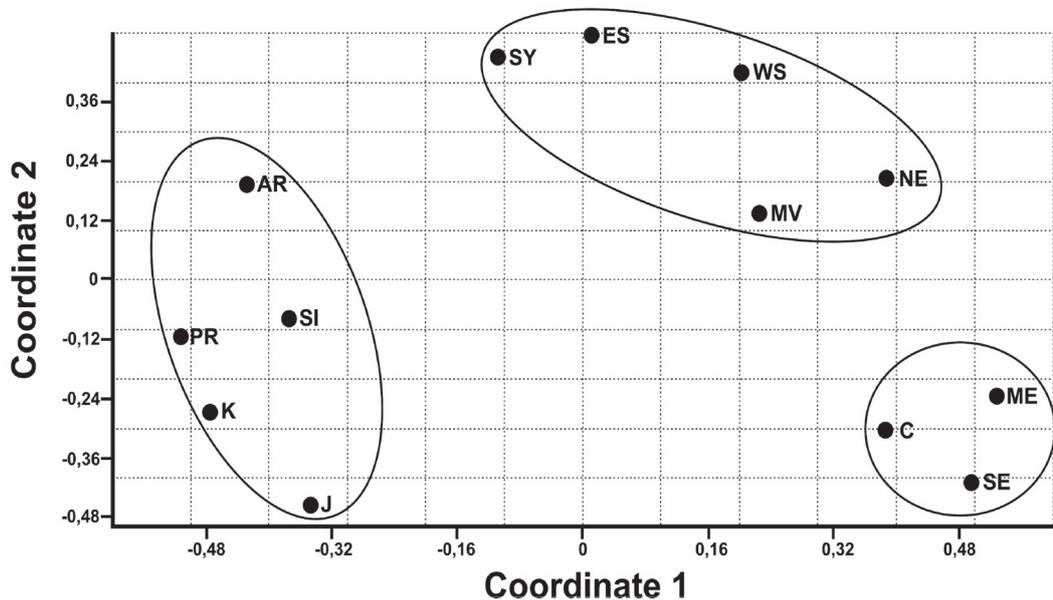


Рис. 2. Ординация симфиофаун различных районов Палеарктики (Ics). Сокращения как в табл. 2.

## Обсуждение и заключение

Без учета Tenthredinidae на изученной территории обнаружен 131 вид из 35 родов и 10 семейств Symphyta (в скобках через запятую указано число родов и видов): Cephidae (5, 18), Megalodontesidae (1, 3), Pamphiliidae (5, 28), Siricidae (4, 8), Xiphidriidae (1, 4), Argidae (5, 28), Blasticotomidae (1), Cimbicidae (6, 24), Diprionidae (6, 15), Xyelidae (1, 2). Впервые для Западной Сибири отмечены роды *Aproceros* Malaise, 1931, *Sterictiphora* Billberg, 1820 и *Characopygus* Konow, 1899, а из фаунистического списка региона исключены 10 видов: *Janus formosus*, *Hartigia xanthostoma*, *Trachelus tabidus*, *Arge carbonaria*, *A. compar*, *A. fuscipennis*, *A. przhevalskii*, *Abia marginata*, *Trichiosoma anthracinum* и *Monoctenus juniperi*.

Самыми многочисленными семействами на изученной территории являются Pamphiliidae (21.4 %), Argidae (21.4 %) и Cimbicidae (18.3 %); доли остальных семейств составляют от 0.8 до 13.7 %. Количество родов в анализируемых семействах варьирует от 1 до 6.

Анализ сходства фаун показывает, что Symphyta Северной Европы, Западной и Восточной Сибири близки между собой, но обособлены от фаун южных регионов Западной и Восточной Палеарктики. Фауна юго-востока Западной Сибири является переходной между североευропейской и восточносибирской, что хорошо объясняется ее географическим положением.

## Благодарности

Автор глубоко признателен А.Д. Листону (Dr. A.D. Liston, Germany) и А. Тэггеру (Dr. A. Taeger, Germany) за помощь в определении сложных видов; В.К. Зинченко (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск), Д.А. Ефимову (КемГУ, Кемерово), А.А. Гуриной (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск), А.В. Коршунову, В.А. Полевому и М.Ю. Синицкому (Кемерово) за предоставленные для изучения материалы.

## Литература

- Василенко С.В. 2010. Данные по фауне пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) окрестностей Телецкого озера. *Алтайский зоологический журнал*, **4**: 3–15.
- Василенко С.В. 2011. Данные по фауне пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Новосибирской области. Сообщение 2. Cephidae, Siricidae, Xiphidriidae, Blasticotomidae, Diprionidae. *Евразийский энтомологический журнал*, **10**(1): 113–116.
- Василенко С.В., Долгов И.С. 2005. Данные по фауне пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Новосибирской области. Сообщение 1. Pamphiliidae, Megalodontesidae, Argidae, Cimbicidae. *Евразийский энтомологический журнал*, **4**(1): 57–62.
- Вержутский Б.Н. 1966. *Пилильщики Прибайкалья*. М.: Наука. 164 с.
- Вержутский Б.Н. 1981. *Растительноядные насекомые в экосистемах Восточной Сибири (пилильщики и рогохвосты)*. Новосибирск: Наука. 303 с.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1963. *Физическая география СССР (Азиатская часть)*. М.: Географгиз. 572 с.
- Гуссаковский В.В. 1935. *Рогохвосты и пилильщики. Фауна СССР*. М-Л.: Издательство АН СССР, **2**(1): 1–454.
- Гуссаковский В.В. 1947. *Пилильщики (Tenthredinoidea)*. *Фауна СССР*. М-Л.: Издательство АН СССР, **2**(2): 1–238.
- Добрынин Б.Ф. 1948. *Физическая география Западной Европы*. М.: Учпедгиз. 423 с.

- Ермоленко В.М. 1975. *Рогохвосты та пилильцики. Тентредоподібні пилильцики. Аргиди, Дипрїонїди, Тентредїніди (селандрїїни, долерїни). Фауна України*. Київ: Наукова думка, **10**(3). 1–378.
- Желоховцев А.Н. 1968. Новые виды Symphyta (Hymenoptera) фауны СССР. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, **11**: 47–56.
- Желоховцев А.Н. 1988. Подотряд Symphyta (Chalastogastra) – сидячебрюхие. *Определитель насекомых европейской части СССР*. Л.: Наука, **3**(6): 1–268.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. 1995. Список пилильщиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. I. *Энтомологическое обозрение*, **74**(2): 395–415.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. 1996. Список пилильщиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. II. *Энтомологическое обозрение*, **75**(2): 357–379.
- Зиновьев А.Г. 2000. Дополнения и исправления к списку пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. *Энтомологическое обозрение*, **79**(2): 450–457.
- Ленгесова Н.А. 2005. Фауна и экология сидячебрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Symphyta) лесостепной части Среднего Поволжья. Диссертация ... кандидата биологических наук. Ульяновск. 168 с.
- Мальков Ф.М., Гвоздецкий Н.А. 1976. *Физическая география СССР (общий обзор, Европейская часть СССР, Кавказ)*. М.: Мысль. 448 с.
- Песенко Ю.А. 1972. Номограмма для распределения видов животных по классам относительного обилия, построенная на основе пятибалльной логарифмической шкалы. *Зоологический журнал*, **51**(12): 1875–1878.
- Попов А.А. 2013. Фауна и экология тамно- и дендробионтных пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Центральной Якутии. Диссертация ... кандидата биологических наук. Якутск. 196 с.
- Синохара А., Лелей А.С. 2007. Сем. Pamphiliidae – Паутинные пилильщики, или пилильщики–ткачи. *Определитель насекомых Дальнего Востока России*. Владивосток: Дальнаука, **4**(5): 922–942.
- Строганова В.К. 1970. Материалы к фауне Argidae Западной Сибири. *Фауна Сибири (Труды Биологического института СО АН СССР)*. Новосибирск: 123–129.
- Строганова В.К. 1980. Ландшафтно–биотопическое распределение пилильщиков в горных лесах Западной Сибири. *Фауна Сибири. Фауна и экология растительоядных и хищных насекомых Сибири (Труды Биологического института СО АН СССР)*. Новосибирск: 228–243.
- Строганова В.К. 1982. Новое к фауне стеблевых пилильщиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea) Западной Сибири. *Гельминты, клещи и насекомые (Труды Биологического института СО АН СССР)*. Новосибирск: 47–53.
- Сундуков Ю.Н., Лелей А.С. 2012. Подотряд Symphyta – Сидячебрюхие. *Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Перепончатокрылые*. Владивосток: Дальнаука, **1**: 62–119.
- Blank S.M., Groll E.K., Liston A.D., Prous M., Taeger A. 2012. *ECatSym: Electronic World Catalog of Symphyta (Insecta, Hymenoptera). Version 4.0 beta. Digital Entomological Information. Müncheberg*. <http://sdei.senckenberg.de/ecatsym.php>.
- Blank S.M., Shinohara A., Altenhofer E. 2013. The Eurasian species of *Xyela* (Hymenoptera, Xyelidae): taxonomy, host plants and distribution. *Zootaxa*, **3629**: 1–106.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2006. *Paleontological statistics. Version 1.57*. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Маа Т. 1949. A synopsis of Asiatic Siricoidea with notes on certain exotic and fossil forms. *Notes d'Entomologie Chinoise*, **13**(2): 11–189.

- Taeger A. 2002. The Megalodontesidae of Europe (Hymenoptera, Symphyta). *Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) I. A review of the suborder, the Western Palaearctic taxa of Xyeloidea and Pamphilioidea*. Helsinki: 461–480.
- Taeger A., Blank S.M. 2011. *ECatSym: Electronic World Catalog of Symphyta (Insecta, Hymenoptera). Version 3.10. Digital Entomological Information*. Munchenberg. <http://www.sdei.de/ecatsym/ecatsym.php>.
- Taeger A., Blank S.M., Liston A.D. 2006. European sawflies (Hymenoptera: Symphyta) – a species checklist for the countries. *Recent Sawfly Research – Synthesis and Prospects*. Goecke & Evers: 399–504.
- Taeger A., Blank S.M., Liston A.D. 2010. World Catalog of Symphyta (Hymenoptera). *Zootaxa*, 2580: 1–1064.

**О механизмах памяти у медоносной пчелы *Apis mellifera* L.  
(Hymenoptera: Apidae): модулирующее функцию памяти  
влияние трипептидов**

Н.Г. Лопатина , Т.Г. Зачепило, А.В. Медведева,  
Н.Г. Камышев , Н.И. Чалисова

**On the memory mechanisms in the honeybee *Apis mellifera* L.  
(Hymenoptera: Apidae): the modulating effect of tripeptides  
on memory**

N.G. Lopatina, T.G. Zachepilo, A.V. Medvedeva,  
N.G. Kamyshev , N.I. Chalisova

ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург 199034, Россия.  
E-mail: lopatina\_ng@mail.ru

Pavlov Institute of Physiology of RAS, Makarova Embankment, 6, St Petersburg 199034, Russia.  
E-mail: lopatina\_ng@mail.ru

**Резюме.** Работа посвящена изучению влияния трипептидов (Т-33 и Т-38) на формирование памяти у медоносной пчелы. Исследования выявили следующие зависящие от возраста пчел эффективные дозы пептидов: для трехсуточных особей – в диапазоне  $10^{-8}$  М –  $10^{-5}$  М; для десятисуточных и выше –  $10^{-10}$  М –  $10^{-5}$  М. Варьируя пищевую мотивацию и таким образом получая группы пчел с низкой/высокой способностью сохранять в памяти условную реакцию, выявили модулирующее действие изучаемых трипептидов. Трипептиды продемонстрировали ряд нейропротективных свойств в экспериментах и на млекопитающих, что позволяет предположить эволюционную общность механизмов пептидной регуляции у насекомых и млекопитающих. Вероятно, пептидная регуляция функций нейронов является одним из древнейших механизмов нейропластичности.

**Ключевые слова.** Медоносная пчела, память, регуляция, пептиды.

**Abstract.** The work is devoted to the influence of tripeptides (T-33 and T-38) on memory formation in the honey bee. Our studies had revealed the following age-dependent effective peptide concentrations: from  $10^{-8}$  M to  $10^{-5}$  M and from  $10^{-10}$  to M- $10^{-5}$  in 3-day-old and 10-day-old and older bees, respectively. Modulating effect of the examined peptides was revealed by varying of food motivation and thus obtaining bee groups with low/high ability to retain conditional reaction in memory. In experiments with mammals, tripeptides had also demonstrated some neuroprotective abilities, allowing us to assume evolutionary similarity of peptide regulation mechanisms in insects and mammals. The peptide regulation of neuron functions is probably one of the most ancient mechanisms of neuroplasticity.

**Key words.** Honey bee, memory, regulation, peptides.

## Введение

Первые сведения о способности пчел к обучению и сохранению в памяти приобретенного опыта получены достаточно давно. Работы [в первую очередь Фриша (Frisch, 1915), Кнолла (Knoll, 1930), Минниха (Minnich, 1932) и других] позволили И.П. Павлову (1952) говорить о наличии у пчелы двух видов поведения – врожденного (безусловные рефлексы) и приобретенного (условные рефлексы). Наиболее детально исследование самого феномена памяти у медоносной пчелы (а в дальнейшем и механизмов сохранения в памяти индивидуально приобретаемого опыта) проведено Мензелем (Menzel, 1983, 2012) и его последователями (Müller, 2012a, 2012b и др.).

В последние годы внимание исследователей было сосредоточено на детальном изучении у медоносной пчелы структур головного ганглия и механизмов, ответственных за обонятельное обучение и сохранение приобретаемого опыта в памяти – краткосрочной, промежуточной, долгосрочной, требующей включения генетического аппарата. Исследования (Müller, 2012a, 2012b и др.), проведенные с использованием электрофизиологических, фармакологических, иммуногистохимических и современных молекулярных методов, позволили выделить у пчелы 2 структуры – обонятельные (антеннальные) доли [по мнению Фаруки (Fagooghi, 2014) – эквивалент обонятельным луковицам позвоночных] и грибовидные тела (аналог гиппокампа позвоночных: Bliss, Collingridge, 1993), играющих ключевую критическую роль в ассоциативном обучении и сохранении в памяти выработанных условных рефлексов на обонятельный раздражитель при пищевом подкреплении. Оба региона вовлечены в формирование долговременной памяти, требующей (подобно другим видам животных) две транскрипционные волны (Lefter et al., 2013). Формирование памяти – динамичный и непрерывный процесс. Представлены четкие доказательства существования параллельной организации молекулярных сетей («molecular network»), участвующих в формировании памяти, функционирующих независимо в обонятельных долях и грибовидных телах и сходным при этом с млекопитающими способом – распределенными процессами. Смит с соавторами (Smith et al., 2012) для объяснения процессов обонятельного обучения и памяти у медоносной пчелы предложил модель распределенной пластичности («distributed plasticity»), которая может быть связана с общими для всех животных и более того для инженерных установок принципами. В антеннальных долях локализованы сАМР/РКА системы, требуемые для индукции промежуточной и долговременной памяти. В грибовидных телах локализованы активируемые глутаматом каскады. Участие в этом процессе гетерогенной популяции рецепторов глутамата показано в ряде работ (Рыжова и др., 2003 и др.). Подчеркнута роль ионов кальция, действующего по принципу «стрелки», переводящей сигнальные пути по направлению к формированию кратковременной/долговременной памяти (Perisse et al., 2009). Интенсивно изучаются гены и генные сети, детерминирующие способность пчелы к ассоциативному обучению и формированию памяти, а также регулирующие их активность эпигенетические механизмы (см. обзор: Швецов и др., 2013). В исследованиях на *Apis cerana* F. выявлены 5 генов, могущих играть важную роль в процессе обучения (Zhang et al., 2014). Исследованиями (см. обзор: Швецов и др., 2013) выявлено участие в формировании долговременной памяти посттрансляционных модификаций гистона H3. Полученные Биергансом с соавторами (Biergans et al., 2012) экспериментальные данные свидетельствуют, что в опосредовании прочности и специфичности ассоциативной обонятельной памяти участвуют разные генетические пути и что ДНК-метилтрансфераза, индуцирующая и поддерживающая метилирование ДНК, вовлечена в формирование стимул-специфической ассоциативной долговременной памяти, но не требуется для кратковременной памяти. Поведение медоносной пчелы, подобно поведению позвоночных животных, латерализовано (Frasnelli et al.,

2014), что коррелирует с асимметричным распределением посттрансляционных модификаций гистона H3 в калликсах грибовидных тел (см. обзор: Швецов и др., 2013). Как показывают исследования, молекулярная основа обучения и памяти весьма консервативна у беспозвоночных (насекомых в том числе) и млекопитающих. Необходимо особенно подчеркнуть экологическую адекватность обнаруженной в лабораторных условиях временной динамики формирования фаз памяти у пчелы. Последняя полностью соответствовала временным интервалам, проводимым насекомым на цветах при сборе пищи (Menzel, 1983).

В последние годы ведутся интенсивные работы по изучению эндогенных соединений, могущих стимулировать/ингибировать процесс формирования памятных следов у насекомых. В наших исследованиях (Лопатина и др., 2004), проведенных на медоносной пчеле и дрозофиле, впервые было выявлено влияние эндогенных метаболитов триптофана – кинуренинов – на процессы обучения и памяти. Была выявлена сигнальная роль 20 кодируемых аминокислот (Чалисова и др., 2011). В ряде работ (Kim, Smith, 2000; Simcock et al., 2014) показана способность пчел оценивать качество нектара и пыльцы, ассоциированных с запахом цветов, по составу аминокислот и модифицировать в связи с этим свое поведение.

Настоящая работа посвящена изучению влияния трипептидов на формирование памяти у медоносной пчелы. Пептиды – низкомолекулярные белки, молекулы которых образованы из остатков альфа-аминокислот, соединенных пептидными (амидными) связями. Любые пептиды, обнаруживаемые в нервной системе и принимающие участие в биорегуляции ее функций, относят к нейропептидам.

Интенсивное изучение представительства нейропептидов в мозге насекомых было начато буквально в последние годы (Galizia, Kreissl, 2012). При этом изучению их роли в функционировании высших отделов нервной системы, обеспечивающих когнитивную деятельность (обучение и память) у насекомых (в частности у медоносной пчелы), посвящены лишь единичные работы.

## Материал и методика

Объектом исследования служила медоносная пчела краинской расы *Apis mellifera carnica* Pollm. в основном в возрасте 10–40 дней. Отдельные серии испытаний проведены на трехсуточных и семимесячных особях.

В работе использовали трипептиды Т-33 (глутамат-аспартат-аргинин) и Т-38 (лизин-глутамат-аспартат), синтезированные в Санкт-Петербургском институте биорегуляции и геронтологии. Синтезированные трипептиды являются аналогами пептидных тканеспецифических биорегуляторов у крыс – особенно это касается Т-33 (Карантыш и др., 2013). Именно регулирующая роль Т-33 изучена в настоящей работе наиболее обстоятельно.

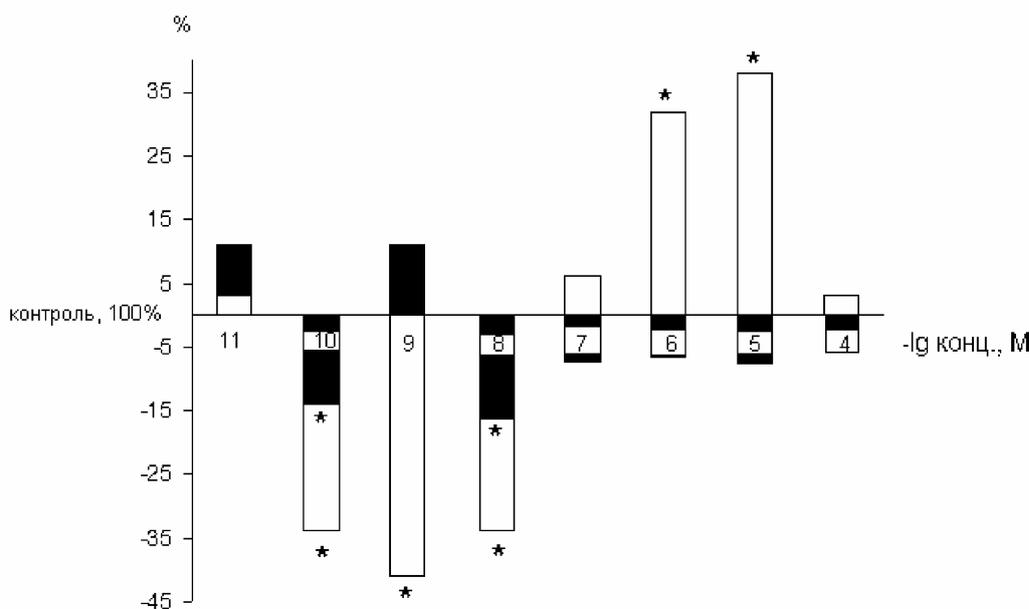
Изучали условно-рефлекторную деятельность пчел, используя апробированный зарубежными исследователями метод образования пищевого условного рефлекса – вытягивания хоботка на обонятельный раздражитель (PER – Proboscis Extension Response conditioning). У фиксированных за крылья пчел вырабатывали условный рефлекс вытягивания хоботка путем однократного сочетания запаха гвоздики и пищевого подкрепления – 50 % раствора сахарозы. Через 1 мин (КП – кратковременная память) и 180 мин (ДП – долговременная память) по окончании процедуры обучения у пчел проверяли наличие условной реакции на запах. До обучения у пчел оценивали сенсорную возбудимость – наличие спонтанной реакции вытягивания хоботка на еще неподкрепленный запах (при наличии таковой пчел выбраковывали) и пищевую возбудимость – вытягивание хоботка в ответ на соприкосновение раствора сахарозы с антеннами (вкусовая рецепция) (в отсутствие тако-

вой пчел выбраковывали). За 3 ч до процедуры обучения пчел изолировали, лишая их пищи и контакта с семьей для повышения пищевой мотивации. За 30 мин до обучения пчелам дорзально в торакс инъецировали 2 мкл раствора какого-либо из пептидов в ряду концентраций  $10^{-11}$  М –  $10^{-4}$  М (опыт) или 2 мкл физиологического раствора (контроль). В каждой серии экспериментов использовали по 60 пчел. Число пчел, ответивших условной реакцией, оценивали в процентах по отношению к контрольному уровню (принятому за 100 %).

