

УДК 565.79:551.782(43/477)

О ВЛИЯНИИ ШИРОТНОГО ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕТНИХ ТЕМПЕРАТУР НА ПОЗДНЕЭОЦЕНОВЫХ ТЛЕЙ *GERMARAPHIS* (НОМОПТЕРА, АРHIДОИДЕА) И ИХ СИМБИОЗ С МУРАВЬЯМИ

Е. Э. Перковский

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: perkovsky@fromru.com, perkovsk@gmail.com

Получено 25 июля 2011

Принято 10 ноября 2011

О влиянии широтного изменения летних температур на позднеэоценовых тлей *Germaraphis* (Homoptera, Aphidoidea) и их симбиоз с муравьями. Перковский Е. Э. — *Buchnera aphidicola* — облигатный симбионт Aphidoidea, плохо переносящий перегрев, что хорошо объясняет относительную малочисленность тлей в регионах с жарким летом. Ровенский янтарный лес находился более чем на 5° южнее балтийского, что резко увеличивало вероятность периодического перегрева тлей, ослабляющего жизнеспособность бухнер и их хозяев и ведущего к многократному уменьшению численности тлей и полной гибели колоний тлей с мутантными бухнерами (например, с мутацией гена *ibpA*). Это ослабляло прочность связей доминантных видов ровенских янтарных муравьев с конкретными видами тлей, в частности с доминантным видом *Germaraphis dryoides* (Germar et Berendt, 1856). Поскольку встречаемость мирмекофильных тлей, тем более таких длиннохоботных, как *Germaraphis*, прямо зависит от интенсивности усилий муравьев по уходу за ними, это привело к падению доли *Germaraphis* и особенно *G. dryoides* в ровенской янтарной фауне в разы.

Ключевые слова: симбионты, мутуализм, эволюция, тепловой шок, сининклюзы, Aphidinea, *Buchnera*, Formicidae, эоцен, янтарь, Украина, Россия.

On Influence of Latitudinal Changes in Summer Temperatures on the Late Eocene Aphids *Germaraphis* (Homoptera, Aphidoidea) and on Their Symbiotic Relationships with Ants. Perkovsky E. E. — *Buchnera aphidicola* is an obligate symbiont of Aphidoidea that suffers from overheating, thus it is a good reason for their relatively small quantity in the regions with hot summer. Rovno amber forest was situated 5° to the south from the Baltic amber forest, and this increased the probability of the periodical summer overheating of aphids and hence weakens the vital capacity of Buchnera and their hosts. This results in multiple reduction of aphids quantity up to complete destruction of aphids colonies with mutant Buchnera (for example, with mutation *ibpA*). This weakened the mutualistic interconnections of dominant species of the Rovno amber ants with certain aphids species, particularly with dominant species *Germaraphis dryoides* (Germar et Berendt, 1856). Since occurrence of myrmecophile aphids, especially the long-beaked aphids like *Germaraphis*, directly depends on intensity of ants' efforts to take care of aphids, the above has lead to multiple decrease of the share of *Germaraphis* and especially *G. dryoides* in Rovno amber fauna.

Key words: symbionts, mutualism, evolution, thermal tolerance, syninclusions, Aphidinea, *Buchnera*, Formicidae, Eocene, amber, Ukraine, Russia.

Данная работа является продолжением исследований состава сининклюзов тлей с муравьями (Перковский, 2006, 2007, 2010) и сравнительного изучения состава ровенской и балтийской янтарных фаун (Perkovsky et al., 2007, 2010).

Одним из существенных отличий в составе одновозрастных балтийской и ровенской янтарных фаун оказалась недопредставленность тлей в ровенской фауне. В репрезентативной янтарной коллекции Войцеха Каландыка с Самландского полуострова (Sontag, 2003) они составляют 4 % всех насекомых (без

