

1967

RECORDED  
IN ANTBIS

FREE COPY

[19 May 1967]

Ants of the genus *Formica* from Baltic amber

УДК 565.796

Г. М. ДЛУССКИЙ

МУРАВЬИ РОДА *FORMICA* ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

До настоящего времени из Балтийского янтаря было известно пять видов, относящихся к роду *Formica*. Один из них, *F. florii* был описан Майром (Maug, 1868), а остальные Вилером (Wheeler, 1915) в монографии о муравьях балтийского янтаря. Автором была обработана часть коллекций янтаря, хранящихся в Палеонтологическом институте АН СССР. Среди просмотренного материала оказался ряд новых видов муравьев, в том числе четыре вида, относящихся к роду *Formica*. Один из них — *F. protoformicoides* — представляет наибольший интерес, так как он сочетает в себе черты наиболее примитивных морфологически представителей родов *Formica*, *Protoformica* и *Cataglyphis*, и, по-видимому, является морфологическим прототипом трибы *Formicini*. Полученные данные позволяют дать более полный обзор рода, чем это мог сделать Вилер в своей монографии.

Таблица для определения видов рода *Formica* балтийского янтаря по рабочим.

- 1 (2) Нижнечелюстные щупики удлинненные, достигают затылочного отверстия, длина четвертого членика в 1,5 раза больше пятого (рис. 2e), членики жгутика усика укороченные (рис. 2ж). Грудь, конечности и нижняя сторона головы без отстоящих волосков. Длина около 4 мм. *F.* (*Protoformica*) *protoformicoides*, sp. nov.
- 2 (1) Нижнечелюстные щупики не достигают затылочного отверстия, четвертый и пятый членики их приблизительно равны (рис. 2g); членики жгутика усика удлинненные.
- 3 (4) Все тело, в том числе ноги и рукоять усика в обильных отстоящих волосках. Рукоять усика прямая даже при основании. Длина 3,5—4,5 мм. *F.* (? *Serviformica*) *horrida* Wheeler, 1915.
- 4 (3) Ноги и рукояти усиков, а часто также и грудь без отстоящих волосков. Рукоять усика слегка изогнута (рис. 1 a—e).
- 5 (6) Отстоящие волоски имеются только на вершине брюшка. Нижнечелюстные щупики короткие, достигают лишь середины расстояния от рта до затылочного отверстия. Брюшко в обильных прилежащих волосках. Длина 9 мм. *F.* (*F.*) *clymene* Wheeler, 1915.
- 6 (5) Отстоящие волоски имеются, по крайней мере, на всей поверхности брюшка на верхней стороне головы и на коках.
- 7 (8) Грудь удлинненная, с глубокой и широкой седловидной выемкой между средне-спинкой и эпинотумом (рис. 1, z), как у *Prenolepis*. Грудь с многочисленными отстоящими волосками. Длина 7,5 мм. *F.* (? *Serviformica*) *strangulata* Wheeler, 1915.
- 8 (7) Грудь плотная или слегка растянутая, но не в такой степени, как у предыдущего вида. Давление между среднеспинкой и эпинотумом узкое и глубокое (рис. 1, a, б).
- 9 (10) Крупные, длина тела около 10 мм. Телосложение плотное, как у *Formica* s. str. Эпинотум в профиль округлый. Все тело (кроме конечностей) в обильных отстоящих волосках. Нижнечелюстные щупики короткие, достигают лишь середины расстояния от рта до затылочного отверстия. Прилежащее опушение обильное. *F.* (*F.*) *phaethusa* Wheeler, 1915.
- 10 (9) Мельче, длина тела 4,5—7 мм. На верхней стороне головы лишь редкие отстоящие волоски (одна пара на лбу, одна или несколько пар в районе глазков и несколько пар на наличнике). На тораксе отстоящие волоски имеются только на переднеспинке. Нижнечелюстные щупики заходят за середину расстояния от рта до затылочного отверстия.

- 11(12) Прилежащее опушение обильное: на брюшке длина прилежащих волосков во много раз больше расстояния между ними. Тело матовое. Эпинотум в профиль угловатый . . . . . F. (*Serviformica*) *flori* Mayr, 1868
- 12(14) Прилежащее опушение редкое: на брюшке длина прилежащих волосков равна или меньше расстояния между ними. Тело блестящее. Эпинотум в профиль округлый . . . . . 13
- 13(14) На нижней стороне головы имеется пара отстоящих волосков. Наверху груди отстоящих волосков нет. Между передне- и среднеспинкой в профиль заметно отчетливое вдавление (рис. 1, а) . . . . . F. (*Serviformica*) *baltica*, sp. nov.
- 14(13) На нижней стороне головы отстоящих волосков нет. На переднеспинке имеются три пары отстоящих волосков. Углубление между передне- и среднеспинкой почти незаметно (рис. 1, б) . . . . . F. (*Serviformica*) *antiqua*, sp. nov.