Для статистического анализа достоверности различий характеристик памяти использовали парный критерий Вилкоксона. Различия между группами считали статистически значимыми при  $p \leq 0.05$ .

## Результаты и обсуждение

Данные по изучению регулирующей роли трипептида Т-33 представлены на рис. 1–4. Полученные в экспериментах суммарные данные выявили эффективные концентрации Т-33 в диапазоне  $10^{-10}$  –  $10^{-5}$  М (рис. 1). Из рисунка видно, что Т-33 оказывал влияние на кратковременную память в широком диапазоне концентраций, а на долговременную память оказывали воздействие (ингибирующее) лишь низкие концентрации трипептида ( $10^{-10}$  –  $10^{-8}$  М). Способность реагировать на трипептид Т-33 в концентрации  $10^{-10}$  М сохранилась и у пчел, перенесших зиму, т.е. в возрасте не менее 7 месяцев. Для трехсуточных пчел эффективная концентрация оказалась более высокой:  $10^{-8}$  М при формировании кратковременной и  $10^{-9}$  М – при формировании долговременной памяти.

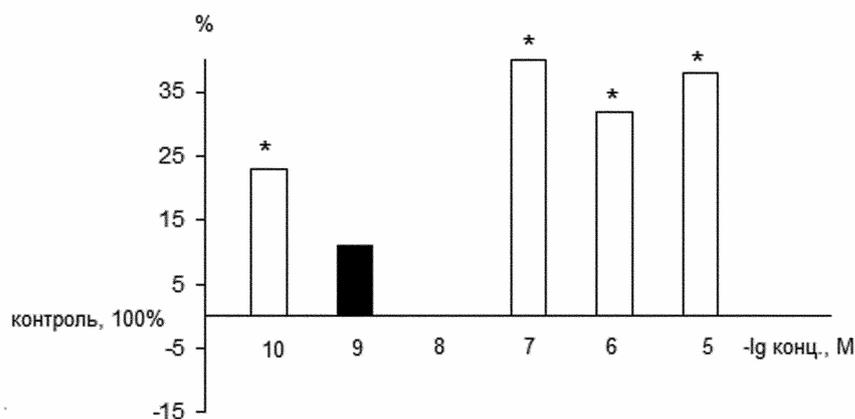


**Рис. 1.** Влияние трипептида Т-33 на способность медоносных пчел сохранять в кратковременной/долговременной памяти выработанный условный пищевой рефлекс – вытягивание хоботка на обонятельный раздражитель.

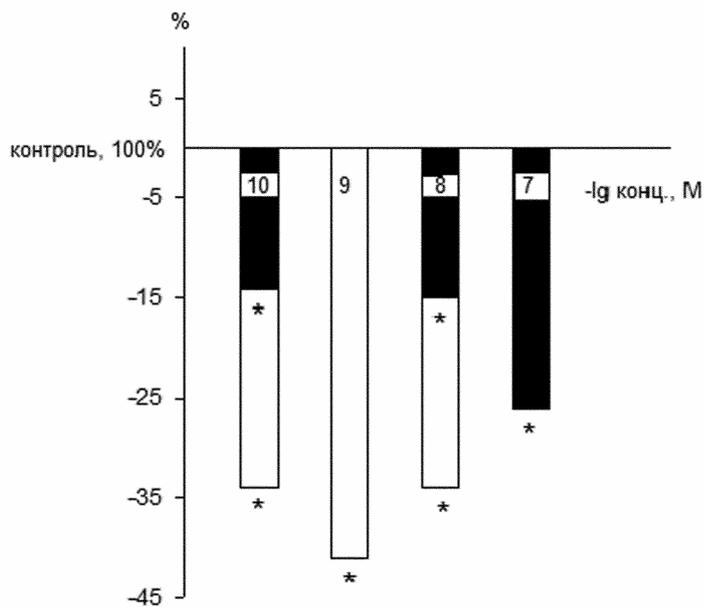
Условные обозначения: *белые столбики* – кратковременная память (1 мин), *черные столбики* – долговременная память (180 мин). Столбики показывают изменение изучаемого параметра по отношению к контрольному уровню (инъекции физиологического раствора), принятому за 100 %. По оси абсцисс – отрицательные логарифмы концентрации трипептида (М); по оси ординат – число пчел (%), ответивших условной реакцией. \* –  $p \leq 0.05$  по сравнению с соответствующим контролем.

Сделанные нами в процессе работы наблюдения показали, что тот или иной знак влияния трипептида (стимулирование/ингибирование) в большой мере зависит от фонового условно-рефлекторного уровня. О фоновом уровне можно было судить по проценту пчел, сохраняющих в памяти условную реакцию в контрольной группе (инъекции физиологического раствора). Исходя из наших многолетних наблюдений, в среднем 65–70 % пчел сохраняют в кратковременной/долговременной памяти выработанный условный рефлекс на обонятельный раздражитель при однократном пищевом подкреплении. Анализ полученных данных позволил выделить ряд экспериментальных серий, в которых контрольный условно-рефлекторный фон существенно отклонялся от среднего в меньшую (51–65 % пчел контрольной группы сохраняли в памяти условную реакцию) или в большую (85–95 % пчел сохраняли в памяти условную реакцию) сторону (рис. 2, 3). Как можно видеть, инъекции Т-33 в первом случае (рис. 2) оказывали стимулирующее воздействие на процессы, способствующие сохранению в памяти выработанного условного рефлекса, тогда как во втором (рис. 3) – ингибирующее.

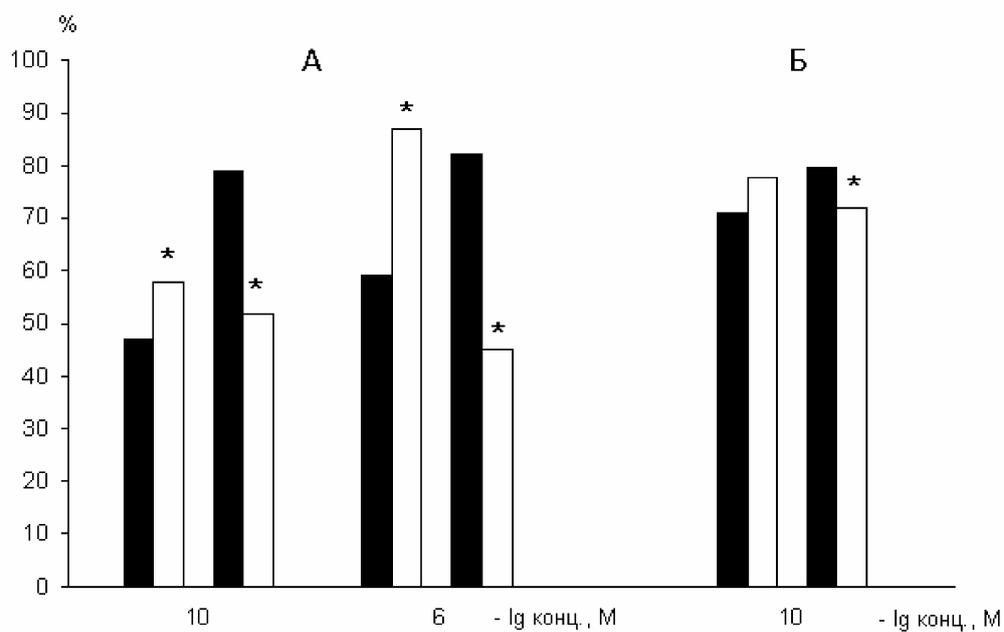
Для большей убедительности в правильности нашего предположения были проведены эксперименты с использованием одной и той же концентрации трипептида, который инъецировали пчелам с заведомо низкой или высокой способностью сохранять в памяти условную реакцию. Последнее достигали, варьируя пищевую мотивацию у пчел. Полученные данные представлены на рис. 4. Как можно заключить из рисунка, одна и та же концентрация Т-33 ( $10^{-10}$  М и  $10^{-6}$  М) способствовала сохранению в памяти приобретенного опыта у пчел с низкой пищевой мотивацией и, наоборот, ингибировала этот процесс до уровня близкого к среднему у пчел с высокой пищевой мотивацией. Эту закономерность удалось показать наиболее ярко при формировании кратковременной памяти (рис. 4, А). Важно отметить отсутствие влияния инъекций трипептида на формирование долговременной памяти в условиях среднего фонового условно-рефлекторного уровня, который, возможно, является оптимальным для изучаемого вида насекомого (рис. 4, Б). Модулирующее действие Т-33 проявилось и у трехсуточных пчел. В условиях высокого условно-рефлекторного уровня в контроле (89 %) инъекции Т-33 ингибировали память. В условиях низкого фона (47 %) инъекции Т-33 увеличивали в 1.5 раза число пчел, сохранивших в памяти условную реакцию. В проведенных экспериментах Т-33 не влиял ни на сенсорную, ни на пищевую возбудимость.



**Рис. 2.** Влияние трипептида Т-33 на формирование кратковременной/долговременной памяти у пчел с исходно низкой способностью сохранять в памяти выработанный условный пищевой рефлекс. Условные обозначения как на рис. 1.



**Рис. 3.** Влияние трипептида Т-33 на формирование кратковременной/долговременной памяти у пчел с исходно высокой способностью сохранять в памяти выработанный условный пищевой рефлекс. Условные обозначения как на рис. 1.



**Рис. 4.** Влияние инъекций физиологического раствора (черные столбики) и трипептида Т-33 (белые столбики) на формирование кратковременной (А) и долговременной (Б) памяти у медоносной пчелы. По оси абсцисс – отрицательные логарифмы концентрации трипептида (М); по оси ординат – число пчел (%), ответивших условной реакцией. \* –  $p \leq 0.05$  по сравнению с соответствующим контролем.

Ранее было показано, что компоненты трипептида T-33 (глутамат, аспартат, аргинин) по отдельности оказывают стимулирующее влияние на формирование кратковременной/долговременной памяти (Чалисова и др., 2011). Наиболее эффективной оказалась концентрация  $10^{-6}$  М. Как нам представляется, эти данные свидетельствуют о роли именно пептидных связей в функционировании T-33 и трехмерной его структуры. Ранее к подобному выводу пришел Дудков с соавторами (2011) и Хавинсон с соавторами (2014) при изучении иммуномодулирующего влияния трипептида T-38 (Lys-Glu-Asp).

В эксперименте на другом виде насекомых (дрозофиле) подтвердилась способность T-33 оказывать влияние (при этом корректирующее) на процесс формирования памяти: T-33 восстанавливал среднесрочную память при ее дефиците, вызванном действием мутации *agnostic*. Интересно отметить корректирующее влияние T-33 и на локомоторное поведение дрозophilы (*Drosophila melanogaster* Meigen), поврежденное действием той же мутации. T-33 восстанавливал также способность мутантов к пространственному ориентированию (личное сообщение д.б.н. Е.В. Савватеевой-Поповой).

В настоящей работе было выявлено влияние трипептида T-38 на формирование кратковременной/долговременной памяти у медоносной пчелы. При этом стимулирующее или ингибирующее влияние на формирование памяти T-38 также зависело от условно-рефлекторного уровня в контрольной группе. При исходно высоком уровне T-38 в концентрации  $10^{-7}$ – $10^{-4}$  М снижал на 30 % способность пчел удерживать в памяти условный пищевой рефлекс на обонятельный раздражитель, не влияя при этом на таковую при более низком и, возможно, оптимальном исходном условно-рефлекторном фоне.

Полученные данные с большой долей уверенности позволяют говорить о модулирующем действии изучаемых трипептидов, способных корректировать функцию в определенных границах, которые возможно оптимальны для определенного вида животных. Носит ли обнаруженная закономерность универсальный характер, должны показать следующие исследования.

Большинство исследований, особенно интенсивно (как указывалось выше) ведущихся в самые последние годы на беспозвоночных животных (и в том числе на насекомых), касались прежде всего эволюции пептидэргической системы, а также идентификации эндогенных нейропептидов, локализации их в регионах мозга, выявлению генов, кодирующих их и их рецепторы.

Об особенностях эволюции пептидэргической сигнальной системы у насекомых можно судить по ряду работ (Grimmellikhuisen, Hauser, 2012; Heuer et al., 2012). Эти авторы представили подробный обзор нейропептидов, экспрессирующихся и утилизируемых нейронами грибовидных тел. Из обзоров следует, что набор нейропептидов нейронов грибовидных тел отличается большим разнообразием у разных видов насекомых. При этом роль пептидов у одних видов насекомых может не соответствовать роли тех же пептидов у других видов. По Стеркелю с соавторами (Sterkel et al., 2012) сигнальные пути, активируемые отдельными пептидами, могут эволюционировать у различных видов насекомых независимо.

У пчел выявлены 33 гена, кодирующих 100 предполагаемых нейропептидов. Масс-спектрометрия обнаружила 67 пептидов из 20 семейств (Hummon et al., 2006). Большинство из нейропептидов пчелы к настоящему моменту очень слабо охарактеризованы. Только небольшая группа пептидов изучена более детально (FMRFamide, SIFamide, Allostatin A), а также иммуногистохимически локализована (FMRFamide, Allostatin A, Gastrin/CCK, sNPF). Среди идентифицированных эндогенных нейропептидов аналоги трипептидов T-33 и T-38 нами не были обнаружены. Наиболее близким по аминокислотному составу к T-33 оказался нейропептид оркокинин (Predel, Neupert, 2007). Оркокинин состоит из 7 аминокислот, куда входят также компоненты T-33 – глутамат, аспартат, аргинин. Нейропепти-

ды мозга испытывают экстенсивные посттрансляционные изменения. У пчелы известны примеры, когда усеченная форма пептида (например, пептида А) в 100 раз превосходила по концентрации исходную полную форму пептида. Последнее наводит на мысль об оркокиnine как о возможном источнике трипептида Т-33. Дальнейшие исследования должны подтвердить или опровергнуть это предположение. Паскуаль с соавторами (Pascual et al., 2004) впервые изолировали оркокинин у насекомых из экстракта мозга таракана. Затем он был идентифицирован у таракана и саранчи, а также в геноме шмеля, комара и пчелы, но не у дрозофилы и мучного хрущака. Оркокинин детектируется в каликсах грибовидных тел мозга пчелы, но иммуногистохимически его пока не удалось локализовать. Присутствие оркокинина в каликсах грибовидных тел мозга пчелы позволяет предположить его участие в процессах обучения и памяти.

О специфических эффектах синтезированных пептидов и эндогенных нейропептидов в обучении насекомых известно очень мало. Специфическое стимулирующее действие на память жука (мучного хрущака *Tenebrio molitor* L.) синтезированного трипептида глутамат-гистидин-L-фенилаланин при его обучении в Т-образном лабиринте при пищевом и оборонительном подкреплении показал Шейман (1978). По имеющимся данным (Nassel, Winther, 2010) косвенно на обучение и память пчелы могут влиять такие нейропептиды, как тахикинин, PVAN и sNPF, которые модифицируют поведение сборщиц нектара и пыльцы. Последнее позволяет предположить их влияние на потребление корма и, таким образом, на уровень пищевой мотивации, тесно связанной со способностью к образованию пищевых условно-рефлекторных связей и их сохранению в памяти. Нэссел и Винтер (Nassel, Winther, 2010) экспериментально доказали роль в обучении дрозофилы нейропептида sNPF. Этот пептид является нейроактивной субстанцией, которая четко идентифицирована в грибовидных телах во всех клетках Кенъона. sNPF-нейроны и sNPF-рецепторы, экспрессирующиеся в области допаминовых нейронов грибовидных тел, обслуживают формирование пищевой мотивации и контролируют, таким образом, связанные с потребностями пищи процессы обучения и память.

Большинство рецепторов нейропептидов являются рецепторами, связанными с G-белком (G-Protein-Coupled Receptors), которые после связывания с пептидом активируют каскад вторичных посредников и, в частности, сигнальный путь cAMP-PKA-CREB (Grimmellikhuisen, 2011), участвующий в регуляции генной транскрипции и синаптической пластичности при обучении и формировании памяти как у беспозвоночных (насекомые), так и позвоночных животных.

Трипептид Т-33, получивший название *пинеалон*, продемонстрировал ряд нейропротекторных свойств в экспериментах и на млекопитающих (Карантыш и др., 2013). Важным свойством Т-33 оказалась его способность повышать адаптивные возможности организма, стрессоустойчивость, выживаемость в условиях повышенных экстремальных физических, эмоциональных и инфекционных нагрузок, а также повреждающих воздействий. В клинических испытаниях Т-33 способствовал восстановлению трудоспособности у пациентов после черепно-мозговых травм и церебрастений, включая когнитивную сферу. Важным свойством Т-33 оказалась и его способность «смягчать» возрастные нарушения.

Таким образом, проведенные исследования позволяют сделать важный вывод о влиянии изучаемых трипептидов на функцию высших отделов ЦНС насекомых, ответственных за когнитивную деятельность насекомых. У пчелы – это обонятельные доли и грибовидные тела, выполняющие основную роль в обонятельном обучении и памяти при пищевом подкреплении. Выявлены также модулирующие свойства пептидов. Проведенные исследования позволили установить сходство в действии пептидов на высшую нервную деятельность насекомых и млекопитающих, что может указывать на их ключевую роль в эволюции.

## Литература

- Дудков А.В., Чалисова Н.И., Хавинсон В.Х. 2011. Трипептид активирует экспрессию маркера CD68 в культуре иммунных клеток. *Медицинский академический журнал. Спецвыпуск*, **11**: 22–23.
- Карантыш Г.В., Абрамчук В.А., Рыжак Г.А., Менджерицкий А.М. 2013. Пептидная регуляция поведения и медиаторного баланса у старых крыс в условиях окклюзии сонных артерий. *Биологические науки. Фундаментальные исследования*, **6**: 1406–1410.
- Лопатина Н.Г., Чеснокова Е.Г., Смирнов В.Б., Рыжова И.В., Войке Е., Пономаренко В.В. 2004. Кинурениновый путь обмена триптофана и его значение в нейрофизиологии насекомых. *Энтомологическое обозрение*, **83**(1): 2–20.
- Павлов И.П. 1952. Предисловие к книге Б.Н. Шванвича «Насекомые и цветы в их взаимоотношениях». 1926. *Полное собрание сочинений. Издание 2-ое*. М. – Л, 6: 433.
- Рыжова И.В., Лопатина Н.Г., Чеснокова Е.Г. 2003. Рецепторы возбуждающих аминокислот в ассоциативном обучении медоносной пчелы *Apis mellifera* L. *Труды Русского энтомологического общества*, **74**: 17–32.
- Хавинсон В.Х., Тарновская С.И., Линькова Н.С., Червякова Н.А., Ничик Т.Е., Елашкина Е.В., Чалисова Н.И. 2014. Роль пептидной связи в реализации биологической активности коротких пептидов. *Клеточные технологии в биологии и медицине*, **46**: 238–241.
- Чалисова Н.И., Камышев Н.Г., Лопатина Н.Г. 2011. Влияние кодируемых аминокислот на ассоциативное обучение медоносной пчелы *Apis mellifera*. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **47**(6): 516–518.
- Швецов А.В., Зачепило Т.Г., Вайдо А.И., Камышев Н.Г., Лопатина Н.Г. 2013. Об эпигенетической регуляции процесса формирования долговременной памяти. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **49**(2): 97–104.
- Шейман И.М. 1978. Действие адренокортикотропного гормона и трипептидов Glu-His-L-Phe и Glu-His-D-Phe на запоминание у жука *Tenebrio molitor*. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **14**(4): 398–400.
- Biergans S.D., Jones J.C., Treiber N., Galizia C.G., Szyszka P. 2012. DNA Methylation mediates the discriminatory power of associative long-term memory in honeybees. *PLoS One*, **7**(6): e39349.
- Bliss T.V., Collingridge G.L. 1993. A synaptic model of memory: long-term potentiation in the hippocampus. *Nature*, **361**: 31–39.
- Farooqui T. 2014. Oxidative stress and age-related olfactory memory impairment in the honeybee *Apis mellifera*. *Frontiers in Genetics*, **5**: 1–6.
- Frasnelli E., Haase A., Rigosi E., Anfora G., Roges L.J., Vallortigara G. 2014. The bee as a model to investigate brain and behavioral asymmetries. *Insects*, **5**: 12–138.
- Frisch K.v. 1915. Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zoologische Jahrbucher Abteilung fuer Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, **35**: 1–188.
- Galizia C.G., Kreissl S. 2012. Neuropeptides in the Insect Nervous System. *Honeybee Neurobiology and Behavior: A Tribute to Rolf Menzel*: 211–225.
- Grimmellikhuijzen C.J.P. 2011. Identification of the *Drosophila* and *Tribolium* receptors for the recently discovered insect RYamides neuropeptides. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **412**: 578–583.
- Grimmellikhuijzen C.J.P., Hauser F. 2012. Mini-review: The evolution of neuropeptide signaling. *Regulatory Peptides*, **177**: 56–59.
- Heuer C.M., Kollmann M., Binzer M., Schachtner J. 2012. Neuropeptides in insect mushroom bodies. *Arthropod Structure & Development*, **41**: 199–226.
- Hummon A.B., Richmond T.A., Verleyen P., Baggerman G., Huybrechts J., Ewing M.A., Vierstraete E., Rodriguez-Zas S.L., Schoofs L., Robinson

- G.E., Sweedler J.V. 2006. From the genome to the proteome: uncovering peptides in the *Apis* brain. *Science*, **314**: 647–649.
- Kim Y.S., Smith B.H. 2000. Effect of an aminoacid on feeding preferences and learning behavior in the honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Insect Physiology*, **46**: 793–801.
- Knoll F. 1930. Über Pollenkit und Bestäubungsart. *Zeitschrift für Botanik*, **23**: 609–675.
- Lefer D., Perisse E., Hourcade B., Sandoz J.Ch., Devaud J.-M. 2013. Two waves of transcription are required for long-term memory in the honeybee. *Learning & Memory*, **20**: 29–33.
- Menzel R. 1983. Neurobiology of learning and memory. The honeybee as a model system. *Naturwissenschaften*, **70**: 5040511.
- Menzel R. 2012. Learning and Memory. *Honeybee Neurobiology and Behavior: A Tribute to Randolph Menzel*: 485–492.
- Minnich D. 1932. The contact chemoreceptors of the honeybee *Apis mellifera* L. *Journal of Experimental Zoology*, **61**: 375–393.
- Müller U. 2012a. The molecular biology of learning and memory – memory phases and signaling cascades. *Honeybee Neurobiology and Behavior: A Tribute to Randolph Menzel*: 409–421.
- Müller U. 2012b. The molecular signaling processes underlying olfactory learning and memory formation in honeybees. *Apidologie*, **43**: 322–333.
- Nassel D.R., Winther A.M.E. 2010. *Drosophila* neuropeptides in regulation of physiology and behavior. *Progress in Neurobiology*, **92**: 42–104.
- Pascual N., Castresana J., Valero M.-L., Andreu D., Belles X. 2004. Orcokinin in insects and other invertebrates. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, **34**: 1141–1146.
- Perisse E., Raymond-Delpech V., Neant I., Matsumoto Y., Leclerc C., Moreau M., Sandoz Ch. 2009. Early calcium increase triggers the formation of olfactory long-term memory in honeybees. *BioMed Central Biology*, **7**: 30–40.
- Predel R., Neupert S. 2007. Social behavior and evolution of neuropeptides genes: lessons from the honeybee genome. *BioEssays*, **29**: 414–121.
- Simcock N.K., Gray H.E., Wright G.A. 2014. Single aminoacids in sucrose rewards modulate feeding and associative learning in the honeybee. *Journal of Insect Physiology*, **64**: 41–48.
- Smith B.H., Huerta R., Bazhenov M., Sinakevitch I. 2012. Distributed plasticity for olfactory learning and memory in the honey bee brain. *Honeybee Neurobiology and Behavior: A Tribute to Randolph Menzel*: 393–408.
- Sterkel M., Oliveira P.L., Urlaub H., Hernandez-Martinez S., Rivera-Pomar R., Ons S. 2012. OKB, a novel family of brain-gut neuropeptides from insect. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, **42**: 466–473.
- Zhang L.-Zh., Zhang Sh.-W., Wang Zi.-L., Yan W.-Y., Zeng Z.-J. 2014. Cross-modal interaction between visual and olfactory learning in *Apis cerana*. *Journal of Comparative Physiology, A*, **200**: 899–909.

