

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

A new family of Upper Cretaceous Hymenoptera:
an "intermediate link" between the ants and the
Scolioids.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

3

МОСКВА · 1983

УДК 565.79

ДЛУССКИЙ Г. М.

НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ — «ПРОМЕЖУТОЧНОЕ ЗВЕНО» МЕЖДУ МУРАВЬЯМИ И СКОЛИОИДАМИ

Описывается новое семейство *Armaniidae*, объединяющее признаки примитивных муравьев и сколиоидов, включающее шесть родов и девять видов из верхнего мела. Четыре рода и шесть видов описываются впервые. В ранг семейства возводится подсемейство *Sphesomyrminae* Wilson et Brown. Сравнение меловых *Formicoidea* с рецентными перепончатокрылыми показывает, что ни *Armaniidae*, ни *Sphesomyrminae* не могли быть истинно социальными насекомыми и скорее всего вели полусоциальный образ жизни (охрана потомства и снабжение его пищей).

В 1967 г. из верхнемеловых ископаемых смол местонахождения Клиффорд (США, Нью-Джерси) был описан муравей *Sphesomyrma freyi* Wilson et Brown [6], отнесенный авторами к новому подсемейству *Sphesomyrminae*. Возраст вмещающих отложений в то время считался турон-коньякским, но в последние годы они датируются сантоном или даже ранним кампаном [2]. Основываясь на этой находке, а также некоторых данных сравнительной морфологии рецентных форм, авторы описания предложили схему эволюции муравьев, которая получила широкое распространение. Согласно этой схеме *Sphesomyrminae* являются предками не всех муравьев, а только мирмеционидного ствола, куда относятся подсемейства *Myrmeciinae*, *Pseudomyrmecinae*, *Dolichoderinae* и *Formicinae*. В 1979 г. Р. Тэйлор [5] несколько видоизменил эту схему и поместил *Sphesomyrminae* в основание общего ствола всех муравьев. Основанием для этого было вполне справедливое утверждение автора, что трудно представить себе независимое и параллельное возникновение «муравьиных» мандибул с развитым жевательным краем и коленчатых усиков, сходных у специализированных представителей обоих стволов.

В 1975 г. автором [1] было описано еще шесть родов муравьев из верхнемеловых отложений СССР. Два из них — *Cretomyrma* и *Palaeomyrma*, обнаруженные в ископаемых смолах Таймыра (Янтардах), приблизительно одновозрастны *Sphesomyrma freyi* (поздний сантон) [2] и относятся к тому же подсемейству. *Cretomyrma* отличается от *Sphesomyrma* рядом черт специализации (своеобразный вырост на проподоуме, короткое жало, удлиненные ноги), но более примитивна по строению петиолюса. Остальные четыре рода, происходящие из Южного Казахстана (Кзыл-Джар), значительно древнее и относятся к турону. Плохая сохранность отпечатков не позволила дать их правильную интерпретацию. Три рода (*Cretorone*, *Petrorone*, *Archaeorone*) были отнесены к подсемейству *Ronerinae*, а принадлежность *Dolichomyrma* осталась неясной. Однако в свете новых данных, изложенных в данной статье, стало ясно, что систематическое положение этих родов должно быть изменено.

В 1978 г. Магаданским отрядом Палеонтологического института АН СССР под руководством В. В. Жерихина в Тенькинском районе Магаданской обл., в среднем течении ручья Обещающий (приток р. Нил, бассейн верховьев р. Армань) в отложениях альской свиты (сеноман) было собрано около 1200 отпечатков насекомых, среди которых 13 были предварительно определены как муравьи. Некоторые из отпечатков имеют прекрасную сохранность, что позволило рассмотреть детали строения

и сделать довольно полные реконструкции. Все найденные формы сходны между собой и, несомненно, близки к муравьям, но отличаются даже от *Sphesomyrminae* рядом примитивных черт. Как будет показано ниже, некоторые из этих черт заставляют предполагать, что эти насекомые не были общественными. Поэтому представляется целесообразным описать их в качестве самостоятельного семейства в надсемействе *Formicoidea*, включавшем до сих пор только семейство *Formicidae*. По тем же причинам в самостоятельное семейство следует выделить и *Sphesomyrminae*. Изучение этих находок позволило по-новому интерпретировать описанные ранее формы из турона Южного Казахстана. Два рода — *Dolichomyrma* и *Archaeorone* несомненно должны быть отнесены к тому же семейству. Положение *Petrorone* и *Cretorone* остается неясным ввиду неполной сохранности отпечатков.

Изученная коллекция хранится в Палеонтологическом институте (ПИН) АН СССР под № 3904. При описании родов и видов *Armaniidae* раздел «Сравнение» заменен определительной таблицей; раздел «Распространение» опущен, так как все виды описаны из одного местонахождения, преимущественно по голотипам.

НАДСЕМЕЙСТВО FORMICOIDEA LATREILLE, 1802

Д и а г н о з. I сегмент брюшка слит с грудью и образует пронотум; II сегмент образует обособленный петиолюс, соединенный с III сегментом подвижным сочленением. Метаплевральные железы имеются. Мезоплевры обычно с косым швом. Приподнятая площадка на заднегруди и лопастишки над тазиками отсутствуют. Тазики сближенные с узким трубчатым основанием. Чистильная шпора на передней голени серповидно изогнутая, заостряющаяся к вершине; изнутри на ней имеется либо пленка с насечками, либо (чаще) гребень щетинок. Яйцеклад изогнут вверх, или прямой, или полностью редуцирован, но никогда не изогнут вниз. На переднем крыле жилки $3r-m$ и $2m-cu$ редуцированы.

С о с т а в. Три семейства — *Armaniidae* fam. nov.; верхний мел; *Sphesomyrmidae* Wilson et Brown, 1967; верхний мел и *Formicidae* Latreille, 1802; эоцен — современный¹.

СЕМЕЙСТВО ARMANIIDAE DLUSSKY, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Первый членик усика (скапус) очень короткий, приблизительно равен третьему у самок и в 1,5–2 раза короче третьего у самцов. Второй членик (педицеллюс) обычно короткий, длина его у самок приблизительно равна ширине. Жвалы короткие без жевательного края, у самок двузубые с вершинным и предвершинным зубцами. Затылок самок всегда сильно округлен. Глаза развиты нормально. У самцов скutum с выраженными парапидальными бороздами. Метаплевральные железы развиты, по крайней мере у части видов. Задние ноги с обособленным вторым вертлугом. Формула шпор 1 : 2 : 2. На передних крыльях имеются замкнутые ячейки $1r+2r$ (иногда разделенная), $3r$, m и $m-cu$, жилка $cu-a$ впадает в $M+Cu$ вблизи основания ячейки $m-cu$; заднее крыло со свободными окончаниями RS , M и Cu . Петиолюс массивный, его максимальная ширина в месте сочленения с III сегментом брюшка. Хитинизированный поясок на переднем крае IV сегмента брюшка отсутствует. Жало у самок развито.

С о с т а в. Пять описанных ниже родов и *Dolichomyrma* Dlussky из турона Южного Казахстана. Весьма возможно, что к этому семейству также относятся роды *Cretorone* Dlussky и *Petrorone* Dlussky из турона Южного Казахстана, но неполнота отпечатков не позволяет утверждать этого определенно.

