

Муравьи центральной части Кунгурской лесостепи в Пермском крае России

Ants of the central part of the Kungurskaya forest-steppe in Permskii Krai of Russia

А.Д. Поспелова*, А.В. Гилев**, ***
A.D. Pospelova*, A.V. Gilev**, ***

* Пермский государственный национальный исследовательский университет, ул. Букирева 15, Пермь 614068 Россия. E-mail: Alena.pospelova18@mail.ru.

* Perm State National Research University, Bukireva Str. 15, Perm 614068 Russia.

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

** Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 March Str. 202, Yekaterinburg 620144 Russia.

*** Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, ул. Мира 19, Екатеринбург 620002 Россия. E-mail: gilev@ipae.uran.ru.

*** Ural Federal University named after B.N. Yeltsin, Mira Str. 19, Yekaterinburg 620002 Russia.

Ключевые слова: муравьи, фауна, Пермский край, Кунгурская лесостепь.

Key words: ants, fauna, Permskii Krai, Kungurskaya forest-steppe.

Резюме. Кунгурская лесостепь — ботанический феномен Предуралья и памятник природы Пермского края. Она расположена в зоне подтаёжных широколиственных пихтово-еловых лесов и считается самым северным участком ковыльной степи в Европе. В работе изучена фауна муравьёв центральной части Кунгурской лесостепи. В 9 локалитетах в окрестностях г. Кунгур выявлено 29 видов из 8 родов и 2 подсемейств, из которых три вида: *Formica glauca* Ruzsky, 1895, *Lasius umbratus* Nylander, 1946 и *Polyergus rufescens* Latreille, 1798 впервые отмечены для данной территории. В результате исследований, фауна муравьёв Кунгурской лесостепи включает 32 вида. Наибольшее видовое богатство (23 вида) выявлено на Спасской горе, наименьшее — в селе Усть-Кишерть (9 видов), на Белой горе (9 видов) и в сосновом лесу г. Кунгур (7 видов). Анализ сходства локальных фаун обследованных территорий позволил выявить три обособленные группы: — нарушенные территории, где преобладают антропопотерантные виды, такие как *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) и *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846; берёзовые леса с разнотравными лугами на относительно ровной местности, где обычны виды группы *Formica rufa* Linnaeus, 1761 и виды подрода *Formica* (*Coptoformica*) Mueller, 1923, а также *F. fusca* Linnaeus, 1758, *Lasius niger* (L.), *L. longiceps* Seifert, 1988, *Myrmica schencki* Viereck, 1903; участки с оstepнёнными биотопами на территории с выраженным рельефом, здесь преобладают виды: *Formica pratensis* Retzius, 1783, *F. rufibarbis* Fabricius, 1793, *F. cunicularia* Latreille, 1798, *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758), *Myrmica schencki* Viereck, 1903, *M. rugulosa* Nylander, 1849. Мирмекофауна исследованной части Кунгурской лесостепи сформирована в соответствии с условиями мезорельефа, определяющего характер микроместообитаний.

Abstract. The Kungurskaya forest-steppe, the natural botanical phenomenon in Permskaya Oblast of the Urals region

of Russia is the northernmost area of stipa-steppes located in subtaiga zone with spruce-fir forests. The ant fauna of the Central part of the Kungurskaya forest-steppe is studied within nine localities near Kungur town. 29 species from 8 genera and 2 subfamilies are revealed, of which three species, *Formica glauca* Ruzsky, 1895, *Lasius umbratus* Nylander, 1946 and *Polyergus rufescens* Latreille, 1798, are registered for this territory for the first time. At present, 32 ant species are known for the Kungurskaya forest-steppe, with the species richness revealed as highest in Spasskaya mountain (23 species), and as minor in Ust-Kishert village (9 species), Belaya mountain (9 species) and in pine forest near Kungur town (7 species). Local faunas similarity analysis presented three separate groups of ants inhabiting following typical biotopes: — disturbed territories typical by man-impact tolerant species *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) and *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 predominance; — birch forests with grass meadows located on plains with ant species of *Formica rufa* Linnaeus, 1761 group and species of the subgenus *Formica* (*Coptoformica*) Mueller, 1923, as well as *F. fusca* Linnaeus, 1758, *Lasius niger* (L.), *L. longiceps* Seifert, 1988 and *Myrmica schencki* Viereck, 1903; — steppe associations in areas with pronounced relief and predominance of *Formica pratensis* Retzius, 1783, *F. rufibarbis* Fabricius, 1793, *F. cunicularia* Latreille, 1798, *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758), *Myrmica schencki* Viereck, 1903 and *M. rugulosa* Nylander, 1849.

