

Зимовка и холодоустойчивость *Lomechusoides* пр. *amurensis* (Coleoptera, Staphylinidae) в гнёздах муравья *Formica gagatoides* в окрестностях Магадана

Overwintering and cold hardiness of *Lomechusoides* pr. *amurensis* (Coleoptera, Staphylinidae) in the ant nests of *Formica gagatoides* in the vicinity of Magadan, Russia

З.А. Жигульская
Z.A. Zhigulskaya

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая 18, Магадан 685000 Россия. E-mail: aborigen@ibpn.ru
Institute of Biological Problems of the North, Russian Academy of Sciences, Far East Branch, Portovaya str. 18, Magadan 685000 Russia.

Ключевые слова: мирмекофильные стафилиниды, муравей *Formica gagatoides*, зимовка, холодоустойчивость, Магадан.

Key words: myrmecophilous rove beetles, ants *Formica gagatoides*, overwintering, cold hardiness, Magadan.

Резюме. Изучена холодоустойчивость мирмекофильных жуков *Lomechusoides amurensis* (Wasmann, 1897) (Coleoptera, Staphylinidae), впервые отмеченных в гнёздах одного из доминирующих на северо-востоке Азии муравьёв — *Formica gagatoides*. Жуки были крайне редки в десятках обследованных муравейников массовых видов. В окрестностях Магадана средняя температура максимального переохлаждения (*T_n*) жуков составила $-10,9$ °C при минимуме $-18,9$ °C, а муравьёв-хозяев $-22,9$ °C. *L. amurensis* не обнаружены и в бассейне верховий Колымы, крайне суровом регионе, где холодоустойчивость муравья-хозяина достигает $-30,4$ °C, что позволяет предполагать большую резистентность жуков.

Abstract. Cold hardiness of myrmecophilous rove beetles *Lomechusoides amurensis* (Coleoptera, Staphylinidae), living in the nests of one of dominating in the north-east of Asia ant *Formica gagatoides*, was studied. The beetles were extremely rare in dozens explored anthills of mass species. Nearby Magadan average maximum supercooling temperature (SCP) of beetles was $-10,9$ °C under minimum of $-18,9$ °C, and of ant-hosts $-22,9$ °C. *L. amurensis* was not found in the upper reaches of the Kolyma River, the region with extremely harsh climate, where cold hardiness of the ant-host reaches $-30,4$ °C, and this lets us suppose insufficient resistance of the beetles.

Введение

В гнёздах муравьёв обитают в качестве сожителей многочисленные беспозвоночные животные — мирмекофилы. Больше всего их (до сотни видов) из отряда жесткокрылых, почти половина которых (более 60) — стафилиниды. Жуки из родов *Lomechusa* Gravenhorst, 1806, *Lomechusoides* Tottenham, 1939, *Xenodusa* Wasmann, 1894 (имаго и личинки) и др. живут в гнёздах муравьёв, которые их кормят, получая взамен выделения брюшных желёз.

По биологии и систематике мирмекофилов, в том числе и стафилинид, существует обширная литература [Wasmann, 1888, 1896; Dlusskiy, 1967; Hlaváč, 2005; Hlaváč et al., 2011; Lászay, Hlaváč, 2013]. Однако по северо-востоку России таких работ нет, если не считать упоминаний о том, что мирмекофильные стафилиниды обнаружены на побережье Охотского моря в окрестностях Магадана и в бассейне верховий Колымы в гнёздах массового здесь муравья *Formica gagatoides* Ruzsky, 1904 [Berman et al., 2007].