энтогнат), в коллекции ровенского янтаря Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (ИЗШК) — их только 2 %. Еще сильнее отличается балтийский янтарь от ровенского по частоте встречаемости сининклюзов муравьев и тлей: количество таких сининклюзов в коллекциях Каландыка и ИЗШК почти равное — 19 против 20, но в первом случае они приходятся на 4400 включений насекомых (без энтогнат), а во втором — на 18 600; разница слишком велика, чтобы объяснять ее возможными отличиями в исходной массе янтарей с включениями (Перковский, 2010). Наиболее ярко эти особенности проявляются в представленности *Germaraphis* Heie, 1967 — доминантного рода позднеэоценовых янтарных тлей. Эти тли составляют 5,7 % всех насекомых (без энтогнат) репрезентативной коллекции балтийского янтаря с Самландского п-ова, хранящейся в Брайтоне и 1,1 % всех насекомых в репрезентативной коллекции ровенского янтаря (Perkovsky et al., 2007). Современный аналог длиннохоботных тлей *Germaraphis* — тли рода *Stomaphis* Walker, 1870 — облигатные симбионты муравьев (Heie, Wegierek, 2009). Какие-либо гипотезы для объяснения этих различий до настоящего времени не предложены. При исследовании других репрезентативных коллекций выяснилось, что на 42,6 кг балтийского янтаря коллекции Каландыка приходится 13 сининклюзов муравьев с *Germaraphis* (Perkovsky, 2011), тогда как на 18,7 кг репрезентативной коллекции ровенского янтаря из Клёсова — всего 1. При этом доля муравьев в балтийском и ровенском янтаре одинакова (Perkovsky et al., 2007), а виды, общие для всех позднеэоценовых янтарей, составляют 90 % определенных до вида экземпляров балтийской и более 85 % экз. ровенской мирмекофауны (Dlussky, Rasnitsyn, 2009).

В настоящее время распространение тлей во многом ограничивается низкой термоустойчивостью их первичных симбионтов — бактерий *Buchnera aphidicola* (Enterobacteriales, Enterobacteriaceae). Эти внутриклеточные симбионты синтезируют 60–86 % всех незаменимых аминокислот, кроме триптофана (Douglas, 2006), рибофлавин и другие вещества, отсутствующие в соке флоэмы (Chen et al., 2009); гибель бухнер (например, при обработке тлей антибиотиками) ведет к стерилизации и значительно сокращает продолжительность жизни тлей. Симбиозу тлей с бухнерами уже более 160 млн лет; твердо доказано, что он был присущ уже общим предкам всех афидиоидов (Moran et al., 1993). В частности, афидиоиды семейства Oviparosiphidae известны с границы юры и мела (Heie, Wegierek, 1998) — род *Jurocallis* Shaposhnikov, 1979 из поздней юры Каратау был описан в семействе Drepanosiphidae (позднее он предположительно отнесен к точнее не определенным афидиоидам: Heie, Wegierek, 1998). За время существования симбиоза бухнера подверглась генетической деградации — почти неизбежной судьбе всех облигатных внутриклеточных симбионтов. Она потеряла способность к гомологичной рекомбинации, ее геном очень сильно сократился (поскольку редукция генома сама по себе существенно уменьшает энергетические затраты клетки: Dufresne et al., 2005), упростился и потерял пластичность из-за утраты мобильных генетических элементов и повторов. Это снизило приспособительные способности бактерии. Как и у других внутриклеточных симбионтов, для бухнеры, кроме сокращения генома в результате потери почти всех некодирующих участков ДНК и значительной части генов, характерно резкое преобладание в ДНК нуклеотидов А и Т и соответственно низкое содержание Г и Ц (Г и Ц замещаются у бухнеры в 4 раза чаще, чем А и Т: Gomez-Valero et al., 2007), а также быстрая молекулярная эволюция, то есть повышенный темп изменения ДНК в ряду поколений (Funk et al., 2001; Gil et al., 2001; Nakabachi et al., 2006). То, что уже в меловой период тли были более чем обильны в областях с теплоумеренным климатом (раннемеловая Байса, поздне-меловые сибирский и канадский янтари) и редки южнее 44° ю. ш. (очень редки в раннемеловых ливанском, испанском и бирманском янтарях, поздне-меловом янта-

ре Нью-Джерси) — твердо установленный факт (History, 2002; Kania, Wegierek, 2008; Biodiversity, 2010), но попытки его объяснения мне не известны.