Ant fauna of the Central part of the Kungurskaya forest-steppe was formed under the influence of meso-relief that determined micro-habitats characters.

Введение

Кунгурская островная лесостепь расположена в междуречье Ирени и Сылвы, занимает площадь 12 тыс. км² и является памятником природы Пермского края. Это самый северный участок ковыль-

ной степи в Европе, расположенный в зоне подтаёжных широколиственных пихтово-еловых лесов, который по праву считается ботаническим феноменом Предуралья [Ovesnov, 1997, 2009]. В связи с совместным произрастанием бореальных, неморальных и степных видов территория характеризуется высоким биоразнообразием. Травяной покров разнообразен и зависит от распространённых на территории древесных пород. Леса главным образом берёзовые, сосновые и осиновые, чередуются с лугово-степными и степными участками. Степная флора представлена такими реликтовыми для современной растительности Урала видами, как ковыль перистый, типчак, дрок красильный, различные виды полыней и астрагалов и др. Имеются специфические лесные экосистемы, не встречающиеся более нигде в крае. Это парковые берёзовые леса, берёзки с кустарниковым ярусом из вишни и степным разнотравьем, берёзки с примесью лесолуговых видов, а также «горные» сосяки [Buzmakova, 2017; Shumilovskikh, Sannikov, 2018].

В исследованиях, проведённых ранее пермскими мирмекологами [Sejma, 1969, 2008; Gridina, 2000, 2003, 2006], для рассматриваемого региона приведено 29 видов муравьёв. В то же время, разнообразие природных условий в пределах Кунгурской лесостепи, сочетающей участки настоящих ковыльных степей с различными вариантами луговых и лесных сообществ, позволяет ожидать наличие более богатого видового состава муравьёв и требует проведения дополнительного детального исследования, по возможности охватывающего весь спектр биотопов.

В данной работе представлены предварительные результаты исследования фауны муравьёв в раз-

личных биотопах центральной части Кунгурской лесостепи в окрестностях г. Кунгур.

Материал и методы

В основу работы положены сборы 2019–2020 гг. в центральной части Кунгурской лесостепи. Исследования проводились на территории и/или в окрестностях 9 пунктов, отличающихся как разнообразием биотопов, так и степенью антропогенной нагрузки: 1 — на историко-природном комплексе регионального значения «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера», 2 — в окрестностях деревни Песчанка на краю остепнённого березняка, 3 — в селе Моховое, 4 — возле учебно-научной базы Пермского государственного университета «Предуралье», 5 — в окрестностях станции Камаи, 6 — в деревне Белая гора, 7 — в селе Усть-Кишерть, 8 — на историко-природном комплексе регионального значения «Спаская гора», 9 — в сосновом лесу в городе Кунгур. Места сбора представлены на карте (рис. 1) и в таблице 1.

Исследование проводилось таким образом, чтобы максимально охватить весь спектр представленных на территории биотопов, от сухих остепнённых лугов до берёзовых и смешанных лесов, широко распространённых на территории Кунгурской лесостепи. В каждом пункте сбора было заложено от 3 до 18 учётных площадей (табл. 1). Сбор муравьёв проводился по методу Огаты [Ogata, 1996]. Этот экспресс-метод изучения видового состава муравьёв не предполагает ограничения по размеру исследуемых площадей или длине маршрута, в его основе лежат однотипные исследования в течение определённого временного интервала. Ограничение

Таблица 1. Характеристика пунктов сбора материала: разнообразие биотопов, степень антропогенной нагрузки
Table 1. Characteristics of localities: diversity of biotopes, degree of anthropogenic impact