**Изменения и дополнения к фауне роющих ос (Hymenoptera:  
Sphecidae, Crabronidae) Среднего Поволжья  
и сопредельных территорий**

М.В. Мокроусов

**Changes and additions to the fauna of digger wasps (Hymenoptera:  
Sphecidae, Crabronidae) of the Middle Volga and adjacent territories**

M.V. Mokrousov

Институт биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия. E-mail: sphecid@inbox.ru

Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Russia. E-mail: sphecid@inbox.ru

**Резюме.** Указаны новые точки находок в Среднем Поволжье 19 видов, из которых 6 видов приведены впервые для данной территории, а 3 – для фауны России. Два вида – *Podalonia tydei* (Le Guillou, 1841) и *Tachysphex consocius* Kohl, 1892 – исключены из фаунистического списка, так как их предыдущие указания должны быть отнесены к *Ammophila pubescens* Curtis, 1836 и *Tachysphex grandii* de Beaumont, 1965 соответственно.

**Ключевые слова.** Роющие осы, Sphecidae, Crabronidae, Среднее Поволжье, фауна.

**Summary.** New locations of 19 species are listed for the Middle Volga region, of which six species are listed for the first time for this territory, and three species – for the fauna of Russia. Two species, *Podalonia tydei* (Le Guillou, 1841) and *Tachysphex consocius* Kohl, 1892, are excluded from the faunistic list because their previous mentions should be referred to *Ammophila pubescens* Curtis, 1836 and *Tachysphex grandii* de Beaumont, 1965 respectively.

**Key words.** Digger wasps, Sphecidae, Crabronidae, Middle Volga, fauna.

**Введение**

Фауну роющих ос Среднего Поволжья (бассейна Средней Волги) и прилегающих территорий на настоящий момент можно считать очень хорошо изученной. В то же время ежегодно выявляются дополнительные виды, прежде всего за счет проникновения сюда более южных фаунистических элементов. В наиболее полной сводке по бассейну средней и верхней Волги (Мокроусов, 2010а) приведены 207 видов (не считая неверно указанной *Podalonia tydei* Guillou), а в последующих работах (Мокроусов, 2010б; Мокроусов и др.,

2013; Панков, 2013; Мокроусов, Вафин, 2014; Ручин, Антропов, 2014; Мокроусов, Егоров, 2015) для фауны этого региона были указаны еще 16 видов.

Следует отметить, что 17 видов, указанных другими авторами из Среднего Поволжья, автору этого сообщения остаются неизвестными: *Ammatomus rogenhoferi* (Handlirsch, 1888) (Татарстан: Сапаев, 2004); *Cerceris bracteata* Eversmann, 1849 (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Cerceris quadricincta* (Panzer, 1799) (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Crabro (Anothyreus) maeklini* A. Morawitz, 1866 (Московская обл.: Бутовский, 2006); *Crossocerus (Blepharipus) heydeni* Kohl, 1880 (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Crossocerus (Cuphopterus) dimidiatus* (Fabricius, 1781) (Татарстан: Немков, 2007, 2009); *Ectemnius (Clytochrysus) sexcinctus* (Fabricius, 1775) (Кировская обл.: Леви и др., 1974; Ярославская обл.: Шестаков, 1925); *Larra anathema* (Rossi, 1790) (Московская обл.: Бутовский, 2006; Ярославская обл.: Шестаков, 1925); *Lindenius mesopleuralis* (F. Morawitz, 1890) (Татарстан: Сапаев, 2004); *Lindenius subaeneus* Lepeletier de Saint Fargeau and Brullé, 1835 (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Nitela spinolae* Latreille, 1809 (Мордовия: Плавильщиков, 1964); *Nysson decemmaculatus* Spinola, 1808 (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Pemphredon beaumonti* Hellén, 1955 (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Podalonia fera* (Lepeletier de Saint Fargeau, 1845) (Мордовия: Ручин, Антропов, 2014); *Prionyx viduatus* (Christ, 1791) (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Tachysphex coriaceus* (A. Costa, 1867) (Ивановская обл.: Панков, 2013); *Tachysphex latifrons* Kohl, 1884 (Ивановская обл.: Панков, 2013).

Кроме того, предыдущие указания на находки *Trypoxylon clavicerum* Lepeletier de Saint Fargeau et Audinet-Serville, 1828 относятся в действительности к 2 видам, установление таксономического статуса которых нуждается в отдельном исследовании.

Таким образом, к настоящему времени в фауне Среднего Поволжья непосредственно автором выявлены 215 видов роющих ос. Часть видов, указанных другими авторами, представляется сомнительной или нуждается в специальном подтверждении.

## Материал

Основой для данного сообщения послужили личные сборы автора на территории Владимирской, Ивановской, Нижегородской областей и Республики Мордовия. Также были обработаны сборы Л.В. Егорова (Чебоксары) с территории Чувашии и Мордовии и материалы, предоставленные В.А. Зряниным (Н. Новгород) из Костромской области. Весь указанный материал хранится в коллекции автора.

## Результаты и их обсуждение

Два вида – *Tachysphex consocius* Kohl, 1892 и *Podalonia tydei* (Le Guillou, 1841) – необходимо исключить из фаунистического списка сфецид Среднего Поволжья. Указание *T. consocius* (Мокроусов, 2010а) было связано с неустоявшейся систематикой вида. Все собранные экземпляры из Нижегородской области должны быть отнесены к *Tachysphex grandii* de Beaumont, 1965, название которого, по мнению автора и некоторых других исследователей (Straka, 2005), было синонимизировано с *T. consocius* (Krombein, Pulawski, 1994) ошибочно. Указание для региона *P. tydei* (Мокроусов, 2010а) было связано с неверной идентификацией экземпляров *Ammophila pubescens* Curtis, 1836 с укороченным в результате стилопизации первым тергитом брюшка.

В приведенном ниже списке указан изученный материал (но для ранее отмеченных видов – только сведения о находках в новых точках сборов или не приводившиеся ранее находки), предыдущие указания для региона, общие сведения о распространении; в примечание вынесены прочие сведения, касающиеся новых данных о распространении, ста-

туса вида в регионе, исправления ранее неверных указаний. Виды, впервые отмеченные в Среднем Поволжье, обозначены одной звездочкой (\*), впервые в фауне России – двумя звездочками (\*\*). Фамилии основных сборщиков в тексте сокращены следующим образом: Л.В. Егоров – Е., М.В. Мокроусов – М.

## Семейство Sphecidae

### Подсемейство Ammophilinae

#### *Ammophila campestris* Latreille, 1809

*Материал.* Нижегородская обл.: Вознесенский район, окр. п. Вознесенское, 26.VI.2013 (М.), 2♂.

*Предыдущие указания.* Ивановская обл. (Панков, 2013), Мордовия (Мокроусов и др., 2013), Москва и Московская обл. [Assmuss, 1859 (как *Miscus campestris* Latr.); Кулагин, 1892 (как *M. campestris* Latr.); Бутовский, 2006 (неверное указание как *Ammophila campestris* Jug.)], Рязанская обл. (Ананьева, Кочетков, 1999), Татарстан (Мокроусов, 2010а; Мокроусов, Вафин, 2014), Ярославская обл. [Шестаков, 1925 (неверное указание как *Ammophila campestris* Dhlb.)].

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, С Африка, ЮЗ и Средняя Азия, Казахстан, Россия (широко, на восток до Приморского края), С и СВ Китай, Японии (Казенас, 2002).

*Примечание.* Южный вид, в Среднем Поволжье очень редок. Первые указания для Нижегородской области (Мокроусов, 2010а) относятся к *A. terminata* F. Smith, 1856.

#### *Ammophila terminata* F. Smith, 1856

*Материал.* Нижегородская обл., Дзержинский район, восточная окраина Дзержинска (восточная промзона), 11–12.VI.2001 (М.), 1♂; 18.VIII.2001 (М.), 2♀; 1.VI.2002 (М.), 2♂; 12.VI.2002 (М.), 1♂; 23.VI.2006 (М.), 1♂, 4♀; западная окраина и территория г. Дзержинска, 27.VIII.2000 (М.), 1♀; 15.VIII.2007 (М.), 1♀.

*Предыдущие указания.* Рязанская обл. (Ананьева, Кочетков, 1999; Кочетков и др., 2008).

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, С Африка, ЮЗ и Средняя Азия, Казахстан, Россия (европейская часть, Сибирь) (Казенас, 2002).

### Подсемейство Sceliphrinae

#### *Sceliphron (Hensenia) deforme* (F. Smith, 1856)

*Материал.* Чувашия, Алатырский район, п. Алтышево-Люльский, 11.VII.2014 (Е.), 1♀.

*Предыдущие указания.* Мордовия (Ćetković et al., 2011; Мокроусов и др., 2013; Ручин, Антропов, 2014); Нижегородская обл. (Мокроусов, 2000а, 2000б; 2003; 2008; 2010а; Антропов, 2008; Ануфриев, 2010, 2011; Ермилов, Мокроусов, 2010; Мокроусов, Зрянин, 2010; Ćetković et al., 2011).

*Общее распространение.* Естественный ареал вида занимает территорию от В Казахстана и Индии на западе, до Дальнего Востока России, Японии, Тайваня и Таиланда на востоке и юго-востоке (Hensen, 1987).

*Примечание.* В Европе инвазийный вид, получивший в последнее время очень широкое распространение. Известен из Нижегородской, Пензенской и Воронежской областей, из Мордовии, Северной Осетии и Краснодарского края. Впервые указывается для Чувашии.

## Подсемейство *Sphesinae*

### Триба *Prionychini*

#### *Prionyx nudatus* (Kohl, 1885)

*Материал.* Владимирская обл., Вязниковский район, д. Симонцево, 8.VI.2014 (М.), 1♂.

*Предыдущие указания.* Мордовия (Ручин, Антропов, 2014); Нижегородская обл. (Мокроусов, 2010а, 2014; Мокроусов, Зрянин, 2010; Ануфриев, 2011); Рязанская обл. (Ананьева, Кочетков, 1999; Мокроусов, 2014); Татарстан (Мокроусов, Вафин, 2014); Чувашия (Мокроусов и др., 2011; Мокроусов, 2014).

*Общее распространение.* Ю Европа, СВ Африка, ЮЗ Азия, Кавказ, Иран, Афганистан, Средняя Азия, Казахстан (Казенас, 2002), Россия (европейская часть).

## Семейство *Crabronidae*

### Подсемейство *Astatinae*

#### \**Dryudella tricolor* (Vander Linden, 1829)

*Материал.* Нижегородская обл., Сергачский район, окр. д. Чуфарово, 7.VIII.2013 (М.), 1♀; Сосновский район, п. Сосновское, 11.VIII.2013 (М.), 1♀.

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, Средиземноморье, С Африка, ЮЗ Азия, Иран, Средняя Азия, Казахстан, Россия (европейская часть, Сибирь), Монголия. На юге европейской части России обычен, но в средней полосе очень редок.

## Подсемейство *Vembicinae*

### Триба *Vembicini*

#### Подтриба *Gorytina*

#### *Hoplisoides punctuosus* (Eversmann, 1849)

*Материал.* Нижегородская обл., Вачский район, окр. д. Базарово, 19.VII.2014 (М.), 1♀; Дзержинский район, Дзержинск, 27.VIII.2000 (М.), 1♀.

*Предыдущие указания.* Нижегородская обл. (Мокроусов, 2010а).

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, С Африка, ЮЗ Азия, Кавказ, Средняя Азия, Казахстан (Казенас, 2002), Россия (европейская часть, на север до Нижегородской области, 3 Сибирь).

*Примечание.* Южный вид; до настоящего времени с территории Среднего Поволжья известен лишь по 2 указанным выше экземплярам.

#### *Lestiphorus bicinctus* (Rossi, 1794)

*Материал.* Нижегородская обл., Выксунский район, г. Выкса, 1.VI.2015 (М.), 1♀.

*Предыдущие указания.* Московская обл. [Бутовский, 2006 (как *Gorytes bicinctus* Rossi)].

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, ЮВ Азия, Россия (европейская часть, Алтай) (Немков, 2009).

## Триба Nyssonini

### *Nysson fulvipes* A. Costa, 1859

*Материал.* Нижегородская обл., Дальнеконстантиновский район, 1 км СЗ п. Дальнее Константиново, 31.V.2014 (М.), 1♂.

*Предыдущие указания.* Мордовия (Мокроусов и др., 2013); Рязанская обл. (Ананьева, Кочетков, 1999).

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, Алжир, ЮЗ Азия, Кавказ, Казахстан Россия (европейская часть) (Немков, 2008).

## Подсемейство Crabroninae

### Триба Crabronini

#### *Crossocerus (Crossocerus) tarsatus* (Shuckard, 1837)

*Материал.* Мордовия, Рузаевский район, окр. д. Болдово, 9.VI.2007 (М.), 1♀; Нижегородская обл., Перевозский район, окр. с. Ичалки, 20.VII.2014 (М.), 1♂.

*Предыдущие указания.* Мордовия (Мокроусов, 2010а).

*Общее распространение.* Почти вся Европа, С Африка, Кавказ, Турция, Иран, В Казахстан, Россия (европейская часть), Корея, Япония (Казенас, 2002).

*Примечание.* Очень редок, до настоящего времени с территории Среднего Поволжья известен лишь по 2 указанным выше экземплярам.

#### *Crossocerus (Cuphopterus) subulatus* (Dahlbom, 1845)

*Материал.* Ивановская обл., Тейковский район, западные окраины д. Крапивново, 27.VIII.2015 (М.), 1♀.

*Предыдущие указания.* Нижегородская обл. (Мокроусов, 2010а); Чувашия (Мокроусов, 2010а, 2010б; Мокроусов и др., 2011).

*Общее распространение.* Средняя и С Европа, Казахстан, Россия (европейская часть, Алтай, Амурская обл., Приморский край, Сахалин, Курильские о-ва), Япония (Немков, 2009).

## Триба Larrini

### Подтриба Gastrosericina

#### \**Tachysphex grandii* de Beaumont, 1965

*Материал.* Нижегородская обл., Перевозский район, окр. п. Ичалки, 26.VI.2006 (М.), 3♂; окр. п. Ревезень, 23.VI.2013 (М.), 1♂.

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, ЮЗ Азия, Казахстан (Straka, 2005), Россия (европейская часть).

## Триба Palarini

#### *Palarus variegatus* (Fabricius, 1781)

*Материал.* Нижегородская обл., Вознесенский район, п. Вознесенское, 26.VI.2013 (М.), 2♀; Выксунский район, г. Выкса, 15.VIII.2014 и 2.VI.2015 (М.), 4♀.

*Предыдущие указания.* Мордовия (Мокроусов и др., 2013).

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, ЮЗ Азия, Кавказ, Афганистан, Средняя Азия, Казахстан, Россия (европейская часть, Сибирь, Дальний Восток), Монголия, Китай, Корея, Япония (Казенас, 2002).

### Подсемейство Pemphredoninae

#### Триба Pemphredonini

##### Подтриба Pemphredonina

#### ***Passaloecus insignis* (Vander Linden, 1829)**

*Материал.* Нижегородская обл., Дзержинский район, окр. п. Пушкино, 25.V.2014 (М.), 1♂.

*Предыдущие указания.* Ивановская обл. (Панков, 2013); Татарстан (Немков, 2009).

*Общее распространение.* Средняя и С Европа, Турция, Кавказ, Казахстан, Россия (европейская часть, Сибирь, Дальний Восток), Монголия, Китай (включая Тайвань), Корея, Япония, С Америка (Казенас, 2002).

#### **\*\**Pemphredon baltica* Merisuo, 1972**

*Материал.* Костромская обл., Мантуровский район, окр. д. Аносово, 7.VI.2006 (В. Зрянин), 1♀.

*Общее распространение.* Средняя и С Европа, С Америка (Канада, СВ США) (Dollfuss, 1995), Россия (европейская часть).

##### Подтриба Spilomenina

#### **\*\**Spilomena beata* Blüthgen, 1953**

*Материал.* Нижегородская обл., Арзамасский район, окр. с. Пустынь, 17.VIII.2014 (М.), 1♀.

*Общее распространение.* Почти вся З Европа.

#### Триба Psenini

#### ***Mimumesa littoralis* (Bondroit, 1934)**

*Материал.* Нижегородская обл., Арзамасский район, окр. с. Пустынь, 4.VII.2012 (сборщик неизвестен), 1♀.

*Предыдущие указания.* Костромская обл. [Гуссаковский, 1937 (как *Psen (Mimesa) fulvitaris* sp. n.)]; Рязанская обл. [Гуссаковский, 1937 (как *Psen (Mimesa) fulvitaris* sp. n.); Будрис, 1990].

*Общее распространение.* Почти вся Европа, Кавказ, Казахстан, Средняя Азия, Россия (европейская часть, Сибирь, Дальний Восток), Монголия, Япония (Будрис, 1990).

#### **\*\**Mimumesa spooneri* (Richards, 1948)**

*Материал.* Нижегородская обл., Арзамасский район, окр. с. Пустынь, 16.VII.2010 (М.), 1♀.

*Общее распространение.* Англия, Бельгия, Нидерланды, Германия, Дания, Финляндия, Польша, Литва, Украина (Voblenko et al., 1996; Budrys, 2001; Wiśniowski, 2004), Россия (европейская часть).

## Подсемейство Philanthinae

### Триба Cercerini

#### *\*Cerceris albofasciata* (Rossi, 1790)

*Материал.* Нижегородская обл., Нижний Новгород, Автозаводский район, Стригинский Бор, 4.VIII.2011 (М.), 1♂, 1♀.

*Общее распространение.* Средняя и Ю Европа, Кавказ, ЮЗ Азия, Средняя Азия, Казахстан, Россия (европейская часть, Сибирь), Монголия, Китай (Тайвань), Корея, Япония (Казенас, 2002).

### Триба Philanthini

#### *Philanthus venustus* (Rossi, 1790)

*Материал.* Чувашия, Шемуршинский район, национальный парк «Чаваш Вармане», окр. с. Бичурга-Баишево, 6.VII.2014 (Е.), 1♀.

*Предыдущие указания.* Мордовия (Ручин, Антропов, 2014).

*Общее распространение.* Ю и Средняя Европа, острова Средиземного моря, ЮЗ Азия, Казахстан, Россия (европейская часть), Монголия (Казенас, 2002).

## Заключение

В результате обработки дополнительного материала и уточнения идентификации ряда видов для территории Среднего Поволжья и сопредельных территорий приведены дополнительно 6 видов, 3 из которых впервые указываются для фауны России. Общее число видов известных автору на настоящий момент с территории Среднего Поволжья составляет 221 таксон.

## Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность В.А. Зрянину (Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород) и Л.В. Егорову (Государственный природный заповедник «Присурский», Чебоксары) за предоставленный материал, а также Ю.Н. Данилову (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск) за всестороннюю помощь при подготовке данной статьи.