Главная проблема, с которой организм сталкивается при перегреве, — это возможность денатурации некоторых белков. В ответ на повышение температуры клетка обычно включает ряд генов теплового шока, кодирующих специальные белки — шапероны. Их функция состоит в том, что они «наильно» придают другим белкам правильную конфигурацию; пять таких шаперонов есть и у бухнеры. Некоторые гены, которые у других организмов обычно активируются при перегреве, у бухнеры всегда работают с повышенной активностью, поскольку неправильное сворачивание белков может происходить не только из-за высоких температур, но и из-за вредных мутаций в генах, кодирующих эти белки. Бухнера обречена на постоянное накопление мутационного груза из-за неспособности к гомологичной рекомбинации и потери многих генов, существенных для репарации и репликации ДНК (Funk et al., 2001; van Ham et al., 2003), а шапероны сглаживают до некоторой степени негативные эффекты мутаций, сворачивая правильным образом не совсем правильные белки. Предположительно шапероны у внутриклеточных бактерий находятся под сравнительно сильным действием отбора (van Ham et al., 2003). Плотность бухнер в хозяине резко падает уже при подъеме температуры от 25 до 30 °С даже у тлей, собранных на субтропическом Тайване; при этом в разы падает плодовитость хозяина (Chen et al., 2009).

Когда Г. Данбэр с соавторами (Dunbar et al., 2007) измерили активность генов бухнеры в трех лабораторных линиях гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) (Aphidiidae) при нормальной температуре и при перегреве, то оказалось, что у бухнер одной из трех линий при тепловом шоке не активируется ген *ibpA*, который кодирует небольшой «теплозащитный» белок, имеющийся не только у бактерий, но и практически у всех живых организмов. Линия тлей, где обнаружилась эта аномалия, была произведена всего 5 лет назад от «нормальной» линии, в которой *ibpA* активируется при перегреве. Причиной обнаруженной аномальной реакции на перегрев явилась мутация (скорее всего единичная), возникшая менее 5 лет назад: у бактерий отсутствует аденин в том месте, где к хромосоме присоединяется регуляторный белок у32, включающий ген *ibpA* (и другие гены теплового шока) в стрессовой ситуации (Dunbar et al., 2007).

Проверка других лабораторных линий тлей этого вида позволила обнаружить в одной из них второй случай независимого возникновения такой же мутации и установить, что один раз мутация произошла в 2001 г., второй — в 2005 (Dunbar et al., 2007). Оказалось, что эта мутация довольно обычна (обнаружена у 13–21 % тлей) у *A. pisum* из северных штатов Нью-Йорк и Висконсин с достаточно прохладным летом, где подъем дневной температуры до 35 °С может не наблюдаться в течение нескольких лет, но не встречается в Аризоне и Юте, где подъем летней дневной температуры до 35 °С — норма. Эксперименты подтвердили, что у всех мутантов ген *ibpA* не активируется при перегреве, а у всех линий без мутации — активируется. Остальные гены теплового шока активировались совершенно одинаково как у мутантных, так и у нормальных бухнер. То, что мутация, произошедшая у бактериального симбионта, отражается на жизнеспособности и репродуктивном потенциале симбиотического сверхорганизма, было доказано экспериментально. Тлей с мутантными и нормальными бухнерами выращивали в разных температурных условиях: часть — при постоянной температуре 15 и 20 °С, а часть насекомых в возрасте 2 сут после вылупления из яйца подвергали трехчасовому нагреванию до 35,5 °С. Выяснилось, что после перегрева тли с мутантными симбионтами почти полностью утрачивают способность к размножению, тогда как тли с нормальными симбионтами размножаются вполне успешно (из них лишь 17 % тлей неспособны к размножению). Однако при постоянной температуре 15 или