За четыре десятилетия изучения фауны, экологии и холодоустойчивости муравьёв северо-востока Азии было полностью раскопано в общей сложности несколько сотен гнёзд всех встречающихся здесь видов [Berman et al., 2007]. Только в единственном из 20 вскрытых зимой гнёзд древооточца *Camponotus herculeanus* Linnaeus, 1758 был встречен в массе нейтральный сожитель стафилин *Philonthus rotundicollis* Ménériés, 1832, использующий брошенные муравьиные ходы в качестве зимних убежищ. Также в нескольких гнёздах *Formica lemani* Bondroit, 1917 в бассейне верховий Колымы были обнаружены гипопусы клещей-форезеров *Anoetus myrmicarum* (Scheucher, 1957) [Zhigulskaya, Berman, 2014]. У других видов муравьёв, кроме *F. gagatoides* со стафилинидами, сожители не встречены.

Учитывая суровость климата северо-востока России, нетрудно предположить, что найденные жуки должны быть адаптированы к экстремальным зимним температурным условиям. Однако как показали исследования муравьёв бассейна верховий Колымы, не все живущие здесь виды обладают достаточной для обитания в фоновых биотопах холодоустойчивостью. Часть их жестко связана с занимающими незначительные площади особо тёплыми местообита-

ниями. Таковы участки ежегодного формирования надувов снега на подветренных склонах, «таликовые зоны» (непромерзающие территории за счёт «обогрева» текучими подземными водами) и т.д. Таким образом, заранее считать, что в холодных регионах насекомые обладают значительной холодоустойчивостью, неосторожно. Исследования этой стороны экологической физиологии мирмекофильных жуков в мировой литературе отсутствуют. Между тем, недостаточный уровень холодоустойчивости может быть одним из возможных факторов, препятствующих широкому распространению этих жуков в северо-восточной Азии.

Цель настоящей работы — изучить отношение к отрицательным температурам зимовки *Lomechusoides amurensis* и сравнить её с ранее детально описанной холодоустойчивостью их хозяев — муравьёв *Formica gagatoides*. [Berman et al., 2007]. Холодоустойчивость жуков из верховий Колымы, отнесенных В.И. Гусаровым к новому для науки виду (личное сообщение) не изучена.

Материал и методы

Работы проведены в бассейне верховий Колымы близ стационара ИБПС ДВО РАН «Абориген» (62° с.ш., 149°30' в.д.) в 1979 и 1981 гг. и в окрестностях г. Магадан (1992, 1996, 1997, 2015, 2016 гг.). Биотопическое распределение муравьёв, а вместе с ними и жуков выяснялось общепринятыми методами [Dlusskiy, 1967]. Температуры в почвах различных местообитаний окрестностей Магадана и стационара «Абориген» и в гнёздах муравьёв измерялись электротермометрами [Berman et al., 2007].

Холодоустойчивость жуков и для сравнения — муравьёв определяли только из окрестностей Магадана, так как доставить жуков со стационара в Магадан (450 км) с соблюдением необходимого температурного режима, отмеченного в гнёздах, не представлялось возможным. Муравьёв и их сожителей для экспериментов извлекали из раскопанных зимой гнёзд, помеченных летом, и перевозили в лабораторию при температурах не выше -5° и не ниже -10°C .

Холодоустойчивость оценивали описанными ранее методами [Berman et al., 2007]. Все муравьи и, как оказалось, исследуемые жуки относятся к животным, зимующим в незамерзшем, а в переохлаждённом состоянии. Они выдерживают значительное охлаждение, оставаясь в физическом смысле незамёрзшими (т.е. без образования льда в организме). Устойчивость подобных животных к отрицательным температурам оценивается по температуре максимального переохлаждения (T_n) — наиболее низкой, которую они ещё могут кратковременно перенести. Используются два параметра: средняя величина и минимальное значение; последнее даёт представление о возможном пределе роста средней

в более суровых температурных условиях. Напротив, максимальное значение T_n не принимается во внимание, поскольку оно не отражает способность популяции переносить отрицательные температуры.