№ п/п	Пункты сбора (число учётных площадей)	Обследованные биотопы (число учётных площадей)	Степень антропогенной нагрузки
1	ООПТ «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» (6)	Разнотравный луг (2), опушка соснового леса (2), сосновый лес (2)	Низкая и средняя (вытапывание, скопления мусора)
2	Окрестности д. Песчанка (4)	Опушка берёзового леса (2), берёзовый лес (2)	Низкая (небольшое вытапывание)
3	с. Моховое (4)	Разнотравный луг (2), опушка берёзового леса (1), берёзовый лес (1)	Низкая (небольшое вытапывание)
4	УНБ ПГНИУ «Предуралье» (11)	Разнотравный луг (3), опушка сосново-берёзового леса (1), сосново-берёзовый лес (1), опушка темнохвойного леса (2), темнохвойный лес (4)	Низкая и средняя (вытапывание, скопления мусора)
5	Окрестности ст. Камаи (6)	Разнотравный луг (2), опушка темнохвойного леса (2), темнохвойный лес (2)	Низкая (небольшое вытапывание)
6	д. Белая гора (3)	Разнотравный луг (1), опушка берёзового леса (1), берёзовый лес (1)	Низкая (небольшое вытапывание)
7	с. Усть-Кишерть (5)	Разнотравный луг (2), темнохвойный лес (1), лиственный лес (2)	Средняя и высокая (сильное вытапывание, густая тропиочная сеть, скопления мусора)
8	ООПТ «Спаская гора» (18)	Разнотравный луг (5), опушка берёзового леса (4), берёзовый лес (5), липово-берёзовый лес (4)	Низкая (небольшое вытапывание)
9	г. Кунгур (4)	Опушка соснового леса (1), сосновый лес (1), опушка берёзового леса (1), берёзовый лес (1)	Средняя и высокая (сильное вытапывание, густая тропиочная сеть, скопления мусора)

Анализ сходства обследованных территорий по видовому составу муравьёв проводился с использованием индекса сходства Чекановского в качественной форме [Pesenko, 1982] и методов кластерного анализа. Для оценки степени изученности мирмекофауны был использован широко известный метод — кривая накопления видов [Bebber et al., 2007], зависимость количества найденных видов от размера выборки или исследовательского усилия, в данном случае от числа обследованных учётных площадей. Построение такой кривой позволяет оценить, сколько видов будет открыто при условии определённого комплекса исследовательских усилий, или наоборот, сколько единиц исследовательского усилия нужно для открытия определённого количества видов. Характер зависимости оценивался с помощью регрессионного анализа. Все расчёты выполнены в программах Microsoft Excel 2010 и Statistica 8.0 (StatSoft Ink., 1984–2007).

В результате обработки всех сборов, сделанных на территории Кунгурской лесостепи, выявлено 29 видов муравьёв из 2 подсемейств и 8 родов (табл. 2). Обнаружено три новых для Кунгурской лесостепи вида: *Formica glauca* Ruzsky, 1895, *Polyergus rufescens* Latreille, 1798, *Lasius umbratus* Nylander, 1946. Таким образом, с учётом полученных и литературных данных [Gridina, 2006] фауна муравьёв Кунгурской лесостепи насчитывает 32 вида (табл. 2). Три наиболее богатых видами рода составляют около 79,3 % всей мирмекофауны Кунгурской лесостепи: *Formica* (34,5 %, 10 видов), *Myrmica* (24,1 %, 7 видов), *Lasius* (20,7 %, 6 видов).



Fig. 1. Locality map of ants in Kungurskaya forest-steppe.

Для того чтобы оценить, насколько полно исследована мирмекофауна Кунгурской лесостепи, были построены кривые накопления (рис. 3–4). Из рисунка 3 видно, что для отдельных участков зависимость линейная, коэффициент аппроксимации вы-

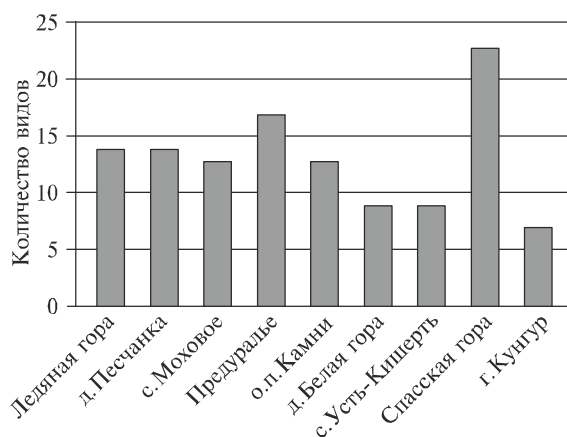


Рис. 2. Число видов муравьёв, собранных в разных пунктах на территории Кунгурской лесостепи.