20 °С заметным преимуществом обладают тли с мутантными симбионтами: они раньше начинают размножаться и в среднем производят больше потомков. Дополнительные эксперименты позволили установить, почему кратковременный перегрев так губительно сказывается на тлях с мутантными бухнерами: повышение температуры до 35,5 °С или выше приводит к массовой гибели бактериальных симбионтов. После этого остается всего лишь около 1000 бактерий на одну тлю (в тысячу раз меньше нормы); масса таких насекомых составляет 40 % контрольной (у «нормальных» тлей после перегрева — 80 % контрольного) (Dunbar et al., 2007). Таким образом, мутантные бухнеры дают преимущество тлям при постоянной невысокой температуре среды, а «нормальные» выгодны в том случае, когда существует опасность перегрева. По-видимому, в зависимости от климатических условий местности и даже от времени года направление отбора в природных популяциях тлей может меняться: иногда преимущество получают тли с обычными, а иногда — с мутантными симбионтами. В результате оба генетических варианта сохраняются в природных популяциях, и ни один из них не может полностью вытеснить другой. Но такой полиморфизм наиболее эффективен в случаях, когда перегрев происходит достаточно редко.

На примере тлей рода *Chaitophorus* Koch, 1854 показано (Shingleton, Stern, 2003), что симбиоз между тлями и муравьями может независимо возникать несколько раз даже внутри одного рода тлей. Преадаптацией к симбиозу с муравьями служит удлинение рострума (Shingleton et al., 2005), но даже самый длинный хоботок *Chaitophorus* намного короче тела. А. Шинглтон с соавт. (Shingleton et al., 2005) продемонстрировали на примере рода *Chaitophorus*, что виды, которые питаются на находящихся глубже структурных элементах флоэмы, имеют более длинные ротовые органы, что уменьшает их способность быстро извлечь хоботок из флоэмы и спастись от хищника. Это, в свою очередь, увеличивает их потребность в защите, получаемой от муравьев-симбионтов. К видам с очень длинным рострумом (у крупных личинок — вдвое более длинным, чем у самых длиннохоботных *Chaitophorus*) относится *Germaraphis dryoides* (Germar et Berendt, 1856) — доминантный вид тлей как в балтийском, так и в ровенском янтаре. Однако степень доминирования *G. dryoides* в разных янтарных фаунах существенно отличается: в балтийском янтаре этому виду принадлежат 38,4 % всех тлей (Heie, 1967), а в ровенском — лишь 26 %. В балтийском янтаре этот вид тлей составляет около 1,5 % всех насекомых, в ровенском янтаре — не более 0,5 %; все остальные тли, вместе взятые, лишь в 1,7 раза менее представлены в ровенском янтаре, чем в балтийском. Недопредставленность тлей в ровенском янтаре — это в первую очередь недопредставленность в нем доминантного вида позднеэоценовых янтарных тлей.

Существенно отличается и состав сининклюзов тлей и муравьев в рассматриваемых янтарях. В балтийском янтаре (включая янтарь из Биттерфельда, сининклюзы муравьев и тлей в котором подробно изучены: Перковский, 2006) *G. dryoides* — единственный вид тлей, многократно выявленный в сининклюзах, как с долиходеринами, так и с формицинами (включая *Lasius schiefferdeckeri* Mayr, 1868). К *G. dryoides* относятся все тли, обнаруженные в биттерфельдских сининклюзах тлей с *Lasius* (Перковский, 2008) и, по предварительным данным, 67 % тлей из сининклюзов с *Lasius*, обнаруженных в коллекции Каландыка. В ровенском янтаре *G. dryoides* выявлена в сининклюзах более одного раза лишь с *Stenobethylus goeperti* (Mayr, 1868), а в сининклюзах с *Lasius* обнаружены многочисленные нимфы других видов этого рода (Перковский, 2010).

По нашему мнению, перечисленные отличия обусловлены более южным географическим положением ровенского янтарного леса, который находился не менее чем на 400 км южнее балтийского (Perkovsky et al., 2010). Соответственно климат на Украинском кристаллическом щите характеризовался более теплым

