

#4144

УДК 595.796

© 1994 г. А. Г. РАДЧЕНКО

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РОДА MYRMICA (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ЕВРАЗИИ. СООБЩЕНИЕ 1

Дан общий обзор рода *Myrmica* Евразии, выделено восемь групп видов: *rubra* (11 видов), *rugosa* (семь), *scabrinodis* (16), *lobicornis* (18), *schencki* (четыре), *luteola* (один), *arnoldii* (два), *ritae* (пять видов). Приведена зоогеографическая характеристика и рассмотрены вопросы филогении рода.

Многие виды рода *Myrmica* Latreille входят в число наиболее обычных представителей мирмекофауны Голарктики. Большая часть из них экологически связана с гумидными районами — лесами, лугами (в том числе и горными), есть ряд гемиксерофильных степных видов, но настоящие пустынные или полупустынные обитатели в этом роде отсутствуют. Некоторые виды проникают далеко на север — вплоть до лесотундры, встречаются они также в горных тундрах. Максимальные высоты распространения отмечены на Памире (до 3600 м) и в Тибете (до 4500—4800 м). Несколько видов по горам проникают далеко на юг, заходя в Ориентальную область (до Южной Бирмы).

Подавляющее большинство мирмик — хищники-стратобионты, гнезда сооружают в земле либо в кочках, в том числе моховых, часто под камнями, в древесных остатках, реже — в подстилке. Население гнезд сравнительно невелико, чаще немногим более 500 рабочих, реже — до нескольких тысяч.

К настоящему времени описано около 180 видовых и инфравидовых форм мирмик, в том числе более 40 — из Северной Америки. В это число входят лишь виды, достоверно относящиеся к роду *Myrmica*. Кроме того, старыми авторами (до 70-х гг. XIX в.) описано и помещено в род *Myrmica* около 50 видов, родовая принадлежность которых неясна (Emery, 1921). Несмотря на описание столь большого количества форм и обилие этих муравьев в фауне Голарктики, полной ревизии рода проведено не было.

Первыми крупными работами, где среди прочих рассматривался род *Myrmica* в отдельных районах Европы, были труды Ниландера (Nylander, 1846), Майра (Maug, 1855, 1861), Фореля (Forel, 1874), Андре (Andre, 1881). Первой ревизией палеарктической фауны была работа Эмери (Emery, 1908). Впоследствии попытки ревизий и обзоров *Myrmica* в различных регионах были предприняты многими авторами (Forel, 1915; Bondroit, 1918, 1919; Finzi, 1926; Santschi, 1931; Arnoldi, 1934; Stitz, 1939). Последним достаточно полным обзором рода была серия статей Зебера (Weber, 1947, 1948, 1950), где автором приведены описания подавляющего большинства известных к тому времени форм и ревизованы североамериканские виды. Чуть позднее вышла ревизия Сэдиля (Sadil, 1951), где рассмотрена часть европейских видов. Определительные таблицы по различным районам Западной Европы содержатся в целом ряде работ (Bernard, 1968; Collingwood, 1979; Pisarski, 1975; Kutter, 1973, 1977; Agosti, Collingwood, 1987 и др.). Наконец, недавняя ревизия Зайферта (Seifert, 1988) включает виды Европы, Кавказа и Малой Азии. В этой работе для указанного региона приводятся 26 видов. К сожалению, автор

не привел подробного разбора синонимии, к тому же, на наш взгляд, остается ряд спорных вопросов, особенно касающихся фауны Кавказа. Болтон (Bolton, 1988) рассматривает социально-паразитических представителей мирмик, сводя при этом в синонимы к роду *Myrmica* целый ряд родовых названий: *Sifolinia* Emery, *Sommimyrmica* Menozzi, *Paramyrmica* Cole, а также подрод *Dodecamyrmica* Arnoldi.

Большое число видов и инфравидовых форм было описано из Центральной Азии (Mayr, 1865; Forel, 1902, 1904a, 1906; Рузский, 1915; Viehmeier, 1922; Weber, 1947), Восточного Китая, Тайваня, Кореи и Японии (Forel, 1907; Wheeler, 1930; Collingwood, 1962, 1976, 1981), а также из субтропических и тропических районов Южной и Юго-Восточной Азии (Emery, 1889; Wheeler, 1928, 1929; Weber, 1950). Кроме того, сведения о распространении и экологии ряда видов содержатся в региональных сводках по Афганистану (Stärke, 1935; Collingwood, 1960; Pisarski, 1967, 1967a), Гималаям, Тибету и Северо-Западному Китаю (Stütz, 1934; Eidmann, 1941, 1942), Монголии (Pisarski, 1969a, 1970), Восточному Китаю, Корее и Японии (Wheeler, 1906, 1928, 1928a; Menozzi, 1929; Collingwood, 1976, 1981; Оноуата, 1980). Наконец, для Северной Америки в последнем каталоге видов (Smith, 1979) приведено 16 видов и пять подвидов *Myrmica* и два вида *Paramyrmica*.