З а м е ч а н и е. Роды *Cretorone* и *Petrorone* первоначально были ошибочно отнесены к подсемейству *Ponerinae* [4]. Как установлено Тэйло-

¹ В коллекции ПИН АН СССР имеются еще не описанные настоящие *Formicidae* из верхнего мела и палеоцена.

ром [5], характерной особенностью этого подсемейства является не столько перетяжка между III и IV сегментами брюшка, сколько хитинизированный поясок на переднем крае IV сегмента, отсутствующий у этих родов.

Таблица для определения родов и видов семейства Armaniidae

- 1(12). Самки.
- 2(9). Крылатые.
- 3(6). Длина петиолюса в два раза меньше длины III тергита брюшка, ширина петиолюса несколько больше его длины. В профиль верхняя поверхность петиолюса слабовыпуклая, не образует узелка. Переднее крыло с обособленными ячейками 1r и 2r *Pseudarmania* gen. nov.
- 4(5). Длина тела 13 мм. Длина средней голени в 4,5 раза больше максимальной ширины *P. rasnitsyni* sp. nov. (рис. 3; 8, е)
- 5(4). Длина тела около 15 мм. Длина средней голени в 3,5 раза больше максимальной ширины *P. aberrans* sp. nov. (рис. 4; 8, з)
- 6(3). Длина петиолюса приблизительно равна его ширине и в 1,2–1,5 раза меньше длины III тергита брюшка. Переднее крыло со слитыми ячейками 1r и 2r.
- 7(8). В профиль задняя часть петиолюса приподнята и образует узелок. Брюшко без перетяжки между III и IV сегментами (один вид, *A. robusta* sp. nov., рис. 1, 2; 8, а, б)
- 8(7). В профиль верхняя поверхность петиолюса слабовыпуклая, не образует узелка. III сегмент брюшка отделен от IV слабой перетяжкой *Armaniella* gen. nov. (один вид *A. curiosa* sp. nov.; рис. 5; 8, д)
- 9(2). Бескрылые самки. Голова удлиненная, глаза сильно смещены назад. Петиолюс короткий, его максимальная ширина в месте сочленения с III тергитом брюшка *Dolichomygma* Dlussky, 1975
- 10(11). Длина тела около 5 мм. Длина головы в 1,5 раза больше ширины. Ноги нормальной толщины *D. longiceps* Dlussky, 1975 (рис. 8, ж)
- 11(10). Длина около 3 мм. Длина головы в 1,25 раза больше ширины. Ноги утолщены *D. latipes* Dlussky, 1975 (рис. 8, е)
- 12(1). Самцы.
- 13(14). VIII тергит брюшка образует пигидий, прикрывающий сверху гениталии. Второй членик усика удлиннен и лишь в 2,8 раза короче третьего. Петиолюс спереди сужен, задняя его часть образует явственный узелок *Poneropterus* gen. nov. (один вид *P. sphecoides* sp. nov.; рис. 7; 8, м)
- 14(13). VIII тергит брюшка короткий, гениталии сверху видны. Второй членик усика более чем в пять раз короче третьего. Петиолюс без отчетливого сужения в передней части, узелка не образует *Archaeopone* Dlussky, 1975
- 15(16). Петиолюс трапецевидный, его ширина в основании составляет 0,6 от максимальной. Длина около 10 мм *A. kyzylzharica* Dlussky, 1975 (рис. 8, к)
- 16(15). Петиолюс почти кубический. Длина 10 мм *A. taylora* sp. nov. (рис. 6; 8, л)

Под *Armania* Dlussky, gen. nov.

Название рода по р. Армань.

Типовой вид — *A. robusta* sp. nov.; Магаданская обл.; сеноман.

Диагноз. Крылатая самка. Петиолюс массивный, его длина лишь в 1,2 раза меньше длины III тергита брюшка, высота темного меньше длины, а максимальная ширина приблизительно равна длине. В профиль задняя часть петиолюса приподнята, образует слабый, но явственный узелок. Тергит и стернит петиолюса слиты, но шов явственно виден. Перетяжка между III и IV сегментами брюшка отсутствует. Жало массивное, загнутое вверх. Покровы тонкие, без явственной скульптуры.

Видовой состав. Типовой вид.

Armania robusta Dlussky, sp. nov.

Название вида от *robustus* лат. — мощный.

Голотип — ПИН, № 3901/155; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита.

Описание (рис. 1, 2; 8, а, б). Крылатая самка. Размеры крупные, длина около 15 мм. Голова округлая, длина ее приблизительно равна ширине. Наличник со слабовыпуклым или прямым передним краем. Места прикрепления усиков расставлены. Лобные валки имеются. Соотношение длины первых члеников усика 1,1 : 0,4 : 1,1 : 0,6. Пронотум корот-