летом. В то время как климат балтийского янтарного леса сравнивают с таковым во внетропических регионах Северной Америки со среднегодовыми температурами — 9–14 °С (Archibald, Farrell, 2003). Флоры первой половины позднего эоцена северной части Украины палеоботаники считают несомненно субтропическими (Роров et al., 2001) и приводят для них следующие климатические параметры: среднегодовая температура — 15–20 °С, температура наиболее холодного месяца — 6–13 °С, самого теплого месяца — 15–23 °С (Попов и др., 2009). Даже если считать, что в этом случае пониженная сезонность в позднем эоцене палеоботаниками недоучитывалась, можно с уверенностью предполагать, что летние температуры в этом регионе были выше, чем в балтийском янтарном лесу. На мелководье островов Украинского щита для первой половины приабона известны не только богатый комплекс колониальных кораллов, но и разнообразные склерактинии (Попов и др., 2009). Именно по Волынской суше идет граница Североевропейской и Средиземноморской подобласти по бентосу (Попов и др., 2009); для субтропических флор южнее Волынской суши приводятся среднегодовые температуры 20–27 °С (Попов и др., 2009), так что летний перенос сильно нагретых воздушных масс на Волынскую сушу должен был происходить чаще, чем на Руссо-Скандию.

Доминирование *G. dryoides* в балтийском янтарном лесу с относительно прохладным летом позволяет предполагать, что у этого вида были многочисленны тли с мутантными симбионтами. Большая эквабельность (слабая сезонность) климата по сравнению с современным могла давать преимущество тлям с мутантными симбионтами при 20–25 °С и в ровенском янтарном лесу. Однако даже при кратковременном повышении температуры выше 30 °С большая часть тлей с мутантными симбионтами быстро погибала и не давала потомства.

Известно, что для многих формицин и долиходерин, например лязиусов, трофобиоз с древесными тлями жизненно важен. Так, для *Lasius brunneus* (Latreille, 1798) «trophobiosis with tree aphids, including big *Stomaphis quercus*, is obviously major food source» (Seifert, 1992); гибель всех или почти всех тлей, которых посещают эти муравьи, для семьи губительна. Поэтому муравьи могут не только предоставлять на зиму убежище в муравейнике амфигонным самкам и самцам тлей, но и ухаживать зимой за их яйцами, защищая от патогенных грибов. Было показано, например, что для и питающейся на кипарисовике *Stomaphis hirukawai* Sorin, 1995 без такой защиты муравьями *Lasius productus* Wilson, 1955 гибель яиц почти неизбежна (Matsuura, Yashiro, 2006).

В находившемся южнее ровенском янтарном лесу естественным представляется существенное расширение числа видов тлей, стабильно находящихся в симбиозе с лязиусами, и, возможно, по тем или иным причинам легче переносящими повышение температуры, например, за счет обитания на корнях и в прикорневой зоне ствола (Перковский, 2010). Часть из них в балтийском янтарном лесу могла быть менее конкурентоспособной по сравнению с лучше приспособленным к прохладному лету доминантным видом, чем в ровенском, но, во всяком случае, не все. Так, *Germaphis oblonga* Heie, 1967 — один из видов, обнаруженных в ровенском янтаре в сининклюзах с лязиусами, встречается в ровенском янтаре в 6,5 раз реже, чем доминантный вид рода, а в балтийском — лишь в 4 раза реже его (Heie, 1967). Два названных выше и другие виды из балтийского янтара с исключительно длинным рострумом (длина которого больше длины тела более чем на ширину тела тли) составляют 79 % всех гермарафисов балтийского янтара, но лишь 49 % всех гермарафисов ровенского янтара.

В тоже время муравьи с очень большими семьями и соответственно с многими эксплуатируемыми колониями тлей, могли легче переносить гибель части колоний («ants should rarely be dependent on a single aphid species because this would

put them at great risk of extinction»; Stadler, Dixon, 2005: 348). К таким муравьям в позднеэоценовых янтарях наверняка принадлежал долиходерин *Ctenobethylus goerperti*. По нашим данным, ктенобетиллюсы в ровенском янтарном лесу заселяли все янтарное дерево, а не только нижнюю часть ствола, как лязиусы (Perkovsky, 2009), поэтому их связь с доминантным видом тлей, также менее привязанным к нижней части ствола, смогла сохраниться.