## Род *Formica* Linnaeus, 1758

### Подрод *Serviformica* Forel, 1913

#### *Formica* (*Serviformica*) *baltica* Dlussky, sp. nov.

Г о л о т и п — ПИН, № 364/407; балтийский янтарь.

О п и с а н и е (рис. 1, а). Рабочий. Телосложение плотное. Голова с округленным затылочным краем, длина ее несколько больше ширины. Наличник со слегка приостренным передним краем и с килем. Лобная площадка явственная. Глаза крупные. Рукоять усика больше длины головы без жвал. Членики жгутика усика удлиненные, первый членик наиболее длинный, он в 1,2 раза больше второго или третьего, которые равны между собой; длина первого членика в 2,4 раза больше его ширины, а второго и третьего — в 2 раза. Среднегрудь в профиль резко отделена от переднегруды и поднимается над ней выступающим углом. Эпинотум в профиль округленный, его основная поверхность приблизительно равна покатой. Чешуйка толстая: ее передняя поверхность выпуклая, а задняя — плоская; верхний край ее без гребня, если смотреть сзади — округленный. Все тело, кроме брюшка, покрыто тонкой поверхностной скульптурой; брюшко гладкое, только с волосковыми точками. Структура лобной площадки не видна.

Отстоящие волоски на голове имеются в районе глазков (одна пара), на лбу (одна пара), на наличнике (четыре пары) и на нижней стороне головы (одна пара). На передних бедрах вдоль внутреннего края имеется ряд из 3—4 волосков, средние и задние бедра без отстоящих волосков. На всех голених отстоящих волосков нет, но имеются пики вдоль внутреннего края. Грудь и чешуйка без отстоящих волосков. На брюшке редкие отстоящие волоски имеются по всей поверхности тергитов и на всех стернитах. Покатая поверхность первого тергита без отстоящих волосков.

Прилежащее опушение головы, груди и конечностей мелкое и тонкое, но довольно обильное. На брюшке прилежащее опушение редкое: длина волосков равна или меньше расстояния между ними.

Р а з м е р ы, мм голотипа № 364/407: длина тела 5,5; длина груди 2,1; длина головы без жвал 1,5.

С р а в н е н и е. По строению головы и груди и пропорциям усиков (групповые признаки) F. (S.) *baltica* очень сходна с современной F. (S.) *gagates* Latr., стоящей особняком в подроде *Serviformica*, однако характером хетотоксии и прилежащего опушения (видовые признаки) и значительно более мелкими размерами ископаемые виды хорошо отличаются от нее.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Балтийский янтарь.

М а т е р и а л. Голотип и экз. № 364/366. Второй экземпляр интересен тем, что в челюстях он держит голову *Camponotus* sp.

