

Institut évolucionnoj morfologii i ékologii životnych
Akademii Nauk SSSR, Moskva

Die zonalen ökologischen und zoogeographischen Besonderheiten der Myrmekofauna der Russischen Ebene*

Von K. V. ARNOLDI

(Eingegangen am 12. 10. 1968)

Die große Rolle der Ameisen im Leben der Landbiozönosen ist unbestreitbar. Diese Rolle ist multifunktional, da die Lebenstätigkeit dieser sozialen Insekten biologisch kompliziert und mannigfaltig ist. Die Ameisen treten in der Biozönose öfters als Zoophage oder als sekundäre Konsumenten, seltener als Phytophage — primäre Konsumenten — oder gar als Reduzenten (z. B. Holzzerstörer, s. MAMAJEV 1960) auf.

Dank ihrer Beweglichkeit und ihrer großen Anzahl leisten die Ameisen durch horizontalen und vertikalen Transport von organischer Substanz (und damit der Elemente des biotischen Stoffkreislaufs der Biozönose) eine wesentliche Arbeit. In bedeutendem Maße steht die Leistung der Ameisen mit ihren dauerhaften trophobiotischen Beziehungen zu einigen Sauginsekten, insbesondere zu den Blattläusen in Zusammenhang. Endlich können die Ameisen unter gewissen natürlichen Bedingungen auch als Milieubildner wirken; so z. B. in der Wüste, wo die Ernteameisen *Messor spec.* (und einige andere) rings um ihre Nester große Flächen kahl fressen und dadurch das Mikrorelief und die Vegetation dieses Lebensraums stark beeinflussen. Dasselbe trifft auch auf unsere Wiesen zu, die mit Erdhügeln von *Lasius flavus* bedeckt sind sowie auf die Wälder mit zahlreichen Hügeln und Wegen von *Formica spec.* Ein eingehendes Studium der auch quantitativ zweifellos bedeutenden bodenbildenden Tätigkeit der Ameisen steht daher auf der Tagesordnung.

Eine der Vorbedingungen für ein erfolgreiches zöologisches Studium der Rolle der Ameisen stellt die Klärung der Struktur ihrer Bevölkerung** auf konkreten Flächen dar. In dieser Hinsicht sind Untersuchungen über die Ameisengemeinschaften (KACZMAREK 1953, 1963) und das Studium von beschützten Nest- und Jagdterritorien der Ameisen wichtig (wie sie in der UdSSR von DLUSSKY 1965, 1967 und ZACHAROV an *Formica*-Arten durchgeführt wurden).

Jedoch fehlen z. Z. noch Informationen, um die Frage nach der realen Rolle der Ameisen im Stoffkreislauf der Biozönose befriedigend beantworten zu können, um so mehr als die Biologie nur einiger Arten unserer Fauna ausreichend bekannt ist. Die Myrmekofauna an und für sich bedürfte schon eines weiteren Studiums, insbesondere die geographische Verbreitung der Arten und ihre Verteilung innerhalb ihrer Areale. Ein solches Studium ist sogar in den gut untersuchten Ländern nötig, wie YARROW (1954), KUTTER (1966) und BERNARD (1968) gezeigt haben.

*) Ausführlicher Text eines während des Symposiums C des XIII. Internationalen Kongresses für Entomologie (Moskau 1968) gehaltenen Vortrages.

**) In der letzten Zeit wird in der sowjetischen Literatur der Struktur (Artenzusammensetzung) der Insektenbevölkerung viel Aufmerksamkeit geschenkt (PANFILOV 1962, 1966; ČERNOV et al. 1967).

Außerdem kann die Rolle einzelner mehr verbreiteter multizonaler Arten in verschiedenen geographischen Gebieten und physisch-geographischen Zonen ungleich sein.

Ausgehend von dem Gesagten versuche ich in der vorliegenden Mitteilung die wichtigsten Daten über den Bestand der Fauna zu analysieren und eine zoogeographische Charakteristik zu geben. Kurz gefaßt werden dazu auch die bisher bekannten Daten über die zonale Verbreitung der Arten und ihre vielseitige ökologische Charakteristik angeführt.