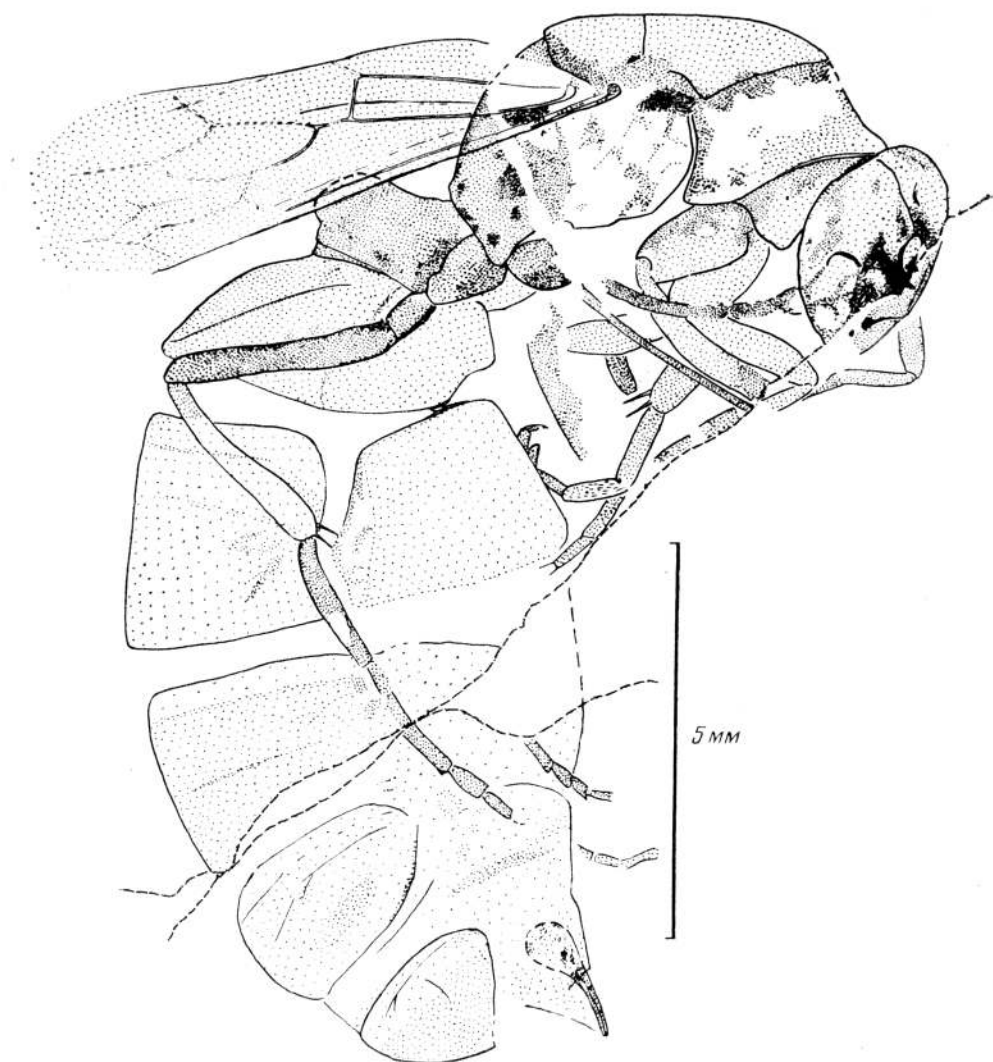


Рис. 1. *Armania robusta* sp. nov.; голотип № 3901/155, самка; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита. Сплошной линией показаны границы склеритов там, где они видны на отпечатке, пунктиром — сколы образца, густыми точками — сохранившиеся фрагменты обуглившегося хитина и редкими точками — участки, отличающиеся от остальной породы желтоватым или коричневатым оттенком; то же на рис. 2-7

кий, его задние углы оттянуты. Скутум и скутеллюм хорошо развиты. Ноги без признаков специализации. Узелок в профиль угловатый, с округленными углами.

Размеры в мм: голотип № 3901/155 — длина груди 5,2, длина заднего бедра 2,9; паратип № 3901/160 — длина головы 2,1; длина груди 4,7, длина скапуса 0,7, длина заднего бедра 2,8.

Материал. 2 экз. из одного местонахождения.

Замечания. Оба отпечатка хорошо сохранились, но в разных положениях. Поскольку по всем признакам, которые могут быть сравнены у этих экземпляров (положение глаз, длина скутума и скутеллюма, длина голеней и бедер, петиолюса и III тергита брюшка, массивное изогнутое жало), они практически не отличаются, мы отнесли их к одному виду. Реконструкция в профиль (рис. 8, б) составлена главным образом на основании голотипа, лишь усик взят от паратипа. Форма головы показана условно, так как судить о ее толщине на имеющемся материале нельзя. Реконструкция тела сверху (рис. 8, а) сделана главным образом на основании отпечатка паратипа, лишь голени, лапки и крыло взяты от голотипа.

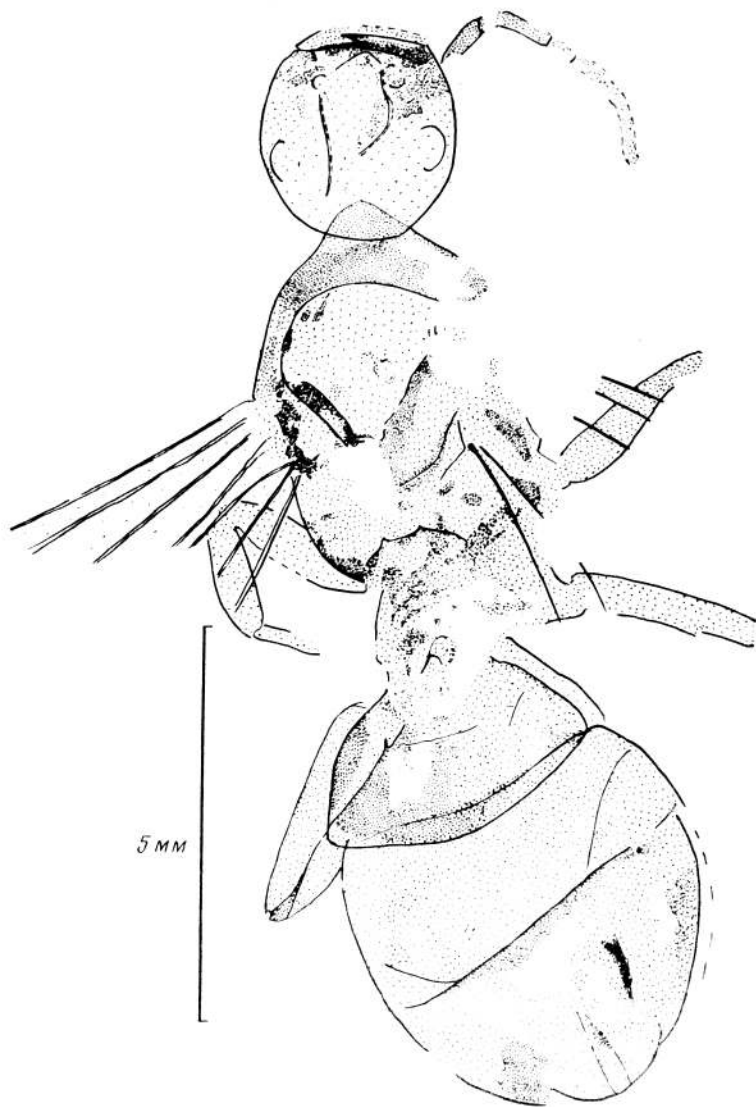


Рис. 2. *Armanía robusta* sp. nov.; паратип № 3901/160, самка; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита

Род *Pseudarmania* Dlussky, gen. nov.

Типовой вид — *P. rasnitsyni* sp. nov.; Магаданская обл.: сеноман.

Диагноз. Крылатая самка. Петлюлюс маленький, его длина вдвое меньше длины III тергита брюшка, а ширина несколько больше длины. В профиль верхняя сторона петлюлюса слабовыпуклая и не образует заметного узелка. На верхней стороне петлюлюса имеется либо продольная выемка, либо склеротизованный валик (темная полоса на отпечатке). Перетяжка между III и IV сегментами брюшка отсутствует. Жало прямое. Покровы тонкие, без явственной скульптуры.

Видовой состав. Два описываемых ниже вида.

Pseudarmania rasnitsyni Dlussky, sp. nov.

Название вида в честь палеоэнтомолога А. П. Расницына.

Голотип — ПИН, № 3901/156; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита.

Описание (рис. 3; 8, в). Крылатая самка. Размеры крупные, длина тела около 13 мм. Длина головы приблизительно равна ширине. Передний край наличника слабовыпуклый. На голове имеются своеобразные хити-

