

**Чтения, посвященные 90-летию  
члена-корреспондента РАН Темботова А.К.,  
приуроченные к празднованию 300-летия Российской академии наук в  
период 2022-2024 гг. и включенные в единый план проведения Недели науки – 2022  
в Кабардино – Балкарской Республике**

**Фауна и высотно-поясное распределение муравьев рода  
*Temnothorax* Mayr, 1861 (Hymenoptera, Formicidae) эльбрусского и  
терского вариантов поясности (в пределах Кабардино-Балкарии)**

**З.М. Юсупов**

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова, Российской  
академии наук, Нальчик, 360051, Россия. E-mail: [yzalim@mail.ru](mailto:yzalim@mail.ru)

## Введение

*Temnothorax* Mayr, 1861 – самый богатый и разнообразный род муравьев в Палеарктике относящийся к трибе Crematogastrini Forel, 1893, подсемейства Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835. В настоящее время в мире известно 452 рецентных видов, распространенных на всех континентах, кроме Австралии (Prebus, 2021; Bolton, 2022). Из них около 300 видов встречаются в Палеарктике, преимущественно в южных регионах (Радченко, 1994 б, в, 1995 б, в, 1996 в; Cagniant, Espadaler, 1997; Agosti, Collingwood, 1987 b; Terayama, Onoyama, 1999; Radchenko, 2005 b; Csősz et al., 2015; Seifert, Csősz, 2015; Salata et al. 2018; Salata, Borowiec, 2019; Gonzalez, 2021). Вместе с тем, фауна муравьев рода *Temnothorax* Mayr многих районов Палеарктики, остается еще слабо изученной и реальное число видов, оценивается примерно в 600 (Seifert 2006; Schulz et al. 2007). В России в настоящее время известно 34 вида этого рода, из которых 18 видов встречаются на Северном Кавказе (Dubovikoff, Yusupov, 2017; неопубликованные данные Юсупов).

В отличие от других крупных родов муравьев Палеарктики, таких как, *Camponotus* Mayr, 1861, *Formica* Linnaeus, 1758 или *Lasius* Fabricius, 1804, муравьи рода *Temnothorax* обладают низкой способностью к расселению на большие расстояния и нуждаются в довольно особых микросредах для гнездования. Брачные полеты или спаривание обычно происходят вблизи мест гнездования и кормодобывания (Buschinger, 1968, Plateaux, 1978, Seifert, 1996). В сочетании с изолированностью в отдельных ледниковых убежищах (Seifert, 1995) и географическими барьерами эти особенности приводят к сильной микрогеографической дифференциации и довольно небольшим ареалам видов.

С территории Кабардино-Балкарии был известен лишь один вид – *Leptothorax weneri* Radchenko, 1994, который был описан по материалам из Приэльбрусья (Радченко, 1994а). В настоящее время этот вид является синонимом – *Temnothorax alpinus* Ruzsky, 1905 (Radchenko et al., 2015). Какие-либо другие сведения о муравьях рода *Temnothorax* изучаемого региона в литературе, отсутствуют.

Таким образом, целью нашего исследования было, изучение фауны и особенностей высотно-поясного распределения муравьев данного рода на территории Кабардино-Балкарии.

## Материалы и методы

Основой для написания настоящей работы послужил материал, собранный нами на территории Кабардино-Балкарии (Россия, Северный Кавказ), в период с 2006 по 2021 гг. Кроме этого использовались материалы в коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и Института зоологии НАНУ (ИЗ НАНУ, Киев).

Большая часть собранного материала хранится в 96% этаноле и находится в коллекционном фонде Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (Нальчик, Россия), Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия), Института зоологии НАНУ (Киев, Украина).

Сбор материала проводился по стандартным методикам (Seifert, 1996; Гилев, Зрянин, Федосеева, 2009). Помимо этого с учетом того, что многие виды рода *Temnothorax* в горах обитают исключительно в трещинах скал, валунов и больших камней, мы применяли стамеску при помощи, которой, разламывали часть породы, в котором находилось гнездо муравьев.

Фаунистическое сходство мирмекофауны терского и эльбрусского вариантов поясности было осуществлено с использованием индекса общности Чекановского-Сьеренсена ( $I_{cs}$ ) (Песенко, 1982):

$$I_{cs} = 2j / (a + b),$$

где,  $j$  – число общих видов в сравниваемых высотных поясах,  $a$  и  $b$  – количество видов в каждом из сравниваемых высотных поясов.