Ich beschränke mich dabei auf die Russische Ebene, vom Mittellauf des Dnepr im Westen bis zur Wolga im Osten. Auf diesem großen Territorium vom Weißen bis zum Schwarzen Meer wird die Ameisenfauna und die Ameisenbevölkerung der 11 physisch-geographischen Zonen und Subzonen (nach BERG 1947) betrachtet, nämlich: Tundra, Waldtundra, Taiga, Zone der Mischwälder, Eichenwälder und Waldsteppe, südliche Waldsteppe, nördliche Steppe mit Schluchtwäldchen („Bajraksteppe“), südliche Steppe. Außerdem wird auch die Donez-Hügelkette als Waldsteppen-Abschnitt (MIL'KOV 1950; MIL'KOV i GVOZDEKIJ 1962) im Rahmen der Steppenzone und das Bergland der Krim sowie die südliche Krimküste behandelt. Wir haben also den meridionalen Schnitt durch die ganze Europäische UdSSR, die von uns vor kurzem charakterisiert wurde (ARNOL'DI 1965).

Das Bild der zonalen Verteilung der Ameisen ist interessant und gründet sich in erster Linie auf die Besonderheiten des hygrothermischen Regimes der einzelnen Zonen (GRIGORJEV 1954; BUDYKO 1950; IVANOV 1962).

Das durch diese Besonderheiten bedingte Optimum für lebenswichtige Vorgänge, das die summarische Produktivität der Biozönosen bestimmt, widerspiegelt sich auch im reichen Artenbestand und in der ökologischen Mannigfaltigkeit der Ameisenbevölkerung. Besonders wichtig ist es, in jeder einzelnen Zone die dominanten Arten festzustellen, die für die Biomasse auf den „Plakoren“*), auf denen die zonale Besonderheit besonders gut ausgeprägt ist, ausschlaggebend sind.

Bei der Vielfältigkeit der Biotope, die für die Zone nicht typisch sind, d. h. unter intrazonalen Bedingungen, kann die Artenmannigfaltigkeit höher sein als auf den Plakoren; die gesamte Biomasse ist hier aber gewöhnlich geringer.

In den Grenzen der Russischen Ebene wurden von uns 122 Ameisenarten festgestellt, also fast doppelt soviel, wie in den Arbeiten von RUZSKIJ (1905, 1907) und KARAVAJEV (1934, 1936) angeführt wurden. Bei weitem nicht alle Arten sind zur Zeit gut studiert; die geographische Verbreitung und die Ökologie einiger dieser Arten sind z. T. nur provisorisch bekannt, manchmal nur auf Grund der Ähnlichkeit oder Analogie mit den nächsten Verwandten.

Es wird eine eigenartige Gesetzmäßigkeit der zonalen Verbreitung dieser 122 Arten beobachtet (Tabelle 1). Die Anzahl der Arten vergrößert sich von einer einzigen Art (*Leptothorax acervorum*) in der Tundra in südlicher Richtung, bis zur südlichen Waldsteppe, in der schon 64 Arten vorkommen; von hier aus aber nimmt die Artenzahl nach dem Süden hin etwas ab. Das hängt direkt mit dem maximalen Index der günstigen klimatischen Bedingungen der Waldsteppe zusammen, der zur Entwicklung von besonders komplizierten mehrschichtigen artenreichen Biozönosen wesentlich beiträgt (ARNOL'DI 1953, 1965; ARNOLDI und GHILAROV, 1963).

Die Ameisen der Russischen Ebene gehören natürlich zu verschiedenen zoogeographischen Gruppen. Diese Gruppen sind von mir auf Grund der Besonderheiten der Artareale sowie der

*) „Plakoren“ [*πλακός* = Fläche, Ebene] sind ebene Wasserscheiden, die sich in den verschiedenen Zonen als verhältnismäßig einheitliche Standorte (gleiches Klima, Boden und Wasserhaushalt) erweisen. Die Plakorenvegetation gilt deshalb als typisch für die betreffende Zone, so daß auch die geobotanische Rayonierung auf Grund der Ausprägung der Plakorenvegetation erfolgt.