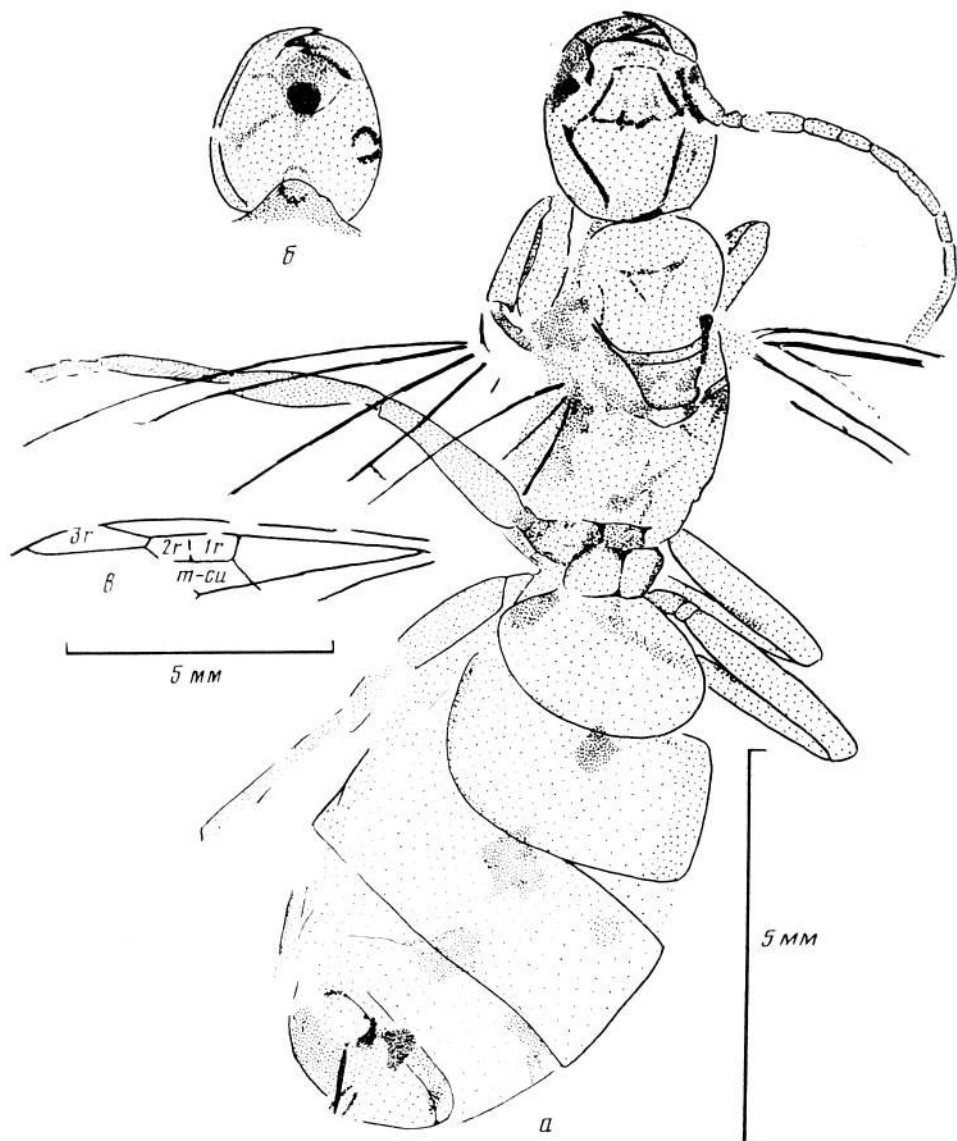


Рис. 3. *Pseudarmania rasnitsyni* sp. nov.; голотип № 3901/156, самка; а — прямой отпечаток, общий вид; б — обратный отпечаток, голова снизу; в — переднее крыло, совмещение прямого и обратного отпечатков; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита

новые валики, образующие на отпечатке узор в виде двух трапеций. Глаза расположены на нижней стороне головы. Соотношение первых члеников усика 3:1:3:1,5. Основания усиков широко расставлены. Скутум и скутеллум хорошо развиты. Ноги без признаков специализации. Длина средней голени в 4,5 раза больше ее максимальной ширины. Переднее крыло с обособленными ячейками 1r и 2r.

Размеры в мм: длина груди 4,1, длина среднего бедра 2,4, длина заднего бедра 2,7, длина скапуса 0,75.

Материал. Голотип.

Pseudarmania aberrans Dlussky, sp. nov.

Название вида *aberrans* lat. — уклоняющаяся.

Голотип — ПИН, № 3901/152; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита.

Описание (рис. 4; 8, з). Крылатая самка. Крупнее предыдущего вида, длина тела около 15 мм. Ноги сравнительно короткие, расширен-

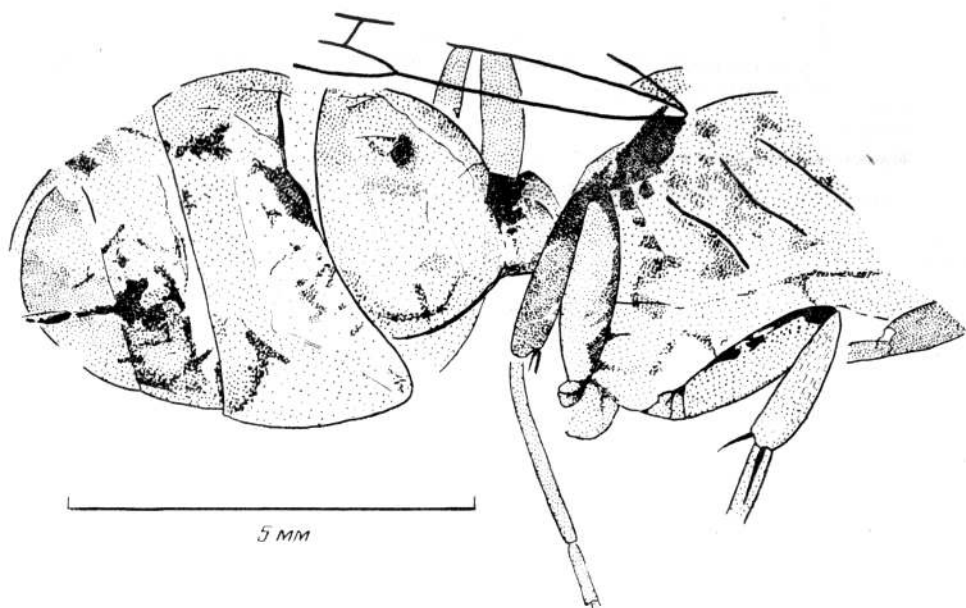


Рис. 4. *Pseudarmania aberrans* sp. nov.; голотип № 3901/152, самка; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита

ные. Длина средней голени в 3,5 раза больше ее максимальной ширины. На задних голених шпоры короткие, на средней очень длинные; длина большей из них составляет 0,4 длины голени.

Размеры в мм: длина среднего бедра 2,2, длина заднего бедра 2,4.

Материал. Голотип.

Род *Armaniella* Dlussky, gen. nov.

Типовой вид — *A. curiosa* sp. nov.; Магаданская обл.; сеноман.

Диагноз. Крылатая самка. Петиолюс сверху почти квадратный, со слабовыпуклыми боками; длина его в 1,5–1,2 раза меньше длины III тергита брюшка. В профиль верхняя поверхность петлюса слабовыпуклая, узелка не образует. III тергит брюшка отделен от IV слабой перетяжкой, но хитинизированный поясок на переднем крае IV сегмента, видимо, отсутствует.

Видовой состав. Типовой вид.

Armaniella curiosa Dlussky, sp. nov.

Название вида от *curiosus* лат. — любопытный.

Голотип — ПИН, № 3901/158; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита.

Описание (рис. 5; 8, ϑ). Крылатая самка. Сравнительно мелкая форма, длина 8–9 мм. Голова округленная, передний край наличника слабовыпуклый. Членики усика, начиная с четвертого, короткие, длина их в 1,5 раза больше ширины. Переднее крыло со слитыми ячейками 1r и 2r. Ноги без признаков специализации.

Размеры в мм: длина заднего бедра 2,0; длина петлюса 0,75.