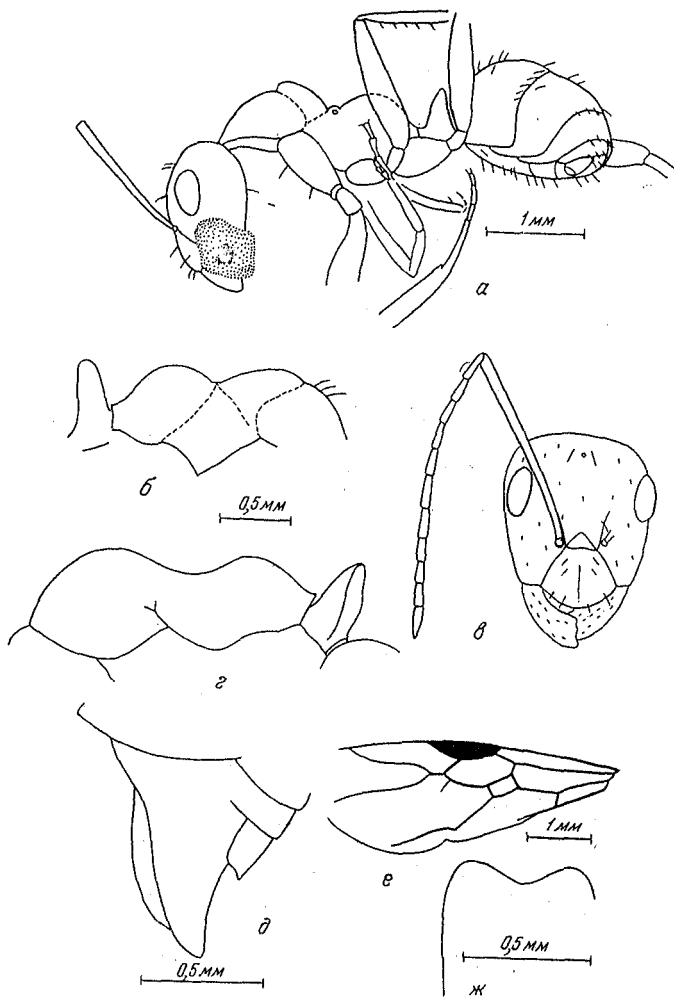


Рис. 1. Представители рода *Formica*: а — *F. (Serviformica) baltica* sp. nov.; голотип № 364/407, рабочий; б, в — *F. (Serviformica) antiqua* sp. nov.; голотип 364/419, рабочий (б — грудь и чешуйка в профиль, в — голова сверху); г — *F. (?Serviformica) strangulata* Wheeler, грудь и чешуйка в профиль; д — ж — *F. (?Serviformica) parvula* sp. nov., голотип № 364/414, самец (д — гениталии; е — переднее крыло; ж — чешуйка спереди)

*Formica (Serviformica) antiqua* Dlussky, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 364/419; балтийский янтарь.

Описание (рис. 1, б, в). Рабочий. Строение головы и усиков как у *F. (S.) baltica*. Грудь плотная, но в отличие от *F. baltica* среднеспинка в профиль сильно округленная. Чешуйка в профиль также более округленная и не столь резко сужается к вершине.

Отстоящие волоски наверху головы, как у *F. (S.) baltica*. На переднегруди имеются три пары отстоящих волосков. На нижней стороне головы отстоящих волосков нет. Не только передние, но и средние бедра с рядом отстоящих волосков на внутреннем крае. На внутренней поверхности задних бедер имеется один волосок при основании. На брюшке хето-

гоксия более обильная, чем у *F. (S.) baltica*. Прилежащее опушение, как у *F. (S.) baltica*.

Размеры, мм голотипа № 364/419: длина груди 1,75; длина головы без жвала 1,17; ширина головы под глазами 1,10; длина рукоятки усика 1,45.

Сравнение. Вид очень близок к описанной выше *F. (S.) baltica*, отличается от нее формой среднеспинки и расположением отстоящих волосков. Он, как и предыдущий вид, относится к группе *F. (S.) gagates*.

Замечания. Группа *F. (S.) gagates*, представленная в настоящее время только одним видом, в прошлом, по-видимому, была разнообразной и насчитывала несколько видов.

Геологическое и географическое распространение. Балтийский янтарь.

Материал. Голотип. Почти все тело покрыто тонкой желтоватой пленкой, так что скульптуру тела рассмотреть невозможно.

#### *Formica* (?*Serviformica*) *parvula* Dlussky, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 364/414; балтийский янтарь.

Описание (рис. 1, *д* — *ж*). Самец. Чешуйка в профиль толстая, ее верхний край с широкой округленной выемкой. Форма брюшка, строение гениталиев и жилкование крыльев ничем не отличаются от современных представителей подрода *Serviformica*. Все тело покрыто обильными микроскопическими прилежащими волосками. Отстоящие волоски имеются только на стернитах брюшка и на гениталиях.

Размеры. Длина заднего бедра 0,84 мм.

Сравнение. Отсутствием отстоящих волосков на верхней стороне брюшка новый вид отличается от всех известных видов группы *F. (S.) fusca* и походит по этому признаку на современных представителей группы *F. (S.) fusca* (*Coptoformica*) *pressilabris*. Однако сказать что-либо определенное можно будет только после нахождения более сохранного экземпляра.

Замечания. До сих пор был известен самец только одного из ископаемых видов рода — *F. (S.) flori* Maug., который очень похож на самца современной *F. (S.) lemni* Bondr. (Yarrow, 1954). Из всех современных представителей группы *F. (S.) fusca* наименее развитой хетотаксией обладает *F. (S.) fusca* L., но даже у этого вида имеются отстоящие волоски на заднем крае двух — трех последних тергитов. У остальных видов, в том числе и у *F. (S.) lemni*, имеются многочисленные отстоящие волоски на верхнем крае чешуйки.

Судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов *F.*, (?*S.*) *parvula* должен быть самцом вида, рабочие которого имеют чрезвычайно скудное отстоящее опушение и длину тела порядка 4—7 мм, т. е. мелкие для *Formica*.

Геологическое и географическое распространение. Балтийский янтарь.

Материал. Голотип. Экземпляр плохой сохранности: имеются брюшко с гениталиями, петиолюс, левая пара крыльев, средние и задние ноги.

#### Подрод *Protoformica* Dlussky, subgen. nov.

Типовой вид — *F. (Protoformica) proformicoides* sp. nov., балтийский янтарь.

Описание (рис. 2). Рабочий. Голова удлинненная, затылочный край без выемки. Передний край наличника без вырезки. Рукоятка усика не длинная, выдается за затылочный край головы на  $\frac{1}{3}$ . Членики жгутика усика укороченные (рис. 2, *к*). Нижнечелюстные щупики удлинненные

(рис. 2, е), достигают затылочного края, причем четвертый членик в 1,5 раза больше пятого. Вершинный и предвершинный зубцы жвал удлинены и частично слиты, но вершинный зубец почти вдвое больше предвершинного (рис. 2, в). Лобная площадка отчетливая. Лобные валики расходящиеся (рис. 2, б). Грудь стройная и имеет типичное для *Formica* строение (рис. 2, а). Макрохеты на переднем крае наличника и на ментуме отсутствуют. Дыхальца эпинотума округлые.

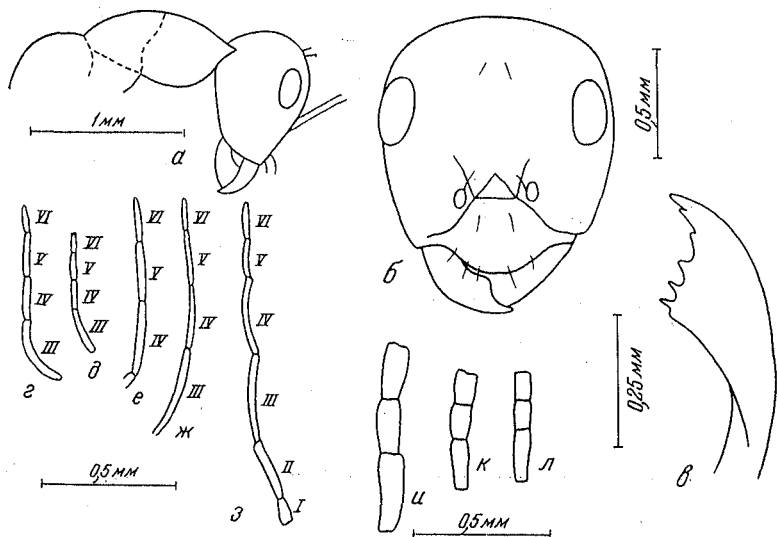


Рис. 2. Некоторые виды трибы Formicini: а — в, е, ж — *Formica* (*Protoformica*) *proformicoides* sp. nov., голотип № 364/374, рабочий (а — голова и грудь в профиле; б — голова сверху; в — мандибула; г — нижнечелюстные щупики; ж — первые три членика жгутика усика); д, и — *Formica* (*Serviformica*) *fusca* Linnaeus (д — нижнечелюстной щупик; и — первые три членика жгутика усика); е, л — *Protoformica* *erinotalis* Kurnetsov — Ugamskij (е — нижнечелюстной щупик; л — первые три членика жгутика усика); ж — *Cataglyphis pallida* Mayr, нижнечелюстной щупик; з — *Cataglyphis flavigastrea* Karaw., нижнечелюстной щупик (римскими цифрами обозначены порядковые номера члеников)

Видовой состав. Только типовой вид из балтийского янтаря.

Сравнение. Отличается от всех подродов рода *Formica* удлинёнными нижнечелюстными щупиками, четвертый членик которых в 1,5 раза больше пятого и, кроме того, удлинёнными вершинными и предвершинными зубцами жвал.