Происхождение тлей давно связывали с умеренной зоной, основываясь на их жизненных циклах, причем переход к обитанию на корнях произошел именно с обитания на стволах деревьев, так как корневые тли откладывают яйца именно на стволах (В. Журавлев, личн. сообщ.). Для бухнер оптимальны температуры 15–25 °С, они хорошо переносят и 10 °С, но такая температура неблагоприятна для их хозяев. Развитие симбиотических отношений тлей с муравьями — формицинами и долиходеринами (у которых независимо возник провентрикулус, надежно запирающийся хитиновыми клапанами, как приспособление к переносу большого объема жидкой пищи; Eisner, 1957) послужило одной из главных причин эволюционного успеха этих подсемейств муравьев. Можно предположить, что наиболее благоприятные условия для развития симбиоза тлей и муравьев были при экваториальном климате, приемлемом для высоких и умеренных широт северного полушария в раннем палеогене (Archibald, Farrell, 2003). Эти адаптации должны были возникнуть не позже среднего эоцена, когда уже были многочисленны представители современных родов муравьев, ныне связанных трофобиозом с равнокрылыми (Длусский, Расницын, 2007). Поскольку средний эоцен был заметно теплее позднего, регион, в котором упрочились симбиотические отношения муравьев (по крайней мере лязиусов и формик) с тлями, мог находиться не южнее будущего источника балтийского янтаря.

Из янтарей раннего эоцена, как французского, так и индийского, не указаны не только сининклюзы муравьев с тлями, но и сами тли, хотя из раннего эоцена Парижского бассейна собраны очень большие коллекции (Brasero et al., 2009; Nel, Brasero, 2010). В то же время кокциды, по-видимому, нередки, по крайней мере в индийском янтаре (индийский, он же камбейский, янтарь недавно обнаружен в раннеэоценовых лигнитах из Гуджарата; Rust et al., 2010). Интересно, что в ровенском янтаре тли заметно превосходят по численности кокцид (в 1,7 раза), но далеко не в той мере, как в балтийском янтаре (в коллекции Каландыка — в 2,4 раза) (Sontag, 2003).

Формики и лязиусы, вместе взятые, составляют 37,2 % всех муравьев, обнаруженных в крупных кусках ровенского янтаря, где их в 1,31 раза больше, чем доминантных позднеэоценовых янтарных муравьев-ктенобетиллюсов (Перковский, 2010), что, по нашему мнению, связано с их симбиозом с тлями, живущими в нижней части ствола и на корнях. В крупных кусках ровенского янтаря гермарафисов лишь в 1,8 раза меньше, чем муравьев, в остальных кусках — в 3,6–4,2 раза (Перковский, 2010). Г. М. Длусский и А. П. Расницын (Dlussky, Rasnitsyn, 2009) при анализе позднеэоценовых янтарных мирмекофаун указали, что муравьи родов *Formica* Linnaeus, 1758 и *Lasius* Fabricius, 1804 составляют в них голарктический элемент. Поскольку и формики, и лязиусы очень плотно связаны с тлями, естественно будет предположить, что не слишком благоприятные для тлей климатические условия уменьшают конкурентоспособность этих родов формицин и существенно ограничивают их распространение на юг.

Таким образом, по нашему мнению, то обстоятельство, что ровенский янтарный лес находился более чем на 5° южнее балтийского, резко увеличивало вероятность периодического перегрева тлей, ослабляющего жизнеспособность бухнер и их хозяев и ведущего к многократному уменьшению численности тлей и полной гибели колоний тлей с мутантными бухнерами (например, с мутациями гена

ibpa). Это, в свою очередь, ослабляло прочность связей доминантных видов ровенских янтарных муравьев с конкретными видами тлей, в частности с доминантным видом *G. dryoides*. Поскольку встречаемость мирмекофильных тлей, тем более таких длиннохоботных, как *Germaraphis*, прямо зависит от интенсивности усилий муравьев по уходу за ними, это привело к падению доли *Germaraphis* (и особенно *G. dryoides*) в ровенской янтарной фауне в разы. Дифференцированное по видам снижение приспособленности тлей к перегреву и общее снижение встречаемости гермарафисов привело, в свою очередь, к переходу афидофильных ровенских формицин, в частности лязиусов, к симбиозу главным образом с видами гермарафисов, отличными от доминантного, более связанными с прикорневой зоной и лучше защищенными от перегрева. Весьма вероятно, что усиливалась их связь и с другими тлями, в том числе и не связанными с янтарным деревом.