Tabelle 1 Zonale Verteilung der Arten nach verschiedenen faunistischen Typen

Zonen	Anteil der Arten verschiedener Typen												
	borealer Typ	Pan-paläarktischer Typ	Europäisch-west-sibirischer Typ	Mittleuropäisch-kaukasischer Typ	Amphipaläarktischer Typ	Waldsteppen-Typ	Steppen-Typ	Südeuropäischer Typ	Mediterran	Tauro- (Krim-) kaukasischer Typ	Turan-Steppen-Typ	Turan-Wüsten-Typ	Artenzahl
Tundra	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Waldtundra	11	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13
Taiga	18	9	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29
gemischte Wälder	17	12	8	2	2	—	—	—	—	—	—	—	41
Waldsteppe	10	12	9	4	5	4	4	1	—	—	—	—	49
südl. Waldsteppe	8	12	11	7	8	1	9	2	3	—	3	—	64
Steppe mit Schluchtwäldern	4	12	9	5	7	—	8	5	3	—	3	2	58
Donez-Hügelkette	4	12	9	7	7	—	10	5	5	—	3	4	66
südl. Steppe	—	12	4	4	3	—	12	4	4	—	3	4	50
Krim													
Gebirge	6	11	4	7	8	—	3	3	6	7	3	1	59
Südküste	—	9	5	4	8	—	2	2	13	11	1	—	55

morphologischen und ökologischen Ähnlichkeit der Arten (die ihre Verwandtschaft und ihre gemeinsame Herkunft zum Ausdruck bringen) unterschieden und gekennzeichnet worden und können als faunistisch-genetische Typen betrachtet werden. Einige dieser nach ihren Arealen bezeichneten Typen werden öfters von Zoogeographen für die zonale Gliederung des Lebensraumes herangezogen: 1. Boreal (s. str.), 2. pan- oder trans-paläarktischer, 3. europäisch-west-sibirischer, 4. mitteleuropäisch-kaukasischer und 5. amphi-paläarktischer Typ, 6. Waldsteppen- und 7. Steppen-Typ, 8. südeuropäischer Typ, 9. Mediterran, 10. krim-kaukasischer Typ, 11. Turan-Steppen- und 12. Turan-Wüsten-Typ.

Für amphi-paläarktisch halte ich die Serien der vikariierenden Arten (selten Unterarten) der südlichen Stufe der Paläarktis (von Südeuropa und z. T. von Mitteleuropa bis zum Kaukasus, weiter zum Himalaja und nach China bis Japan; ARNOL'DI 1948). Besonders charakteristisch sind für unsere Fauna folgende Typen: Boreal, mitteleuropäisch-kaukasischer und amphipaläarktischer Typ, Mediterran und Steppentyp. Die zonale Verteilung dieser Typen charakterisiert jede der Zonen gut (Tabelle 2). Die Waldsteppe (und der bewaldete Teil der Krim) zeichnen sich durch das Vorhandensein von europäisch-kaukasischen und amphipaläarktischen nemoralen Arten aus. Dazu gehören ohne Zweifel die alten und die gegenwärtig teilweise reliktschen Elemente unserer Myrmekofauna: *Ponera*, *Stenamma*, *Myrmecina*, *Liometopum* spec. etc. Diese Besonderheiten und einige andere Züge erlauben uns, die Ameisenbevölkerung der Waldsteppe im Vergleich mit der Taiga und der Steppe gewissermaßen für primär zu halten (ARNOL'DI 1965).

Die von uns vorgeschlagene ökologische komplexe Charakteristik der Arten als Lebensformen oder Biomorphen (ARNOL'DI 1937, 1948; AKIMOV 1954) trägt zur Aufteilung der Biozönose in funktionelle Hauptgruppen bei. Ich messe dieser Kategorie nicht nur eine rein ökologische, sondern auch eine morphologisch-ökologische Bedeutung

Tabelle 2 Zonaler Vergleich der faunistischen Gruppen

Zonen	Relativer Anteil verschiedener Typen				absolute Anzahl der Arten
	Boreal	Amphipaläarktischer und Europäisch-kaukasischer Typ	Steppen- und Turan-Wüsten-Typ	Mediterran und Krim-kaukasischer Typ	
Taiga	100	—	—	—	1
südl. Waldsteppe	25	37,5	30,0	7,5	40
südl. Steppe	—	27,0	57,8	15,2	26
Krim					
Gebirge	15	37,5	15,0	32,5	40
Südküste	—	30,7	7,7	61,6	39

bei, weil jeder Typ der Biomorphen verschiedene, auch morphologisch manifestierte Adaptationen an einen bestimmten Lebensraum und an bestimmte Lebensweisen zeigt.