Для оценки степени, сходства-различия видового состава муравьев рода *Temnothorax* в различных высотных поясах Кабардино-Балкарии был использован индекс общности Жаккара (Песенко, 1982).

Для статистических расчетов и графической демонстрации результатов использовались программы *Statistica 7.0* и EXCEL.

Общую картину связей между мирмекокомплексами высотных поясов определяли с использованием метода классификации, суть которого сводится к выделению групп сходных высотных поясов по уровню сходства состава и структуры мирмекофауны. Применяли наиболее распространенную иерархическую систему – кластерный анализ, результаты которого изображали графически в виде дендрограммы.

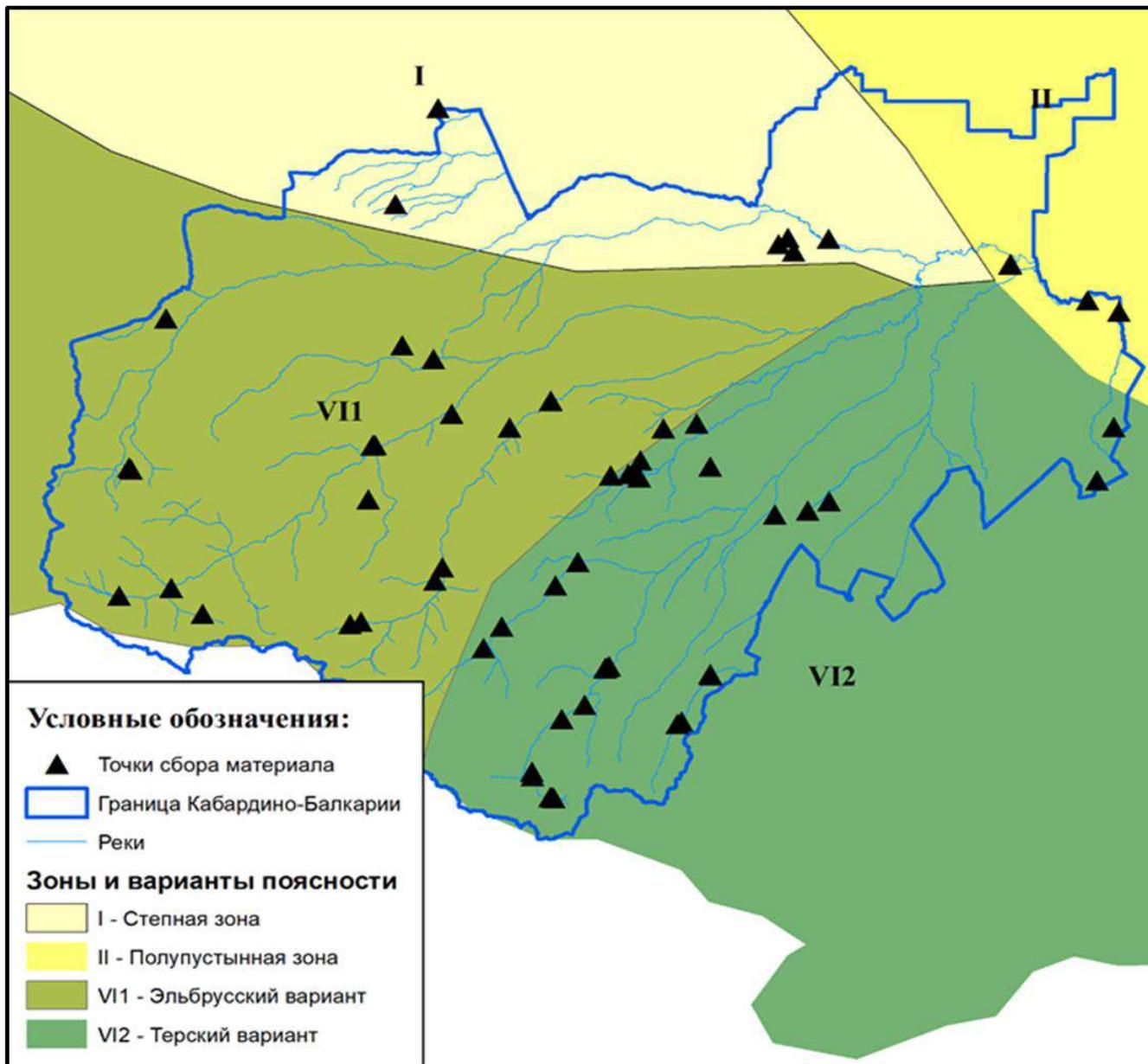


Рисунок 1. Географические пункты, сбора материала.