Материал. Голотип.

Род *Archaeopone* Dlussky, 1975

Типовой вид — *A. kyzylharica* Dlussky, 1975; Южный Казахстан; турон.

Диагноз. Самец. Максимальная ширина петлюса в месте сочленения его с III брюшным сегментом. Перетяжка между III и IV сегментами брюшка и хитинизированный поясок на переднем крае IV сегмента брюшка отсутствуют. VIII тергит брюшка короткий, не образует пигидия и не прикрывает гениталий сверху. Гениталии примитивного строения с широкими, слегка изогнутыми внутрь вальвами.

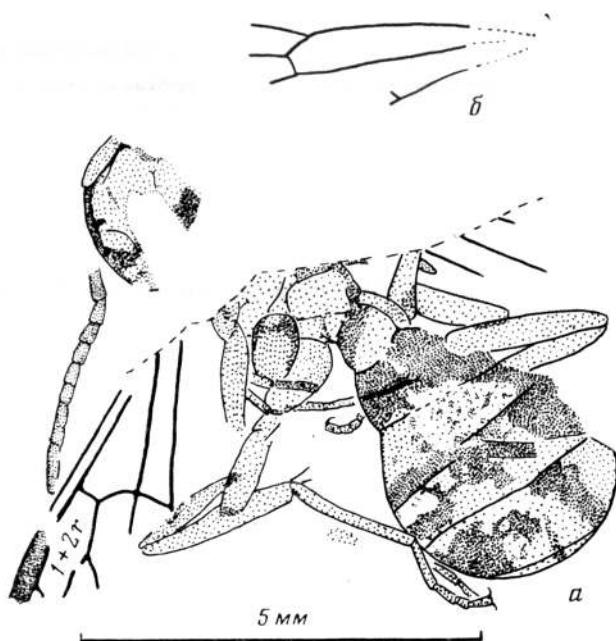


Рис. 5. *Armaniella curiosa* sp. nov.; голотип № 3901/158, самка; *a* — общий вид (заднее крыло, наложенное на переднее, не изображено); *b* — заднее крыло; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита

Видовой состав. Типовой вид и *A. taylora* sp. nov. из Магаданской обл.; верхний мел.

Замечания. При описании *A. kyzylzharica* ошибочно было указано наличие перетяжки между III и IV тергитами брюшка. На этом основании род был отнесен к трибе *Amblyoropini* подсемейства *Poneginae* семейства *Formicidae*. Нахождение второго вида рода в сеноманских отложениях Магаданской обл. гораздо лучшей сохранности заставило нас повторно изучить отпечаток *A. kyzylzharica* совместно с *P. Тэйлором*. Сейчас мы склонны считать, что видимость перетяжки создалась в результате разрыва по границе III и IV сегментов брюшка и деформации тергитов. Утверждать это с полной уверенностью невозможно, так как сохранность отпечатка очень плохая. Но совершенно ясно видно, что хитиновый поясок на переднем крае IV тергита, характерный для всех *Poneginae* [5], у этого муравья отсутствовал.

По-видимому, к *Archaeopone* относятся отпечатки № 3901/152а, 3901/153 и 3901/161 из того же местонахождения, что и *A. taylora*. Все эти насекомые отличались размерами и некоторыми пропорциями как друг от друга, так и от описанных видов рода, но плохая сохранность отпечатков не позволяет сделать видовых описаний.

Archaeopone taylora Dlussky, sp. nov.

Название вида в честь энтомолога Р. Тэйлора.

Голотип — ПИН, № 3901/154; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита.

Описание (рис. 6; 8, *a*). Самец. Голова с очень большими глазами. Передний край наличника прямой или слабоогнутый. Верхняя губа большая двулопастная. Усики тонкие, длинные. Скапус не виден, но, судя по положению усика, длина его приблизительно вдвое меньше длины третьего членика. Педицеллюс короткий, длина его приблизительно равна ширине. Соотношение длин второго—четвертого члеников усика 2,5:16:9. Переднее крыло со слитыми ячейками 1г и 2г. Петиолюс сверху почти квадратный; его верхняя сторона слабовыпуклая, так что узелок отсутствует. Субгенитальная пластинка треугольная. Вальвы гениталий относительно короче, чем у типового вида.

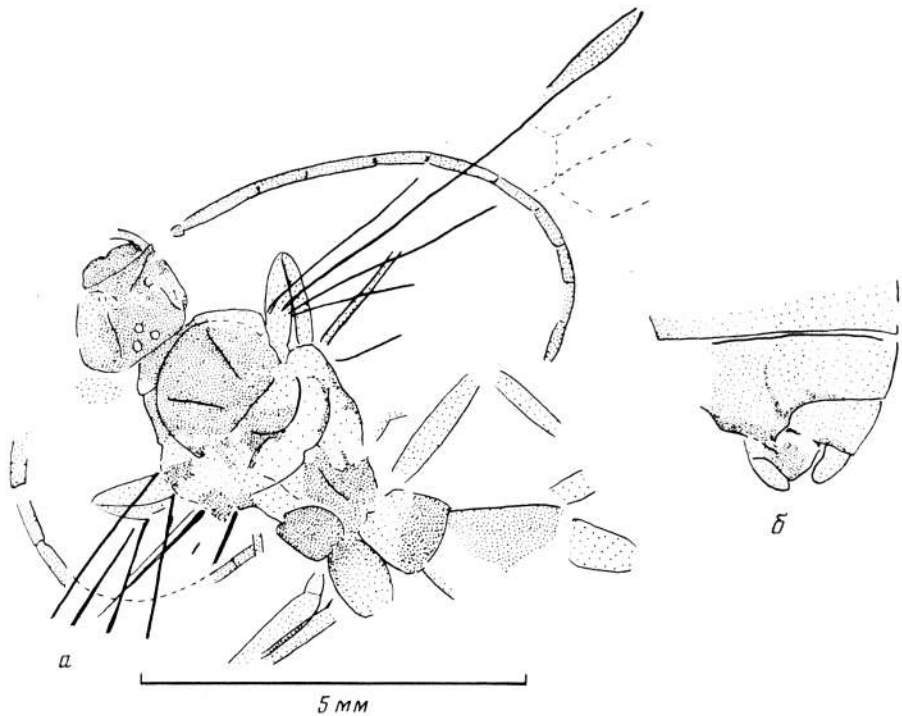


Рис. 6. *Archaeoptone taylora* sp. nov.; а — голотип № 3901/154, самец, совмещение прямого и обратного отпечатков; б — паратип № 3901/159, самец, конец брюшка; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита

Размеры в мм: голотип № 3901/154 — длина тела около 10, длина головы 1,1, длина третьего членика усика 1,1, длина груди 3,5, длина петиолюса 0,95, длина среднего бедра 2,1; паратип № 3901/159 — длина петиолюса 1,1, длина среднего бедра 2,1.

Материал. 2 экз. из одного местонахождения.

Замечание. Реконструкция (рис. 8, м) сделана главным образом на основе голотипа, но брюшко изображено, как у паратипа.

Род *Poneropterus* Dlussky, gen. nov.

Название рода образовано от *Ponera* и *pteron* греч. — крыло.

Типовой вид — *P. sphecoides* sp. nov.; Магаданская обл.; сеноман.