## Литература

- Ананьева С.И., Кочетков Д.Н. 1999. Фауна жалящих перепончатокрылых Рязанской области. *Фауна и экология животных. Сборник научных докладов Зоологического общества РГПУ*: 4–12.
- Антропов А.В. 2008. Отряд перепончатокрылые. *Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Часть 2. Беспозвоночные животные. Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы. 2004 (2008)*. Москва: 239–283.
- Ануфриев Г.А. 2010. Свод предложений, дополнений и исправлений к Красной книге Нижегородской области. *Редкие виды живых организмов Нижегородской области. Сборник рабочих материалов Комиссии по Красной книге Нижегородской области*. Н. Новгород, 2: 9–33.

- Ануфриев Г. А. 2011. Второй свод предложений, дополнений и исправлений к Красной книге Нижегородской области. *Редкие виды живых организмов Нижегородской области. Сборник рабочих материалов Комиссии по Красной книге Нижегородской области*. Н. Новгород, **3**: 8–57.
- Будрис Э. Р. 1990. Роющие осы рода *Mimutesa* Malloch (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СССР. *Энтомологическое обозрение*, **69**(4): 941–947.
- Бутовский Р. О. 2006. К фауне перепончатокрылых насекомых (Insecta, Hymenoptera) Егорьевского района Московской области. *Природа Егорьевской земли. Приложение 17*. Москва: 397–400.
- Гуссаковский В. В. 1937. Обзор палеарктических видов родов *Didineis* Wesm., *Pison* Latr. и *Psen* Latr. (Hymenoptera, Sphecodea). *Труды Зоологического института АН СССР*, **4**(3–4): 599–698.
- Ермилов С. Г., Мокроусов М. В. 2010. Клещи (Acari), форезирующие на роющих осах (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) в Среднем Поволжье. *Энтомологические и паразитические исследования в Поволжье*. Саратов, **8**: 85–95.
- Казенас В. Л. 2002. Роющие осы (Hymenoptera, Sphecidae) Казахстана. *Tethys Entomological Research*, **4**: 1–174.
- Кочетков Д. Н., Большакова М. М., Бутенко О. М., Приклонский С. Г. 2008. Жалящие перепончатокрылые (Aculeata, Hymenoptera) Окского заповедника. *Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области. Труды Окского государственного природного биосферного заповедника*, **26**. Рязань: 257–273.
- Кулагин Н. М. 1892. Hymenoptera. В кн.: Dwigubsky I. A. 1802. Primitiae Faunae Mosquensis. Издание 2-е: Опыт каталога представителей Московской фауны. М.: Товарищество И. Н. Кушнеров и К<sup>о</sup>: 146–153.
- Леви Э. К., Сысолетина Л. Г., Шернин А. И. 1974. Глава 9. Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые. *Животный мир Кировской области*. Киров, **2**: 236–288.
- Мокроусов М. В. 2000а. Редкие и интересные находки оособразных (Hymenoptera, Vespomorpha) на территории Нижегородской области. *Биосистемы: структура и регуляция. Труды биологического факультета Нижегородского государственного университета*. Н. Новгород, **3**: 22–25.
- Мокроусов М. В. 2000б. Фауна роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) Нижегородской области. *Чтения памяти профессора В. В. Станчинского*. Смоленск, **3**: 29–33.
- Мокроусов М. В. 2003. Пелопей безобразный – *Sceliphron deformе* Smith. *Красная Книга Нижегородской области*. Н. Новгород, **1**: 222–223.
- Мокроусов М. В. 2008. Предложения по изменению природоохранного статуса некоторых видов насекомых, включенных в Красную книгу Нижегородской области. *Редкие виды живых организмов Нижегородской области: Сборник рабочих материалов Комиссии по Красной книге Нижегородской области*. Н. Новгород, **1**: 31–32.
- Мокроусов М. В. 2010а. Фауна роющих ос (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) бассейна Верхней и Средней Волги. *Современные исследования перепончатокрылых насекомых. Труды Русского энтомологического общества*, **81**(2): 59–66.
- Мокроусов М. В. 2010б. Материалы к фауне роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae, Crabronidae) ООПТ Чувашский Республики. *Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский»*. Чебоксары, **24**: 107–108.
- Мокроусов М. В. 2014. Прионикс оголенный – *Prionyx nudatus* Kohl. *Красная книга Нижегородской области (изд. 2-е). Животные*. Н. Новгород, **1**: 265–266.
- Мокроусов М. В., Березин А. Ю., Егоров Л. В. 2011. Роющие осы (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) Чувашии. *Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах*, **27–28**: 62–86.
- Мокроусов М. В., Вафин А. Р. 2014. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Республики Татарстан. *Материалы докладов Чтений памяти профессора Эдуарда Александровича Эверсманна, посвященных 220-летию со дня его рождения. Труды Казанского отделения Русского энтомологического общества*, **3**: 52–61.

- Мокроусов М. В., Егоров Л. В. 2015. Материалы по фауне роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) государственного природного заповедника «Присурский». *Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича*, **14**: 423–426.
- Мокроусов М. В., Зрянин В. А. 2010. Критический обзор видов перепончатокрылых насекомых (Insecta, Hymenoptera) нуждающихся в охране на территории Нижегородской области. *Редкие виды живых организмов Нижегородской области. Сборник рабочих материалов Комиссии по Красной книге Нижегородской области*. Н. Новгород, **2**: 92–105.
- Мокроусов М. В., Ручин А. Б., Егоров Л. В. 2013. Материалы по фауне ос (Hymenoptera, Vespoformia) Мордовского государственного природного заповедника и прилегающих территорий. *Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича*, **11**: 193–205.
- Немков П. Г. 2007. Фауна роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Курильских островов. *Евразийский энтомологический журнал*, **6**(1): 67–76.
- Немков П. Г. 2008. Роющие осы рода *Nysson* Latreille (Hymenoptera, Crabronidae) фауны России. *Евразийский энтомологический журнал*, **7**(3): 217–221.
- Немков П. Г. 2009. *Аннотированный каталог роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) азиатской части России*. Владивосток: Дальнаука. 194 с.
- Панков Г. И. 2013. Роющие осы Ивановской области. *Краеведческие записки*. Иваново, **14**: 226–232.
- Плавильщиков Н. Н. 1964. Список видов насекомых, найденных на территории Мордовского государственного заповедника. *Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Смидовича*, **2**: 105–134.
- Ручин А. Б., Антропов А. В. 2014. Материалы к познанию фауны ос (Hymenoptera, Vespoformia) Мордовии. *Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук*, **3**(62): 29–36.
- Сапаев Е. А. 2004. Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые. *Кадастр полезных насекомых Республики Татарстан*. Казань: 123–212.
- Шестаков А. В. 1925. Материалы к познанию роющих ос Ярославской губернии. *Труды Ярославского естественно-исторического и краеведческого общества*, **4**(1): 35–37.
- Assmuss E. Ph. 1859. Symbola ad faunam hymenopterologicam Mosquensem. Enumeratio Hymenopterorum Sphecoformium gubernii Mosquensis. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, **32**(1): 604–620.
- Budrys E. R. 2001. Five new for Lithuanian fauna species of Sphecidae and Crabronidae (Hymenoptera, Apoidea). *Acta Zoologica Lituanica. Entomologia*, **11**(4): 388–390.
- Ćetković A., Mokrousov M. V., Plečaš M., Bogusch P., Antić D., Đorović-Jovanović L., Krpo-Ćetković J., Karaman M. 2011. Status of the potentially invasive Asian species *Sceliphron deforme* in Europe, and an update on the distribution of *S. curvatum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Entomologica Serbica*, **16**(1/2): 91–114.
- Dollfuss H. 1995. A worldwide revision of *Pemphredon* Latreille 1796 (Hymenoptera, Sphecidae). *Linzer Biologische Beiträge*, **27**: 905–1019.
- Hensen R. V. 1987. Revision of the subgenus *Prosceliphron* Van der Vecht (Hymenoptera, Sphecidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, **129**: 217–261.
- Krombein K. V., Pulawski W. J. 1994. Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XX: a revision of *Tachysphex* Kohl, 1883, with notes on other Oriental species (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **552**: 1–106.
- Straka J. 2005. A review of the genus *Tachysphex* (Hymenoptera: Apoidea) of Turkey, with description of four new species. *Acta Societatis Zoologicae Bohemiae*, **69**: 247–276.
- Voblenko A. S., Gorobchishin V. A., Nesterov M. A. 1996. Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) of Ukrainian Polesye. *Sphecos*, **30**: 14–15.
- Wiśniowski B. 2004. Annotated list of Polish digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, **73**: 33–63.

## Видовой состав хищников ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) города Донецка и особенности их взаимодействия с жертвами

И.Н. ОГОЛЬ

### The species composition of the predators of *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Donetsk City and the peculiarities of their interaction with preys

I.N. Ogol

Украинское энтомологическое общество, Донецк, Украина. E-mail: ylyaogol@mail.ru

Ukrainian Entomological Society, Donetsk, Ukraine. E-mail: ylyaogol@mail.ru

**Резюме.** Изучены видовой состав хищников 3 видов ос-полистов, особенности их охотничьего поведения, влияние на популяции жертв, а также эффективность защитных механизмов последних в биотопах г. Донецка с различной степенью антропогенной трансформации. Установлено, что на исследуемой территории семьи ос *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (L.), гнездящихся открыто в биотопе с лугово-степной растительностью, в основном защищены от муравьев и практически беззащитны против шершня *Vespa crabro* L., пресс которого является одним из основных лимитирующих факторов. Популяция *Polistes dominula* (Christ), гнездящихся в укрытиях городских кварталов, испытывает значительно меньшее воздействие со стороны хищников, важнейшим из которых здесь выступает стриж черный (*Apus apus* L.). Впервые в качестве хищника европейских ос-полистов отмечен адвентивный североамериканский паук *Agelenopsis potteri* (Blackwall). Обнаружены специфические формы ловчих сетей отдельных экземпляров данного паука, являющиеся адаптациями для охоты на ос-полистов.

**Ключевые слова:** *Polistes*, *Vespa crabro*, *Protaetia metallica*, *Tettigonia viridissima*, *Agelenopsis potteri*, *Apus apus*, *Parus major*, муравьи, гнезда, хищник, жертва, популяция.

**Abstract.** The species composition of the predators for three species of *Polistes* wasps, the peculiarities of their hunting behavior, the impact on prey populations, as well as the effectiveness of protective mechanisms of wasps in biotopes of Donetsk with varying degrees of anthropogenic transformation were investigated. It was found that in the area under study *Polistes nimpha* (Christ) and *P. gallicus* (L.) colonies nesting openly in biotope with undisturbed meadow-steppe vegetation, is mainly protected from ants and almost defenseless against the hornet *Vespa crabro* L., whose press is one of the main limiting factors. Population of *Polistes dominula* (Christ), nesting in shelters of urban areas, experiences significantly less impact from predators, the most important of which here is the black swift (*Apus apus* L.). For the first time an adventive North American spider *Agelenopsis potteri* (Blackwall) was recorded as a predator of European *Polistes* wasps. For separate specimens of this spider the specific forms of hunting nets adapted for hunting of *Polistes* wasps were found.

**Key words:** *Polistes*, *Vespa crabro*, *Protaetia metallica*, *Tettigonia viridissima*, *Agelenopsis potteri*, *Apus apus*, *Parus major*, ants, nests, predator, prey, population.

## Введение

Род *Polistes* Latreille насчитывает около 200 распространенных повсеместно (кроме Антарктиды) видов. Эти осы сооружают бумажные гнезда без оболочки, которые прикрепляют при помощи стебелька к субстрату (West-Eberhard, 1969; Jeanne, 1975; Starr, 1990; Русина, 2009). Они являются эусоциальными насекомыми, находящимися на сравнительно низком уровне развития эусоциальности – ресоциальности (Радченко, Песенко, 1994; Русина, 2009). Семья, создаваемая одной или несколькими самками, имеет однолетний цикл развития; развиваясь, она переходит от выращивания рабочих особей к выращиванию самцов и зимующих самок, после чего вскоре распадается (Гречка, Кипятков, 1984; Русина, 2009).

На территории г. Донецка отмечены 3 вида полистов: *Polistes (Polistes) dominula* (Christ), *P. (P.) gallicus* (L.), *Polistes (P.) nimpha* (Christ). Первый из них в данной точке ареала гнездится только в укрытиях (как правило, антропогенного происхождения), второй – только открыто на побегах растений, третий – обоими способами (Оголь, 2012).

Детальное изучение биологии и экологии ос-полистов имеет как теоретическое, так и прикладное значение. Первое обусловлено тем фактом, что осы этого рода являются важным модельным объектом для изучения социальной жизни насекомых (Русина, 2009; Русина и др., 2010); второе связано с их активностью в уничтожении листогрызущих насекомых и перспективами применения в методе биологической защиты растений (Русина, 2011). Большое внимание уделяется взаимодействию ос-полистов с хищниками и, в особенности, с муравьями. Так считается, что специфическая форма их гнезд, соединенных с субстратом лишь одним или несколькими тонкими стебельками, появилась в ходе эволюции как приспособление, защищающее от атак муравьев (Jeanne, 1975; Starr, 1990; London, Jeanne, 2000). Эти стебельки осы покрывают секретом железы Ван дер Вехта, оказывающим на муравьев специфическое репеллентное действие (Turillazzi, Ugolini, 1979; Русина, 2010). Известно, что наиболее остро антагонистические отношения полистов и муравьев проявляются в тропиках (Jeanne, 1979; West-Eberhard, 1996). Сведения о роли муравьев в жизни полистов Украины противоречивы. В одних работах сообщается, что разорение гнезд муравьями нескольких видов как причина гибели осиных семей – обычное явление в различных регионах страны (Русина, 2009; Русина и др., 2010). В другой статье упоминается всего 2 наблюдавшихся непосредственно и 3 установленных по косвенным признакам подобных случая за всю практику автора, в том числе лишь 4 случая за 3 года мониторинга 548 гнезд *P. gallicus* на территории Черноморского биосферного заповедника, произошедших по вине муравья *Myrmica bergi* Ruzsky (Русина, 2010).

При изучении возможности и перспектив применения ос-полистов для защиты растений от вредителей в тех или иных регионах одним из важнейших моментов следует признать выявление спектра хищников каждого вида ос в различных частях ареалов и степени их влияния на популяции жертв. На территории Украины данный вопрос изучался в Нижнем Приднепровье, где выявлены хищники из числа насекомых, пауков, птиц и млекопитающих (Русина, 2009). При этом специфика взаимодействия каждого из них с жертвами и вклад в популяционную динамику не описаны. Сведения о некоторых видах хищников и особенностях повреждения ими осиных гнезд получены также для Сумской области (Русина и др., 2010), однако в силу крайне короткого периода сбора материала (8 дней в июне одного года) влияние хищников на популяцию жертв прослежено не было. На территории юго-востока Украины вопрос о хищниках ос-полистов совершенно не изучен.

Эволюция любого хищника тесно связана с эволюцией его жертвы; в процессе совместной эволюции (коэволюции) у хищника выработались достаточно эффективные средства нападения, а у жертвы – достаточно эффективные средства защиты (Чистик и др., 2012). В случае, когда жертвами выступают осы-полисты, являющиеся жалоносными насекомыми с высокотоксичным ядом и активным оборонительным поведением (Starr, 1990), представляют особый интерес механизмы преодоления этой защиты хищниками.

Целью настоящей работы стало изучение видового состава хищников 3 видов ос-полистов, особенностей их способов охоты, оценка влияния на популяции жертв и эффективности защитных механизмов последних в биотопах г. Донецка с различной степенью антропогенной трансформации.

## Материал и методы

Исследования проводились с 2007 по 2015 гг. в Кировском районе г. Донецка. Были выделены 2 модельных участка, радикально различающихся по степени антропогенной трансформации:

– участок № 1 – отрезок правого склона балки «Вторая» на окраине города с ненарушенным почвенным покровом и лугово-степной растительностью. По степени антропогенной трансформации ландшафт является условно-коренным (Романова, 1997). Левый его склон покрыт искусственными лесонасаждениями с преобладанием дуба, а с противоположной стороны участок граничит с пахотным полем;

– участок № 2 – кварталы девятиэтажной жилой застройки микрорайона Текстильщик как типичный образец селитебного городского ландшафта (урболандшафта).

Ежегодно весной на обоих участках производили поиск гнезд ос-полистов. Найденные гнезда помечали, наносили их местоположение на карту и в дальнейшем до распада семей (сентябрь–октябрь) регулярно проводили наблюдения, отмечая атаки хищников и их следы. В случаях, когда удавалось непосредственно пронаблюдать нападение хищника и ответную реакцию ос, в полевой дневник заносили детали происшествия с привязкой ко времени. Для фиксации моментов взаимодействия ос-полистов и хищников, а также характерных повреждений гнезд, оставляемых разными видами последних, применяли фото- и видеосъемку при помощи цифровой камеры Canon PowerShot A550. Отснято более 100 фотографий и 1 мин 37 с видео.

## Результаты

На участке № 1 были найдены и изучены 93 гнезда *P. gallicus* и 62 гнезда *P. nimpha*, на участке № 2 – более 100 гнезд *P. dominula*.

**Хищники ос-полистов, гнездящихся на склоне балки.** На участке № 1 по степени влияния на численность семей *P. gallicus* и *P. nimpha* важнейшим хищником являлся шершень обыкновенный *Vespa crabro* L. (Hymenoptera, Vespidae), гнезда которого располагались в дуплах деревьев, растущих в лесу на противоположном склоне. Нападения шершня на гнезда полистов начинались в первой декаде июля и заканчивались в первой декаде августа; они совпадали по времени с сезонным пиком его фуражировочной активности в данном биотопе. В наблюдавшихся атаках участвовали исключительно рабочие особи.

Типичная атака протекала следующим образом. Шершень подлетал к гнезду, садился на сот и начинал грызть перегородки между ячейками его центральной части, которые, как правило, в это время года содержат личинок старших возрастов и куколок (рис. 1, А). Разгрызание стенок ячеек обусловлено тем фактом, что ширина головы рабочего шершня значительно превосходит апертуру ячейки обоих вышеупомянутых видов

полистов. Как только шершень добирался до личинки или куколки, он хватал ее мандибулами, пережевывал несколько секунд (рис. 1, Б), а затем улетал с добычей по направлению к родительскому гнезду.

Одна и та же особь шершня повторяла атаки раз за разом, возвращалась к гнезду полистов через интервалы в 10–15 мин до тех пор, пока все личинки старших возрастов и куколки не уничтожались. Яйца полистов и личинки младших (1-го и 2-го) возрастов, находящиеся в краевой зоне сота, шершни игнорировали. В результате большинство атакованных гнезд получали характерные повреждения в виде выемки в центре с нетронутыми ячейками по краю (рис. 1, В).



**Рис. 1.** Хищники расплода ос *P. gallicus* и *P. nimpha*, гнездящихся на склоне балки, и оставляемые ими повреждения гнезд: А–В – *Vespa crabro*; Г, Д – *Protaetia metallica*; Е, Ж – *Tettigonia viridissima*; З – *Lasius alienus*; И – *Formica pratensis*; К – птица; Л – млекопитающие.

Во всех зафиксированных случаях в момент поедания шершнем расплода на гнезде не было взрослых ос, так как при приближении хищника все они улетали. Ни разу не было отмечено попыток имагинального населения гнезда обороняться. Более того, большинство ос-полистов не подлетало к гнезду еще в течение примерно 5 мин после отлета хищника, и они лишь кружились в отдалении. Те единичные экземпляры, которые в этот период времени все-таки садились на сот, через мгновение с него взлетали. Один из случаев такой поведенческой реакции зафиксирован нами на видеозаписи.

Во всех отмеченных случаях нападения шершней на гнезда полистов заканчивались гибелью семьи последних. Осы полностью покидали гнездо в течение 1–2 дней после начала атак и в ряде случаев закладывали поблизости вторичное гнездо, однако и оно в скором времени оказывалось разоренным шершнями. Нами не зафиксированы случаи хищничества шершней в отношении имаго полистов, но исключать такую возможность нельзя, поскольку широко известно, что шершни могут успешно охотиться на взрослых медоносных пчел и менее крупных ос.

В различные годы доля пораженных шершнями гнезд ос-полистов обоих видов на модельном участке колебалась от 0 до 100 % от числа семей, не погибших по каким-либо иным причинам еще до начала июля (рис. 2, А). В общей картине причин гибели семей ос-полистов на склоне балки атаки шершней в отдельные годы занимали ведущее место (рис. 2, Б).