Замечания. По целому ряду признаков *Protoformica* занимает промежуточное положение между *Formica*, *Proformica* и *Cataglyphis*. Строение жвал, например, у них промежуточное между *Formica*, у которых вершинные зубцы лишь немного увеличены, и *Proformica* и *Cataglyphis*, у которых вершинный зубец значительно превосходит по длине все остальные. Жгутик усика *Protoformica* (рис. 2, ж) имеет такое же строение, как у *Proformica* (рис. 2, л), а не как у большинства видов *Formica* (рис. 2, и), приближаясь лишь к неарктическим видам из группы *F. neogagates* Em. Нижнечелюстные щупики *Protoformica* (рис. 2, е) очень похожи на щупики примитивных *Cataglyphis* (рис. 2, ж), хотя у последних они более удлинённые. У специализированных *Cataglyphis* (рис. 2, з) щупики еще более удлинённые и четвертый членик их вдвое больше пятого.

У всех видов *Formica* (рис. 2, *г*) и *Proformica*<sup>1</sup> (рис. 2, *д*) нижнечелюстные щупики, как правило, не достигают затылочного отверстия и четвертый членик их приблизительно равен пятому.

Все эти морфологические особенности нового подрода позволяют сделать предположение, что он является морфологическим прототипом трибы *Formicini*. Действительно, в роде *Formica* мы имеем тенденцию к укорачиванию нижнечелюстных щупиков, крайнюю степень которой мы видим на примере современной группы *F. (Coptoformica) pressilabris* и ископаемых *F. clymene* и *F. pfaethusa*, относящихся, по-видимому, к подроду *Formica* s. str. У *Cataglyphis*, напротив, имеется явно выраженная тенденция к удлинению и специализации этого органа, достигающая крайней степени у наиболее специализированных представителей. В то же время строение нижнечелюстных щупиков наиболее примитивных морфологически групп обоих родов (подрод *Serviformica* рода *Formica*, примитивные *Cataglyphis*, например *C. pallida* Mayr) наиболее близко к *Protoformica*. Несомненно также, что такие признаки, как наличие выемки на затылочном крае у *Coptoformica* и *Rossumyrmex*, исчезновение швов лобной площадки у *Proformica*, укорочение (у *Rossumyrmex*) и значительное удлинение (у ряда *Cataglyphis* и *Neoformica*) рукоятки усика, увеличение конечного зубца жвал у *Protoformica* или утрата зубцов у *Rossumyrmex* и *Polyergus*, удлинение груди у *Cataglyphis* и т. д. — явления вторичные и вызваны специализацией этих групп.

Не следует, конечно, считать, что *Protoformica* были прямыми предками современных *Formicini*, так как в янтаре одновременно с ними найдены и весьма специализированные формы типа *F. (F.) clymene*, *F. (F.) pfaethusa* или *Cataglyphis constrictus*<sup>2</sup>.

#### *Formica (Protoformica) proformicoides* Dlussky, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 364/371; балтийский янтарь.

Описание (рис. 2, *а—в, е, ж*). Рабочий. Длина головы несколько больше ширины, бока округленные. Длина рукоятки усика несколько больше длины головы без жвал. Членики жгутика короткие и утолщенные; длина первого в 1,5 раза больше второго и в 2,8 раза больше своей ширины, длина второго и третьего, которые равны между собой, в 1,8 раза больше ширины. Передний край наличника поврежден, так что форму его разглядеть трудно, но выемки на нем нет. Соотношение последних члеников нижнечелюстных щупиков — IV : V : VI = 1,5 : 1 : 1.

Грудь стройная. Между передне- и среднеспинкой вдавление незаметно. Эпинотум в профиль округленный, его основная поверхность короче покатой (рис. 2, *а*). Чешуйка и тергиты брюшка не видны.

Верхняя сторона головы гладкая и блестящая, без заметной скульптуры и прилежащего опушения. Жвалы с тонкими продольными морщинками. Ноги с тонкой поверхностной скульптурой. Скульптура груди и брюшка не видна.

Отстоящие волоски имеются на голове — на лбу (одна пара), в районе глазков (одна пара) и на наличнике (одна пара у основания и ряд тонких волосков вдоль переднего края). Грудь, нижняя сторона головы и конечности без отстоящих волосков. На внутренней стороне голени имеются короткие толстые шипики, но они не образуют полного ряда и на средних

<sup>1</sup> Исключение представляет *Proformica deserti* K.-Ug., которую, по-видимому, следует выделять в самостоятельный род или относить к роду *Cataglyphis*.

<sup>2</sup> Если судить по рисунку в монографии Вилера (Wheeler, 1915), то *Formica constricta*, описанная Майром (Mayr, 1868) как *Camponotus constrictus*, должна быть отнесена к роду *Cataglyphis*.