Самые ранние указания на находки представителей рода *Myrmica* на территории России содержатся в работах Майра (1877) и Насонова (1889). Впоследствии было описано много форм, а также приведены данные по географическому распространению видов в работах Рузского (1895, 1902, 1902a, 1903, 1904, 1905, 1920, 1925, 1936, 1946), Караваева (1915, 1934), Кузнецова-Угамского (1927, 1928), Вашкевич (1926), Киселевой (1924), Меноцци (Menozzi, 1929), Арнольди (1948), Кагаважев (1926, 1926a—с, 1929, 1931, 1931a, b).

На протяжении последней трети нынешнего века опубликованы несколько работ, в которых дан обзор видов европейской части СССР, а также Средней Азии, Южного Казахстана и Дальнего Востока (Арнольди, 1968, 1970, 1976; Тарбинский, 1976; Арнольди, Длусский, 1978; Длусский, Союнов, Забелин, 1990; Купянская, 1990); несколько видов были описаны в самое последнее время (Купянская, 1986, 1986a, 1990; Жигульская, 1991). В итоге с территории бывшего Союза описано около 100 видовых и инфравидовых форм, большая часть из которых рассматривается нами в качестве синонимов.

При проведении настоящей ревизии нами, помимо собственных сборов, были обработаны богатые материалы, хранящиеся в Зоомузее МГУ (ЗМ МГУ), ЗИН РАН, С.-Петербург (ЗИН), Зоологическом институте ПАН, Варшава (ИЗ ПАН), а также коллекция В. А. Караваева (ИЗ, Киев). Часть сравнительного материала из разных регионов Палеарктики и Неарктики получена нами от зарубежных коллег. Я считаю своим долгом выразить благодарность Г. М. Длусскому, В. И. Тобиасу, Д. Р. Каспаряну, А. В. Антропову, а также безвременно умершему профессору Б. Писарскому.

По нашим подсчетам, в настоящее время в Палеарктике известно более 70 видов и около 20 инфравидовых форм мирмик, часть из которых, вероятно, являются хорошими видами, а часть должна рассматриваться в качестве синонимов. В это число входят четыре описанных нами новых вида (Radchenko, 1993). Обзоры видов, разбор синонимии и определительная таблица будут приведены в последующих статьях.

Последней попыткой разделить европейские виды *Myrmica* на группы с обоснованием этого разделения была работа Бернара (Bernard, 1968). Автор выделил две группы, основываясь главным образом на длине скапуса самцов и на экологических особенностях видов: группа *lobicornis* (самцы с длинным скапусом) — *laevinodis* Nyl., *ruginodis* Nyl., *sulcinodis* Nyl., *Vändeli* Bondr., *myrmecophila* Wassm., *lemasnei* Bernard, *lobicornis* Nyl. и группа *scabrinodis* (самцы с коротким скапусом) — *rugulosa* Nyl., *rolandi* Bondr., *myrmicoxena* Forel, *scabrinodis* Nyl., *sabuleti* Meinert, *schlencki* Emery.

Мы не можем согласиться с подобным делением и объединяем виды *Myrmica* Евразии в восемь групп (не считая социальных паразитов).

В работе использованы следующие промеры и индексы: *HL* — длина головы от переднего края клипеуса до затылочного края (если он прямой или выпуклый) или до условной линии, соединяющей затылочные углы (если затылочный край вогнутый); *HW* — максимальная ширина головы (не включая глаза); *SL* — длина скапуса сбоку; *FW* — наименьшая ширина лба между лобными валиками; *FLW* — наибольшее расстояние между наружными краями лобных лопастей; *TL* — длина груди, измеренная в профиль от заднего края метастеральных лопастей до места приращения головы (у рабочих) или до передне-верхнего края проподоума (у самок и самцов); *HL-HL/HW*, *SI-HL/SL*, *FI-FLW/FW*, *FLI-HW/FLW*.