Die Biomorphen der Ameisen werden von mir nach der Schicht der Biozönose unterschieden: (1) Ort des Nestbaues; (2) Nahrungsraum; (3) Charakter der Nahrung. Obwohl es öfters schwerfällt, das letztgenannte Merkmal genau zu bestimmen und die gesetzmäßigen, altersabhängigen und jahreszeitlich bedingten Änderungen der Nahrung bei den Ameisen festzustellen, versuche ich eine allgemeine Charakteristik der Ernährungsweise der Arten zu geben. Besonders schwer läßt sich die Frage nach dem Verhältnis der Zoophagie und der Trophobiosis bei vielen Ameisen beantworten. Die Arten mit gemischter Nahrung teile ich in Zoophag-Trophobionten und in Trophobiont-Zoophage ein, je nachdem, welche Art des Nahrungserwerbs vorherrscht.

Es werden von uns 10 Gruppen von Biomorphen unserer Fauna betrachtet, die sich zu drei Haupttypen gruppieren lassen: Geobionten, Herpetobionten und Dendrobionten. Die geobionten und stratobionten Zoophagen (*Ponera*, *Stenammas*, *Myrmecina* spec. u. a.) gelten als Bodenbewohner (die manchmal einen Bestandteil des Hypolithions darstellen) und als Waldstreubewohner. Sie haben einige morphologisch ähnliche Züge (z. B. sind die Augen schwach entwickelt, die Integumente manchmal depigmentiert) mit den Geotrophobionten (gelbe *Lasius*-arten), obwohl die letzteren in zönologischer Hinsicht eine ganz andere Rolle als die ersteren spielen. Zu den Herpetobionten gehören Ameisen, die einen wesentlichen Anteil des Jahres am Tage auf der Bodenoberfläche tätig sind. Nach den Besonderheiten ihrer Nahrung und ihres Nestbaus unterscheidet man Zoophag-Trophobionte (dazu gehören auch die hügelbauenden *Formica*-arten), Trophobiont-Zoophage (wie *Lasius alienus* FÖRSTER) und Phytophage (wie *Messor* spec.); letztere sind imstande, ihre Larven mit Protein pflanzlicher Herkunft zu ernähren. Zu den Dendrobionten gehören zwei Gruppen: vorherrschend Zoophage (z. B. *Liometopum* spec.) und vorherrschende Trophobionte (z. B. *Lasius fuliginosus* LATREILLE).

Die Analyse der geographischen und zonalen Verteilung der zu verschiedenen Biomorphen-Typen gehörenden Ameisen ergibt interessante Resultate (Tabelle 3). Die Geobiont-Zoophagen und die Stratobionten sowie fast alle Dendrobionten bewohnen mehr südliche, vorwiegend bewaldete Zonen; zu ihnen gehören oft die amphipaläarktischen und europäisch-kaukasischen Arten. Die Geotrophobionten sind im Gegensatz dazu auf unseren Wiesen und in den nördlichen Wäldern weit verbreitet. Die Herpetobionten, die ihre Bauten auch auf der Bodenoberfläche anlegen (*Formica* und *Coptoformica* spec.), gehören in der Regel zu den borealen Arten. Einige von ihnen zeichnen sich durch disjunktive boreomontane Verbreitung aus (s. GÖSSWALD, KNEITZ und SCHIRMER 1965).

Tabelle 3 Zonale Verteilung der Arten verschiedener Biomorphen

Zonen	Anteil der Arten verschiedener Biomorphen										
	Geobiont-Zoophage	Geotrophobionten	Stratobionten	Herpetobiont-Zoophage	Herpetobiont-Zoophage (con.)	Herpeto-Trophobionten	Herpetobiont-Phytophage	Parasiten	Dendrobiont-Zoophage	Dendrobiont-Trophobionten	Artenzahl
Tundra	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Waldtundra	—	—	—	8	4	—	—	—	1	—	13
Taiga	—	2	—	17	8	—	—	1	1	—	29
gemischte Wälder	—	5	—	20	11	—	—	1	2	2	41
Waldsteppe	1	6	1	23	8	1	—	1	5	2	49
südl. Waldsteppe	1	7	4	26	8	3	2	5	4	4	64
Steppe mit Schluchtwäldern	3	5	4	24	7	6	2	2	1	4	58
Donez-Hügelkette	3	5	4	30	5	7	2	3	3	4	66
südl. Steppe	3	3	1	24	3	8	2	3	2	1	50
Krim											
Gebirge	2	2	5	25	2	6	3	2	7	5	59
Südküste	5	2	5	22	1	5	2	4	4	5	55