и задних голенях имеются только на вершине. На последних стернитах брюшка также видны отстоящие волоски.

Размеры, мм голотипа № 364/371: длина груди 1,5; длина головы без жвал 1,05; ширина головы под глазами 0,96.

Геологическое и географическое распространение. Балтийский янтарь.

Материал. Голотип. Голова и конечности видны отчетливо, грудь покрыта тонкой белой пленкой, не позволяющей рассмотреть скульптуру и прилежащее опушение, чешуйка, все тергиты и первые стерниты брюшка не видны.

\* \* \*

Таким образом, можно видеть, что третичная фауна рода *Formica* была довольно разнообразной. Несомненно, что изучена она очень неполно. На это указывает хотя бы тот факт, что, несмотря на то, что мирмекологами было обнаружено и изучено более тысячи экземпляров *Formica*, в подавляющем большинстве (1310 экз.), по данным Вилера (Wheeler, 1915), это была *F. (S.) flogi*, тогда как остальные виды найдены лишь в количестве одного — двух экземпляров.

Мы попытались изобразить наши представления о филогенетических связях в трибе *Formicini*, и, в частности, в роде *Formica*, и определить место третичных видов, найденных в балтийском янтаре, в этой системе (рис. 3).

Триба *Formicini* состоит из пяти современных и одного ископаемого рода. Три из них (современные паразитические роды *Polyergus* и *Rossomyrmex* и найденный в балтийском янтаре *Glaphyromyrmex*, представленный одним видом — *G. oligosenicus* Wh.) настолько сильно уклоняются от общего типа, что пока трудно представить себе их филогенетические связи. Другие три рода (*Formica*, *Proformica* и *Cataglyphis*) образуют более или менее компактную группу. В пределах этой группы наиболее специализированным является род *Cataglyphis*. По всей вероятности, эта специализация произошла в связи с переходом к существованию в аридных условиях. В настоящее время все виды рода — типичные обитатели степей, полупустынь и пустынь Европы, Азии и Африки. Стройное тело и удлиненные конечности позволяют этим муравьям быстро передвигаться (это одни из наиболее быстро бегающих насекомых) и покрывать большие расстояния в поисках пищи. Благодаря макрохетам на переднем крае наличника и на ментуме и удлиненным нижнечелюстным щупикам они могут рыть ходы в сухой сыпучей почве. Видимо, этот род отделился от общего ствола первым (1)<sup>3</sup>. В балтийском янтаре был обнаружен довольно специализированный представитель этого рода — *C. constrictus* Mayr.

Отделение рода *Proformica* (2) также связано с переходом к обитанию в аридных условиях. Современные *Proformica* — это обитатели степей и полупустынь. Как и виды рода *Cataglyphis* — это очень подвижные насекомые, но специализация их не шла так далеко, как у этого рода. Характерной особенностью большинства видов *Proformica* является наличие касты «медовых бочек» — крупных рабочих, в которых хранятся запасы пищи, позволяющие этим муравьям пережить в гнездах неблагоприятные условия.

Как уже говорилось выше, наиболее примитивным подродом рода *Formica* является *Protoformica*. Он же, видимо, является и самым древним подродом. Уже после обособления этого подрода у остальных *Formica*

<sup>3</sup> Цифры в скобках соответствуют цифрам на рис. 3.