При регистрации температуры объекта термопарой, помимо T_n , фиксировали температуру замерзания (T_z) — температуру, при которой начинается формирование кристаллов льда в жидкостях тела. Разность между средними значениями T_n и T_z принято называть величиной переохлаждения; экстремумы не принимаются во внимание, так как максимальное значение совпадает с T_n , а минимальное — интегрально отображает влияние нескольких неразделимых факторов (размеров особи, степени её биохимической подготовленности к зимовке, в том числе содержания воды, и т.д.).

T_z при сравнении животных разных видов или одного вида из разных условий зимовки позволяет оценить степень устойчивости состояния переохлаждения [Goryshin, 1966]. Приводимые в таблице данные по T_z и ($T_n - T_z$) могут оказаться полезными в будущем при сравнении холодоустойчивости жуков и их хозяев из окрестностей Магадана и из бассейна Колымы.

Температуру охлаждаемого насекомого измеряли термоэлектрическим способом с помощью медь-константановой термопары, T_n фиксировали в момент появления скачка температуры, сопровождающего замерзание переохлажденной жидкости. Использовали частично модифицированный микроампервольтметр Н3012 и самопишущий двухканальный потенциометр КСПП [Berman et al., 2007].

Специально найти нужное количество жуков для проведения экспериментов крайне сложно из-за их редкости. При изучении фауны, численности, биотопического распределения, жизненных циклов и других сторон экологии и биологии муравьёв на территории северо-востока Азии в течение более 40 лет были вскрыты частично или полностью многие сотни гнёзд в большинстве обследованных ландшафтах. И только в 11 гнёздах *Formica gagatoides* были встречены единичные жуки.

Кроме того, поздней осенью и зимой при исследовании условий зимовки муравьёв было вскрыто более 200 гнёзд 14 видов из 4 встречающихся родов (*Formica*, *Myrmica*, *Camponotus*, *Leptothorax*), примерно по 50 гнёзд для каждого рода; жуки в них отсутствовали. Единичные жуки были обнаружены в разные годы только в трёх гнёздах *Formica gagatoides* из 19 изученных в верховьях Колымы и в одном из 5 — на Охотоморском побережье.

Возможность изучить холодоустойчивость *L. amurensis* появилась благодаря находению в одном из раскопанных в марте гнёзд *F. gagatoides* в окрестностях г. Магадан 26 жуков.

Вычисления проведены в программе Excel. Для оценки значимости различий использован t-критерий Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Численность *L. amurensis* и биотопическое распределение муравья-хозяина *F. gagatoides*. Известно, что хозяевами мирмекофильных жуков из рода *Lomechusa* летом служат муравьи рода *Formica* (*F. cunicularia* Latreille, 1798, *F. fusca* Linnaeus, 1758, *F. sanguinea* Latreille, 1798, *F. pratensis* Retzius, 1783, *F. rufibarbis* Fabricius, 1793) [Lászay, Hlaváč, 2013]. Зимуют эти жуки в гнёздах муравьёв *Myrmica rubra* Linnaeus, 1758, *M. ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinidis* Nylander, 1846, *M. schencki* Emery, 1895, *M. sulcinodis* Nylander, 1846 и др. У найденных жуков из близкого к *Lomechusa* рода *Lomechusoides*, смены хозяина не происходит. Жуки рода *Lomechusoides* встречаются у муравьёв *Formica rufa* Linnaeus, 1761, *F. lemani*, *F. sanguinea* и др., реже — *Myrmica rubra*, *M. scabrinidis*, *M. sulcinodis* [Hlaváč et al., 2011].

Зимой были изучены более 50 гнёзд муравьёв рода *Myrmica* 4 известных из бассейна верховий Колымы видов (*M. angulinodis* Ruzsky, 1905, *M. kamtschatica* Kupianskaya, 1986, *M. bicolor* Kupianskaya, 1986 и *M. transsibirica* Radtschenko, 1993). Ни в одном из них не обнаружено зимующих с муравьями жуков, в том числе и мирмекофильных стафилинид [Berman et al., 2012]. В гнёздах пяти видов муравьёв рода *Formica* (*F. lemani*, *F. sanguinea*, *F. exsecta* Nylander, 1846, *F. aquilonia* Yarrow, 1955 и *F. lugubris* Zetterstedt, 1840) их также не оказалось [Berman et al., 2007; Berman, Zhigul'skaya, 2012].