Außer der Charakteristik der Ameisen nach biomorphen Merkmalen ist es notwendig, die Ameisen nach ihrem Verhältnis zu den abiotischen Hauptfaktoren des Lebensraums, in erster Linie nach der Hygrophilie, Thermophilie und Photophilie zu charakterisieren. Es ist wichtig, darauf hinzuweisen, daß für das Studium des ökologischen Charakters der Arten auf einem großen Territorium die experimentell (mit Temperaturorgeln und anderen modernen Geräten) gewonnenen Daten leider nur beschränkt nutzbar sind. Zudem sind solche Angaben bisher nur für eine geringe Zahl von Arten bekannt (HERTER 1953; ZAHN 1958; KNEITZ 1966; GRINFELD 1939).

Ich habe daher den Versuch gemacht, die relative Hygrophilie und Thermophilie der Ameisen auf Grund der Verteilung der Arten und ihrer Populationsdichte auf den Plakoren zu bestimmen, wo die hydrothermalen Verhältnisse durch die Geographen eingehend studiert wurden und die zonalen Züge der Vegetation gut ausgeprägt sind. Das erlaubt uns im allgemeinen das Verhalten der Ameisen gegenüber der Feuchte zu bestimmen und einige Ameisengruppen nach dem Grad ihrer Hygrophilie auszugliedern. Wenn keine echten Hygrophilien vorkommen, sind unter den Ameisen unseres Untersuchungsgebietes folgende Gruppen zu treffen: (1) Hygromesophile (vorwiegend Bewohner der nördlichen Wälder, Flußauen und Gebirge, z. B. viele *Myrmica*-arten); (2) Mesophile (gewöhnliche Waldarten, z. B. *Lasius niger* LINNÉ); (3) Meso-hemixerophile (z. B. *Formica pratensis* RETZIUS); (4) Hemixerophilen (Bewohner der offenen Standorte mit unterschiedlichem, aber geringem Grad der Feuchtigkeit, (z. B. *Lasius alienus* FÖRSTER) und endlich (5) Xerophilen (z. B. *Cataglyphis aenescens* NYLANDER). In derselben Skala werden die Halophilen und Halobionten (z. B. *Cardiocondyla stambuloffi* FOREL) betrachtet. Die zonale Verbreitung dieser Gruppen ist aus der Tabelle 4 gut ersichtlich und hängt mit den oben angeführten Charakteristiken zusammen.

Tabelle 4 Zonale Verteilung der Ameisenarten nach der Hygrophilie

Zonen	Anteil der Arten verschiedener Hygrophilie						Artenzahl
	hygro-meso-phil	meso-phil	meso-hemi-xerophil	hemi-xerophil	xero-phil	halo-phil	
Tundra	—	1	—	—	—	—	1
Waldtundra	2	11	—	—	—	—	13
Taiga	3	21	2	3	—	—	29
gemischte Wälder	2	26	8	5	—	—	41
Waldsteppe	2	28	8	11	—	—	49
südl. Waldsteppe	3	28	8	22	2	1	64
Steppe mit Schluchtwäldern	4	19	8	22	3	2	58
Donez-Hügelkette	4	21	8	26	3	4	66
südl. Steppe	2	8	6	27	3	4	50
Krim							
Gebirge	4	24	4	22	5	—	59
Südküste	4	16	4	24	7	—	55

Tabelle 5 Zonale Verteilung der Ameisenarten nach der Thermophilie

Zonen	Anteil der Arten verschiedener Thermophilie						Artenzahl
	mikro-therm	mikro-meso-therm	meso-therm	meso-makro-therm	makro-therm I	makro-therm II	
Tundra	1	—	—	—	—	—	1
Waldtundra	7	3	3	—	—	—	13
Taiga	8	7	8	6	—	—	29
gemischte Wälder	5	7	16	12	1	—	41
Waldsteppe	3	6	18	13	10	—	49
südl. Waldsteppe	1	5	16	21	19	2	64
Steppe mit Schluchtwäldern	1	3	13	17	21	3	58
Donez-Hügelkette	1	3	12	19	28	3	66
südl. Steppe	—	1	6	12	28	3	50
Krim							
Gebirge	2	4	9	14	27	3	59
Südküste	—	1	7	11	32	4	55