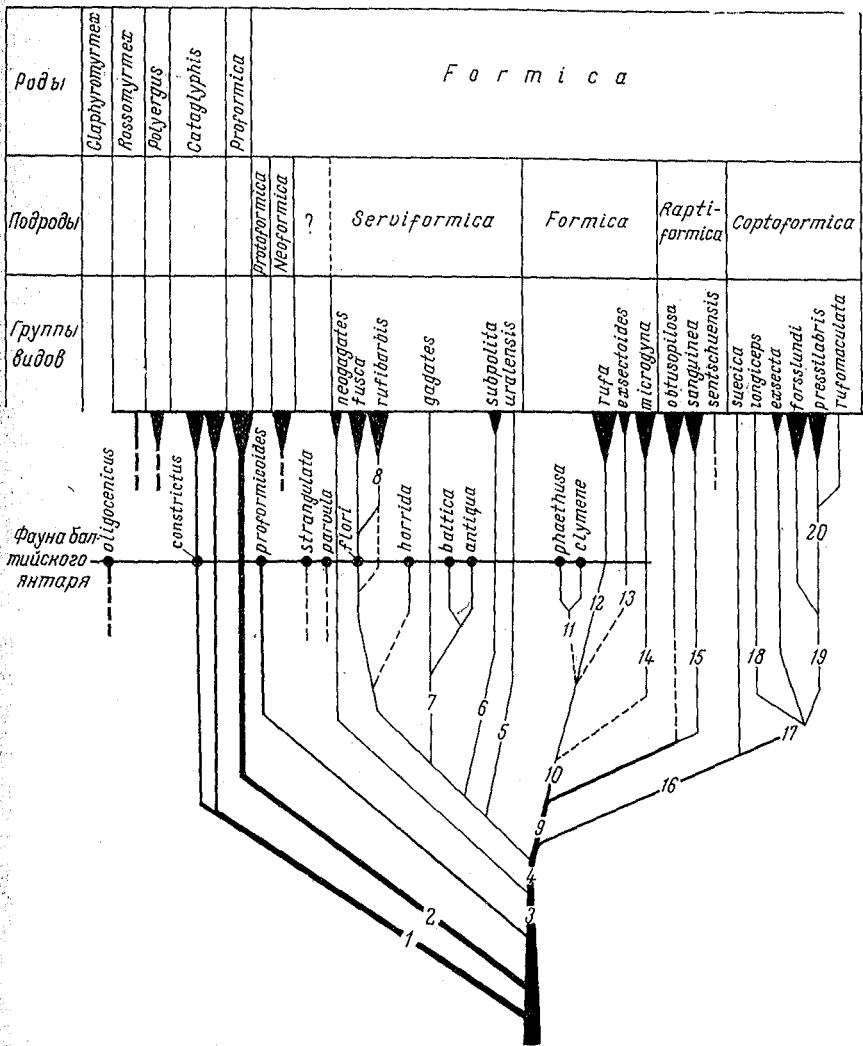


Рис. 3. Схема филогенетических отношений в трибе Formicini

произошло укорачивание нижнечелюстных щупиков (3) и удлинение члеников жгутика усика (4). Возник подрод *Serviformica*. До настоящего времени этот подрод считался самым древним и примитивным в роде *Formica*, а *F. (S.) fusca* L. — морфологическим прототипом трибы Formicini (Wheeler, 1910 и др.).

Еще до третичного периода в пределах этого подрода обособилось несколько групп видов. У предков *F. (S.) uralensis* Ruzs. появился полиморфизм рабочих и усложнился инстинкт гнездостроения: эти муравьи стали строить гнезда из растительных остатков (5). Независимо возник полиморфизм и в неарктической группе *F. (S.) subpolita*. Для видов группы *F. (C.) gagates* характерны усики с сильно удлиненными члениками жгутика усика, длина их вдвое больше ширины (7). В балтийском янтаре эта группа представлена двумя видами — *F. (S.) baltica* sp. nov. и *F. antiqua* sp. nov.

Вилер (Wheeler, 1910) писал, что обычная в балтийском янтаре *F. (S.) flori* Mayr не отличима от современной *F. (S.) fusca*. Однако при



этом он имел в виду *F. (S.) fusca* в очень широком смысле, включая не только близкие виды, которые были описаны позднее, но и некоторые виды, относящиеся к другим группам (например, *F. (S.) cunicularia* Latr или *F. (S.) japonica* Motsch), которые этот автор считал вариантами *F. (S.) fusca*. Дж. Ярроу (Yarrow, 1954), изучив самца *F. (S.) flori*, пришел к выводу, что он гораздо ближе стоит к *F. (S.) lemani* Bondr., чем к *F. (S.) fusca*. К сожалению, сейчас уже невозможно ознакомиться с огромной серией 1310 экз., хранившейся в Кенигсбергском музее и изученной Вилером. Весьма возможно, что это был не один, а группа видов. Во всяком случае, *F. (S.) flori* следует считать не прямым предком *F. (S.) fusca* s. str., а в лучшем случае предком обширной и трудно различимой группы *F. (S.) fusca*, насчитывающей в настоящее время не менее шести видов, а, возможно, также и группы *F. (S.) rufibarbis*, обособившейся совсем недавно (8).

*F. horrida* Wh. Вилер считал близкой к современной *F. (S.) cinerea* Mayr., но этот вывод он делал на том основании, что у *F. horrida*, как и у *F. (S.) cinerea*, чрезвычайно сильно развито отстоящее опушение. Однако этот признак нельзя в данном случае принимать во внимание, так как виды с таким отстоящим опушением появились, очевидно, независимо и имеются почти во всех под родах. Во всяком случае у *Formica* хетотаксия является лишь видовым признаком и не может быть использована для филогенетических построений.