В бассейне верховий Колымы жуки найдены только в трёх из 19 полностью раскопанных зимой гнёзд муравья *F. gagatoides* (в двух — по 3 особи, в третьем — 9). Летом жуки обнаружены также в гнёздах этого муравья (по 2–9 особей) в разных биотопах: в листовничном лесу на крутом южном склоне и на его шлейфе, занятом осоково-моховым болотом; в разреженных группировках кедрового стланика на выпуклом щебнистом участке северного склона; в долине ручья среди листовнич на галечниковой косе. Кроме того, жуки найдены в окрестностях посёлка Ягодное (Магаданская область) в гнезде, расположенном в трухлявой коряге.

Жуки были собраны только из прогревочных камер; их личинки не встречены, возможно, потому что находились вместе с муравьями в глубоких ходах, которые летом не раскапывались.

На Охотоморском побережье мирмекофильные жуки вида *L. amurensis* также найдены только в гнёздах *F. gagatoides*. Одно из них с жуками встречено летом в 20 км к востоку от Магадана близ посёлка Нюкля, в разреженном листовничном лесу на южном приморском склоне. Другое гнездо с зимующими особями обнаружено лишь однажды на окраине Магадана, на старой листовничной вырубке. В марте в нём были обнаружены упомянутые выше 26 жуков. Мощность снежного покрова над гнездом и рядом составляла около 15 см. Муравьи размеща-

лись в трёх крупных зимовочных камерах (20 x 15 x 15 мм) с муравьями и жуками попеременно. Две камеры располагались с нижней части старого корня листовничницы (7–12 см) и одна — на 20 см в мерзлом грунте. В камерах находилось 960 рабочих муравьёв, 30 самок и 26 ломехуз. Доля жуков, таким образом, составляла 2,6 % от состава семьи. В раскопанном гнезде личинки жуков отсутствовали. Весьма вероятно, что обсуждаемые жуки, как и муравьи рода *Formica*, зимуют только на стадии взрослых особей.

Таким образом, и в бассейне верховий Колымы, и на побережье Охотского моря оба вида жуков редки и встречаются у ранее неизвестного в качестве их хозяина муравья *F. gagatoides*. Важно, что этот вид является одним из фоновых на севере лесной зоны, в том числе, в обсуждаемом регионе. *F. gagatoides* — палеарктический бореальный вид, в равнинных частях ареала — характерный лесной обитатель. На северо-востоке Азии он самый многочисленный представитель рода *Formica* и единственный, не встречающийся южнее 60° с.ш., кроме географически изолированной популяции в горах Центральной Японии [Dlusskiy, 1967]. В бассейне верховьев Колымы обитает в лесном поясе почти повсюду, кроме иссушаемых южных склонов и слабо прогреваемых затенённых северных. Здесь он супердоминант, его численность достигает 40 гнёзд (по 300–800 особей в каждом) на 100 м².

На побережье Охотского моря с его более мягким климатом по сравнению с континентальными районами [Klyukin, 1970] *F. gagatoides* сохраняет свои позиции в различных сырых биотопах. Он устраивает гнёзда в поверхностном горизонте почвы, ходы которых заканчиваются зимовочными камерами на глубине всего лишь 15–20, реже 30 см. С мезоксерофитных склонов вытесняется видом *F. lemani*.

Холодоустойчивость *L. amurensis*. По результатам измерений выяснилось, что эти жуки, как и муравьи, переносят отрицательные температуры в переохлаждённом состоянии и погибают при температурах ниже *T_n* (температура максимального переохлаждения), т.е. при замораживании.