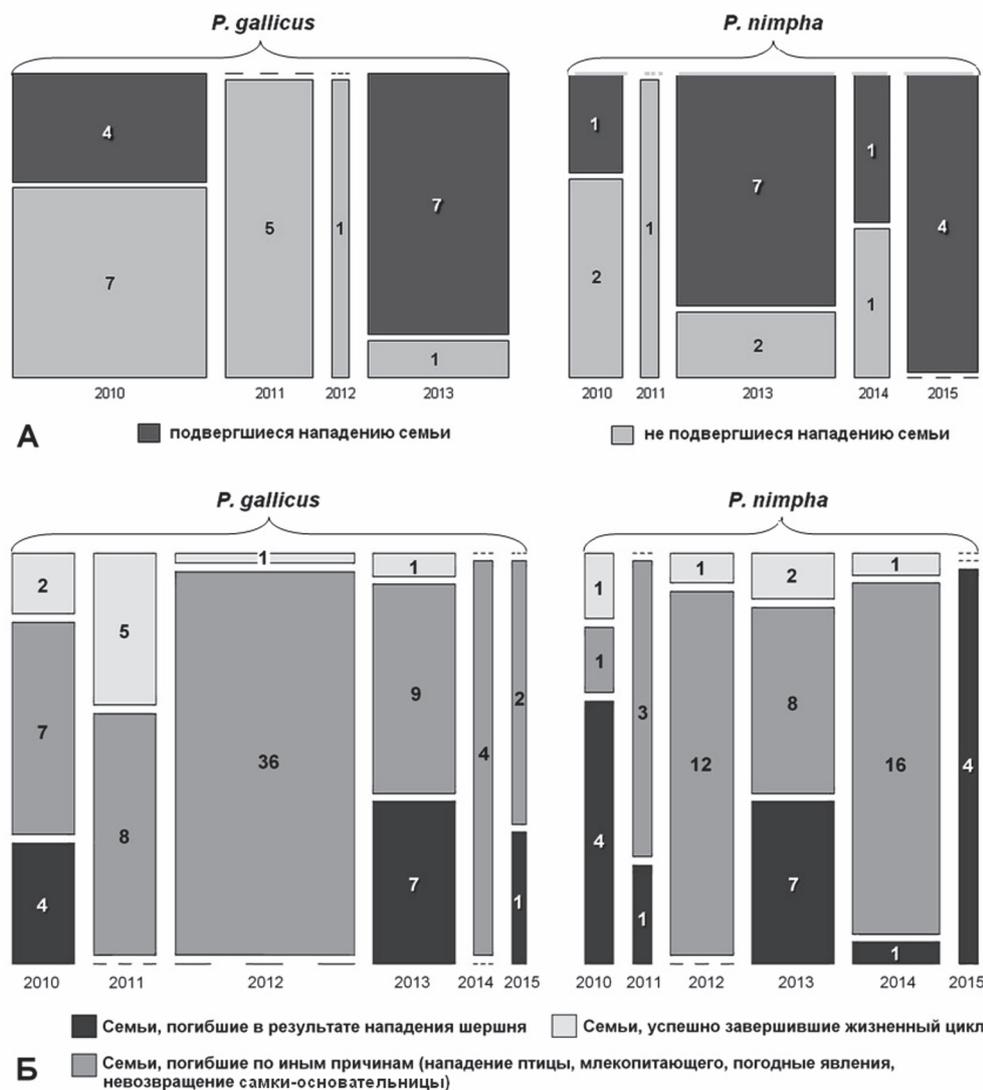
Нападения других хищников в данном биотопе были более редки и намного меньше влияли на популяции ос-полистов. Из их числа достоверно установлены следующие.

**Бронзовка** *Protaetia metallica* (Herbst) (Coleoptera: Scarabaeidae). Отмечен один случай разрушения ею части сота *P. nimpha* при поедании яиц и запасов углеводной пищи, размещенных в ячейках (рис. 1, Г). Нападение произошло 18 мая 2011 г. задолго до появления рабочих ос. Жук полностью игнорировал попытки самки-основательницы прогнать его с гнезда. После завершения питания он покинул гнездо, однако причиненный ущерб оказался незначительным (рис. 1, Д). Весной в различные годы подобные повреждения были замечены нами и на других гнездах *P. nimpha* и *P. gallicus*. Это позволяет предположить, что вышеописанный случай не является исключительным.

**Муравьи** *Lasius alienus* (Förster) и *Formica pratensis* Retzius (Hymenoptera: Formicidae). Они поедали расплод только в покинутых взрослыми осами гнездах, в частности уничтожали яйца и личинок младших возрастов оставленных шершнями (рис. 1, З, И). Также часто муравьи разоряли гнезда, где самка-основательница погибла до появления рабочих. Не отмечено ни одного случая нападения муравьев на благополучное гнездо. Мы неоднократно наблюдали как фуражир рода *Formica*, исследуя побег растения, наткнулся на точку прикрепления стебелька гнезда полистов и немедленно изменял направление движения на противоположное. В случае исчезновения имагинального населения семьи ос такая реакция муравьев сохранялась в течение 1–2 суток, и лишь затем начиналось разорение. После себя муравьи иногда оставляли характерные повреждения в виде тонкой бахромы из перегрызенных целлюлозных волокон по краям ячеек, а иногда гнезда оставались совершенно неповрежденными.

**Кузнечик** *Tettigonia viridissima* (L.). Отмечен только один случай нападения личинки самки на гнездо *P. gallicus* 6 июня 2015 г. до появления рабочих, приведший к полному уничтожению расплода (рис. 1, Е). Кузнечик погрыз сот не только с передней, но и с задней стороны, что несвойственно для других выявленных нами хищников (рис. 1, Ж). Судьба самки-основательницы осталась неизвестной. Гибель ее в результате нападения личинки кузнечика представляется нам маловероятной по причине относительно небольших размеров последней (едва крупнее осы). Скорее всего (как и в случае с муравьями), нападение произошло уже после исчезновения по каким-то сторонним причинам основательницы.

Атаки **птиц** пронаблюдать не удалось, но судя по косвенным признакам, такие случаи не редки. Так, повреждения некоторых гнезд *P. gallicus* на склоне балки были практически идентичны тем, которые (как мы достоверно установили) остаются после нападения большой синицы на гнезда *P. dominula* в кварталах городской застройки (см. ниже). Они имели вид глубоких и относительно узких выщербин в центре, а иногда также и на краю сота (рис. 1, *K*). С большой вероятностью это были следы клювов птиц, но неясна только их видовая принадлежность, так как в данном биотопе насекомоядные птицы представлены большим числом видов. Однако хорошо известная в качестве хищника ос-



**Рис. 2.** Количественные данные о нападениях шершней на семьи ос-полистов, гнездящихся на склоне балки, визуализированные с помощью мозаичных диаграмм: *A* – частоты нападений на семьи, сохранившиеся на начало июля 2010–2015 гг. (отсутствие данных для некоторых годов обусловлено гибелью всех обнаруженных семей в более ранние сроки); *B* – судьбы всех известных семей ос-полистов, основанных на модельном участке. Цифрами обозначено число семей в каждой категории.

полистов щурка золотистая (*Merops apiaster* L.) на исследуемой территории отсутствует полностью, а сорокопуть (*Lanius* sp.) на были замечены нами в пределах данного участка. Случались эти нападения до появления рабочих ос и приводили к гибели самки-основательницы и расплода. Также не исключено, что часть исчезнувших с данного участка гнезд, от которых оставались лишь незначительные следы на стеблях растений, была унесена птицами, поскольку подобные случаи считаются типичными (Strassmann, 1981; Русина и др., 2010).

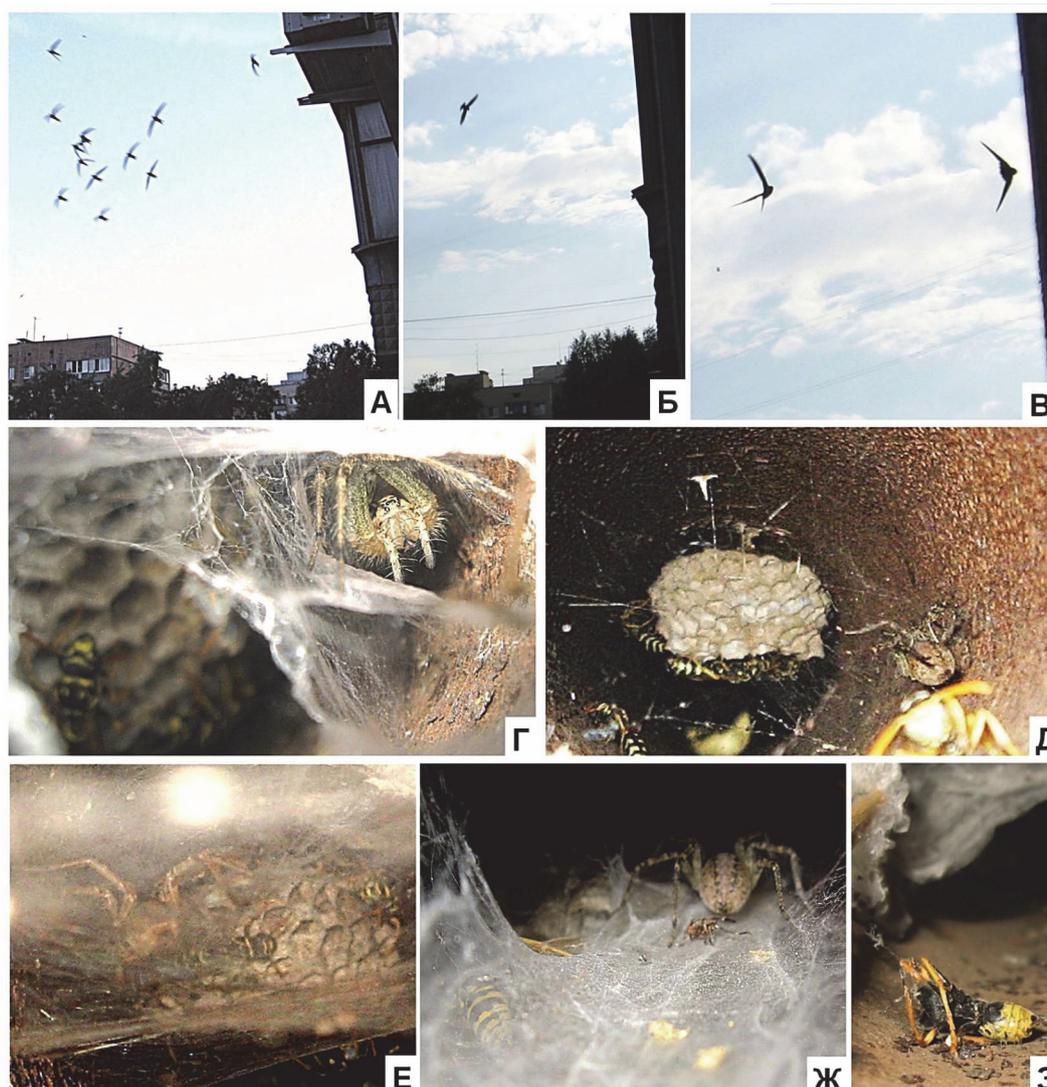
Нападения **млекопитающих** по-видимому происходили в ночные часы, поэтому установлены также лишь по косвенным признакам – широким погрызам на краевой части сота. Они случались уже после появления рабочих, причем даже большое число ос в семье не являлось препятствием. Зверь сгрызал с торца сота несколько рядов ячеек вместе с расплодом. В некоторых случаях к утру сот лишался своей нижней половины, или от гнезда оставался лишь стебелек, а имагинальное население исчезало. В случаях, когда повреждения были менее разрушительны и затрагивали только небольшую долю ячеек, семья сохранялась, однако финальный размер гнезда и количество произведенных в нем репродуктивных особей снижались по сравнению с семьями, не подвергавшимся нападению. На одно гнездо *P. gallicus* хищник напал трижды в течение недели в конце июля 2015 г., каждый раз оставляя повреждения на иной части торца сота (рис 3, Б). Затем нападения прекратились, и семья успешно завершила жизненный цикл. Столь разные последствия нападений млекопитающих, вероятно, объясняются тем, что в роли хищников выступали разные их виды. Скорее всего, они принадлежали к отрядам грызунов (Rodentia) и (или) насекомоядных (Eulipotyphla). В непосредственной близости от вышеупомянутого гнезда, многократно подвергавшегося нападениям, нами было обнаружено множество нор полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pall.), а также найден труп белозубки малой (*Crocidura suaveolens* Pall.).

**Хищники ос-полистов, гнездящихся в кварталах городской застройки.** На участке № 2 среди установленных хищников наибольший урон популяции *P. dominula* наносил **стриж черный** (*Apus apus* L.). С мая по июль стрижи часто устраивали групповую охоту на насекомых, скапливающихся около стен верхних этажей домов (5-го и выше), значительную долю из которых составляли осы-полисты, гнездящиеся в полостях этих стен. Стая птиц подлетала на высокой скорости к стене, спугивала перед собой всех сидящих насекомых и ловила их в воздухе (рис. 3, А–В). В дни активной охоты стрижей около наблюдавшихся нами гнезд потери имагинального состава семей за день достигали до 20 % (в основном за счет молодых и недавно начавших полеты рабочих особей), что, несомненно, снизило их продуктивность. Вероятно, посредством уничтожения самок-основательниц до появления рабочих особей стрижи могут приводить к гибели семей. Так, за время исследования по причине невозвращения основательниц погибли 2 из 9 семей *P. dominula*, размещенных на лоджии 5-го этажа девятиэтажного дома, однако мы не можем с полной уверенностью связать эти случаи с атаками стрижей.

Нападения **большой синицы** (*Parus major* L.) на гнезда *P. dominula* отмечены только осенью при понижении температуры до +8 °С и ниже. В это время синицы начинали активно исследовать различные пустоты стен зданий, балконы, лоджии и другие обычные места гнездования *P. dominula*. К тому моменту развитие осиных семей было завершено, их преимагинальные фазы отсутствовали, но в некоторых гнездах в ячейках и на поверхности сотов оставалось небольшое число молодых репродуктивных особей, которые и становились добычей синиц. Часто птица склевывала только брюшки ос, после чего жертвы еще продолжали некоторое время активно двигаться. Спасти удалось только тем осам, которые взлетали с гнезда, но поскольку при столь низкой температуре для данного вида полет представляет значительные трудности, доля выживших была не-

большой. Однако следует отметить, что большая часть ос покидает гнезда намного раньше, поэтому нападение синиц влияет на популяцию полстов незначительно.

Адвентивный североамериканский паук *Agelenopsis potteri* впервые отмечен в Донецке в 1995 г., что стало его первой находкой на территории Европы (Прокопенко, 2001; Polchaninova, Prokopenko, 2007). В последнее десятилетие в кварталах городской застройки этот паук является фоновым видом. Его типичная ловчая сеть имеет вид плотного полотна, воронкообразно сужающегося в туннель и слепо заканчивающегося в укрытии. Предпочтения при выборе таких укрытий во многом сходны с *P. dominula*, с той лишь разницей, что паук редко поднимается выше 2–3 м над землей. В июле–августе наблюдали единичные случаи совместного проживания неполовозрелых особей *A. potteri* и ос-полстов в одном укрытии, которое длилось не более недели. Осталось неизвестным, связано ли столь быстрое покидание укрытий пучками с агрессией со стороны ос или же обу-



**Рис. 3.** Хищники ос *P. dominula*, гнездящихся в кварталах городской застройки: А–В – стриж черный (*Apus apus*); Г–Ж – паук *Agelenopsis potteri*; 3 – останки осы, ставшей жертвой *A. potteri*.

словлено обычной миграционной активностью. Осенью, в сентябре–октябре, ситуация резко менялась: взрослые пауки переходили к оседлому образу жизни и становились достаточно крупными, чтобы справиться с осой, в то время как семьи полистов практически разрушались, и оставшиеся на гнезде особи (самцы и будущие основательницы) не проявляли коллективного оборонительного поведения. В этот период нами отмечен переход отдельных экземпляров пауков на питание преимущественно осами-полистами, что установлено по останкам, найденным в паутине и под ней (рис. 3, Г–З). Данный переход сопровождался некоторыми изменениями в конструкции ловчих сетей: они становились меньше по размерам, полностью сосредотачивались внутри укрытий, лишаясь наружных частей. В случае гнездования *P. dominula* в каркасных трубах нами отмечены 3 различных типа расположения ловчих сетей пауков: под гнездом полистов, между гнездом и выходом из трубы или непосредственно на гнезде, а также полный спектр переходных форм. Иногда доля подвергшихся атакам гнезд достигала больших значений. Так, 24 сентября 2009 г. пауки или их ловчие сети были замечены рядом с 8 из 10 гнезд, обнаруженных в одном из дворов девятиэтажной застройки, а 20 сентября 2015 г. в том же месте рядом с 4 из 5 обнаруженных гнезд. Однако в целом *A. potteri* оказывает слабое влияние на популяцию *P. dominula* по той же причине, что и синица.

В отличие от участка № 1 на участке № 2 нами не обнаружены хищники расплода ос-полистов, разоряющие гнезда. Многочисленные отмеченные нами случаи изъятия гнезд из легкодоступных укрытий, вероятнее всего, объясняются действиями человека. Нередко исчезнувшие гнезда обнаруживались на земле рядом с укрытием в неповрежденном состоянии или раздавленными человеческой ногой, но без каких-либо погрызов.

### Обсуждение

На изучаемой территории муравьи оказались неэффективны в качестве активных хищников ос-полистов. Очевидно, особенности архитектуры гнезд последних в сочетании с репеллентным действием секрета железы Ван дер Вехта и активным оборонительным поведением имаго оказывают достаточное защитное действие против конкретно этих видов хищников в данных условиях. Ключевым фактором, позволяющим муравьям разорять гнезда покинутые осами по каким-либо сторонним причинам, является прекращение обновления репеллентного барьера не менее чем за сутки до нападения. Оценка срока действия противомуравьиного репеллента *P. gallicus* всего в 2–4 ч (Turillazzi, Ugolini, 1979) не может быть распространена на случаи контактов в природе в силу специфических условий проведенного эксперимента. Приводимая в ряде работ оценка хищничества муравьев как важного фактора смертности семей ос-полистов на территории Украины нуждается в пересмотре, поскольку примененные для ее получения косвенные признаки (такие как наличие муравьев на гнездах при отсутствии ос) могут быть недостаточно информативны и приводить к завышенным результатам (Miyaño, 1980).

С другой стороны, следует признать существенно недооцененным влияние шершня в первую очередь в рассматриваемом регионе. Обычно осы рода *Vespa* упоминаются в качестве одних из важнейших хищников лишь для полистов тропических регионов (Miyaño, 1980; Ramesh, Suzuki, 1992; Русина, 2009). Нами обнаружена практически полная беззащитность семей *P. gallicus* и *P. nimpha* против шершня *V. crabro*, атаки которого оказались для них летальными в 100 % случаев. Несмотря на то, что мы не наблюдали попыток ужаливания полистами шершня, можно предположить, что его покровы непроницаемы для их жал, как и в случае медоносной пчелы (Baracchi et al., 1992). Особый интерес вызывает странная ответная реакция ос-полистов. Очевидно, шершень оставляет после себя на гнезде какой-то химический след, оказывающий на ос-полистов кратковре-

менное репеллентное действие. Но на основании имеющихся данных невозможно судить, выработалось ли это воздействие как дополнительное средство нападения шершня, или, напротив, является проявлением некоего предохранительно инстинкта ос-полистов, заставляющего их избегать неуязвимого хищника, не защищать обнаруженные шершнями гнезда, а покидать их и закладывать вторичные. Если верна вторая гипотеза, то такая защитная реакция на исследуемой территории оказалась совершенно неэффективной, поскольку все вторичные гнезда были уничтожены в короткий срок. Это обусловлено тем, что, не имея истинного роевого поведения, семьи ос-полистов неспособны в полном составе перемещаться от пораженного гнезда на расстояние нескольких метров, и для фуражира-шершня не составляет труда, завершив разорение первичного гнезда, обнаружить вторичное. Вероятно, данные о том, что в Сумской области большая часть атакованных семей *P. nimpha* выживает (Русина и др., 2010), отчасти или полностью являются следствием слишком короткого срока наблюдений, завершившихся еще до начала периода наиболее интенсивной охоты.

Таким образом, пресс шершня на исследуемой территории является одним из мощнейших лимитирующих факторов для популяций *P. gallicus* и *P. nimpha*. По-видимому, им удается избегать сильной депрессии или даже полного исчезновения только благодаря тому обстоятельству, что фуражировочные территории семей шершней, предпочитающих лесные станции, обычно лишь краем затрагивают места гнездования полистов, приуроченные к открытым ландшафтам с травянистой растительностью, а в некоторые годы – не затрагивают вообще. Этим также объясняется неравномерность распределения доли атакованных гнезд по годам.

Следует отметить, что добыча личинок и куколок из гнезд полистов сопряжена для шершней с серьезными энергетическими и временными затратами, так как связана с необходимостью разгрызать стенки ячеек. Вероятно, оставление шершнями нетронутыми яиц и личинок младших возрастов обусловлено тем, что затраты на их извлечение были бы больше полученной выгоды: для шершня выгоднее потратить время и энергию на поиск нового источника пищи. В то же время для муравьев в силу их намного меньших размеров доступ к этой добыче не является ресурсоемким, что позволяет им с выгодой для себя завершать уничтожение расплода полистов, начатого шершнями. Эти особенности фуражировочного поведения хорошо согласуются с современными представлениями об эволюции охотничьих стратегий хищников (Чистик и др., 2012).

Как и в случае с шершнем, преодоление бронзовкой *P. metallica* средств защиты ос-полистов, по всей видимости, объясняется неспособностью жал последних пробить ее твердые покровы. Известно, что жуки данного вида толерантны также к нападениям муравьев подрода *Formica* s. str., часто обитают в их муравейниках, несмотря на достаточно агрессивную реакцию хозяев (Drumont et al., 2012).

Очевидно, что млекопитающие, покровы которых легко проницаемы для осиногo жала, преодолевают оборону семей ос-полистов иными способами, возможно, потому, что решающую роль, благоприятствующую их атакам, играет темное время суток. По нашим наблюдениям с понижением освещенности и падением температуры после заката способность ос-полистов успешно атаковать потенциального врага (например, человека) сильно снижается.

Хорошо известно, что жалоносные перепончатокрылые (включая ос) составляют значительную долю в рационе синицы *P. major* (Дементьев и др., 1954). Вероятно, синицы перед поеданием обезоруживают их путем отделения жала, как это делают в аналогичных ситуациях сорокопуть, золотистые щурки и сойки (Birkhead, 1974). В прохладную погоду полисты совершенно неспособны к активной обороне и становятся легкой добычей хищников.

По некоторым данным стриж *A. apus* способен различать пол жалоносных перепончатокрылых и выбирать для нападения только самцов (Birkhead, 1974). В нашем случае при охоте путем захвата открытым ртом летящих насекомых на большой скорости подобная избирательность представляется совершенно невероятной. Также сомнительна возможность безопасного отделения жала в данной ситуации. Вероятнее всего, стриж обладает морфологической или физиологической невосприимчивостью к ужаливаниям ос, подобно осоеду *Pernis apivorus* (Birkhead, 1974).

Как уже было отмечено, успешная охота пауков *A. potteri* на имаго *P. dominula* вблизи гнезд объясняется тем, что в соответствующий период года осы уже перестают защищать гнезда. С другой стороны, такое фенологическое соотношение жизненных циклов этих 2 видов, при котором к моменту приобретения пауками способности к эффективной охоте на ос в гнездовых укрытиях последние успевают большей частью опустеть, минимизирует влияние данного хищника на популяцию поллистов. Иначе, возможно, это влияние могло бы оказаться весьма существенным, как это часто бывает в случаях взаимодействия инвазивных хищников с автохтонными жертвами.