Приблизительно одновременно из подрода *Serviformica* выделились подроды *Formica* + *Raptiformica* (9) и *Coptoformica* (16). Для них характерно появление временного социального паразитизма, который ведет к морфологическим изменениям в строении самок: уменьшаются их относительные размеры, в первую очередь, размеры груди и брюшка. У *Coptoformica*, кроме того, наблюдается появление выемки на затылочном крае головы и тенденция к дальнейшему укорачиванию нижнечелюстных щупиков, а у подрода *Formica* + *Raptiformica* — появление полиморфизма рабочих. Вскоре произошло разделение последнего на подроды *Formica* (10) и *Raptiformica*. Самцы видов подрода *Formica* (в подавляющем большинстве) утратили зубчики на жевательном крае мандибулы. В этом подроде развились сложные строительные инстинкты: гнезда этих муравьев, наряду с гнездами тропических *Atta*, считаются самыми сложными гнездами у муравьев вообще. В одной (может быть, в двух) из групп *Raptiformica* возникла сложная форма социального паразитизма — так называемое «рабовладение» (15).

Подрод *Formica* распадается на четыре группы. Для группы *F. (F.) exsectoides* характерно наличие выемки на затылочном крае головы (13). У видов группы *F. (F.) microgyna* временный социальный паразитизм привел к тому, что самки стали мельче крупных рабочих (14). В наиболее обширной группе *F. (F.) rufa* (12) сильнее, чем у всех остальных, развиты гнездостроительные инстинкты и полиморфизм рабочих. Вилер (Wheeler, 1915) обнаружил два ископаемых вида этого подрода — *F. (F.) clymene* Wh. и *F. (F.) phaethusa* Wh., которые он сближал с современными видами группы *F. (F.) rufa*, в частности, последний вид с *F. (F.) truncatum* F. Однако наличие укороченных нижнечелюстных щупиков у этих видов (как у некоторых современных *Coptoformica*) заставляет относить эти виды к подроду *Formica* лишь в качестве самостоятельно уклоняющейся группы.

В подроде *Coptoformica* можно выделить следующие этапы морфологической эволюции: выемка на затылочном крае становится глубже, а затылочные углы головы острее (17); голова самок удлиняется (18); самки, в связи с временным социальным паразитизмом становятся не крупнее

бочих (19); нижнечелюстные щупики сильно укорачиваются, а отходящие волоски редуцируются почти на всем теле (20).

Подродовую принадлежность и филогенетические связи *F. strangulata* и *F. parvula* sp. nov., найденных в балтийском янтаре, пока твердо установить не представляется возможным.

Таким образом, можно видеть, что янтарная фауна трибы Formicini представлена довольно специализированными формами, хотя и сохранилась примитивная *F. (P.) proformicoides* sp. nov. Единственный вид, который можно считать непосредственным предком современных видов, а именно группы *F. (S.) fusca* — *F. (S.) flori* Mayr. Все остальные виды представляют, видимо, боковые ветви эволюции.

До сих пор не обнаружено в балтийском янтаре представителей, которые можно было бы отнести к под родам Raptiformica и Coptoformica. Относительно первого подрода это не удивительно, так как центр разнообразия и, видимо, происхождения этого подрода находится вNearктике, и в Палеарктике, он представлен всего двумя видами, один из которых — *(R.) sanguinea* Latr. — очень близок к североамериканской *F. (R.) subopacata* Em. Что же касается второго подрода, то его представители обитают только в Палеарктике, имея два центра разнообразия — в Северной Европе и Монголии, так что нахождение Coptoformica в балтийском янтаре весьма вероятно.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Mayr G. 1863. Die Ameisen des baltischen Bernsteins. Beitr. Z. Naturkunde Preuss., heraus gegeben v. d. physik.-ökonomisch. Gesellsch. z. Königsberg, Bd. 1, S. 1—102.
- Heeler W. M. 1940. Ants, their structure, development and behavior. Columbia Univ. Press, New York, p. 1—663.
- Heeler W. M. 1945. The ants of the Baltic. Amber. Schrift. physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. (1944); S. 1—142.
- Arrow J. H. H. 1954. The British Ants allied to *Formica fusca* L. (Hymen., Formicidae). Trans. Soc. Brit. Entomol., vol. 11, No. 11, p. 229—244.

Институт морфологии животных  
им. А. Н. Северцова

Статья поступила в редакцию  
3 III 1965