Средняя *T_n* жуков составила –10,9 °С при минимуме –18,9 °С. Температуры замерзания (*T_з*) и разница *T_n* и *T_з* (величина переохлаждения) невелики (таблица), однако без аналогичных данных по жукам второго вида с Колымы пока не могут быть обсуждены.

Средняя *T_n* муравьёв *F. gagatoides* в окрестностях Магадана составляет от –21,5 до –21,9 °С (табл. 1). У насекомых этого вида колымской популяции («Абориген») холодоустойчивость наибольшая среди муравьёв рода *Formica* [Berman, Zhigul'skaya, 1995]. Средние *T_n* рабочих в разных гнёздах, обследованных зимой, лежат здесь в диапазоне от –27,5 до –30,3 °С. Заметим, что величина переохлаждения (как разница между средними *T_n* и *T_з*) достигала –17,2 °С — самого большого значения этого показателя из зарегистрированных у всех видов изученных муравьёв [Berman et al., 2007].

Таблица 1. Холодоустойчивость (°C) жуков *Lomechusoides amurensis* и муравьёв *Formica gagatoides* из окрестностей г. Магадана и стационара «Абориген» в верховьях КолымыTable 1. Cold hardiness *Lomechusoides amurensis* and ants *Formica gagatoides* from the environs of the Magadan and «Aborigen» Research Station in the upper Kolyma area

Пункт	Дата	Тп			Тз		Тп - Тз	
		M±m	Min	n	M±m	n	M±m	n
Магадан	<i>L. amurensis</i>							
	28.03.1996	-10,9±0,6	-18,9	26	-7,7±0,6	13	5,2±0,8	13
	<i>F. gagatoides</i> (гнездо с <i>L. amurensis</i>)							
	28.03.1996	-22,9±0,6	-26,8	40	-14,3±0,4	40	8,9±0,5	40
	<i>F. gagatoides</i> (гнезда без <i>L. amurensis</i>)							
	27.03.1997	-21,9±0,6	-28,0	38	–	–	–	–
16.04.1992	-21,5±0,5	-26,0	46	-9,5±0,5	46	12,0±0,5	46	
«Абориген»	25.02.1981	-27,5±0,5	-33,1	40	-13,0±0,4	40	14,6±0,4	40
	25.04.1979	-30,3±0,4	-32,5	20	-13,1±0,4	20	17,2±0,5	20

Таким образом, *F. gagatoides* из окрестностей Магадана, судя по наиболее низким *Tn*, на 4–7 °C менее устойчивы к холоду, чем с Колымы. Однако самые низкие *Tn* отдельных особей магаданской популяции достигали –28,9 °C, т.е. средних значений *Tn* *F. gagatoides* из бассейна верховий Колымы (см. табл. 1).

Холодоустойчивость муравьёв в гнёздах с *L. amurensis* и без них из окрестностей Магадана по *Tn* неотличима (табл. 1, $p \geq 0,05$), но температура замерзания в 1,5 раза ниже в гнезде с жуками; соответственно, величина переохлаждения там была в 1,5 раза больше.

Обращает на себя внимание, что средняя *Tn* жуков в два раза меньше, чем у муравьёв-хозяев ($p \leq 0,05$). Однако сезонные минимумы температуры в зимовочных камерах муравья *F. gagatoides* в Охотоморье в слое 10–20 см не опускаются ниже –9 °C [Berman et al., 2007; Berman, Zhigul'skaya, 2012; Alfitov et al., 2012]. Иными словами, разница между переносимыми температурами и минимумами в гнезде («резерв холодоустойчивости») жуков почти отсутствует, тогда как у муравьёв он велик — до –17 °C. Следовательно, на Охотоморском побережье при понижении температуры в гнёздах в малоснежный год (или на малоснежных в данный год участках) до –12 °C могла выжить лишь пятая часть жуков (5 из 26) исследованной выборки (с *Tn* от –12 до –18,9 °C). Но муравьи из гнезда с *L. amurensis* эти же изменившиеся условия должны перенести благополучно все, в том числе из левой, наименее холодоустойчивой части распределения (рис. 1).