# Результаты и их обсуждение

## 1.1. Обзор видов

В ходе проведенных исследований на территории Кабардино-Балкарии выявлено 11 видов муравьев рода *Temnothorax* Mayr, что составляет 32.3% от фауны рода на Кавказе. Из них 6 видов (54%) – эндемики Кавказа. Несомненно, что в дальнейшем могут быть выявлены как новые для науки, так и новые для Кавказа и России виды.

Список видов муравьев рода *Temnothorax* Mayr Кабардино-Балкарии

1. *Temnothorax affinis* (Mayr, 1855).

**Тип ареала:** Европейско-кавказский.

**Распространение:** Европа, Кавказ, Закавказье (Радченко, 1994в, 1995б; 2016; Czechowski et al., 2002, 2012).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** В регионе исследований вид отмечен в степной зоне, в лесостепном, поясе луговых степей, широколиственных лесов и остепненных лугов. Высотный диапазон 150–900 м над ур. м. Связан исключительно с древесно-кустарниковой растительностью. Гнезда сооружает в ветвях деревьев и кустарников.

**Экология:** Мезоксерофил. Термофил. Дендробионт-зоофаг.

2. *Temnothorax alpinus* (Ruzsky, 1902).

**Тип ареала:** Кавказский монтанно-луговой.

**Распространение:** Центральный Кавказ (Радченко, 1994в, 1996в; Radchenko et al., 2015).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Обитает только в субальпийском и альпийском поясе терского варианта и субальпийском поясе эльбрусского варианта. Высотный диапазон 1400–2300 м над ур. м. Гнезда устраивает преимущественно в трещинах скал и валунов, реже в почве, под камнями.

**Экология:** Мезофил. Мезотермофил. Стратобионт-зоофаг.

3. *Temnothorax crasecundus* Seifert et Csösz, 2015.

**Тип ареала:** Балкано-кавказский.

**Распространение:** Южная Европа, Кавказ, Закавказье, Малая Азия (Seifert, Csösz, 2015; Csösz et al., 2015).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Встречается в степной зоне, в лесостепном, поясе луговых степей, широколиственных лесов и остепненных лугов. Высотный диапазон 150–1050 м над ур. м. Связан с древесно-кустарниковой растительностью. Гнезда сооружает в гниющей древесине, ветвях деревьев и кустарников.

**Экология:** Мезоксерофил. Мезотермо-термофил. Дендробионт-зоофаг.

4. *Temnothorax dluskyi* Radchenko, Yusupov et Fedoseeva, 2015.

**Тип ареала:** Кавказский монтанно-луговой.

**Распространение:** Центральный Кавказ (Radchenko et al., 2015).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Обнаружен только в субальпийском и альпийском поясе эльбрусского варианта, в диапазоне высот 2500–2650 м над ур. м. Гнезда в трещинах скал.

**Экология:** Мезофил. Мезотермофил. Стратобионт-зоофаг.

5. *Temnothorax interruptus* (Schenck, 1852).

**Тип ареала:** Европейско-туранский.

**Распространение:** Европа, Кавказ, Закавказье, Малая Азия, Иран, Западный Казахстан (Радченко, 1994в, 1995б; 2016; Czechowski et al., 2012; Csósz et al., 2018; Samin et al., 2020).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** В регионе исследований встречается в аридной котловине в окр. с. Верхняя Балкария (пояс широколиственных лесов) и в аридной котловине в окр. с. Былым (пояс остепненных лугов) в диапазоне высот 1106–1276 м над ур. м. Гнезда устраивает в почве, под камнями и в гниющих древесных остатках.

**Экология:** Мезоксерофил. Мезотермо-термофил. Стратобионт-зоофаг.

6. *Temnothorax parvulus* (Schenck, 1852).

**Тип ареала:** Европейско-кавказский.

**Распространение:** Европа, Кавказ, Закавказье, Малая Азия, Иран, Западный Копетдаг (Радченко, 1994в, 1995в; Длусский, Союнов, Забелин, 1990; Радченко, 2016; Czechowski et al., 2012; Csósz et al., 2015).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Найден только в широколиственном лесу в окр. с. Карагач, на высоте 280 м над ур. м. Гнездо в подстилке, у основания деревьев.