### Группа *rubra*

**Д и а г н о з.** Самцы: скапус длинный, далеко выходит за затылочный край головы (*SI* = 1,0—1,2). Рабочие: скапус у основания согнут плавно, на сгибе без лопасти или уголка, усиковые ямки окаймлены дуговидными морщинками, которые являются продолжением загибающихся наружу лобных валиков (*M. rubra*, *M. ruginodis*), либо причленяются к лобным валикам, которые продолжают по меньшей мере до уровня верхнего края (у среднеазиатских видов); лобные валики искривлены слабо, лобные лопасти не расширены (*FI* = 1,04—1,17, *FLI* = 2,07—2,67).

**С о с т а в.** К настоящему времени в этой группе описано более 50 видовых и инфравидовых форм. Большая часть этих названий уже сведена в синонимы, вновь устанавливаемая синонимия рассматривается в последующих статьях. Состав видов группы:

*rubra* Linnaeus, 1758 (северная Голарктика);

*ruginodis* Nylander, 1846 (северная Палеарктика);

*tibetana* Mayr, 1890 (северный Тибет, Афганистан);

= var. *furva* Ruzsky, 1915: 512, о. Тибет, р. И-Чю, Кам, бассейн р. Голубой, типы в ЗМ МГУ, syn. n.;

*smythiesi* Forel, 1902 (Гималаи) с девятью инфравидовыми формами, описанными из Тибета, Сиккима, Кашмира, Непала и Центральной Индии (Forel, 1902, 1904a; Рузский, 1915; Weber, 1947). Статус этих форм может быть установлен лишь после изучения соответствующего материала;

*dshungarica* Ruzsky, 1905 (горы Средней Азии);

*ferganensis* Karawajew, 1915 (Кыргызстан);

*chinensis* Viehmeier, 1922 (Западный Китай, провинция Сычуань);

*everesti* Donistorpe, 1929 (Тибет);

*dicaporiacoi* Menozzi, 1947 (Каракорум);

*juglandeti* Arnoldi, 1976 (южный Кыргызстан, Таджикистан);

*kryzhanovskii* Arnoldi, 1976 (Таджикистан).

**З а м е ч а н и я.** В пределах этой группы имеется несколько серий наиболее близких между собой видов: *rubra-ruginodis*, *tibetana-smythiesi-dshungarica-chinensis*, *ferganensis-juglandeti-kryzhanovskii*; *everesti* и *dicaporiacoi* стоят несколько особняком.

### Группа *rugosa*

**Д и а г н о з.** По основным признакам (форма скапуса и лобных валиков рабочих, длина скапуса самцов) виды этой группы близки к видам группы *rubra* (в особенности к *M. ruginodis*). Рабочие отличаются от них крупными размерами (*TL* больше 2 мм), более круто изогнутым скапусом и более грубой скульптурой.

**С о с т а в.** К настоящему времени описано более 15 видовых и инфравидовых форм, относящихся к этой группе. Часть названий рассматривается нами в качестве синонимов в последующих статьях. Состав видов группы:

*rugosa* Mayr, 1865 (Гималаи); subsp. *debilior* Forel, 1902 (Центральная Индия); subsp. *arissana* Wheeler, 1930 (Тайвань). По всей видимости, этот подвид не относится к *M. rugosa*, а близок к *M. kurokii*;  
*inezae* Forel, 1902 (Центральная Индия);  
*pachei* Forel, 1906 (Непал, Сикким, Кашмир);  
*kurokii* Forel, 1907 (Япония, Приморье, Курилы, Сахалин); var. *sontica* Santschi 1937 (Япония); var. *tipuna* Santschi, 1937 (Тайвань);  
*kozlovi* Ruzsky, 1915 (с тремя инфравидовыми формами, Тибет);  
*helleri* Viehmeier, 1922 (Западный Китай);  
*specularis* Donistrophe, 1929 (Тибет, до высот 4500—4800 м).

### Группа *scabrinodis*

**Д и а г н о з.** Самцы: скапус короткий (*SI* больше 2). Рабочие: скапус у основания согнут круто, на сгибе разнообразной формы — от отсутствия уголка до наличия крупной горизонтальной (но не вертикальной!) лопасти; усиковые ямки не скаймлены дуговидными морщинками.