Fig. 2. Number of ant species collected in different localities of Kungurskaya forest-steppe.

сок, и это значит, что по мере увеличения числа обследованных площадей, число видов так же будет расти (рис. 3). Максимально на одном участке

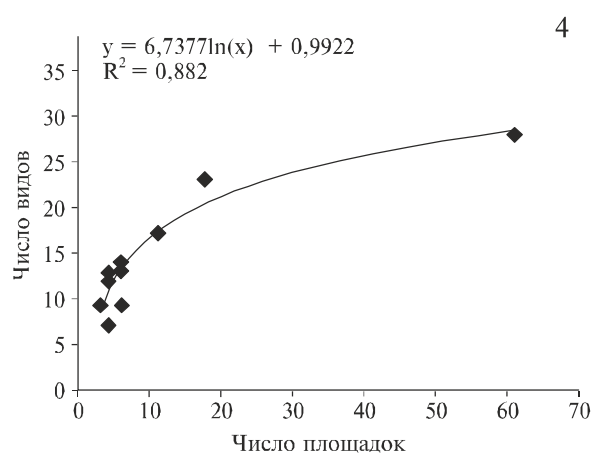
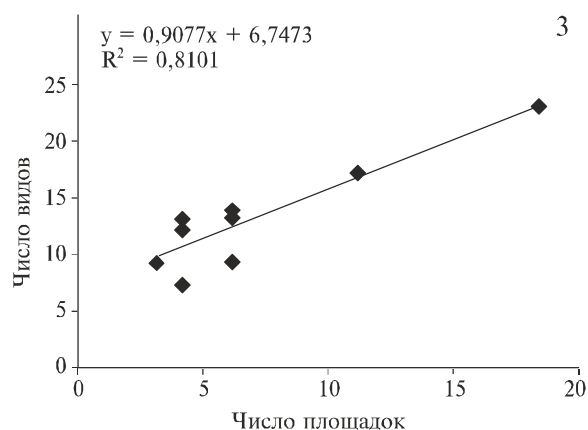


Рис. 3–4. Зависимость числа обнаруженных видов от числа обследованных учётных площадей. 3 — для отдельных участков; 4 — с учётом суммарного количества учётных площадей.

Figs 3–4. Dependence of the number of detected ant species on the number of sampling areas surveyed. 3 — for individual sites; 4 — in subject to total number of sampling areas.

было сделано 18 учётных площадей. Но этого количества оказывается недостаточно, чтобы охватить весь видовой состав Кунгурской лесостепи. При увеличении числа обследованных учётных площадей в различных биотопах Кунгурской лесостепи до 60 кривая накопления постепенно выходит на плато (рис. 4). По этой кривой можно сказать, что ожидаемое число видов для Кунгурской лесостепи составляет около 35 видов. Это немного больше, чем полученные данные с учётом литературы для данного региона. При использовании дополнительных методов учёта (углеводные и белковые приманки, тщательный просмотр с частичным перекапыванием подстилки), позволяющих выявить самые мелкие виды муравьёв, возможно пополнение полученного фаунистического списка, например, за счёт видов из рода *Leptothorax*, *Temnothorax* и др.

Из таблицы 2 и рисунка 2 следует, что разные виды муравьёв распространены на данной территории неравномерно.

На рисунке 5 показаны результаты анализа фаунистического сходства изученных участков. Из данного рисунка видно, что выделяются три больших группы. В первую группу объединяются участки 1 (ООПТ «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера»), 4 (УНБ «Предуралье»), 5 (окрестности остановки Камаи), 8 (ООПТ «Спасская гора»), во вторую — участки 2 (окрестности деревни Песчанка), 3 (село Моховое), 6 (деревня «Белая гора»), в третью — участки 7 (село Кишерть) и 9 (сосновый лес г. Кунгура). Объединение участков в кластеры, по всей видимости, обусловлено главным образом преобладающим типом биотопов, а также наличием антропогенной нагрузки.