**Экология:** Мезоксерофил. Термофил. Стратобионт-зоофаг.

7. *Temnothorax tembotovi* Radchenko et Yusupov, 2015.

**Тип ареала:** Кавказский аридный.

**Распространение:** Центральный Кавказ (Radchenko et al., 2015).

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Обнаружен только в аридной котловине в окр. с. Верхняя Балкария (пояс широколиственных лесов) на высоте 1230 м над ур. м. Гнездо в почве, под камнями.

**Экология:** Мезоксерофил. Мезотермо-термофил. Стратобионт-зоофаг.

8. *Temnothorax* sp.n. 1 (*tuberum*-group).

**Тип ареала:** Кавказский монтанно-луговой.

**Распространение:** Кавказ.

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Новый, еще не описанный вид, распространен в поясе широколиственных лесов и остепненных лугов, в субальпийском поясе эльбрусского и терского варианта. Высотный диапазон 650–2100 м над ур. м. Гнезда сооружает в гниющей древесине, в трещинах скал, валунов и камней.

**Экология:** Мезофил. Мезотермо-термофил. Стратобионт-зоофаг.

9. *Temnothorax* sp.n. 2 (*unifasciatus*-group).

**Тип ареала:** Европейско-кавказский.

**Распространение:** Восточная Европа, Кавказ.

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Еще не описанный вид, распространенный в степной зоне и лесостепном поясе. Высотный диапазон 150–450 м над ур. м. Гнезда сооружает в гниющей древесине.

**Экология:** Мезоксерофил. Термофил. Стратобионт-зоофаг.

10. *Temnothorax* sp.n. 3 (*arnoldii*-group).

**Тип ареала:** Кавказский монтанно-луговой.

**Распространение:** Центральный Кавказ.

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Новый, еще не описанный вид, обитает в субальпийском и альпийском поясе терского варианта и субальпийском поясе эльбрусского варианта. Высотный диапазон 1800–2300 м над ур. м. Гнезда устраивает преимущественно в трещинах скал и валунов, реже в почве, между камней.

**Экология:** Мезофил. Мезотермофил. Стратобионт-зоофаг.

11. *Temnothorax* sp.n. 4 (*unifasciatus*-group).

**Тип ареала:** Кавказский монтанно-луговой.

**Распространение:** Центральный Кавказ.

**Распространение в Кабардино-Балкарии:** Еще не описанный вид, обнаружен только в субальпийском поясе эльбрусского варианта, на высоте 2633 м над ур. м. Гнездо в почве, под камнем.

**Экология:** Мезофил. Мезотермофил. Стратобионт-зоофаг.



***T. affinis***/[www.antweb.org/casent0179932](http://www.antweb.org/casent0179932)



***T. alpinus***/[www.antweb.org/casent0909041](http://www.antweb.org/casent0909041)



***T. crasecundus***/[www.antweb.org/casent0906716](http://www.antweb.org/casent0906716)



***T. dluskyi***/[www.antweb.org/casent0917466](http://www.antweb.org/casent0917466)



*T. interruptus*/[www.antweb.org/casent0906717](http://www.antweb.org/casent0906717)



*T. parvulus*/[www.antweb.org/casent0914689](http://www.antweb.org/casent0914689)



*T. tembotovii*/[www.antweb.org/casent1008962](http://www.antweb.org/casent1008962)

## 1.2. Сравнительный анализ мирмекофауны рода *Temnothorax* в связи с секторальной неоднородностью высотно-поясной структуры ландшафтов Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии)

Согласно типизации высотно-поясной структуры ландшафтов Кавказа (Темботов, 1972; Соколов, Темботов, 1989; Темботов и др., 2001) северный макросклон Центрального и Восточного Кавказа, а также прилегающие районы Среднего и Восточного Предкавказья, относятся к **восточно-северокавказскому (полупустынному) типу поясности**. Данный тип формировался под влиянием полупустынной широтной зоны, подступающей к горным хребтам. Восточно-северокавказский тип поясности включает три варианта: эльбрусский, терский и дагестанский. В исследуемом районе данный тип поясности включает эльбрусский и терский варианты. Степную зону эльбрусского и терского вариантов поясности следует рассматривать как единую, не подразделяя на варианты.