В бассейне верховий Колымы популяция муравьёв *F. gagatoides* и жуков обитает в несравненно более жестких условиях: в почве на глубине зимовки (10–20 см) минимальные температуры ниже, чем на побережье [Berman, Zhigul'skaya, 1995]. Поэтому нетрудно предвидеть, что у жуков в континентальных районах, как у *F. gagatoides* (см. таблица), устойчи-

вость к отрицательным температурам должна быть больше, чем полученные её значения у насекомых из окрестностей Магадана. Уверенность в этом подкрепляет выявленное различие между минимальной и средней *Tn* жуков из Магаданской популяции (–18,9 и –10,9 °C соответственно).

Заключение

Редкость *L. amurensis* в гнёздах доминирующих видов муравьёв и на Охотоморском побережье, и его отсутствие в континентальных районах северо-востока Азии, отмеченная на протяжении многих лет работы с муравьями, свидетельствует, по-видимому, о том, что изучаемый регион близок к границе ареала исследуемого вида.

Жуки в качестве хозяина используют здесь только *F. gagatoides*, зимующего неглубоко в почве, а потому в весьма жёсткой температурной обстановке. Ещё ближе к поверхности почвы и, следовательно, в ещё более суровых условиях находятся лишь муравьи *Camponotus herculeanus*, *Leptothorax acervorum* Fabricius, 1793, *L. muscorum* Nylander, 1846 и *Myrmica kamschatica* [Berman et al., 2007]. В гнёздах перечисленных видов *L. amurensis* в верховьях Колымы зимовать не могли бы из-за низких температур, что подтверждается многочисленными раскопками в феврале – марте, а также летом.

Мирмекофильные жуки на северо-востоке Азии могли бы обитать совместно с другими видами рода *Formica*, что многократно описано для Европы [Wasmann, 1988; 1896; Hlaváč, 2005; Hlaváč et al., 2011; Laszay, Hlaváč, 2013; Dlusskiy, 1967]. Однако в гнёздах *F. exsecta*, *F. sanguinea*, *F. aquilonia*, *F. lugubris* эти жуки не обнаружены. Особенно странно их отсутствие у *F. exsecta*, наименее холодоустойчивого из перечисленных видов и потому обитающего в относительно тёплых зимой биотопах. Ныне численность *F. exsecta* в континентальных районах Северо-

Востока резко увеличилась вследствие вступления климата региона в фазу потепления [Alfimov et al., 2010]. Поэтому можно надеяться найти жуков в значительном числе при обследовании возникших весьма обширных скоплений («колоний») гнёзд этого вида, занимающих большие площади, что даст возможность исследовать холодоустойчивость жуков второго вида, обитающих в суровом климате континентальных районов северо-востока Азии.

Благодарности

Авторы признательны коллегам Д.И. Берману и Н.А. Булаховой — за обсуждение результатов и редактирование рукописи, А.Н. Лейрих — за её критический просмотр, В.И. Гусарову (Норвегия) за определение стафилинид. Исследования поддержаны грантом РФФИ № 13-04-00156-а.