В целом популяция *P. dominula* в условиях урболандшафта г. Донецка подвергается значительно меньшему воздействию со стороны хищников, чем популяции *P. gallicus* и *P. nimpha* в условно-коренном ландшафте. Их семьи часто гибнут из-за разорения хищниками гнезд, в то время как для *P. dominula* такие случаи нами не отмечены. Видовой состав хищников ос-полистов г. Донецка полностью отличен от такового в Нижнем Приднепровье (Русина, 2009) и частично соответствует таковому в Сумской области Украины (Русина и др., 2010).

### Благодарности

Выражаем благодарность д.б.н., академику НАН Украины В.Г. Радченко и заведующему музеем кафедры зоологии биологического факультета Донецкого национального университета А.В. Амолину за оказанную консультационную помощь, а также к.б.н., доценту кафедры зоологии Донецкого национального университета Е.В. Прокопенко за определение паука *Agelenopsis potteri*.

### Литература

- Гречка Е.О., Кипятков В.Е. 1984. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). II. Динамика роста и продуктивность колонии. *Зоологический журнал*, **63**(1): 81–94.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судиловская А.М., Спангенберг Е.П., Бёме Л.Б., Волчанецкий И.Б., Воинственский М.А., Горчаковская Н.Н., Корелов М.Н., Рустамов А.К. 1954. *Птицы Советского Союза. Том 5*. М.: Советская Наука. 797 с.
- Оголь И.Н. 2012. Об особенностях ландшафтно-биотопического распределения ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) в Донецке. *XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. Материалы съезда*. СПб: 321.
- Прокопенко Е.В. 2001. К изучению фауны пауков (Aranei) юго-востока Украины. *Известия Харьковского энтомологического общества*, **9**(1–2): 185–192.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. 1994. *Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)*. СПб.: Наука. 350 с.
- Романова Э.П. 1997. *Современные ландшафты Европы*. М.: МГУ. 312 с.
- Русина Л.Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae). *Труды Русского энтомологического общества*, **79**: 1–217.

- Русина Л. Ю. 2010. Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae). *Зоологический журнал*, **89**(12): 1520–1530.
- Русина Л. Ю. 2011. Продуктивность семей осы *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera: Vespidae) в разных частях ареала. *Кавказский энтомологический бюллетень*, **7**(1): 95–100.
- Русина Л. Ю., Орлова Е. С., Говорун А. В. 2010. Фенотипическая структура популяции осы *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на территории урочища «Вакаловщина» Сумской обл. *Природничий альманах. Біологічні науки*, **14**: 151–161.
- Чистик О. В., Головатый С. Е., Позняк С. С. 2012. *Общая и радиационная экология: монография*. Минск: МГЭУ им. А. Д. Сахарова. 313 с.
- Baracchi D., Cusseau G., Pradella D., Turillazzi S. 1992. Defence reactions of *Apis mellifera ligustica* against attacks from the European hornet *Vespa crabro*. *Ethology Ecology & Evolution*, **4**: 333–341.
- Birkhead T. R. 1974. Predation by birds on social wasps. *British Birds*, **67**(6): 221–229.
- Drumont A., Grotz R., Dekoninck W. 2012. A propos de *Protaetia (Potosia) metallica* (Herbst, 1782) en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae). *Lambillionea*, **112**(3): 263–279.
- Jeanne R. L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. *The Quarterly Review of Biology*, **50**: 267–287.
- Jeanne R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, **60**(6): 1211–1224.
- London K. B., Jeanne R. L. 2000. The interaction between mode of colony founding, nest architecture and ant defense in polistine wasps. *Ethology Ecology & Evolution*, **12**(1): 13–25.
- Miyano S. 1980. Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera; Vespidae). *Researches on Population Ecology*, **22**: 69–88.
- Polchaninova N. Yu., Prokopenko E. V. 2007. A checklist of the spider fauna (Araneae) of the “Svyati Gory” National Nature Park (Ukraine, Donetsk region). *Arthropoda selecta*, **16**(3): 177–89.
- Ramesh M., Suzuki T. 1992. Colony founding in the social wasp, *Polistes stigma* (Hymenoptera Vespidae), in India. *Ethology Ecology & Evolution*, **4**: 333–341.
- Starr C. K. 1990. Holding the fort: colony defense in some primitively social wasps. *Insect Defenses: Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. New York: State University of New York Press: 421–463.
- Strassmann J. E. 1981. Parasitoids, predators and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. *Ecology*, **5**: 1225–1233.
- Turillazzi S., Ugolini A. 1979 Rubbing behaviour in some European *Polistes* (Hymenoptera Vespidae), *Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie)*, **13**: 129–142.
- West-Eberhard M. J. 1969. The social biology of polistine wasps. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, **140**: 1–101.

**К фауне муравьев рода *Formica* L. (Hymenoptera: Formicidae)  
Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ)**

З.М. Юсупов

**Fauna of the ant genus *Formica* L. (Hymenoptera: Formicidae)  
in Kabardino-Balkaria (Central Caucasus)**

Z.M. Yusupov

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова КБНЦ РАН, Нальчик 360000, Россия. E-mail: yzalim@mail.ru

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Kabardino-Balkarian Scientific Centre RAS, Nalchik 360000, Russia. E-mail: yzalim@mail.ru

**Резюме.** Род *Formica* L. в фауне Кабардино-Балкарии насчитывает 15 видов. Рассмотрено высотное распределение видов этого рода.

**Ключевые слова.** Муравьи, фауна, *Formica*, высотное распределение, Кабардино-Балкария, Центральный Кавказ.

**Abstract.** The ant genus *Formica* L. in the fauna of Kabardino-Balkaria contains 15 species. Altitudinal distribution of species are examined.

**Key words.** Ants, fauna, *Formica*, altitudinal distribution, Kabardino-Balkaria, Central Caucasus.

### **Введение**

Род *Formica* Linnaeus, 1758, включает 175 рецентных видов, распространенных преимущественно в Голарктике, однако ряд видов заходит в Неотропическую и Ориентальную области. В Палеарктике известно более 80 видов, из которых около 60 встречаются в Европе (Czechowski et al., 2012; Borowiec, 2014; Bolton, 2015).

Большинство видов рода обитает в гумидных районах преимущественно на лугах и в лесах, немногие заселяют полуаридные районы, а в зоне пустынь и полупустынь встречаются только во влажных интразональных стациях (Длусский, 1981; Длусский и др., 1990).

На Кавказе известны 23 вида *Formica* (Рузский, 1902, 1905, 1907; Длусский, 1964, 1967; Seifert, 1997, 2000, 2002, 2004; Дубовиков, 2006; Сарапий, 2007а, 2007б; Seifert, Schultz, 2007, 2008, 2009), что не исчерпывает потенциальный набор видов, и дальнейшие исследования, несомненно, должны увеличить их число. Выбор нами Кабардино-Балкарии в качестве района исследований обусловлен крайне ограниченными данными по фауне и ландшафтно-поясному распределению муравьев (в том числе рода *Formica*) данной территории.

## Материал и методы

Основой для написания настоящей работы послужил материал, собранный нами в период с 2006 по 2014 гг. на территории Кабардино-Балкарии. Исследованиями были охвачены все основные типы растительности республики: разнотравные степи, остепненные луга, пойменные, дубовые, буковые, буково-грабовые, грабово-дубовые, сосновые и березовые леса, субальпийские и альпийские луга.

Всего было собрано более 5 тыс. экз. муравьев, которые хранятся в 75 % или 96 % этаноле в коллекционном фонде Института экологии горных территорий КБНЦ РАН (Нальчик); небольшая их часть передана в Институт зоологии НАНУ (Киев, Украина).

Сбор материала проводился по стандартным методикам (Seifert, 1996; Гилев и др., 2009): ручной сбор с помощью эксгаустера, использование ловушек Барбера, кошение энтомологическим сачком, проведение почвенных раскопов, лов на свет, разбор лесной подстилки (с помощью почвенного сита); применялись также сладкие приманки (кусочки ваты, смоченные в сахарном сиропе) и клейкие ловушки. Предпочтение отдавалось ручному сбору и почвенным раскопам.

Район исследования – Кабардино-Балкарская республика (далее – КБР), которая расположена на северном макросклоне Центрального Кавказа и в Среднем Предкавказье. По характеру рельефа изучаемая территория делится на равнинную, предгорную, среднегорную и высокогорные части. Площадь ее территории – 12.5 тыс. км<sup>2</sup> (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Шхагапсоев, Старикова, 2002).

Климат района исследований в силу геоморфологии территории имеет много региональных особенностей, но в целом его можно охарактеризовать следующим образом: равнинная часть характеризуется умеренно-теплым и сухим климатом; предгорная – умеренно-теплым и влажным климатом; район Северной депрессии – умеренно-холодным и сухим климатом; высокогорья – сухим и холодным климатом (Шхагапсоев, Старикова, 2002).

Деление территории на равнинную, предгорную, среднегорную и высокогорную части даны по Н.А. Гвоздецкому и Ю.Н. Голубчикову (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987), поясность – по А.К. Темботову с соавтором (Темботов, 1972; Соколов, Темботов, 1989).

Согласно флористическому районированию Кавказа, предложенному Ю.Л. Меницким (1991) и А.Л. Тахтаджяном (2003), территория КБР входит в Малкинский и Верхне-Терский районы Центрального Кавказа, а также в Восточно-Ставропольский район Восточного Предкавказья [по классификации Гвоздецкого (1958) – Среднее Предкавказье]. В работе принята схема районирования территории КБР на подрайоны, предложенная С.Х. Шхагапсоевым и Н.В. Стариковой (2002).

## Результаты

В результате проведенных исследований на территории КБР выявлены 15 видов *Formica*, что составляет 65.2 % от фауны рода на Кавказе.

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

*Материал.* 6 w, окр. с. Урожайное, степь с низким травостоем, гнездо в почве, 5.VII.2003 (З. Юсупов); 30 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, СЗ склон, гнездо в почве, надземная часть в виде купола из различных сухих растительных остатков, 28.V.2006 (З. Юсупов); 9 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, гнездо в почве, на поляне, надземная часть в виде купола из различных сухих растительных остатков, 11.VI.2006 (З. Юсупов); 15 w, выше с. Безенги, N 43°12' – E 43°16', h = 1432 м, луг, гнездо в почве, у основания валуна, 26.VIII.2006 (З. Юсупов); 1 w, 1 ♀, ущелье р. Черек-Безенгийский, левый берег, N 43°13' – E 43°16', h = 1927 м, разнотравно-

злаковый луг с можжевельником, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 3 w, окр. г. Нальчика, агроценоз, на почве, 29.III.2010 (М. Шогенов); 6 w, 1 км от с. Кызбурун I-й, N 43°68' – E 43°40', h = 701 м, луговая степь, на почве, одиночно, 16.IX.2010 (З. Юсупов); 5 w, окр. с. Белая Речка, буковый лес, на опушке, 2.VI.2013 (А. Айыдов); 90 w, окр. с. Верх. Курп, N 43°41' – E 44°38', h = 498 м, опушка широколиственного леса с преобладанием дуба и граба, гнездо в почве, надземная часть в виде проросшего травой земляного холмика, с веточками и другими растительными остатками, 6.IX.2013 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Равнинная, предгорная и среднегорная части республики. Высотный диапазон – 187–1927 м над ур. м. Отмечен в степной зоне, лесостепном поясе, поясе луговых степей и широколиственных лесов, а также в субальпийском поясе.

## 2. *Formica (Raptiformica) sanguinea* Latreille, 1798

*Материал.* 7 w, Приэльбрусье, Шхельда, луг с низким травостоем, гнездо в почве, 2.VII.2003 (З. Юсупов); 10 w, ЮВ окраина с. Урожайное, остепненные луговины, местами поросшие робинией, гнездо в почве, 5.VII.2003 (З. Юсупов); 7 w, окр. с. Терекское, h = 180 м, луговая степь с низким травостоем, в почве, 3.IX.2007 (З. Юсупов); 21 w, ущелье р. Ирик, окр. пос. Эльбрус, N 43°15' – E 42°38', h = 1850 м, остепненный склон, злаковое сообщество с можжевельником, гнездо в почве, 13.VI.2010 (З. Юсупов); 40 w, ущелье р. Ирик, окр. пос. Эльбрус, N 43°15' – E 42°38', h = 1850 м, вдоль дороги на минеральные источники, злаковое сообщество с можжевельником, гнездо в почве, 13.VI.2010 (З. Юсупов); 46 w, 1 ♂, ущелье р. Адылсу, левый берег, N 43°21' – E 42°70', h = 2301 м, вторичный злаково-разнотравный луг рядом с сосновым лесом, каменная песчаная почва, 30.VII–3.VIII.2010, ловушки Барбера (А. Айыдов, З. Юсупов); 20 w, 8–10 км ЮВ от пос. Былым, междуречье рр. Кестанты и Мыстылкол, N 43°25' – E 43°01', h = 1756 м, ЮВ склон, опушка леса, 15.VI.2012 (М. Кармоков).

*Распространение в КБР.* Локально, в диапазоне высот 180–2301 м над ур. м. Встречен в степной зоне, лесостепном и субальпийском поясах.

## 3. *Formica (Serviformica) cinerea* Mayr, 1853

*Материал.* 5 w, окр. с. Урожайное, степь с низким травостоем, в гнезде *Formica sanguinea*, 5.VII.2003 (З. Юсупов); 4 w, окр. с. Белая Речка, широколиственный лес, гнездо в почве на опушке леса, 12.VII.2003 (З. Юсупов); 12 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, нагорно-ксерофитная растительность, гнездо в почве, 27.V.2006 (З. Юсупов); 12 w, 3 ♀, 2 ♂, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°12' – E 42°59', h = 1980 м, левый берег, опушка соснового леса, гнездо в почве у основания сосны, 25.VIII.2007 (З. Юсупов); 50 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег, N 43°20' – E 42°98', h = 2069 м, участок пойменного соснового леса в русле р. Башиль, гнездо на открытом участке в песке под камнем, 28.VIII.2007 (З. Юсупов); 19 w, пос. Бедык, агроценоз, на почве, 15.IX.2007 (З. Боттаева); 22 w, окр. пос. Былым, N 43°25' – E 43°02', h = 1294 м, гнездо в почве под камнем на берегу реки, 30.V.2008 (З. Юсупов); 10 w, 8 км от с. Верхняя Балкария, бассейн р. Черек-Балкарский, приток р. Чайнашки, среднее течение р. Куранан-Су, N 43°08' – E 43°23', h = 1685 м, склон ЮВ экспозиции, субальпийский луг, гнездо в почве под камнем, 28.X.2008 (З. Юсупов); 87 w, 5 км на СЗ с. Кызбурун I-й, междуречье рр. Баксан и Куркужин, N 43°38' – E 43°20', h = 747 м, луговая степь, гнездо в почве, 27.V.2009 (З. Юсупов); 1 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег р. Джайлыну, N 43°20' – E 42°98', h = 2105 м, сосновый лес, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 55 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег, N 43°20' – E 42°98', h = 2014 м, берег р. Башиль, гнездо в песчаной почве под камнем, 19.VI.2009 (З. Юсупов); 1 ♀, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег р. Башиль, N 43°20' – E 42°98', h = 2070 м, каменистый берег, опушка смешанного леса (сосна, береза), на почве, 22.VI.2009 (З. Юсупов); 13 w, 1 км Ю с. Хамидие, правый берег р. Терек, N 43°40' – E 44°22', h = 163 м, пойменная терраса, разнотравно-эфемеровое сообщество, гнездо в почве, 14.V.2010 (З. Юсупов); 4 w, 2 км СВ с. Урожайное, N 43°43' – E 44°14', h = 187 м, мелколистный лес в пойме ручья, на берегу, 14.V.2010 (З. Юсупов); 1 w, ущелье р. Адылсу, N 43°14' –

Е 42°38', h = 1844 м, березняк разнотравный с примесью сосны, 11–16.VI.2010, ловушки Барбера (З. Юсупов); 3 w, ущелье р. Адылсу, N 43°14' – E 42°38', h = 1881 м, опушка соснового леса, на почве, 11.VI.2010 (З. Юсупов); 1 w, ущелье р. Баксан, правый борт, N 43°14' – E 42°37', h = 1834 м, сосняк травянистый, 12–16.VI.2010, ловушки Барбера (З. Юсупов); 18 w, ущелье р. Адырсу, N 43°15' – E 42°47', h = 2093 м, опушка соснового леса, на песчаной почве, 14.VI.2010 (З. Юсупов); 17 w, между с. Благовещенка и с. Новоосетинское, N 43°40' – E 43°45', h = 290 м, разнотравный луг, на почве, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 12 w, окр. с. Псыхурей, ГЭС, N 43°50' – E 43°36', h = 346 м, на почве, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 5 w, окр. с. Куба, N 43°51' – E 43°27', h = 435 м, берег р. Малка, злаковый луг, на почве, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 3 w, 1 ♂, окр. с. Пролетарское, N 43°50' – E 44°02', h = 215 м, злаковое сообщество, на почве, 29.VI.2010 (З. Юсупов); 1 w, ущелье р. Адылсу, правый берег, N 43°21' – E 42°59', h = 2259 м, сосновый лес с примесью березы, подлесок из кислицы, 30.VII–03.VIII.2010, ловушки Барбера (А. Айыдов, З. Юсупов); 18 w, ущелье р. Адылсу, правый берег, N 43°21' – E 42°59', h = 2297 м, каменистая надпойменная терраса, песчаная почва, сосновый лес, просека в лесу, гнездо в почве под камнем, 31.VII.2010 (З. Юсупов); 1 ♀, там же, одиночно, под камнем, 31.VII.2010 (З. Юсупов); 25 w, ущелье р. Шхельда, верховья реки, левый берег, N 43°19' – E 42°54', h = 2290 м, песчаная почва, изреженная растительность, гнездо в почве среди камней, 2.VIII.2010 (З. Юсупов); 1 ♀, там же, одиночно, на песке, окр. ледника Шхельда, 2.VIII.2010 (З. Юсупов); 9 w, 1 км от с. Кызбурун I-й, N 43°38' – E 43°40', h = 701 м, луговая степь, на почве, одиночно, 16.IX.2010 (З. Юсупов); 20 w, окр. с. Нижний Черек, N 43°51' – E 43°55', h = 294 м, степь, одиночно, 18.VIII.2011 (З. Юсупов); 1 w, окр. с. Бедык, N 43°30' – E 43°09', h = 890 м, в почвенных пробах, 15.VI.2012 (И. Рапопорт); 4 w, окр. с. Плановское, N 43°44' – E 44°17', h = 291 м, окраина кукурузного поля, одиночно, на почве, 4.VII.2012 (З. Юсупов); 7 w, окр. пос. Былым, N 43°28' – E 43°01', h = 1200 м, рядом с хвостохранилищем, аридная котловина, редкая псаммофитная растительность, гнездо в песчаной почве под камнем, 17.VII.2012 (З. Юсупов); 32 w, там же, большое гнездо с несколькими выходами, 17.VII.2012 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Повсеместно, в диапазоне высот 163–2300 м над ур. м. Отмечен в степной зоне, лесостепном поясе, поясе луговых степей, остепненных лугов и широколиственных лесов, а также в субальпийском поясе. Один из самых обычных видов *Formica* в регионе, встречается как в лесах (но только на освещенных местах), так и на открытых травянистых участках и речных дюнах.

#### 4. *Formica (Serviformica) cinereofusca* Karawajew, 1929

*Материал.* 43 w, 2 ♀, ущелье р. Хазнидон, N 43°03' – E 43°36', h = 1820 м, надпойменная терраса, пойменный березовый лес, гнездо в почве, под камнями на берегу, 5.VII.2007 (З. Юсупов); 21 w, ущелье р. Хазнидон, N 43°03' – E 43°35', h = 1948 м, лесистый склон, опушка березового леса, гнездо в почве под сухим пнем, 6.VII.2007 (З. Юсупов); 1 ♀, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°12' – E 42°59', h = 1980 м, на опушке леса, 25.VIII.2007 (З. Юсупов); 15 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег, N 43°09' – E 43°35', h = 2200 м, СВ склон, лишайниковая пустошь, гнездо в почве под камнем, 6.VII.2008 (З. Юсупов); 1 ♀, урочище Джилы-Су, верховья р. Малка, Сев. Приэльбрусье, N 43°26' – E 42°33', h = 2290 м, субальпийский луг, гнездо в почве под камнем, 11.VII.2010 (З. Юсупов); 35 w, там же, 11.VII.2010 (З. Юсупов); 20 w, урочище Джилы-Су, верховья р. Малка, Северное Приэльбрусье, N 43°25' – E 42°32', h = 2515 м, каменистый осыпной ЮЗ склон, овсяницево-манжетковое сообщество, гнездо в почве под камнем, 13.VII.2010 (З. Юсупов); 1 w, там же, на почве, 13.VII.2010 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Среднегорные и высокогорные районы республики. Высотный диапазон – 1820–2515 м над ур. м; обнаружен только в субальпийском поясе.