Автор искренне признателен А. П. Расницыну (Палеонтологический институт РАН), А. Г. Котенко, П. В. Пучкову и В. Ю. Журавлеву (Институт зоологии НАН Украины) за обсуждение первого варианта статьи, Рышарду Шадзевскому (Prof. Ryszard Szadziewski) и Эльжбете Сонтаг (Dr. Elzbieta Sontag) из Гданьского университета (University of Gdańsk, Poland) за возможность ознакомиться с коллекцией Каландька, и А. В. Маркову (Палеонтологический институт РАН), привлечение его внимание к работе Данбэра с соавторами, что и послужило толчком для написания данной статьи.

- Длусский Г. М., Расницын А. П. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев // Успехи совр. биол. — 2007. — **127**, № 2. — С. 118–134.
- Перковский Е. Э. Встречаемость сининклюзов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Homoptera, Aphidinea) в саксонском и ровенском янтарях // Палеонтол. журн. — 2006. — № 3. — С. 72–74.
- Перковский Е. Э. Сининклюзы муравьев *Lasius schiefferdeckeri* (Hymenoptera, Formicidae) и тлей рода *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) в ровенском и саксонском янтаре // Вестн. зоологии. — 2007. — **41**, № 2. — С. 181–185.
- Перковский Е. Э. Распределение тлей рода *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) в ровенских янтарях различного веса и их сининклюзы с муравьями // Вестн. зоологии. — 2010. — **44**, № 1. — С. 55–62.
- Попов С. В., Ахметьев М. А., Лопатин А. В. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Часть 1. Поздний эоцен — ранний миоцен. — М.: Научный мир, 2009. — 200 с. — (Тр. Палеонтол. ин-та; Вып. 292).
- Archibald B., Farrell B. D. Wheeler's dilemma // Acta zoologica cracoviensia. — 2003. — **46** (Suppl. — Fossil Insects). — P. 17–23.
- Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits / D. Penney. — Manchester: Siri Scientific Press, 2010. — 304 p.
- Brasero N., Nel A., Michez D. Insects from the Early Eocene amber of Oise (France): diversity and palaeontological significance // Denisia. — 2009. — **26**. — P. 41–52.
- Chen Ch. Yu., Lai Ch. Yu., Kuo M. H. Temperature effect on the growth of *Buchnera* endosymbiont in *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) // Symbiosis. — 2009. — **49**, N 1. — P. 53–59.
- Dlussky G. M., Rasnitsyn A. P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontological J. — 2009. — **43**, N 9. — P. 1024–1042.
- Douglas A. E. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions // J. Experimental Botany. — 2006. — **57**, N 4. — P. 747–754.
- Dufresne A., Garczarek L., Partensky F. Accelerated evolution associated with genome reduction in a free-living prokaryote // Genome Biology. — 2005. — **6**: R14.
- Dunbar H. E., Wilson A. C. C., Ferguson N. R., Moran N. A. Aphid Thermal Tolerance Is Governed by a Point Mutation in Bacterial Symbionts // PLoS Biol. — 2007. — **5** (5): e96.
- Eisner T. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Bull. Mus. Comp. Zool. — 1957. — **116**. — P. 429–490.
- Funk D. J., Wernegreen J. J., Moran N. A. Intraspecific variation in symbiont genomes: Bottlenecks and the aphid-*Buchnera* association // Genetics. — 2001. — **157**. — P. 477–489.
- Gil R., Sabater-Mucoz B., Latorre A. et al. Extreme genome reduction in *Buchnera* spp.: Toward the minimal genome needed for symbiotic life // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2001. — **99**, N 7. — P. 4454–4458.
- Gomez-Valero L., Silva F. J., Simon J. Ch., Latorre A. Genome reduction of the aphid endosymbiont *Buchnera aphidicola* in a recent evolutionary time scale // Gene. — 2007. — **389**, N 1. — P. 87–95.
- Heie O. E. Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea), especially in Copenhagen collection of fossil in Baltic amber // Spolia Zool. Mus. Haunensis. — 1967. — **26**. — 274 p.
- Heie O. E., Węgierek P. A list of fossil aphids (Homoptera: Aphidinea) // Annals of the Upper Silesian Museum in Bytom, Entomology. — 1998. — **8/9**. — P. 159–192.