Диагноз. Самец. Усики необычного строения: педицеллюс удлиннен, и лишь в 1,5 раза короче скапуса. Крыло со слитыми ячейками 1г и 2г. Петлюлюс спереди явственно сужен; его задняя часть по верхнему краю в профиль выпуклая и образует слабый, но явственный узелок. VIII тергит брюшка образует пигидий, прикрывающий гениталии сверху.

Видовой состав. Типовой вид.

Poneropterus sphecoides Dlussky, sp. nov.

Название вида от *sphex* греч. — оса и *eidos* греч. — вид.

Голотип — ПИН, № 3901/157; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сеноман, альская свита.

Описание (рис. 7; 8, м). Самец. Глаза большие и выпуклые. Усики сравнительно толстые. Соотношение первых трех члеников усика 1:0,7:1,9. Передние бедра и голени явственно длиннее средних.

Размеры в мм: длина тела около 12, длина груди 4,1, длина переднего бедра 2,5, длина среднего бедра 2,25.

Замечание. Голова на отпечатке видна сзади, так что можно судить только о ее ширине, но не о длине. Поэтому на реконструкции (рис. 8, м) она показана условно.

Материал. Голотип.

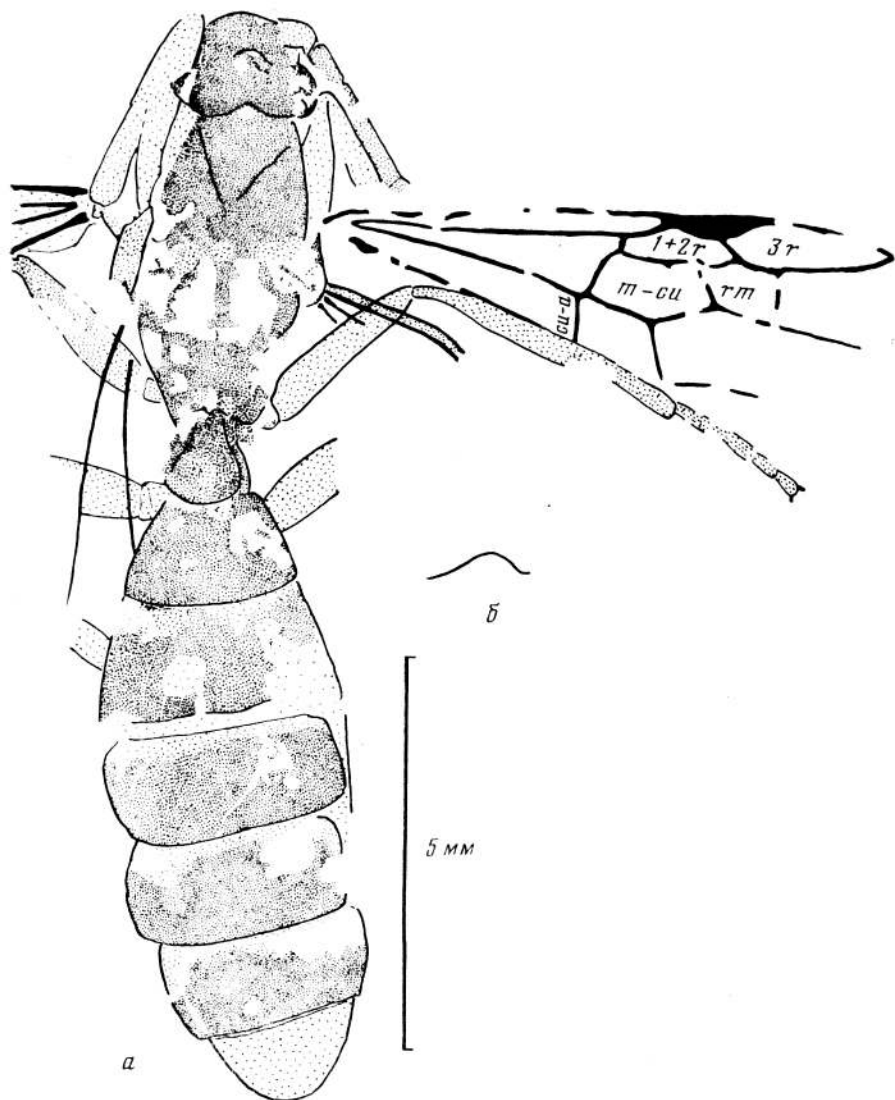


Рис. 7. *Poneropterus sphecoides* sp. nov.; голотип № 3901/157: а — общий вид; б — петиолюс в профиль; Магаданская обл., Тенькинский район, ручей Обещающий; сенноман, альская свита

Armaniidae обладают рядом черт, сближающих их со сколиоидами, и в то же время ряд особенностей их строения указывает на несомненную близость этой группы к муравьям. Весьма архаичным признаком является наличие свободного второго вертлуга на средних и задних ногах. Двучленистый вертлуг распространен среди Parasitica, но необычен для Aculeata. Среди современных Aculeata двучлениковый вертлуг имеется только у Vespidae, причем отчетливо прослеживается следующее направление редукции: первыми сливаются с бедрами вертлуги на задних ногах, затем на передних и в последнюю очередь — на средних. У Formicoidea и Scolioidea следы второго вертлуга, обнаруженные нами у представителей некоторых примитивных родов, никогда не видны на передних ногах и последними исчезают на задних.

Тенденция к образованию обособленного петиолюса довольно широко распространена у Scolioidea и отчетливый узелок возникает не только у формикоидов, но и параллельно в разных группах сколиоидов [3, 4]. Предпосылкой служит наличие вдавления на нижней поверхности брюшка между II и III стернитами, обеспечивающего наибольшую подвижность брюшка именно в этом сочленении, что характерно для сколиоидов.