#### 5. *Formica (Serviformica) cunicularia* Latreille, 1798

*Материал.* 5 w, окр. с. Урожайное, степь с низким травостоем, в гнезде *Formica sanguinea*, 5.VII.2003 (З. Юсупов); 8 w, окр. с. Белая Речка, широколиственный лес, гнездо в почве на опушке

леса, 12.VII.2003 (З. Юсупов); 25 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, СЗ склон, гнездо в почве (надземная часть в виде насыпи из незначительного количества растительного остатка), 28.V.2006 (З. Юсупов); 50 w, окр. с. Залукодес, среднее течение р. Золка Южная, N 43°49' – E 43°03', h = 940 м, разнотравно-злаковое сообщество, гнездо в почве, 5.VIII.2006 (З. Юсупов); 25 w, выше с. Верхняя Балкария, N 43°06' – E 43°25', h = 1243 м, растительное сообщество с участием рододендрона желтого, гнездо в почве с земляным холмиком, вместе с *Polyergus rufescens*, 23.VIII.2006 (З. Юсупов); 40 w, окр. с. Залукодес, среднее течение р. Золка Южная, N 43°49' – E 43°03', h = 940 м, поляна среди пойменного леса, гнездо в почве, 30.V.2007 (З. Юсупов); 50 w, Джинальский хребет, N 43°46' – E 43°03', h = 1188–1200 м, склон Ю экспозиции, разнотравно-злаковое сообщество, гнездо в почве, без купола, 31.V.2007 (З. Юсупов); 50 w, окр. с. Залукодес, среднее течение р. Золка Южная, N 43°49' – E 43°03', h = 940 м, терновник разнотравно-злаковый, гнездо в почве, 2.VI.2007 (З. Юсупов); 45 w, 1 ♀, ущелье р. Хазнидон, N 43°03' – E 43°36', h = 1820 м, разнотравно-злаковый субальпийский луг со стравным высокотравьем, гнездо в почве, без купола, надземная часть из небольшого количества растительного остатка, 5.VII.2007 (З. Юсупов); 1 ♀, 7 км ЮЗ с. Залукодес, среднее течение р. Золка Южная, СВ отроги Джинальского хребта, N 43°48' – E 43°03', h = 940 м, терновник разнотравно-злаковый, одиночно на почве, 14.VII.2007 (З. Юсупов); 3 w, окр. с. Терекское, h = 180 м, луговая степь с низким травостоем, в почве, 3.IX.2007 (З. Юсупов); 8 w, окр. пос. Хасанья, h = 600 м, лесо-луговое сообщество, на почве, 9.XI.2007 (З. Юсупов); 65 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°09' – E 43°35', h = 1980 м, СВ склон, низкая надпойменная терраса, субальпийский луг, гнездо в почве с земляным холмиком на склоне, 5.VII.2008 (З. Юсупов); 32 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°09' – E 43°35', h = 1975 м, СВ склон, низкая надпойменная терраса, субальпийский пойменный луг, гнездо в почве под камнем, 5.VII.2008 (З. Юсупов); 4 w, ущелье р. Рцывашки, правый берег реки, N 43°05' – E 43°26', h = 1571 м, опушка мелколиственного леса, 7–8.IX.2008 (А. Айыдов); 12 w, ЮВ отрог хр. Качкорташ, 7 км ЮЗ с. Нижний Чегем, N 43°29' – E 43°26', h = 1253 м, луговое сообщество, гнездо в почве, 3.VI.2009 (З. Юсупов); 65 w, там же, гнездо в почве, с большим поросшим травой земляным холмиком, 3.VI.2009 (З. Юсупов); 2 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°20' – E 42°98', h = 2130 м, поляна в сосновом лесу, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°21' – E 42°98', h = 2206 м, Ю склон, верхняя граница леса, сообщество с участием можжевельника, мелких сосен и разнотравья, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 25 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, левый берег реки, N 43°20' – E 42°98', h = 2130 м, поляна в сосновом лесу, гнездо в почве в траве, 20.VI.2009 (З. Юсупов); 11 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, левый берег, N 43°13' – E 43°16', h = 1927 м, разнотравно-злаковый луг с можжевельником, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 5 w, пойма р. Черек-Безенгийский, N 43°13' – E 43°17', h = 1891 м, разнотравье со мхом, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 3 w, окр. с. Верхний Курп, N 43°30' – E 44°20', h = 380 м, степная растительность на берегу р. Курп, 5–17.X.2009, ловушки Барбера (З. Юсупов); 13 w, 2 км С с. Карасу, N 43°18' – E 43°25', h = 1361 м, луговое сообщество, гнездо в почве, 1.VI.2010 (З. Юсупов); 1 w, 8 км Ю с. Верхний Курп, Сунженский хребет, N 43°25' – E 44°23', h = 487 м, широколиственный лес, 4–23.VI.2010, ловушки Барбера (З. Юсупов); 3 w, 1 км за г. Чегем I-й, N 43°36' – E 43°33', h = 511 м, разнотравно-злаковое сообщество, на почве, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 4 w, 1 км от с. Кызбурун I-й, N 43°68' – E 43°40', h = 701 м, луговая степь, на почве, одиночно, 16.IX.2010 (З. Юсупов); 2 w, окр. с. Карагач, лес «Гой», N 43°73' – E 43°79', h = 275 м, одиночно, опушка леса, злаково-разнотравное сообщество, 18.VIII.2011 (З. Юсупов); 14 w, окр. с. Нижний Чегем, хребет Качкорташ, N 43°49' – E 43°27', h = 1048 м, нарушенный злаково-разнотравный луг, одиночно, 19.VIII.2011 (З. Юсупов); 1 w, окр. г. Терек, N 43°48' – E 44°10', h = 273 м, окраина кукурузного поля, одиночно на почве, 4.VII.2012 (З. Юсупов); 2 w, окр. с. Дейское, N 43°46' – E 44°17', h = 281 м, окраина кукурузного поля, одиночно на почве, 4.VII.2012 (З. Юсупов); 3 w, окр. с. Верхний Курп, в сторону Сунженского хребта, N 43°44' – E 44°37', h = 404 м, окраина кукурузного поля, одиночно на почве, 4.VII.2012 (З. Юсупов); 11 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°05' – E 43°31', h = 1968 м, склон Ю экспозиции, разнотравно-злаковый субальпийский луг, 16–20.VII.2012, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°05' – E 43°31', h = 1968 м, склон Ю экспозиции, заболоченный субальпийский луг, 16–20.VII.2012, ловушки Барбера (А. Айыдов); 2 w, ущелье р. Псыгансу, на берегу, N 43°05' – E 43°31', h = 1958 м, разнотравно-злаковый субальпийский луг, 16–20.VII.2012,

ловушки Барбера (А. Айыдов); 30 w, окр. пос. Былым, N 43°28' – E 43°01', h = 1200 м, рядом с хворостохранилищем, аридная котловина, нагорно-ксерофитная растительность, гнездо в почве в траве, 17.VII.2012 (З. Юсупов); 13 w, окр. пос. Былым, N 43°44' – E 43°00', h = 1100 м, аридная котловина, нагорно-ксерофитная растительность, гнездо в почве под большим камнем, 20.VII.2013 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Повсеместно в диапазоне высот 180–2206 м над ур. м. Отмечен в степной зоне, лесостепном поясе, поясе луговых степей, остепненных лугов и широколиственных лесов, а также в субальпийском поясе.

### **6. *Formica (Serviformica) fusca* Linnaeus, 1758**

*Материал.* 10 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, СЗ склон, опушка леса, гнездо в почве под камнями, 28.V.2006 (З. Юсупов); 7 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, СЗ склон, гнездо в почве под деревом, 17.VI.2007 (З. Юсупов); 1 w, 8 км от с. Верхняя Балкария, бассейн р. Черек-Балкарский, приток р. Чайнашки, среднее течение р. Куранан-Су, N 43°08' – E 43°23', h = 1685 м, склон ЮВ экспозиции, субальпийский луг, 14.VII.2008 (И. Рапопорт); 2 w, ущелье р. Рцывашки, правый берег, N 43°05' – E 43°26', h = 1571 м, опушка мелколиственного леса, 7–8.IX.2008 (А. Айыдов); 2 w, 3 ♀, там же, пойменный лес, под камнем, 8.IX.2008 (А. Бибин); 1 w, 2 км выше с. Бабугент, N 43°13' – E 43°31', h = 880 м, влажный мелколиственный лес с преобладанием лещины, в подстилке, 5.X.2012 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Предгорная и среднегорная части республики; высотный диапазон – 880–1685 м над ур. м. Встречен в поясе широколиственных лесов и субальпийском поясе. В регионе распространен локально в ущелье р. Черек-Балкарский.

### **7. *Formica (Serviformica) glauca* Ruzsky, 1896**

*Материал.* 2 w, окр. с. Терекское, h = 180 м, луговая степь с низким травостоем, в почве, 3.IX.2007 (З. Юсупов); 26 w, 2 км СВ с. Урожайное, N 43°43' – E 44°14', h = 187 м, разнотравно-злаковое сообщество, гнездо в почве, 4.VI.2010 (З. Юсупов); 4 w, там же, в траве, 4.VI.2010 (З. Юсупов); 1 w, окр. г. Баксан, N 43°40' – E 43°34', h = 423 м, злаковое сообщество, на почве, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 1 w, между с. Куба и с. Псыхурей, N 43°50' – E 43°30', h = 427 м, на почве, одиночно, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 3 w, окр. с. Алтуд, N 43°43' – E 43°52', h = 239 м, луг, в основном злаки, на почве, 29.VI.2010 (З. Юсупов); 7 w, до с. Пролетарское, N 43°50' – E 44°02', h = 215 м, злаковое сообщество, на почве, 29.VI.2010 (З. Юсупов); 1 w, окр. с. Степное, N 43°55' – E 43°58', h = 246 м, разнотравный луг, на почве, одиночно, 29.VI.2010 (З. Юсупов); 7 w, окр. с. Баксаненок, N 43°68' – E 43°58', h = 413 м, лесополоса, на почве, 16.IX.2010 (З. Юсупов); 5 w, окр. с. Хамидие, N 43°65' – E 44°42', h = 179 м, степная растительность на дне оврага, гнездо в почве, 20.IX.2010 (З. Юсупов); 4 w, окр. с. Плановское, N 43°24' – E 44°11', h = 279 м, злаково-разнотравное сообщество, одиночно на почве, 23.VI.2011 (З. Юсупов); 2 w, за с. Тамбовское, N 43°31' – E 44°19', h = 235 м, луг с низкой травой, много злаков, разнотравья и сорных растений, на почве, одиночно, 23.VI.2011 (З. Юсупов); 2 w, окр. с. Карагач, лес «Гой», N 43°73' – E 43°79', h = 275 м, одиночно, опушка леса, злаково-разнотравное сообщество, 18.VIII.2011 (З. Юсупов); 2 w, окр. с. Гвардейское, N 43°92' – E 44°10', h = 225 м, злаково-полынное сообщество, одиночно на почве, 16.V.2012 (З. Юсупов); 1 w, окр. с. Терекское, N 43°54' – E 44°19', h = 246 м, окраина кукурузного поля, одиночно на почве, 04.VII.2012 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Равнинная часть республики. Высотный диапазон – 179–427 м над ур. м. Отмечен в степной зоне и лесостепном поясе.

### **8. *Formica (Serviformica) lemani* Bondroit, 1917**

*Материал.* 11 w, Приэльбрусье, берег р. Адылсу, надпойменная терраса, гнездо в песчаной почве под камнями, 4.VII.2003 (З. Юсупов); 30 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузузу, пра-

вый берег р. Джайлыну, N 43°12' – E 42°59', h = 2279 м, сосновое редколесье, гнездо в почве у корневой поваленного дерева, 26.VIII.2007 (З. Юсупов); 1 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°20' – E 42°98', h = 2130 м, поляна в сосновом лесу, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°21' – E 42°98', h = 2216 м, Ю склон, сообщество с участием можжевельника, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, 1 ♀, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, левый берег р. Башиль, N 43°21' – E 42°98', h = 2177 м, сосновое редколесье с можжевельником, в почве, 18.VI.2009 (З. Юсупов); 23 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, левый берег р. Башиль, N 43°20' – E 42°98', h = 2147 м, сосновое редколесье с можжевельником, гнездо в почве, 18.VI.2009 (З. Юсупов); 47 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°21' – E 42°98', h = 2206 м, Ю склон, верхняя граница леса, сообщество с участием можжевельника, мелких сосен и разнотравья, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 25 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег р. Башиль, N 43°20' – E 42°98', h = 2066 м, прогалина в смешанном лесу с преобладанием сосны, гнездо в почве под камнем, 19.VI.2009 (З. Юсупов); 18 w, 1 ♀, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег р. Башиль, N 43°20' – E 42°98', h = 2066 м, прогалина в смешанном лесу с преобладанием сосны, гнездо в почве под камнем, 19.VI.2009 (З. Юсупов); 4 w, 1 ♀, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег р. Башиль, N 43°20' – E 42°98', h = 2043 м, там же, гнездо в почве под камнем, 19.VI.2009 (З. Юсупов); 1 w, ущелье р. Адылсу, N 43°14' – E 42°38', h = 1844 м, березняк разнотравный с примесью сосны, 11–16.VI.2010, ловушки Барбера (З. Юсупов); 2 w, ущелье р. Баксан, окр. пос. Эльбрус, N 43°14' – E 42°38', h = 1800 м, на опушке соснового леса, 11.VI.2010 (З. Юсупов); 7 w, ущелье р. Баксан, N 43°14' – E 42°37', h = 1839 м, опушка соснового леса, гнездо в почве у корней поваленного дерева, 12.VI.2010 (З. Юсупов); 20 w, ущелье р. Ирик, окр. пос. Эльбрус, N 43°15' – E 42°38', h = 1850 м, оспенный склон, злаковое сообщество с можжевельником, гнездо в почве под камнем, 13.VI.2010 (З. Юсупов); 2 ♀, там же, одиночно, 13.VI.2010 (З. Юсупов); 16 w, ущелье р. Баксан, гора Чегет, N 43°14' – E 42°30', h = 2760 м, разнотравно-лишайниковое сообщество, гнездо в почве под камнем, 15.VI.2010 (З. Юсупов); 2 w, ущелье р. Адылсу, левый берег, N 43°21' – E 42°69', h = 2194 м, поляна у реки, сосна, береза, рододендроны, 30.VII–3.VIII.2010, ловушки Барбера (А. Айыдов, З. Юсупов); 2 w, ущелье р. Адылсу, левый берег, N 43°21' – E 42°70', h = 2301 м, вторичный злаково-разнотравный луг рядом с сосновым лесом, каменистая песчаная почва, 30.VII–3.VIII.2010, ловушки Барбера (А. Айыдов, З. Юсупов); 38 w, ущелье р. Адылсу, правый берег, N 43°21' – E 42°69', h = 2259 м, сосновый лес с примесью березы, подлесок из кислицы, 30.VII–3.VIII.2010, ловушки Барбера (А. Айыдов, З. Юсупов); 15 w, ущелье р. Адылсу, правый берег, N 43°21' – E 42°70', h = 2310 м, склон Ю экспозиции, опушка соснового леса, на выходе осыпи (лавина), разнотравно-злаковый луг, 30.VII–3.VIII.2010, ловушки Барбера (А. Айыдов, З. Юсупов); 1 ♀, ущелье р. Адылсу, правый берег, N 43°21' – E 42°69', h = 2297 м, каменистая надпойменная терраса, песчаная почва, сосновый лес, просека в лесу, одиночно под камнем, 31.VII.2010 (З. Юсупов); 43 w, там же, гнездо в почве под камнем, 31.VII.2010 (З. Юсупов); 10 w, ущелье р. Адылсу, правый берег р. Адылсу, N 43°22' – E 42°69', h = 2300 м, склон ЮЗ экспозиции, угол уклона 45°, разнотравно-пестроострово-пестроовсяницевый фитоценоз, гнездо в почве под камнем, 1.VIII.2010 (З. Юсупов); 2 ♂, там же, одиночно, 1.VIII.2010 (З. Юсупов); 9 w, ущелье р. Шхельда, левый берег, N 43°20' – E 42°64', h = 2197 м, опушка соснового леса с примесью березы, гнездо в почве под камнем, 2.VIII.2010 (З. Юсупов); 1 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°05' – E 43°31', h = 1968 м, склон Ю экспозиции, разнотравно-злаковый субальпийский луг, 16–20.VII.2012, ловушки Барбера (А. Айыдов); 27 w, ущелье р. Псыгансу, левый берег, на берегу р. Псыгансу, N 43°05' – E 43°31', h = 1958 м, разнотравно-злаковый субальпийский луг, 16–20.VII.2012, ловушки Барбера (А. Айыдов).

*Распространение в КБР.* Среднегорные и высокогорные районы республики. Высотный диапазон – 1800–2800 м над ур. м. Обнаружен в субальпийском и альпийском поясах.

### 9. *Formica (Serviformica) picea* Nylander, 1846

*Материал.* 4 w, Приэльбрусье, Шхельда, луг с низким травостоем, найден в гнезде другого вида *Formica*, 2.VII.2003 (З. Юсупов); 20 w, ущелье р. Хазнидон, N 43°02' – E 43°35', h = 2040 м, зла-

ково-манжетковое сообщество, гнездо в почве под камнем, 4.VII.2007 (З. Юсупов); 20 w, 2 ♀, там же, гнездо в почве под камнем, 4.VII.2007 (З. Юсупов); 40 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, правый берег р. Джайлыну, N 43°12' – E 42°59', h = 2400 м, верхняя граница леса, СВ каменистый остепненный склон, гнездо в почве среди травы, 26.VIII.2007 (З. Юсупов); 1 ♀, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°12' – E 42°59', h = 1980 м, при въезде в альплагерь «Башиль», левый склон, в гниющем пне сосны, 28.VIII.2007 (З. Юсупов); 51 w, бассейн р. Черек-Балкарский, ущелье р. Рцывашки, поляна среди пойменного леса, гнездо в почве под камнем, 25.VI.2008 (З. Юсупов); 30 w, ущелье р. Псыгансу, правый берег реки, N 43°09' – E 43°35', h = 1974 м, ЮЗ склон, низкая надпойменная терраса, субальпийский луг, гнездо в почве среди мхов и лишайников у основания валуна, 2.VII.2008 (З. Юсупов); 34 w, 1 ♀, ущелье р. Псыгансу, N 43°08' – E 43°35', h = 2235 м, ЮЗ склон, альпийский луг, гнездо в почве под камнем, 3.VII.2008 (З. Юсупов); 3 w, 1 эргатогинна, ущелье р. Псыгансу, N 43°08' – E 43°35', h = 2452 м, 1 км от ледника, луг, 3–6.VII.2008, ловушки Барбера (В. Ланцов); 85 w, ущелье р. Псыгансу, N 43°08' – E 43°35', h = 2100 м, опушка березового криволесья, гнездо в кочке из сухих отмерших растительных остатков, 4.VII.2008 (З. Юсупов); 1 ♀, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°09' – E 43°35', h = 1975 м, СВ склон, низкая надпойменная терраса, субальпийский пойменный луг, 6.VII.2008 (И. Рапопорт); 5 w, ущелье р. Рцывашки, правый берег р. Рцывашки, N 43°05' – E 43°26', h = 1571 м, опушка мелколиственного леса, 7–8.IX.2008 (А. Айыдов); 7 w, 3 эргатогинны, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°20' – E 42°98', h = 2130 м, поляна в сосновом лесу, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 40 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, левый берег р. Башиль, N 43°20' – E 42°98', h = 2130 м, поляна в сосновом лесу, гнездо в почве у основания большого камня, 18.VI.2009 (З. Юсупов); 4 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, пойма реки, N 43°21' – E 42°98', h = 2103 м, заболоченный луг, 19–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, правый берег, N 43°13' – E 43°16', h = 1906 м, разнотравный луг с преобладанием злаков, с можжевельником на краю березового леса (опушка), 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, правый берег, N 43°13' – E 43°17', h = 1900 м, мелколиственный лес на старых каменистых осыпях с полостями между камнями, береза, ольха, местами клен, папоротник, на открытых местах – можжевельник, 19–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 40 w, ущелье р. Хазнидон, левый берег р. Хазнидон, N 43°00' – E 43°33', h = 2356 м, злаково-манжетковое сообщество, гнездо в почве под камнем, 11.VIII.2009 (З. Юсупов); 32 w, ущелье р. Хазнидон, левый берег р. Хазнидон, N 43°00' – E 43°33', h = 2356 м, злаково-манжетковое сообщество, гнездо в почве среди травы, 11.VIII.2009 (З. Юсупов); 14 w, ущелье р. Хазнидон, правый берег р. Хазнидон, N 43°02' – E 43°35', h = 2032 м, склон СЗ экспозиции, подножье склона, травянистая растительность, гнездо в почве под камнем, 12.VIII.2009 (З. Юсупов); 1 w, 4 км С с. Карасу, N 43°19' – E 43°24', h = 1396 м, склон Ю экспозиции, разнотравно-злаковое сообщество, на почве, 1.VI.2010 (З. Юсупов); 35 w, ущелье р. Адырсу, N 43°15' – E 42°46', h = 2093 м, поляна в сосновом лесу, гнездо в почве, 14.VI.2010 (З. Юсупов); 33 w, ущелье р. Баксан, гора Чегет, N 43°14' – E 42°30', h = 2540 м, разнотравное сообщество, гнездо в почве около камня, 15.VI.2010 (З. Юсупов); 45 w, урочище Джилы-Су, верховья р. Малка, Северное Приэльбрусье, N 43°26' – E 42°33', h = 2290 м, заболоченный субальпийский луг, гнездо в почве под камнем, 11.VII.2010 (З. Юсупов); 10 w, урочище Джилы-Су, верховья р. Малка, Северное Приэльбрусье, N 43°25' – E 42°32', h = 2423 м, влажный субальпийский луг, гнездо в почве под камнем, 13.VII.2010 (З. Юсупов); 4 w, урочище Джилы-Су, верховья р. Малка, Северное Приэльбрусье, N 43°25' – E 42°32', h = 2515 м, каменистый осыпной ЮЗ склон, овсяницево-манжетковое сообщество, одиночно, 13.VII.2010 (З. Юсупов); 35 w, ущелье р. Адылсу, правый берег р. Адылсу, N 43°22' – E 42°70', h = 2633 м, склон ЮЗ экспозиции с углом уклона 45°, разнотравно-пестроострово-пестроовсяничный фитоценоз, гнездо в кочке из сухих отмерших растительных остатков, 1.VIII.2010 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Среднегорные и высокогорные части республики. Высотный диапазон – 1400–2633 м над ур. м. Отмечен в субальпийском и альпийском поясах.