Ein ähnliches Bild wird auch hinsichtlich des Verhaltens der Ameisen gegenüber dem Licht und der Wärme beobachtet. Es sind 6 Gruppen nach ihrer Thermophilie zu unterscheiden (die Unterschiede aber sind nicht so scharf ausgeprägt, s. Tabelle 5); (1) Mikrotherme (z. B. *Leptothorax acerorum* FABRICIUS; einzelne boreale Formicaarten); (2) Mikromesotherme (z. B. *Camponotus herculeanus* LINNÉ); beide Gruppen sind für die Taiga und zum Teil für die subalpine Zone charakteristisch; (3) Mesotherme (z. B. *Lasius niger* LINNÉ, *L. flavus* FABRICIUS und einige Myrmicaarten, die in unseren Wäldern weit verbreitet sind); (4) Mesomakrotherme (z. B. *Myrmica scabrinodis* NYLANDER, *M. sabuleti* MEINERT, *Tetramorium caespitum* LINNÉ, die trockene Wälder und offene Biotope bewohnen); (5) Makrotherme I (z. B. *Camponotus vagus* SCOPOLI, *Tetramorium semilaeve* ANDRÉ, die südliche Wälder und warme Standorte bewohnen) und (6) Makrotherme II

(z. B. *Cataglyphis aenescens* NYLANDER, *Cardiocondyla elegans* EMERY, die mehr xerotherme Standorte oder Wüsten-Steppen-Plakoren besiedeln). Die Ameisen der faunistisch-genetischen Typen im Mediterran und den Steppen zeichnen sich natürlich durch einen höheren Grad der Thermophilie aus.

In der Gruppe der Geobionten und z. T. der Dendrobionten dominieren die Photophoben; unter den Dendrobionten sind öfters umbrophile Arten zu finden. Diese Ameisen gruppieren sich um den amphipaläarktischen Typ; andererseits gehören sie zu den Trophobionten (gelbe *Lasius*), die hauptsächlich von wurzelbewohnenden Sauginsekten leben. Eine scharf ausgeprägte Photophilie ist einigen Wüsten-Steppenarten der Ameisen (z. B. *Cataglyphis aenescens* NYLANDER) eigen.

Im Ergebnis dieser Darstellung haben alle Ameisenarten der Russischen Ebene nach einem einheitlichen Plan eine annähernde, teils aber nur provisorische zoogeographische, zonale und ökologische Kennzeichnung erfahren. Ich betrachte die vorgeschlagenen Charakteristiken als vorläufige Grundlage für weitere ökologische und biozönotische Untersuchungen der Ameisen unseres Untersuchungsgebietes sowie für die Untersuchung ihrer Rolle im Stoffkreislauf der Biozönos. Experimentelle Untersuchungen mit modernen Geräten sowie Versuche mit Ameisen in künstlichen Nestern müssen m. E. mit zonalen ökologisch-geographischen Freilandbeobachtungen und -untersuchungen Hand in Hand gehen.