Участки 7 (с. Кишерть) и 9 (сосновый лес г. Кунгур), находящиеся на территории населённых пунктов, подвержены интенсивной рекреационной нагрузке, отличаются сильной вытоптанностью, густой тропиной сетью, большим количеством мусора, что отразилось в наименьшем видовом разнообразии муравьёв. В сборах в численном отношении (число собранных экземпляров) преобладают антропоотолерантные *L. niger* и *M. ruginodis* [Malozyomova, Malozyomov, 1993].

Участки 2 (окрестности деревни Песчанка), 3 (село Моховое), 6 (деревня «Белая гора») характеризуются наличием таких биотопов, как берёзовые и сосново-берёзовые леса, разнотравные луга. В большинстве случаев луга на данных участках имеют антропогенное происхождение (бывшие покосы и пастбища). Отмечены рыжие лесные муравьи (*F. rufa*), а также муравьи подрода *Formica* (*Coptoformica*): *F. (C.) exsecta*, *F. (C.) pressilabris*. Так же сопутствующими им видами были *F. fusca*, *L. niger*, *L. longiceps*, *M. schencki*.

Участки 1 (ООПТ «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера»), 4 (УНБ «Предуралье»), 5 (окрестности остановки Камаи), 8 (ООПТ «Спасская гора») характеризуются резко выраженным расчленённым рельефом, наличием достаточно крутых склонов.

Таблица 2. Список видов муравьёв, собранных в Кунгурской лесостепи с учётом литературных данных
Table 2. List of ant species collected in the Kungurskaya forest-steppe including literature data

	Виды	Пункты сбора
п/сем. Myrmicinae		
1	<i>Myrmica rubra</i> Linnaeus, 1758	1, 3, 4, 5, 7, 8, 9
2	<i>M. ruginodis</i> Nylander, 1846	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9
3	<i>M. sulcinodis</i> Nylander, 1846	4, 8
4	<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846	3
5	<i>M. schencki</i> Viereck, 1903	1, 2, 3, 5, 6, 8, 9
6	<i>M. rugulosa</i> Nylander, 1849	1, 4, 8
7	<i>M. scabrinodis</i> Nylander, 1846	5, 8
8	<i>Leptothorax acervorum</i> Fabricius, 1793	2, 4, 8, 9
9	<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758)	1, 3, 4, 5, 6, 8
10	<i>Formicoxenus nitidulus</i> (Nylander, 1846)	2
п/сем. Formicinae		
11	<i>Camponotus herculeanus</i> (Linnaeus, 1758)	4
12	<i>C. saxatilis</i> Ruzsky, 1895	4, 5, 8
13	<i>C. vagus</i> (Scopoli, 1763)*	—
14	<i>Formica (Formica) rufa</i> Linnaeus, 1761	2, 6, 7, 8
15	<i>F. (F.) polycтена</i> Förster, 1850	5
16	<i>F. (F.) pratensis</i> Retzius, 1783	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8
17	<i>F. (Serviformica) fusca</i> Linnaeus, 1758	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9
18	<i>F. (S.) cinerea</i> Mayr, 1853*	—
19	<i>F. (S.) gagatoides</i> Ruzsky, 1904*	—
20	<i>F. (S.) cunicularia</i> Latreille, 1798	1, 2, 3, 4, 7, 8
21	<i>F. (S.) glauca</i> Ruzsky, 1895	8
22	<i>F. (S.) rufibarbis</i> Fabricius, 1793	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8
23	<i>F. (Coptoformica) exsecta</i> Nylander, 1846	2, 6
24	<i>F. (C.) pressilabris</i> Nylander, 1846	3, 6, 8
25	<i>F. (Raptiformica) sanguinea</i> Latreille, 1798	1, 2, 4, 5, 8
26	<i>Lasius (Dendrolasius) fuliginosus</i> (Latreille, 1798)	8
27	<i>L. (L.) niger</i> (Linnaeus, 1758)	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9
28	<i>L. (L.) alienus</i> (Förster, 1850)	1, 8
29	<i>L. (Cautolasius) flavus</i> Fabricius, 1782	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9
30	<i>L. (Chthonolasius) longiceps</i> Dlussky, 1964	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
31	<i>L. (Ch.) umbratus</i> Nylander, 1946	4
32	<i>Polyergus rufescens</i> (Latreille, 1798)	8

Примечание. Пункты сбора: 1 — «Ледяная гора» (историко-природный комплекс регионального значения «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера»), 2 — д. Песчанка, 3 — с. Моховое, 4 — «Предуралье» (учебно-научная база Пермского государственного национального исследовательского университета), 5 — о.п. Камаи, 6 — д. Белая гора, 7 — с. Усть-Кишерть, 8 — «Спасская гора» (историко-природный комплекс регионального значения), 9 — г. Кунгур. Виды, отмеченные *, приведены по литературным данным [Gridina, 2006; Sejma, 2008].