## 10. *Formica (Serviformica) rufibarbis* Fabricius, 1793

*Материал.* 6 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, нагорная степь, гнездо в почве, 14.VIII.2005 (З. Юсупов); 15 w, там же, гнездо в почве под камнями, 27.V.2006 (З. Юсупов); 13 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, ЮВ склон, гнездо в почве, 17.VI.2007 (З. Юсупов); 30 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, левый берег р. Башиль, N 43°12' – E 42°59', h = 2069 м, остепненный склон Ю экспозиции, гнездо в почве под камнем, 29.VIII.2007 (З. Юсупов); 23 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, ЮВ склон, гнездо в почве вместе с *Polyergus rufescens*, 15.VI.2008 (З. Юсупов); 4 w, ущелье р. Рцывашки, правый берег р. Рцывашки, N 43°05' – E 43°26', h = 1571 м, опушка мелколиственного леса, 7–8.IX.2008 (А. Айыдов); 1 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°21' – E 42°98', h = 2206 м, Ю склон, верхняя граница леса, сообщество с участием можжевельника, мелких деревьев сосны и разнотравья, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 2 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°21' – E 42°98', h = 2216 м, Ю склон, сообщество с участием можжевельника, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 23 w, бассейн р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, левый берег р. Башиль, N 43°21' – E 42°98', h = 2231 м, склон СВ экспозиции, верхняя граница леса, разнотравно-пестроовсянищевое сообщество с участием можжевельника, гнездо в почве под камнем, 18.VI.2009 (З. Юсупов); 13 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, правый берег, N 43°13' – E 43°17', h = 1903 м, разнотравный луг с можжевельником, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 4 w, 1 эргатогинна, ущелье р. Черек-Безенгийский, правый берег, N 43°13' – E 43°16', h = 1906 м, разнотравный луг с преобладанием злаков, с можжевельником на краю березового леса (опушка), 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 11 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, левый берег, N 43°13' – E 43°16', h = 1927 м, разнотравно-злаковый луг с можжевельником, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 17 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, N 43°13' – E 43°16', h = 2000 м, склон СВ экспозиции, разнотравный луг с можжевельником, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 5 w, пойма р. Черек-Безенгийский, N 43°13' – E 43°17', h = 1891 м, разнотравье со мхом, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 ♂, окр. с. Куба, N 43°47' – E 43°28', h = 444 м, злаковый луг, на почве, 25.VI.2010 (З. Юсупов); 35 w, окр. пос. Былым, N 43°28' – E 43°01', h = 1102 м, аридная котловина, нагорно-ксерофитная растительность, гнездо в почве, 3.VII.2012 (З. Юсупов); 4 w, окр. с. Терекское, N 43°54' – E 44°19', h = 246 м, окраина кукурузного поля, одиночно на почве, 4.VII.2012 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Повсеместно в диапазоне высот 246–2231 м над ур. м. Встречен в степной зоне, лесостепном поясе, поясе луговых степей, остепненных лугов и широколиственных лесов, а также в субальпийском поясе.

## 11. *Formica (Serviformica) subpilosa* Ruzsky, 1902

*Материал.* 36 w, окр. с. Хамидие, берег р. Терек, h = 160 м, луговая степь с низким травостоем, гнездо в почве, 3.IX.2007 (З. Юсупов); 14 w, 1 км Ю с. Хамидие, правый берег р. Терек, N 43°40' – E 44°22', h = 163 м, пойменная терраса, разнотравно-эфемеровое сообщество, гнездо в почве, 14.V.2010 (З. Юсупов); 4 w, там же, почвенная проба, 14.V.2010 (И. Рапопорт).

*Распространение в КБР.* Равнинная часть республики. Отмечен только в степной зоне, в пойме р. Терек, на высоте 163 м над ур. м. Термофильный и гигро-мезогигрофильный вид, обитает по долинам рек, берегам озер и каналов, может жить на солончаковых равнинах, где близки грунтовые воды (Длусский и др., 1990).

## 12. *Formica (Coptoformica) fennica* Seifert, 2000

*Материал.* 3 w, Приэльбрусье, Шхельда, луг с низким травостоем, гнездо в почве, надземная часть из сухих растительных остатков, 2.VII.2003 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Высокогорная часть республики. Единственная точка нахождения вида – ущелье р. Шхельда в субальпийском поясе, на высоте более 2000 м над ур. м.

### 13. *Formica (Coptoformica) foreli* Bondroit, 1918

*Материал.* 15 w, окр. с. Верхняя Балкария, аридная котловина, СЗ склон, опушка мелколист-  
венного леса, гнездо в почве, надземная часть в виде насыпи из различных растительных остатков,  
28.V.2006 (З. Юсупов); 80 w, Джинальский хребет, N 43°47' – E 43°00', h = 1417 м, склон Ю экспози-  
ции, разнотравно-бобово-злаковое сообщество, гнездо в почве, купол муравейника из сухих расти-  
тельных остатков, 31.V.2007 (З. Юсупов); 50 w, окр. с. Залукоде, среднее течение р. Золка Юж-  
ная, N 43°49' – E 43°03', h = 1000 м, СЗ склон, разнотравно-злаковое сообщество, гнездо в почве,  
купол муравейника из сухих растительных остатков, 1.VI.2007 (З. Юсупов); 45 w, окр. с. Верхняя  
Балкария, бассейн р. Черек-Балкарский, приток р. Чайнашки, среднее течение р. Куранан-Су,  
N 43°08' – E 43°23', h = 1634 м, склон ЮВ экспозиции, субальпийский луг, гнездо в почве, купол  
муравейника из сухих растительных остатков, 19.V.2008 (З. Юсупов); 1 эргатогинна, бассейн р. Че-  
гем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°21' – E 42°98', h = 2216 м, Ю склон, сообщество с участием  
можжевельника, 18–23.VI.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 51 w, ущелье р. Черек-Безенгий-  
ский, левый берег, N 43°13' – E 43°16', h = 1927 м, разнотравно-злаковый луг с можжевельником,  
18–22.VII.2009, ловушки Барбера (А. Айыдов); 37 w, ущелье р. Чегем, Актопрак (аридная котло-  
вина), N 43°37' – E 43°16', h = 1100 м, разнотравно-злаковое сообщество, гнездо в почве в траве,  
надземная часть муравейника с небольшим холмиком из различных растительных остатков,  
19.VII.2012 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Среднегорные и высокогорные районы республики. Высот-  
ный диапазон – 1000–2216 м над ур. м. Отмечен в поясе остепненных лугов, широколист-  
венных лесов и субальпийском поясе.

### 14. *Formica (Coptoformica) forsslundi* Lohmander, 1949

*Материал.* 9 w, ущелье р. Рцывашки, h = 2250 м, пойменная терраса, 7.IX.2008 (В. Ланцов);  
3 ♀, ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°05' – E 43°31', h = 1968 м, склон Ю экспозиции,  
разнотравно-злаковый субальпийский луг, 16–20.VII.2012, ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 ♀,  
ущелье р. Псыгансу, левый берег реки, N 43°05' – E 43°31', h = 1968 м, склон Ю экспозиции, забо-  
лоченный субальпийский луг, 16–20.VII.2012, ловушки Барбера (А. Айыдов).

*Распространение в КБР.* Высокогорная часть республики. Отмечен в ущельях рек  
Рцывашки и Псыгансу в субальпийском поясе на высоте 1968–2250 м над ур. м.

### 15. *Formica (Coptoformica) pressilabris* Nylander, 1846

*Материал.* 37 w, ущелье р. Хазнидон, N 43°02' – E 43°35', h = 2040 м, злаково-манжетковое со-  
общество, гнездо в почве, 4.VII.2007 (З. Юсупов); 50 w, ущелье р. Хазнидон, N 43°02' – E 43°35',  
h = 1700 м, опушка леса, гнездо в почве, купол муравейника из сухих растительных остатков,  
4.VII.2007 (З. Юсупов); 30 w, ущелье р. Хазнидон, N 43°03' – E 43°35', h = 1900 м, гнездо в почве на  
лугу, купол муравейника из сухих растительных остатков, 7.VII.2007 (З. Юсупов); 45 w, бассейн  
р. Чегем, ущелье р. Башиль-Аузусу, N 43°12' – E 42°59', h = 1980 м, при въезде в альплагерь «Ба-  
шиль», левый склон, гнездо в почве, купол муравейника из сухих растительных остатков,  
28.VIII.2007 (З. Юсупов); 50 w, ущелье р. Псыгансу, правый берег реки, N 43°09' – E 43°35',  
h = 1974 м, ЮЗ склон, низкая надпойменная терраса, субальпийский луг, гнездо в почве, купол мура-  
вейника из сухих растительных остатков, 2.VII.2008 (З. Юсупов); 1 w, ущелье р. Черек-Безенгийский,  
правый берег, N 43°13' – E 43°17', h = 1903 м, разнотравный луг с можжевельником, 18–22.VII.2009,  
ловушки Барбера (А. Айыдов); 1 w, ущелье р. Черек-Безенгийский, N 43°13' – E 43°16', h = 2000 м,  
склон СВ экспозиции, разнотравный луг с можжевельником, 18–22.VII.2009, ловушки Барбера  
(А. Айыдов); 35 w, ущелье р. Адылсу, правый берег р. Адылсу, N 43°22' – E 42°70', h = 2633 м, склон  
ЮЗ экспозиции с углом уклона 45°, разнотравно-пестроостровно-пестроовсяницевый фитоценоз,  
гнездо в почве, купол муравейника из сухих растительных остатков, 1.VIII.2010 (З. Юсупов).

*Распространение в КБР.* Среднегорные и высокогорные районы республики. Вы-  
сотный диапазон – 1700–2633 м над ур. м; отмечен только в субальпийском поясе.

## Обсуждение и заключение

Наибольшим числом видов в фауне КБР представлен подрод *Serviformica* For. (9), а в подроде *Coptoformica* Müller – 4 вида. По одному виду отмечено в под родах *Formica* s. str. (L.) и *Raptiformica* Forel. Наибольшее число видов *Formica* наблюдается в Чегемо-Черемо-Суванском подрайоне (табл. 1), причем здесь отмечен вид, не найденный в других подрайонах – *F. forsslundi*.

Большая часть видов в данном районе встречается в субальпийском поясе. В Терско-Проходненском и Эльбрусском подрайонах встречено одинаковое число видов (по 7). *Formica glauca* и *F. subpilosa* характерны только для Терско-Проходненского, причем первый вид широко распространен в степных сообществах, а второй отмечен только в долине р. Терек; *F. fennica* представлен лишь в Эльбрусском подрайоне. Различий в видовом составе Лескено-Лашкутинского подрайона и Юрской депрессии не обнаружено.

Сравнение видового состава *Formica* по высотному градиенту показало, что наибольшее разнообразие приходится на среднегорные и высокогорные районы КБР (табл. 2).

**Таблица 1.** Распределение муравьев рода *Formica* по флористическим подрайонам

№	Виды	Флористические подрайоны КБР				
		Т-П	Л-Л	ЮД	Ч-Ч-С	Э
1	<i>Formica cinerea</i>	+	+	+	+	+
2	<i>Formica cinereofusca</i>				+	+
3	<i>Formica cunicularia</i>	+	+	+	+	
4	<i>Formica fennica</i>					+
5	<i>Formica foreli</i>		+	+	+	
6	<i>Formica forsslundi</i>				+	
7	<i>Formica fusca</i>		+	+	+	
8	<i>Formica glauca</i>	+				
9	<i>Formica lemani</i>				+	+
10	<i>Formica picea</i>				+	+
11	<i>Formica pratensis</i>	+	+	+	+	
12	<i>Formica pressilabris</i>				+	+
13	<i>Formica rufibarbis</i>	+	+	+	+	
14	<i>Formica sanguinea</i>	+				+
15	<i>Formica subpilosa</i>	+				
	Итого	7	6	6	11	7

*Примечание.* Т-П – Терско-Проходненский подрайон; Л-Л – Лескено-Лашкутинский подрайон; ЮД – подрайон Юрской депрессии; Ч-Ч-С – Чегемо-Черемо-Суванский подрайон; Э – Эльбрусский подрайон.

**Таблица 2.** Распределение муравьев рода *Formica* по высотному градиенту

№	Виды	Высотные зоны КБР			
		Равнинная (160–500 м)	Предгорная (500–1000 м)	Среднегорная (1000–2000 м)	Высокогорная (свыше 2000м)
1	<i>Formica cinerea</i>	+	+	+	+
2	<i>Formica cinereofusca</i>			+	+
3	<i>Formica cunicularia</i>	+	+	+	+
4	<i>Formica fennica</i>				+
5	<i>Formica foreli</i>		+	+	+
6	<i>Formica forsslundi</i>			+	+
7	<i>Formica fusca</i>		+	+	
8	<i>Formica glauca</i>	+			
9	<i>Formica lemani</i>			+	+
10	<i>Formica picea</i>			+	+
11	<i>Formica pratensis</i>	+	+	+	
12	<i>Formica pressilabris</i>			+	+
13	<i>Formica rufibarbis</i>	+	+	+	+
14	<i>Formica sanguinea</i>	+	+	+	+
15	<i>Formica subpilosa</i>	+			
	Итого	7	7	12	11

### Благодарности

Автор выражает благодарность А.Г. Радченко (Институт зоологии НАНУ, Киев, Украина), Ф.А. Темботовой и И.Б. Рапопорт (Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН, Нальчик) и Д.А. Дубовикову (Санкт-Петербургский государственный университет) за методические советы, указания и помощь при написании работы. Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и гранта РФФИ № 06–04–96711.

### Литература

- Гвоздецкий Н. А. 1958. *Физическая география Кавказа. Курс лекций. Выпуск 2. Предкавказье и Закавказье*. М.: Издательство МГУ. 264 с.
- Гвоздецкий Н. А., Голубчиков Ю. Н. 1987. *Горы*. М.: Мысль. 399 с.
- Гилев А. В., Зрянин В. А., Федосеева Е. Б. 2009. Методы сбора, хранения и морфометрии муравьев. *Муравьи и защита леса*. Н. Новгород: 263–271.

- Длусский Г. М. 1964. Муравьи подрода *Coptoformica* рода *Formica* СССР. *Зоологический журнал*, **43**(7): 1026–1040.
- Длусский Г. М. 1967. *Муравьи рода Формика*. М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г. М. 1981. *Муравьи пустынь*. М.: Наука. 230 с.
- Длусский Г. М., Союнов О. С., Забелин С. И. 1990. *Муравьи Туркменистана*. Ашхабад: Ылым. 273 с.
- Дубовиков Д. А. 2006. *Состав, эколого-географическая характеристика и основные этапы истории фауны муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Кавказского перешейка*. Диссертация ... кандидата биологических наук. СПб. 137 с.
- Меницкий Ю. Л. 1991. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры. *Ботанический журнал*, **76**(11): 1513–1521.
- Рузский М. Д. 1902. Материалы по мирмекологической фауне Кавказа и Крыма. *Приложения к протоколу заседания Общества Естествоиспытателей Имперского Казанского университета*, **206**: 1–33.
- Рузский М. Д. 1905. Муравьи России. Том 1. *Труды Казанского общества естествоиспытателей*, **38**(4–6): 1–799.
- Рузский М. Д. 1907. Муравьи России. Том 2. *Труды Казанского общества естествоиспытателей*, **40**(4): 1–123.
- Сарапий М. И. 2007а. Видовое разнообразие и некоторые экологические аспекты муравьев рода *Formica* Центрального Предкавказья. *Проблемы развития биологии и экологии на Северном Кавказе: Материалы 52-й научно-методической конференции «Университетская наука – региону»*. Ставрополь: 196–198.
- Сарапий М. И. 2007б. Фауна и экология муравьев рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) Центрального Предкавказья. *Электронный научный журнал «Исследовано в России»*, **170**, 1991–1995. <http://zhurnal.ape.relarn.ru>.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. 1989. *Позвоночные Кавказа. Насекомоядные*. М.: Наука. 548 с.
- Тахтаджян А. Л. (ред.). 2003. *Конспект флоры Кавказа*. Т. 1. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета. 204 с.
- Темботов А. К. 1972. *География млекопитающих Северного Кавказа*. Нальчик: Эльбрус. 245 с.
- Шхагапсоев С. Х., Старикова Н. В. 2002. *Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии*. Нальчик: Издательство Кабардино-Балкарского университета. 113 с.
- Bolton, B. 2015. An online catalog of the ants of the world. Available from <http://antcat.org>. (accessed 06.02.2015).
- Borowiec L. 2014. Catalogue of ants of Europe, the Mediterranean basin and adjacent regions (Hymenoptera: Formicidae). *Genus*, **25**(1–2): 1–340.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., Vepsäläinen K. 2012. *The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. (Fauna Poloniae, Vol. 4, NS)*, Warszawa: Natura Optima Dux Foundation. 496.
- Seifert B. 1996. *Ameisen: beobachten, bestimmen*. Augsburg: Naturbuch-Verlag. 352 s.
- Seifert B. 1997. *Formica lusatica* n. sp. – a sympatric sibling species of *Formica cunicularia* and *Formica rufibarbis* (Hymenoptera, Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **69**(5): 3–16.
- Seifert B. 2000. A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera: Formicidae). *Zoosystema*, **22**(3): 517–568.

- Seifert B. 2002. A taxonomic revision of the *Formica cinerea* group (Hymenoptera: Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **74**(2): 245–272.
- Seifert B. 2004. The "Black Bog Ant" *Formica picea* Nylander, 1846 – a species different from *Formica candida* Smith, 1878 (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, **6**: 29–38.
- Seifert B., Schultz R. 2007. The distribution of the subgenus *Coptoformica* Muller, 1923 (Hymenoptera: Formicidae) in the Palearctic Region. *Myrmecological News*, **10**: 11–18.
- Seifert B., Schultz R. 2008. A taxonomic revision of the *Formica subpilosa* Ruzsky, 1902 group (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **12**: 67–83.
- Seifert B., Schultz R. 2009. A taxonomic revision of the *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793 group (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **12**: 255–272.

## Содержание

<i>Белокобыльский С.А., Зрянин В.А.</i> Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III Симпозиум стран СНГ) в Нижнем Новгороде .....	5
<i>Алексеев В.Н.</i> Родовая структура и морфологическая эволюция семейства Megaspilidae (Hymenoptera: Ceraphronoidea) .....	12
<i>Астафурова Ю.В., Процалыкин М.Ю.</i> Пчелы рода <i>Sphecodes</i> Latreille, 1804 (Hymenoptera: Halictidae) Восточной Палеарктики .....	17
<i>Гилев А.В.</i> Многолетняя изменчивость окраски северного лесного муравья <i>Formica aquilonia</i> Yarrow (Hymenoptera: Formicidae) на Урале .....	22
<i>Гохман В.Е.</i> , Сравнительная кариология паразитических перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): между прошлым и будущим .....	31
<i>Зрянин В.А.</i> Анализ мирмекокомплексов тропического муссонного леса на основе изотопной метрики .....	41
<i>Костюнин А.Е.</i> Фауна сидячебрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera: Symphyta) юго-востока Западной Сибири и ее региональные особенности .....	57
<i>Лопатина Н.Г., Зачепило Т.Г., Медведева А.В., Камышев Н.Г., Чалисова Н.И.</i> О механизмах памяти у медоносной пчелы <i>Apis mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae): модулирующее функцию памяти влияние трипептидов .....	66
<i>Мокроусов М.В.</i> Изменения и дополнения к фауне роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Среднего Поволжья и сопредельных территорий .....	76
<i>Оголь И.Н.</i> Видовой состав хищников ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) города Донецка и особенности их взаимодействия с жертвами .....	85
<i>Юсупов З.М.</i> К фауне муравьев рода <i>Formica</i> L. (Hymenoptera: Formicidae) Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) .....	97

## Contents

<i>Belokobylskij S.A., Zryanin V.A.</i> Eurasian Symposium on Hymenoptera (III Symposium of CIS Countries) in Nizhni Novgorod .....	5
<i>Alekseev V.N.</i> The generic structure and morphological evolution of the family Megaspilidae (Hymenoptera: Ceraphronoidea) .....	12
<i>Astafurova Yu.V., Proshchalykin M.Yu.</i> The bees of the genus <i>Sphecodes</i> Latreille, 1804 (Hymenoptera: Halictidae) of the Eastern Palaearctic Region .....	17
<i>Gilev A.B.</i> Long-term variations of colorings of <i>Formica aquilonia</i> Yarrow (Hymenoptera: Formicidae) in the Urals .....	22
<i>Gokhman V.E.</i> Comparative karyology of parasitic Hymenoptera: between the past and the future .....	31
<i>Zryanin V.A.</i> Analysis of ant assemblages of a monsoon tropical forest based on isotopic metrics .....	41
<i>Kostjunin A. E.</i> Sawfly fauna (Hymenoptera: Symphyta) of the south-eastern part of Western Siberia and its regional features .....	57
<i>Mokrousov M.V.</i> Changes and additions to the fauna of digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) of the Middle Volga and adjacent territories .....	66
<i>Lopatina N.G., Zachepilo T.G., Medvedeva A.V., Kamyshev N.G., Chalisova N.I.</i> On the memory mechanisms in the honeybee <i>Apis mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae): the modulating effect of tripeptides on memory .....	76
<i>Ogol I.N.</i> The species composition of the predators of <i>Polistes</i> wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Donetsk City and the peculiarities of their interaction with prey .....	85
<i>Yusupov Z.M.</i> Fauna of the ant genus <i>Formica</i> L. (Hymenoptera: Formicidae) in Kabardino-Balkaria (Central Caucasus) .....	97

# Труды Русского энтомологического общества

## Том 86(2)

Утверждено к печати  
Русским энтомологическим обществом  
03.04.2015

Редактор – *Т.А. Асанович*  
Компьютерная верстка – *К.Г. Самарцев*

---

Подписано к печати 15.11.2015  
Формат 70х108/16. Печ.л. 9.8. Тираж 130 экз.

---

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1