Сравнительный анализ фауны муравьев рода *Temnothorax* Кабардино-Балкарии проводился следующим образом. Первым этапом проведено сравнение мирмекофауны высотных поясов для каждого варианта поясности, а затем между вариантами и степной зоной.

### **1.2.1. Сравнение разнообразия мирмекофауны высотных поясов терского варианта поясности**

Наибольшее таксономическое разнообразие в терском варианте отмечено в поясе широколиственных лесов (5 видов), в лесостепном и субальпийском поясе зарегистрировано по 3 вида, а в альпийском только 2 вида. По степени сходства коэффициента Жаккара ( $I_j$ ), наиболее высокое сходство демонстрируют только субальпийский и альпийский пояс (0,667), для остальных высотных поясов этот коэффициент очень низкий. Так лесостепной пояс и пояс широколиственных лесов, имеют сходство 0,333, пояс широколиственных лесов и субальпийский пояс только 0,143 (Таблица 1).

Таблица 1. Сходство видового состава муравьев рода *Temnothorax* различных высотных поясов и степной зоны Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии)

Матрица близостей									
	мера Жаккара								
	ST	LS_TV	SL_TV	SA_TV	AL_TV	LS_EV	OS_EV	SA_EV	AL_EV
ST	<b>1.000</b>	.750	.286	0.000	0.000	.500	.333	0.000	0.000
LS_TV	.750	<b>1.000</b>	.333	0.000	0.000	.667	.400	0.000	0.000
SL_TV	.286	.333	<b>1.000</b>	.143	0.000	.400	.800	.111	0.000
SA_TV	0.000	0.000	.143	<b>1.000</b>	.667	0.000	.167	.600	0.000
AL_TV	0.000	0.000	0.000	.667	<b>1.000</b>	0.000	0.000	.400	0.000
LS_EV	.500	.667	.400	0.000	0.000	<b>1.000</b>	.500	0.000	0.000
OS_EV	.333	.400	.800	.167	0.000	.500	<b>1.000</b>	.125	0.000
SA_EV	0.000	0.000	.111	.600	.400	0.000	.125	<b>1.000</b>	.200
AL_EV	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	.200	<b>1.000</b>

Примечание к таблице 1. Высотные пояса: ST – степная зона; LS\_TV – лесостепной пояс; SL\_TV – пояс широколиственных лесов; SA\_TV – субальпийский пояс терского варианта; AL\_TV – альпийский пояс терского варианта; LS\_EV – пояс луговых степей; OS\_EV – пояс остепненных лугов; SA\_EV – субальпийский пояс эльбрусского варианта; AL\_EV – альпийский пояс эльбрусского варианта.

### **1.2.2. Сравнение разнообразия мирмекофауны высотных поясов эльбрусского варианта поясности**

Максимальное разнообразие видов муравьев рода *Temnothorax* в данном варианте поясности (Таблица 1) отмечено в субальпийском поясе (5 видов) и поясе остепненных лугов (4 вида), наименьшее в альпийском поясе (1 вид). Наиболее сходны между собой пояс луговых степей и остепненных лугов, что, однако, подчеркивается невысоким индексом Жаккара (0,500). Субальпийский и альпийский пояс, в отличие от терского варианта, имеют низкое значение видового сходства равного 0,200.