Note. Collection points: 1 — “Ice Mountain” (historical and natural complex of regional significance “Ice Mountain and Kungur Ice Cave”), 2 — Peschanka village, 3 — Mokhovoe village, 4 — “Pre-Urals” (educational and scientific base of the Perm State National Research University), 5 — Stopping point Kamai, 6 — Belaya Gora village, 7 — Ust-Kishert village, 8 — “Spasskaya Gora” (historical and natural complex of regional significance), 9 — town of Kungur. Species marked with * are presented according to the literature data [Gridina, 2006; Seima, 2008].

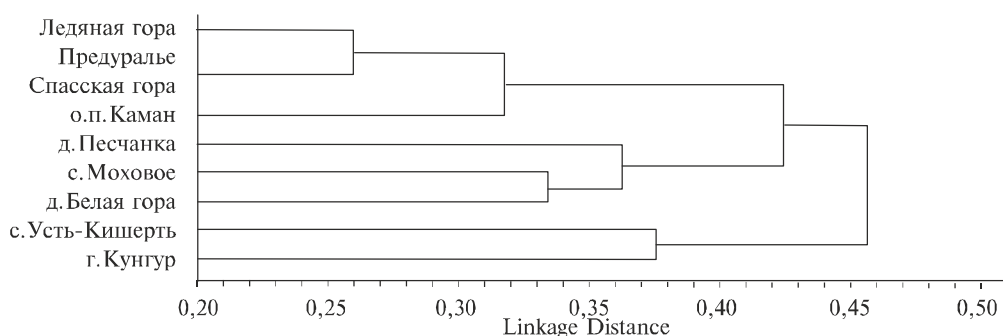


Рис. 5. Дендрограмма сходства (индекс Чекановского) видового состава муравьёв на участках (метод агрегации — UPGMA).
Fig. 5. Similarity tree (Chekanovsky index) of species composition of ants in the sites, UPGMA method.

Биотопы крайне разнообразны. Леса хвойные, берёзовые, липово-берёзовые. Склоны каменистые, либо покрыты разнотравной растительностью. Они дренируются и хорошо освещены солнцем. На склонах произрастает более ксерофитная растительность. Вследствие этого участки населены видами, предпочитающими открытые, хорошо прогреваемые местообитания, такими как *F. pratensis*, *F. rufibarbis*, *F. cunicularia*, *T. caespitum*, *M. schencki*, *M. rugulosa*. На всех участках присутствует также *F. sanguinea*.

Заключение

В целом, на территории Кунгурской лесостепи собрано 29 видов муравьёв из 2 подсемейств и 8 родов. При этом найдено 3 новых для региона вида: *Formica glauca*, *Lasius umbratus*, *Polyergus rufescens*. С учётом литературных данных на территории Кунгурской лесостепи насчитывается 32 вида муравьёв. По числу видов выделяются три рода: *Formica* (10 видов), *Myrmica* (7 видов) и *Lasius* (6 видов). Наибольшее видовое богатство отмечено на Спасской горе, что обусловлено высоким разнообразием и мозаичностью местообитаний.

В результате анализа фаунистического сходства выявлено три группы, что связано с определёнными различиями в характере местообитаний и степени антропогенного воздействия. Основное различие, вероятно, обусловлено характером рельефа местности. Участки с выраженным рельефом и более крутыми склонами, хорошо дренированные и прогреваемые солнцем, с более ксерофитной растительностью, населены видами, предпочитающими открытые, хорошо прогреваемые местообитания (*F. pratensis*, *F. cunicularia*, *T. caespitum*). Более пологие участки с луговой растительностью населяют более мезофильные *F. rufa*, *F. exsecta*, *F. fusca*. Участки с высокой рекреационной нагрузкой отличаются обеднённым видовым составом муравьёв с преобладанием *L. niger* и *M. ruginodis*.