- Heie O. E., Węgierek P. A classification of the Aphidomorpha (Hemiptera: Sternorrhyncha) under consideration of the fossil taxa // *Redia*. — 2009. — **92**. — P. 69–77.
- History of Insects* / A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke. — Dordrecht etc. : Kluwer Academic Publishers, 2002. — 517 p.
- Kania I., Węgierek P. Palaeoaphididae (Hemiptera, Sternorrhyncha) from Lower Cretaceous Baissa deposits. Morphology and classification. — Krakow : Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, 2008. — 135 p. — (Monografie faunistyczne ; **25**).
- Matsuura K., Yashiro T. Aphid egg protection by ants: a novel aspect of the mutualism between the tree-feeding aphid *Stomaphis hirukawai* and its attendant ant *Lasius productus* // *Naturwissenschaften*. — 2006. — **93**, N 10. — P. 506–510.
- Moran N. A., Munson M. A., Baumann P., Ishikawa H. A molecular clock in endosymbiotic bacteria is calibrated using the insect hosts // *Proc. R. Soc. Lond. B.* — 1993. — **253**. — P. 167–171.
- Nakabachi A., Yamashita A., Toh H. et al. The 160-Kilobase Genome of the Bacterial Endosymbiont *Carsosella* // *Science*. — 2006. — **314**. — 267 p.
- Nel A., Brasero N. Oise amber // *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits* / Ed. D. Penney. — Manchester : Siri Scientific Press, 2010. — P. 137–148.
- Perkovsky E. E. Differences in ant (Hymenoptera, Formicidae) species composition between weight fractions of Rovno Amber // *Paleontological J.* — 2009. — **43**, N 9. — P. 1087–1091.
- Perkovsky E. E. Syninclusions of the Eocene winter ant *Prenolepis henschei* (Hymenoptera: Formicidae) and Germaraphis aphids (Hymenoptera: Eriosomatidae) in the Late Eocene Baltic and Rovno ambers: some implications // *Russian Entomol. J.* — 2011. — 20, N 3. — P. 303–313.
- Perkovsky E. E., Rasnitsyn A. P., Vlaskin A. P., Taraschuk M. V. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // *African Invertebrates*. — 2007. — **48**, N 1. — P. 229–245.
- Perkovsky E. E., Zosimovich V. Yu., Vlaskin A. P. Rovno Amber // *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits* / Ed. D. Penney. — Manchester : Siri Scientific Press, 2010. — P. 116–136.
- Popov S. V., Akhmetiev M. A., Bugrova E. M. et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene: Part 1. Late Eocene // *Paleontological J.* — 2001. — **35**, Suppl. 1. — P. 1–68.
- Rust J., Singh H., Rana R. S. et al. Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2010. — **107** (43). — P. 18360–18365.
- Seifert B. A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s. str. (Hymenoptera: Formicidae) // *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums. Goerlitz*. — 1992. — **66**, N 5. — P. 1–66.
- Shingleton A. W., Stern D. L. Molecular phylogenetic evidence for multiple gains or losses of ant mutualism within the aphid genus *Chaitophorus* // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2003. — **26**. — P. 26–35.
- Shingleton A. W., Stern D. L., Foster W. A. The origin of a mutualism: a morphological trait promoting the evolution of ant-aphid mutualisms // *Evolution: International J. Organic Evolution*. — 2005. — **59**, N 4. — P. 921–926.
- Sontag E. Animal inclusions in a sample of unselected Baltic amber // *Acta zoologica cracoviensia*. — 2003. — **46** (Suppl. — Fossil Insects). — P. 431–440.
- Stadler B., Dixon A. F. G. Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. — 2005. — **36**. — P. 345–372.
- van Ham R. C., Kamerbeek J., Palacios C. et al. Reductive genome evolution in *Buchnera aphidicola* // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2003. — **100**, N 2. — P. 581–586.