### **1.2.3. Сравнение разнообразия мирмекофауны терского, эльбрусского вариантов поясности и степной зоны**

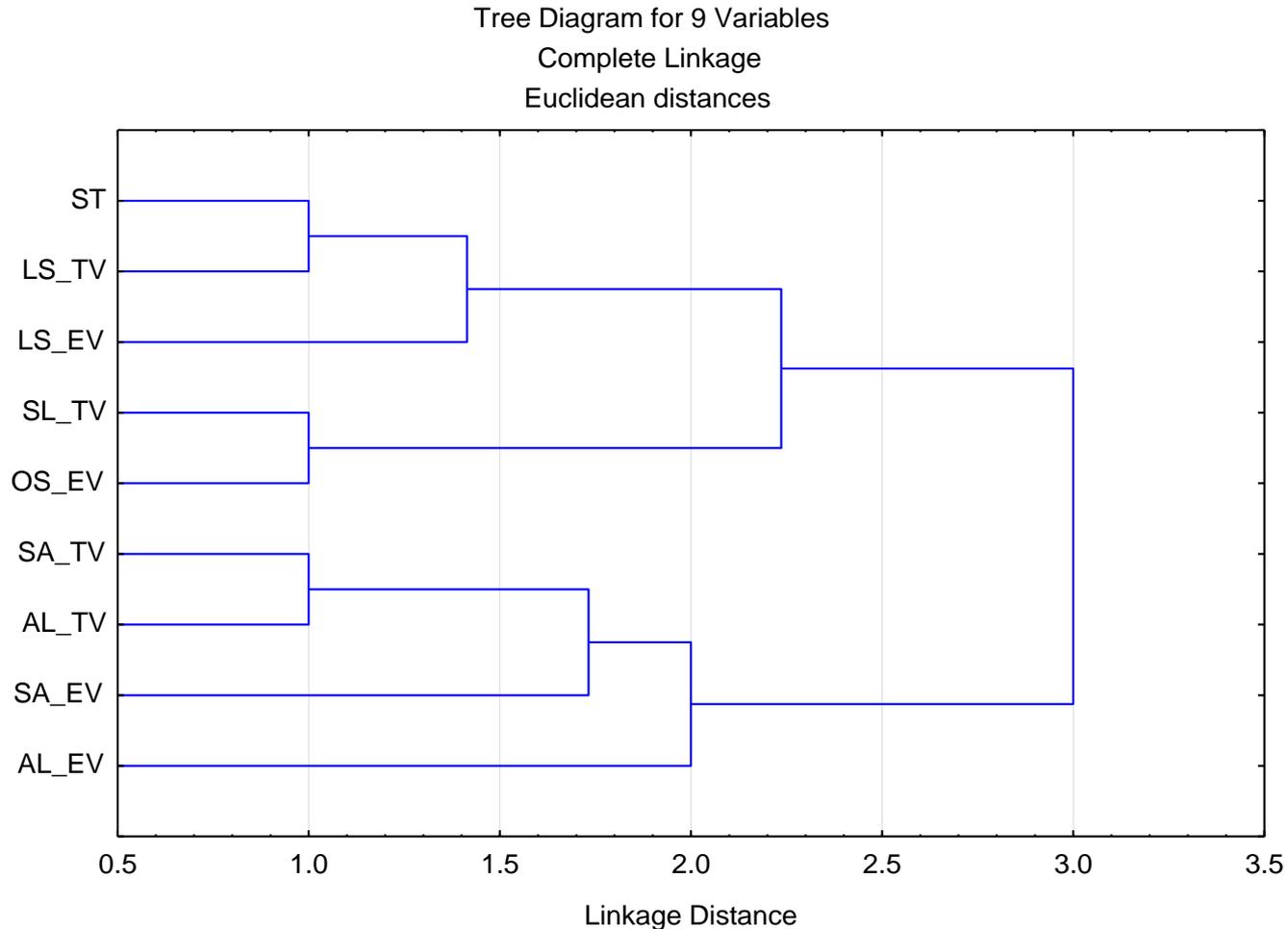
Таксономическое разнообразие муравьев рода *Temnothorax* с продвижением в горы от степей к альпийскому поясу, не имеет плавного уменьшения и даже наоборот демонстрирует пик разнообразия в поясе широколиственных лесов и субальпийском поясе эльбрусского варианта, где зарегистрировано по 5 видов. Далее следуют в порядке убывания – степная зона и пояс остепненных лугов (по 4 вида), затем лесостепной пояс и субальпийский пояс терского варианта (по 3 вида), пояс луговых степей и альпийский пояс терского варианта (по 2 вида) и наконец, самым бедным, является альпийский пояс эльбрусского варианта (1 вид).

Сравнение мирмекофауны в различных высотных поясах изучаемой территории с помощью коэффициента Жаккара ( $I_j$ ), показало, что наибольшее сходство характерно поясам, общих для рассматриваемых вариантов (Таблица 1). Так, высокую степень сходства (0,600), демонстрирует субальпийский пояс терского и эльбрусского вариантов. В то же время, степная зона и специфичные пояса обоих вариантов, также демонстрируют высокую степень видового сходства, напр., степная зона и лесостепной пояс (0,750), пояс широколиственных лесов и остепненных лугов (0,800), пояс луговых степей и лесостепной пояс (0,667). Фауна альпийского пояса терского и эльбрусского варианта, представляет собой, по сути, обедненный аналог субальпийского пояса (с которым и наблюдается наибольшее сходство от 0,200 до 0,667) и поэтому она не имеют общих видов с остальными поясами, так и между собой (0,000).