В целом, распределение муравьёв и состав локальных фаун Кунгурской лесостепи определяют-

ся формой мезорельефа и условиями микроместообитания.

Поскольку проведённые исследования носят предварительный характер, а для сбора материалов использовался лишь один метод учёта муравьёв, нельзя исключить, что в дальнейшем сведения о мирмекофауне Кунгурской лесостепи будут дополнены, в том числе за счёт выявления видов из рода *Temnothorax*.

References

- Bebber D. P., Marriott F. H. C., Gaston K. J., Harris S. A., Scotland R. W. 2007. Predicting unknown species numbers using discovery curves // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. No. 274. P. 1651–1658.
- Buzmakova S. A. (Ed.) 2017. [Atlas osobo ohranyaemykh prirodnkh territorij Permskogo kraja]. Perm': Aster. 512 p. [In Russian].
- Dlusskij G. M. 1964. [The ants of the subgenus *Coptoformica* of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) of the USSR] // *Zoologicheskii zhurnal*. No. 43. No. 7. P. 1026–1040. [In Russian]. <https://doi.org/10.5281/zenodo.26406>.
- Dlusskij G. M. 1967. [Ants of the genus *Formica*]. M.: Nauka. 236 p. [In Russian].
- Gridina T. I. 2000. [Overview of the fauna of ants (Hymenoptera, Formicidae) of the Pre-Urals reserve] // *Vestnik Permskogo universiteta*. Iss. 3. P. 236–246. [In Russian].
- Gridina T. I. 2003. [Ants of the Urals and their geographical distribution] // *Uspekhi sovremennoy biologii*. Vol. 123. No. 3. P. 289–298. [In Russian].
- Gridina T. I. 2006. [Geographical analysis of the ant fauna of the Permskii Krai] // *Geograficheskij vestnik*. No. 1. P. 145–148. [In Russian].
- Malozyomova L. A., Malozyomov Y. A. 1993. [Ants of the urbanized territories of the Middle Urals] // *Fauna i ekologiya nasekomykh Urala*. Perm. P. 100–108. [In Russian].
- Ogata K. 1996. Measuring biodiversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) // XXth International Congress Entomologist. Firenze. P. 96.
- Ovesnov S. A. 1997. [Synopsis of the flora of the Permskii Krai]. Perm. Perm University. 252 p. [In Russian].
- Ovesnov S. A. 2009. [Kungurskaya forest-steppe: phenomenon or phantom?] // *Botanicheskie issledovaniya na Urale: materialy regional'noj s mezhdunarodnym uchastiem nauchnoj konferencii, posvyashchyonnoy pamyati P. L. Gorchakovskogo*. Perm. P. 270–275. [In Russian].
- Pesenko Yu. A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic research]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Radchenko A. G. 1994a. [A key to the species of the genus *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) of the Central and Eastern Palearctic] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol. 73. Nos 7–8. P. 130–145. [In Russian].

- Radchenko A.G. 1994b. [Review of species of the *rubra*, *rugosa*, *arnoldii*, *lutea*, and *schencki* groups of the genus *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) of the Central and Eastern Palearctic] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.73. No.11. P.72–79. [In Russian].
- Radchenko A.G. 1994c. [A survey of the species of *Myrmica* belonging to the group *scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae) from the Central and Eastern Palearctic] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.73. No.9. P.75–81. [In Russian].
- Radchenko A.G. 1994d. [Review of species of the *lobicornis* group of the genus *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) of the Central and Eastern Palearctic] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.73. No.11. P.81–92. [In Russian].
- Sejma F.A. 1969. [Ants of the Central and Southern parts of the Permskii Krai] // Uchyonye zapiski Permskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. No.79. P.117–132. [In Russian].
- Sejma F.A. 2008. [The population structure of ants in the taiga]. Perm': Perm State University. 166 p. [In Russian].
- Shumilovskikh L.S., Sannikov P.Yu. 2018. [History of the Kungurskaya forest-steppe in the Holocene: Problems, Approaches and First Results] // Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences Series. Vol.42. No.4. P.487–496. [In Russian].

Поступила в редакцию 20.4.2023