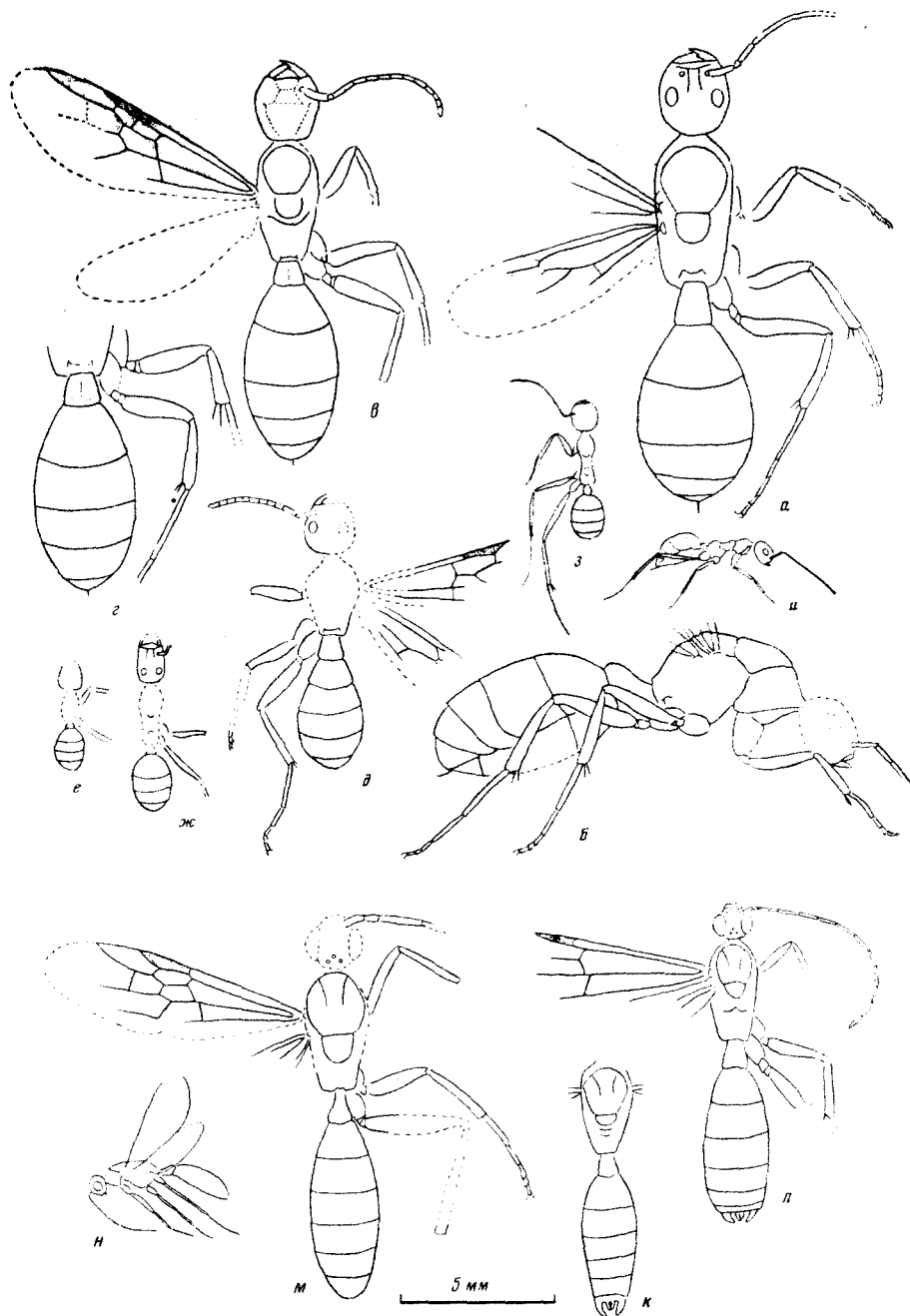


Рис. 8. Реконструкции меловых Formicoidea: а-и — самки; а-ж — семейство Armaniidae; а, б — *Armania robusta* sp. nov.; а — сверху, б — сбоку; в — *Pseudarmania rasnitsyni* sp. nov.; з — *P. aberrans* sp. nov.; д — *Armaniella curiosa* sp. nov.; Магаданская обл.; сеноман; е — *Dolichomyrma latipes* Dlussky [1]; ж — *D. longiceps* Dlussky [1]; Южный Казахстан; турон; з-и — семейство Sphecomyrmidae; з — *Cretomyrma arnoldii* Dlussky [1]; Таймыр; сантон; и — *Sphecomyrma freyi* Wilson et Brown [6]; США, Нью-Джерси; сантон, свита Мэготи; к-н — самцы; к-м — семейство Armaniidae; к — *Archaeorone kyzylzhatica* Dlussky [1]; Южный Казахстан; турон; л — *A. taylora* sp. nov.; м — *Poneropterus sphecooides* sp. nov.; Магаданская обл.; сеноман; н — семейство Sphecomyrmidae — *Palaeomyrmex zherichini* Dlussky [1]; Таймыр; сантон

Наиболее существенными отличиями Armaniidae, а также и Sphecomyrmidae от муравьев являются, на наш взгляд, строение мандибул и усиков самок. Как и у самцов, у самок верхнемеловых формикоидов первый членик усика (скапус) приблизительно равен третьему, а второй в три-четыре раза короче. Подобное строение усиков характерно для многих Aculeata, в том числе и большинства сколиоидов, но никогда не встречается у самок муравьев. В то же время оно явно исходно для муравьев, так

как характерно для самцов примитивных или рано специализированных родов. Возникновение коленчатых усиков наблюдается и в других группах Aculeata, причем часто можно построить довольно полные ряды рецессивных форм, что позволяет связать становление этого признака с биологией видов. В качестве показателя «коленчатости» мы использовали два индекса. Первый (ИК1) — это отношение длины скапуса к общей длине усика в процентах. Во многих случаях более информативным оказывается другой индекс (ИК2) — отношение расстояния от вершин усиков при определенном стандартном их положении (рис. 9) до переднего края головы к длине головы (АИ).

По этим трем индексам изученные Aculeata (50 видов из 37 родов) разбиваются на три довольно явственных группы. К первой (АИ=1,8–2,9, ИК1=10–25%, ИК2=0,9–2,1) относятся все первично-паразитические группы (сколиды, немки, одиночные бетилиды и др.) и одиночные осы, запасавшие довольно крупную добычу (дорожные осы, некоторые роющие осы). Ко второй группе (АИ=1,0–1,8, ИК1=17–35%, ИК2=0–0,8) относятся большинство изученных одиночных пчел, одиночные осы, запасавшие мелких насекомых, общественные осы и полусоциальная бетилида *Scleroderma Latreille*. К третьей группе относятся общественные пчелы (АИ=1,1–1,6, ИК1=30–40%, ИК2=–0,1–+0,1), немногие одиночные пчелы (*Halictus Latreille*) и муравьи, у которых имеются настоящие коленчатые усики.

У большинства паразитических Aculeata и одиночных ос, охотящихся за крупной добычей, основная функция усиков — локализация удаленных крупных объектов. Эта же функция (поиск самки) сохраняется как основная и у самцов полусоциальных и социальных перепончатокрылых. Лучшее всего ее выполнение обеспечивается длинными нитевидными усиками, позволяющими создать достаточно большую базу между обонятельными органами, расположенными на последних члениках, что обеспечивает возможность стереозффекта. Вытянутыми вперед нитевидными

усиками также хорошо издали ощущать объект или субстрат. Когда насекомые переходят к доставке в гнездо мелких порций добычи или тем более к истинной социальности, возникает необходимость контролировать при помощи антенн манипуляции мелкими объектами. Для этого необходимо, чтобы концы усиков сводились вблизи мандибул. Это может быть достигнуто двумя способами: общим укорочением антенн или удлинением первого членика при некотором укорочении остальных. При втором способе общая длина антенн может не уменьшаться, так что не теряются преимущества длинных антенн при локализации удаленных объектов. В чистом виде первый способ реализуется у *Scleroderma* (АИ=1,0, ИК1=17%, ИК2=0,6), а второй — у муравьев. Чаще всего происходит одновременно как некоторое удлинение скапуса, так и общее укорочение усика.