**С о с т а в.** В последние десятилетия для Европы и Кавказа указывались 10—15 видов, относимых нами к группе *scabrinodis* (Bernard, 1968; Арнольди, 1970; Baroni Urbani, 1971; Collingwood, 1979; Agosti, Collingwood, 1987; Seifert, 1988) при этом их таксономическая принадлежность трактуется по-разному. Углубленная дискуссия по поводу таксономического статуса ряда западноевропейских видов невозможна в связи с отсутствием в нашем распоряжении достаточного сравнительного материала, поэтому состав видов группы мы принимаем в основном в том смысле, которое ему придает Зайферт (Seifert, 1988):

*scabrinodis* Nylander, 1846 (Европа, Западная Сибирь, горы Средней Азии, на восток — до Красноярского края);  
*rugulosa* Nylander, 1849 (Средняя и Восточная Европа, Северный Казахстан, юг Западной Сибири);  
*sabuleti* Meinert, 1860 (Европа, Западная Сибирь);  
*bessarabica* Nasonov, 1889 (Чехословакия, Болгария, Молдова, Крым, Закавказье, Копетдаг);  
*stangeana* Ruzsky, 1902 (степи от Днепра до Алтая);  
*bergi* Ruzsky, 1902 (галофильный степной вид, распространен от Днепра до Якутии, в Закавказье и горах Средней Азии);  
*teuispina* Forel, 1904 (горы Средней Азии);  
*aloba* Forel, 1909 (Средиземноморье, включая Тунис);  
*hellenica* Forel, 1913 (Южная и Средняя Европа);  
*specioides* Bondroit, 1918 (Западная Европа);  
*vandeli* Bondroit, 1919 (Средняя Европа);  
*gallienii* Bondroit, 1919 (Средняя, Северная и Восточная Европа, юг Западной Сибири);  
*turcica* Santschi, 1931 (Малая Азия);  
*aimonis-sabaudiae* Menozzi, 1947 (Каракорум);  
*slovaca* Sadil, 1951 (Средняя Европа, центральная полоса Восточной Европы, Северный Казахстан, юг Западной Сибири);  
*orthostyla* Arnoldi, 1976 (горы Средней Азии).

**З а м е ч а н и я.** Среди всех групп видов в роде *Myrmica* наиболее изученной можно считать группу *scabrinodis*, но спорных вопросов в ее таксономии едва ли не больше, чем в любой другой. Подобная ситуация, на наш взгляд, связана с тем, что виды группы распространены преимущественно в Европе, многие из них обладают сильной изменчивостью и являются массовыми представителями мирмекофауны в самых разнообразных биотопах. Вполне естественно, что многими авторами описано несколько десятков видовых и инфравидовых форм только в этой группе.

В группе можно выделить несколько серий наиболее близких видов: *rugulosa-gallienii-bergi-hellenica*, *aloba-specioides-bessarabica-stangeana*, *scabrinodis-turcica-vandeli-slovaca-sabuleti*, *tenuispina-orthostyla*; *M. aimonis-sabaudiae* стоит несколько особняком. Следует подчеркнуть, что рабочие средне- и центральноазиатских видов этой группы внешне весьма близки к среднеазиатским видам группы *rubra*, но самцы у них с коротким скапусом.

### Группа *lobicornis*

**Д и а г н о з.** Самцы: скапус средней длины, короче, чем у видов групп *rubra* и *rugosa*, но намного длиннее, чем у видов группы *scabrinodis* ( $SI = 1,15-1,45$ ). Рабочие: скапус согнут круто, на сгибе различной формы — от отсутствия уголка до наличия вертикальной (но не горизонтальной!) лопасти или зубца; лобные валики в той или иной степени изогнуты, продолжают назад дальше уровня заднего края глаз, усиковые ямки окаймлены дуговидными морщинками.

**С о с т а в.** К настоящему времени в Палеарктике описано около 50 видов и инфравидовых форм, относимых нами к группе *lobicornis*. При этом подавляющее большинство инфравидовых и частично видовых названий из Западной Европы уже сведены в синонимы, и в работах современных авторов, приведенных выше, для этого региона указывается три вида — *M. lobicornis*, *M. sulcinodis* и *M. wesmaeli*. Ряд видов обитает в Северной Америке (*M. fracticornis* Emery, *M. brevispinosa* Wheeler, *M. discontinua* Wheeler, *M. punctiventris* Roger и др.). Мы насчитываем в этой группе 18 видов:

- lobicornis* Nylander, 1846 (транспалеарктический бореальный вид, на Дальнем Востоке заменяется близкими видами; горы Средней Азии);
- sulcinodis* Nylander, 1846 (бореальный транспалеарктический вид);
- jessensis* Forel, 1901 (Читинская, Амурская области, Приморье, КНДР, Япония);
- saposhnikovii* Ruzsky, 1904 (Тянь-Шань, Алай);
- angulinodis* Ruzsky, 1905 (Восточная Сибирь, Приморье),
- commarginata* Ruzsky, 1905 (Восточная Сибирь, Забайкалье),
- kasczenkoi* Ruzsky, 1905 (степи Юго-Восточного Алтая, Тувы, Забайкалья и Монголии);
- forcipata* Karawajew, 1931 (Восточная и Южная Сибирь, на запад до Саян; Северная Монголия),
- kirgisorum* Arnoldi, 1976, stat. n. (Тянь-Шань, Памир)  
=*M. lobicornis* subsp. *kirgisorum* Arnoldi, 1976: 553;
- incurvata* Collingwood, 1976 (Корея);
- kamtschatica* Kupianskaya, 1986 (Камчатка, Магаданская обл., север Хабаровского края);
- aspersa* Kupianskaya, 1990 (Приморье);
- carinata* Kupianskaya, 1990 (Приморье, юг Хабаровского края, Амурская обл.);
- excelsa* Kupianskaya, 1990 (Приморье);
- pisarskii* Radtschenko, 1993 (степи Тувы, Забайкалья и Монголии);
- transsibirica* Radtschenko, 1993 (Сибирь от Алтая до Тихого океана);
- zozae* Radtschenko, 1993 (Юго-Восточный Алтай).

**З а м е ч а н и я.** На таксономию группы *lobicornis* восточной части Палеарктики нет единого взгляда. Это связано прежде всего с тремя моментами: 1) в Восточной и Южной Сибири находится центр видового разнообразия этой группы; 2) более половины форм были описаны М. Д. Рузским и Н. Н. Кузнецовым-Угамским, коллекции которых практически полностью погибли и сохранились лишь типы одного подвида — *M. sulcinodis nigripes* Ruzsky; 3) на протяжении многих лет фауна огромных пространств востока бывшего СССР оставалась очень слабо изученной.

В этой группе также можно выделить несколько серий наиболее близких видов: *lobicornis-zozae-kirgisorum-kamtschatica-jessensis*, *kasczenkoi-pisarskii*,

*incurvata-angulinodis-forcipata, sulcinodis-aspersa, saposhnicovi-transsibirica-bicolor, carinata-excelsa*; *M. commarginata* стоит несколько особняком благодаря своеобразному строению груди, близок к *M. saposhnikovii*.

#### Группа *schencki*

**Д и а г н о з.** Самцы: скапус короткий (*SI* больше 2). Рабочие: скапус на сгибе с вертикальной лопастью или зубцом; усиковые ямки окаймлены дуговидными морщинками. Состав видов группы:

*schencki* Emery, 1895 (транспалеаркт);

*lacustris* Ruzsky, 1905 (юг лесной зоны, лесостепь от Чехии до Алтая, Закавказья, Западный Копетдаг, Тянь-Шань), *stat. n.*

=*M. scabrinodis* var. *lacustris* Ruzsky, 1906 : 686;

*ravasinii* Finzi, 1923 (Албания, Югославия, Турция, Грузия, Армения);

*caucasicola* Arnoldi, 1934 (Южное Закавказье), *stat. n.*

=*M. schencki* nat. *caucasicola* Arnoldi, 1934 : 172.

#### Группа *luteola*

**Д и а г н о з.** Самцы: скапус короткий (*SI* = 2,13—1,37). Размеры тела меньше, чем у рабочих. Самки: пропodeум без шипов, редко с короткими тупыми зубчиками или бугорками. Размеры тела меньше, чем у рабочих. Рабочие: скапус согнут круто, на сгибе без уголка или лопасти; лобные валики сзади загибаются наружу и переходят в морщинки, окаймляющие усиковые впадины. Единственный вид —

*luteola* Kupianskaya, 1990 (Приморье, Южные Курилы, Сахалин).

#### Группа *arnoldii*

subgen. *Dodecamyrmica* sensu Arnoldi, 1988.

**Д и а г н о з.** Самцы: антенны 12-члениковые. Рабочие: членики стебельков снизу с лопастевидными выступами.

*arnoldii* Dlussky, 1963 (Забайкалье, юг Якутии, юг Иркутской области, Тува, север Монголии);

*tschekanovskii* Radschenko, 1993 (Красноярский край).