Литература

- Alfimov A.V., Berman D.I., Bulakhova N.A. 2012. [Winter temperature conditions in the root layer of soil in Siberia and Northeast Asia] // Vestnik SVNTs DVO PAN. No.3. P.10–18. [In Russian].
- Alfimov A.V., Berman D.I., Zhigul'skaya Z.A. 2010. [Fluctuation in the abundance of the Narrow-headed ant (*Formica exsecta* Hymenoptera, Formicidae) and climatic changes in the Northeastern part of its range] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.89. No.12. P.1456–1467 [In Russian].
- Berman D.I., Alfimov A.V., Zhigul'skaya Z.A., Leirikh A.N. 2007. [Wintering and cold hardiness of ants in the North-East of Asia]. M.: KMK Scientific Press LTD. 291 p. [In Russian].
- Berman D.I., Leirikh A.N., Zhigul'skaya Z.A. 2012. [A common strategy cold hardiness in ants of the genus *Myrmica* (Formicidae, Hymenoptera) in Northeast of Asia] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.91. No.2. P.175–189. [In Russian].
- Berman D.I., Zhigul'skaya Z.A. 1995. Cold-resistance of the ants of the North-west and North-east of the Palaearctic Region // Acta Zoologica Fennica. Vol.199. P.73–80.
- Berman D.I., Zhigul'skaya Z.A. 2012. [Preadaptation *Formica aquilonia* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) to low wintering in the Northeast of Asia] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.91. No.6. P.675–683. [In Russian].
- Goryshin N.I. 1966. Tekhnicheskoe osnashchenie ekologicheskikh issledovaniy v entomologii. L.: Leningrad University Press. 236 p. [In Russian].
- Dlusskiy G.M. 1967. [Ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*)]. M.: Nauka. 236 p. [In Russian].

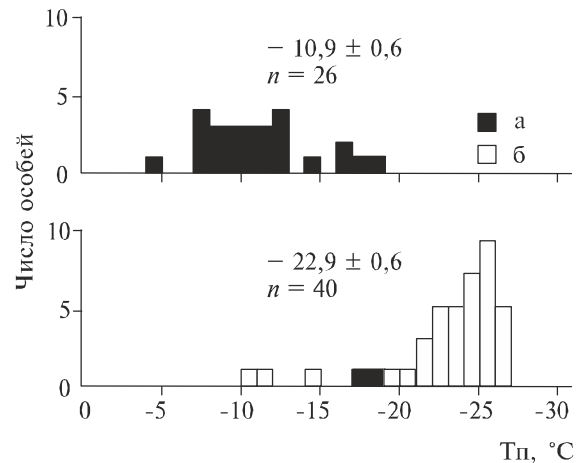


Рис. 1 Распределение температур максимального переохлаждения (T_n) зимующих жуков *Lomechusoides amurensis* и муравьёв *Formica gagatoides* из окрестностей Магадана: а — *Lomechusoides amurensis*; б — *Formica gagatoides*.

Fig. 1. Distribution of temperatures of maximum supercooling (SCP) of overwintering *Lomechusoides amurensis* and ants *Formica gagatoides* from the environs of the Magadan; а — *Lomechusoides amurensis*; б — *Formica gagatoides*.

- Hlaváč P. 2005. Revision of the Myrmecophilous Genus *Lomechusa* (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) // Sociobiology. No.46. P.203–250.
- Hlaváč P., Newton A.F., Munetoshi M. 2011. World catalogue of the species of the tribe Lomechusini (Staphylinidae: Aleocharinae) // Zootaxa. No.3075. P.1–151.
- Klyukin N.K. 1970. [Climate] // Sever Dal'nego Vostoka. Moscow: Nauka. P.101–132. [In Russian].
- László T., Hlaváč P. 2013. A taxonomic revision of the myrmecophilous genus *Lomechusoides* Tottenham, 1939 (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) Part I. Redescription of the genus, definition of species groups and the revision of the *amurensis* Wasmann 1897 species group) // Zootaxa. No.3683(1). P.65–81.
- Wasmann E. 1888. Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa* // Tijdschrift voor Entomologie. Vol.31. P.245–328.
- Wasmann E. 1896. Revision der *Lomechusa*-Gruppe // Deutsche Entomologische Zeitschrift. Bd.2. S.244–256.
- Zhigul'skaya Z.A., Berman D.I. 2014. [Cold-hardiness of the phoretic mites *Anoetus myrmicarum* (Acariformes, Anoetidae) from the ants *Formica lemni* (Hymenoptera, Formicidae) in the Kolyma Highland] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.93. No.5. P.636–640. [In Russian].

Поступила в редакцию 29.9.2016