Полностью или почти полностью сохранились усики только у самок двух видов *Armaniidae*. У *Pseudarmania rasnitsyni* АИ=2,54, ИК1=15%, ИК2=1,57, а у *Armaniella curiosa* АИ=2,24, ИК1=17% и ИК2=1,12. Судя по сохра-

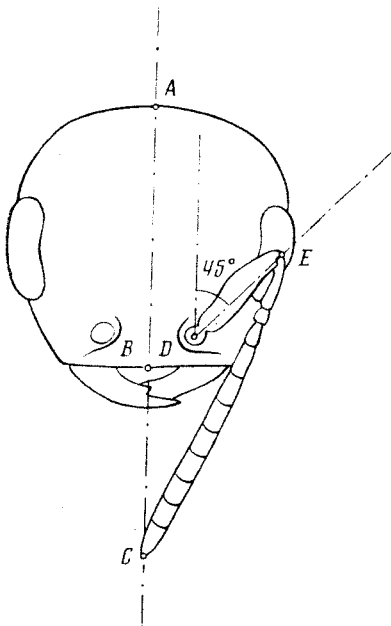


Рис. 9. Схема измерений для определения антеннальных индексов:

$$АИ = \frac{ДЕ + ЕС}{АВ};$$

$$ИК1 = \frac{ДЕ \times 100\%}{ДЕ + ЕС}; \quad ИК2 = \frac{ВС}{АВ}$$

жившимся фрагментам антенн у *Armania robusta* и *Dolichomygma longiceps*, индексы были примерно такими же. Относительная длина усика *Sphesomygma* еще больше (рис. 8, з, и, н). У *Sphesomygma freyi*, судя по рисунку в первоописании [6], $AI=3,76$, $IK1=19\%$ и $IK2=2,07$ (рис. 8, и). У *Cretomygma arnoldii* Dlussky [1] скапус не сохранился, но поскольку на куске смолы имеется отпечаток головы, а жгутик сохранился полностью, скапус может быть реконструирован (рис. 3, з). Если наша реконструкция верна, то $AI=3,33$, $IK1=18\%$, $IK2=1,94$. Приведенные цифры явственно указывают, что как *Armaniidae*, так и *Sphesomygma* могли быть либо паразитами, либо охотниками за крупной добычей. Имевшиеся у них антенны не позволяли контролировать манипуляции мелкими объектами, следовательно эти насекомые не могли переносить расплод или вступать в трофаллаксис с личинками, т. е. не могли быть истинно социальными насекомыми.

Узкие жвалы с двумя—четырьмя зубцами без жевательного края характерны для большинства одиночных *Aculeata*. Треугольные мандибулы с зазубренным жевательным краем возникают в тех группах, представители которых либо выгрызают ходы в твердом субстрате, либо делают сложные постройки. Несомненно, что и у муравьев изменение мандибул связано со сложной манипуляторной деятельностью, и в первую очередь — гнездостроительной. Ни *Armaniidae*, ни *Sphesomygma* не могли своими примитивными двузубыми мандибулами строить сколько-нибудь сложные гнезда и могли лишь использовать готовые полости в почве или древесине.

Э. Вильсон и его соавторы [6] полагали, что *Sphesomygma freyi* была социальным насекомым, на том основании, что обнаруженные особи — это бескрылые самки («рабочие»). Но это вряд ли является серьезным доводом в пользу социальности, так как бескрылые самки имеются у многих несоциальных сколоидов. Серьезным доводом в пользу социальности могло бы быть нахождение крылатых и бескрылых самок у одного вида, но таких находок пока нет. Точно так же вряд ли можно считать доказательством социальности *Sphesomygma* и *Armaniidae* наличие метаплевральных желез, которые кроме них имеются только у муравьев. Действительно, эти железы хорошо видны у *Cretomygma*, *Palaeomygma* и, судя по описанию, — у *Sphesomygma* [1, 6]. На отпечатке голотипа *Armania robusta* также над задними коксами видны структуры, которые с большой долей вероятности можно интерпретировать как резервуар и отверстие метаплевральной железы. Менее четко такая же структура видна и на отпечатке *Pseudarmania abertans*. Известно, что выделение этой железы у муравьев обладает антисептическим действием и служат для обеззараживания гнезда. Однако в равной степени предки муравьев могли использовать их для обеззараживания гнезда с расплодом при одиночном или полусоциальном образе жизни.

Согласно наиболее детальной и обоснованной гипотезе происхождения муравьев, предложенной Распицыным [4], с основными положениями которой я полностью согласен, в процессе перехода к истинной социальности предки муравьев должны были пройти следующие этапы:

1. Паразитизм, при котором самка парализует добычу и откладывает на нее яйцо.

2. Доставка самкой парализованной или убитой добычи в готовую полость в почве или древесине, где личинки самостоятельно поедали ее.

3. Примитивная социальность, или объединение нескольких самок (возможно, сестер) для совместного снабжения личинок добычей. На этой стадии гнезда еще не строятся, отсутствует разделение на яйцекладущих и бесполок самок, отсутствует трофаллаксис, а уход за потомством сводится к снабжению личинок пищей.

4. Истинная социальность. Имеются две формы самок, трофаллаксис (по крайней мере с личинками), облизывание яиц и личинок. Эти особенности наблюдаются у всех, даже самых примитивных рецентных муравьев.

Строение мандибул *Armaniidae* и *Sphesomygma* указывает, что эти насекомые не строили настоящих гнезд и могли использовать только готовые полости. Строение усиков указывает на то, что они не могли

манипулировать мелкими объектами, т. е. ухаживать за яйцами и молодыми личинками, добывать мелкую добычу и т. д. Маловероятно и наличие трофаллаксиса между имаго и личинками. Таким образом, они могли быть либо паразитами, либо самки добывали и доставляли личинкам крупную добычу. Однако первое представляется маловероятным, поскольку наличие метаплевральных желез скорее всего связано с наличием гнезда. Таким образом, на основании морфологических данных можно предполагать, что верхнемеловые формикоиды охотились на довольно крупную добычу и доставляли ее в гнезда, в качестве которых использовали готовые полости в почве или мертвой древесине. Весьма возможно, что в пределах этих групп возникла примитивная социальность. Однако истинной социальности, для которой характерны контакты с расплодом, у них не могло быть.

В отложениях из сеномана Магаданской обл. формикоиды составляли 1,1% от общего числа отпечатков (13 из 1200), а в туроне Южного Казахстана — 0,95% (5 из 526). Сеноманские *Agmatidae* имели приблизительно одинаковые и довольно крупные (9–15 мм) размеры, а в туронских отложениях Южного Казахстана найдены как мелкие (3–5 мм), так и очень крупные (до 20 мм) формы. Видимо, это объясняет отсутствие формикоидов в ископаемых смолах Таймыра, относящихся к сеноману, так как в них встречаются почти исключительно мелкие насекомые, размеры которых не превышают 2–3 мм [2]. Появление в больших количествах мелких формикоидов, видимо, и обусловило их захоронение в более поздних смолах Таймыра (копьяк–сантон) и Северной Америки (сантон или кампан).

ЛИТЕРАТУРА

1. Длусский Г. М. Надсемейство Formicoidea. — В кн.: Расницын А. П. Вышние перепончатокрылые мезозоя. Тр. палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1975, т. 147, с. 114–122.
2. Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1978, т. 165, 200 с.
3. Расницын А. П. Вышние перепончатокрылые мезозоя. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1975, т. 147, 134 с.
4. Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1980, т. 174, 192 с.
5. Taylor R. W. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. — Science, 1978, v. 201, p. 979–985.
6. Wilson E. O., Carpenter F. M., Brown W. L. The first mesozoic ant with the description of new subfamily. — Psyche, 1967, v. 74, p. 1–19.

Московский государственный
университет

Поступила в редакцию
29.IV.1987