Из дендрограммы на рисунке 2 видно, что четко обособлены три крупных кластера – первый объединяет степную зону, лесостепной пояс и пояс луговых степей (4 вида). Виды, которые входят в этот кластер обитают в условиях равнинно-предгорного рельефа. Второй кластер включает пояс широколиственных лесов и пояс остепненных лугов (5 видов). Здесь большинство видов, приурочено к предгорно-среднегорным поясам. Но, некоторые проникают в нижнюю зону высокогорий, а другие в степную зону.

Фауна муравьев пояса широколиственных лесов очень сходна с фауной пояса остепненных лугов, что на первый взгляд кажется неожиданным, но причина сходства кроется, видимо в том, что ранее в поясе остепненных лугов, значительную часть занимали лиственные леса, ныне вырубленные и сохранившиеся только по понижениям вдоль рек. Видовой состав муравьев в этих лесах, представляет собой обедненный вариант фауны пояса широколиственных лесов. Кроме того, эти пояса занимают примерно одинаковые высотные интервалы. Помимо этого, к этим поясам приурочены аридные котловины Скалистого хребта, которые имеют специфичную фауну муравьев, что подтверждается присутствием узколокального эндемика *T. tembotovi* в Верхне-Балкарской котловине. И несмотря на то, что аридные котловины в регионе исследований относятся, как к эльбрусскому, так и терскому варианту, они имеют много общего в фауне муравьев.

Рисунок 2. Дендрограмма сходства фауны муравьев рода *Temnothorax* двух вариантов поясности и степной зоны Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии)



Примечание. Высотные пояса: ST – степная зона; LS\_TV – лесостепной пояс; SL\_TV – пояс широколиственных лесов; SA\_TV – субальпийский пояс терского варианта; AL\_TV – альпийский пояс терского варианта; LS\_EV – пояс луговых степей; OS\_EV – пояс остепненных лугов; SA\_EV – субальпийский пояс эльбрусского варианта; AL\_EV – альпийский пояс эльбрусского варианта.

Первый и второй кластеры имеют много общего, и несмотря на некоторые отличия, их можно охарактеризовать как **равнинно-предгорно-среднегорная фауна**.

Третий кластер, включает 5 видов, и он наиболее обособлен и объединяет фауну муравьев субальпийского и альпийского поясов обоих вариантов. При этом внутри этого кластера наибольшее сходство имеет субальпийский и альпийский пояс терского варианта, тогда как соответствующие пояса в эльбрусском варианте, очень сильно отличаются. Специфичность данного кластера подтверждается тем, что все 5 видов являются эндемиками Кавказа (*T. alpinus*, *T. dluskyi*, *T. sp.n. 1*, *T. sp.n. 3*, *T. sp.n. 4*) и встречаются, почти исключительно в субальпийском и альпийском поясах. И хотя между субальпийским и альпийским поясами имеются различия их можно объединить в **высокогорную фауну**.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что фауна муравьев рода *Temnothorax* Кабардино-Балкарии гетерогенна и состоит из двух крупных блоков: Первый объединяет фауну **равнинно-предгорно-среднегорного рельефа** – это степная зона, лесостепной пояс, пояс широколиственных лесов, луговых степей и остепненных лугов. Этот блок распадается в свою очередь на два подблока – это с одной стороны фауна степной зоны, лесостепного пояса и луговых степей (равнинно-предгорная), а с другой – пояс широколиственных лесов и остепненных лугов (предгорно-среднегорная). Второй блок включает фауну субальпийского и альпийского поясов (**высокогорная**). Здесь объединяется только субальпийский и альпийский пояс терского варианта, тогда как альпийский и субальпийский пояс эльбрусского варианта различаются сильнее.

Таким образом, в мирмекофауне рода *Temnothorax* терского и эльбрусского вариантов выявлены различия, связанные с одной стороны с высотнопоясной, а с другой – с долготной (варианты поясности) структурой Центрального Кавказа, что и было показано нами ранее (Юсупов, 2018).

## **Благодарности**

Автор выражает благодарность чл.-корр. РАН, д.б.н. проф. Фатимат Асланбиевне Темботовой и к.б.н. Рапопорт Ирине Борисовне за ценные рекомендации в ходе подготовки данного сообщения, а также к.б.н. Пшегусову Рустаму Хаталиевичу за помощь в обработке статистических данных.