Literatur

- AKIMOV, M. P., 1954. Biomorphologičeskij metod izučerija biocenozov. Bjull. Mosk. Obšč. ispyt. prirody, Otd. biol., **59**, 3, 27—36.
- ARNOL'DI, K. V., 1937. Žiznennye formy muravjov. Doklady Akad. nauk SSSR **16**, 6, 335—338.
- 1948. Muravji Talyša i Diabarskoj kotloviny. Tr. Zool. inst. Akad. nauk SSSR **7**, 206—262.
- 1953. O lesostepnyh istočnikach i karaktere proniknovenija v step' lesnyh nasekomyh pri stepnom lesorazvedenii. Zool. ž. **32**, 2, 175—194.
- 1965. Lesostep' Russkoj Ravniny i popytka ejo zoogeografičeskoj i cenologičeskoj charakteristiki na osnovanii izučerija nasekomyh. Tr. Centr. Černozemn. Zapovednika **8**, 138—166.
- ARNOL'DI, K. V., und GHILAROV M. S., 1963. Die Wirbellosen im Boden und in der Streu als Indikatoren der Bodenbesonderheiten der Boden- und Pflanzendecke der Waldsteppenzone. Pedobiologia **2**, 3, 183—222.
- BERG, L. S., 1947. Geografičeskije zony Sovetskogo Sojuza, I. Geografiz, Moskva.
- BERNARD, F., 1968. Les fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Masson, Paris, 441 pp.
- BUDYKO, M. I., 1950. Klimatičeskije faktory vnešnego fiziko-geografičeskogo processa. Tr. Glavn. Geofiz. Observ. **19** (18), 25—41.
- ČERNOV, JU. I., K. S. CHODAŠOVA i R. I. ZLOTIN, 1967. Nazemnaja zoomassa i nekotorye zakonomernosti ejo zonalnogo raspredelenija. Ž. Obšč. biol. **28**, 2, 188—196.
- DLUSSKIJ, G. M., 1965. Očranjaemaja territorija u muravjov. Ž. obšč. biol. **26**, 4, 479—485.
- GÖSSWALD, K., G. KNEITZ und G. SCHIRMER, 1965. Die geographische Verbreitung der hügelbauenden Formica-Arten in Europa. Zool. Jahrb. Syst. **92**, 364—404.
- GRIGORJEV, A. A., 1954. Geografičeskaja zonal'nost' i nekotorye ejo zakonomernosti. Izv. Akad. Nauk SSSR, ser. geogr., **5**, 17—36; **6**, 41—50.
- GRINFELD, E. K., 1939. Ėkologijaj muravjov zapovednika „Les na Vorskla“. Učen. Zap. Leningr. Univ. **28**, 207—257.
- HERTER, K., 1953. Temperatursinn der Insekten. Berlin.
- IVANOV, N. N., 1962. Pokazatel' biologičeskoj effektivnosti klimata. Izv. Vsesojuzn. Geogr. Obšč. **94**, I.
- KACZMAREK, W., 1963. Analysis of interspecific competition in communities of the soil macrofauna of some habitats in the Kampinos National Parks. Ekologia Polska, A, **11**, 17, 421—483.
- KARAVAJEV, V., 1934—1936. Muraški Ukrainy. I, 1—164; II, 135—316. Izd. Akad. Nauk Ukr. SSSR, Kiev.
- KNEITZ, G., 1966. Versuche zur Wärmeorientierung von Arbeiterinnen der Waldameisenart *Formica polyctena* FOERSTER. Insectes sociaux **13**, 4, 285—296.
- KUTTER, H., 1966. Einige Ergebnisse weiterer Coproformica-Studien. Insectes sociaux **13**, 4, 227—239.

- MAMAEV, B. M., 1960. Zoologičeskaja ocenka stadii estestvennogo razrušenija drevesiny. Izv. Akad. Nauk SSSR, ser. biol., 610—617.
- MIL'KOV, F. N., 1950. Lesostep' Russkoj Raviny. Izd. Akad. Nauk SSSR, 296 str.
- i N. A. GVOZDECKIJ, 1962. Fizičeskaja geografija SSSR. Geografiz, 475 str.
- PANFILOV, D. V., 1962. Osobennosti biocenotičeskoj struktury i geografičeskogo rasprostranenija fauny nasekomyh Priissykkulja. V knige: „Issledovanija geografii prirodnyh ressursov životnogo i rastitel'nogo mira“. Izd. Akad. Nauk SSSR.
- 1966. Geografičeskoje rasprostranenie funkcional'no-biocenotičeskich gruppirovok nasekomyh na territorii SSSR. V knige: „Zonal'nye osobennosti naselenija životnyh“. Izd. „Nauka“, 39—51.
- RUZSKIJ, M. D., 1905—1907. Muravji Rossii. Kazan, I i II.
- YARROW, I. H. H., 1959. The British Ants allied to *Formica rufa* L. Trans. Soc. Ent., Bournemouth. **12**, 1—42.
- ZAHN, M., 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der roten Waldameise. Zool. Beitr. N. F. **3**, 127—194.

Anschritt des Verfassers: Dr. K. V. ARNOLDI, Institut évoljucionnoj morfologii i ékologii životnyh Akad. Nauk SSSR, Moskva, ul. Vavilova 26, UdSSR.