#### Группа *ritae*

**Д и а г н о з.** Самцы неизвестны. Рабочие хорошо отличаются от представителей всех остальных групп очень крупными размерами, вытянуто-овальной головой, очень длинными шипами пропodeума, низким петиолусом с длинной цилиндрической частью, очень грубой скульптурой и другими признаками.

*ritae* Emery, 1889 (Южная Бирма);

*margaritae* Emery, 1889 (Южная Бирма); var. *inormata* Menozzi, 1942 (W. China, Wasukow, 1600 m); var. *pulchella* Santschi, 1937 (Тайвань);

*serica* Wheeler, 1928 (Южный Китай; Юннань; Тайвань);

*formosae* Wheeler, 1929 (Тайвань);

*indica* Weber, 1950 (Восточные Гималаи, Дарджилинг).

Последний обзор социально-паразитических представителей *Myrmica* дан Болтоном (Bolton, 1988), согласно которому в настоящее время известно девять видов (два в Канаде, один — в Гималаях, остальные — в Западной Европе). Если учесть проведенную Болтоном синонимизацию, то число социальных паразитов в роде *Myrmica* достигает 15.

Мы не уверены, что социально-паразитические виды мирмик следует относить к отдельной группе. Не исключено, что они могут принадлежать, хотя бы частично, к тем же группам, что и виды-хозяева.

Как было указано выше, среди видов *Murmica* преобладают мезофильные представители. Их связь с различными ландшафтами в разных регионах Палеарктики позволяет нам выделить несколько эколого-географических групп.

I. Таежная (бореальная). Сюда входят виды, наиболее характерные для зоны тайги. Они имеют либо широкий, бореопалеарктический ареал, либо связаны с районами Сибири и Дальнего Востока (преимущественно его северной части): *rubra*, *ruginodis*, *lobicornis*, *sulcinodis*, *commarginata*, *angulinodis*, *kamtschatica*, *bicolor*, *transsibirica*, *forcipata*, *incurvata*, *arnoldii*, *tschekanovskii*.

II группа широколиственных и смешанных лесов Европы. Большинство видов ограничены в распространении Западной Европой, но некоторые доходят до Алтая или даже до Байкала: *scabrinodis*, *sabuleti*, *rugulosa*, *specioides*, *vandeli*, *hellenica*, *gallienii* и шесть социально-паразитических видов.

III. Степная и лесостепная. Виды этой группы — наиболее ксерофильные представители рода; среди них встречаются также галофилы. Часть из них связана с западной и центральной частями степной зоны и доходит на восток до Алтая (*slovaca*, *stangeana*, *lacustris*), часть проникает далеко на восток (*bergi* — до Якутии, *schencki* — до Приморья); *pisarskii*, *zojae* и *kacszenkoi* связаны с восточной частью степей (юг Сибири, Монголия, на запад — до юго-восточного Алтая).

IV. Группа умеренно или слабо увлажненных лесных ландшафтов средиземноморья, Крыма и Закавказья: *turcica*, *aloba*, *bessarabica*, *ravasinii*, *caucasica*,

V. Горных лесов и лугов Средней (*dshungarica*, *ferganensis*, *juglandeti*, *kryzhanovskii*, *orthostyla*, *tenuispina*, *kirgisorum*, *saposhnikovii*) и Центральной Азии (*tibetana*, *mythiesi* (с девятью инфравидовыми формами), *chinensis*, *everesti*, *dicaporiaccol*, *rugosa*, *kozlovi*, *inesae*, *pachei*, *specularis*, *helleri*, *aimonis-sabaudiae* и один социально-паразитический вид).

VI. Смешанных и хвойных лесов юга Дальнего Востока и Японии: *carinata*, *excelsa*, *jessensis*, *aspersa*, *luteola*, *kurokii*.

VII. Субтропических и тропических лесов, в том числе горных: *ritae*, *margaritae*, *formosae*, *serica*, *indica*.

Многие виды имеют широкие ареалы, охватывающие различные природные зоны, однако их наибольшая численность и оптимальные местообитания находятся в пределах тех или иных указанных выше эколого-географических групп.

Подробный зонально-фаунистический анализ распространения мирмик Палеарктики позволяет нам выделить несколько центров их видового разнообразия, которые, по всей видимости, являются и центрами формирования как видов, так и групп видов: 1. Горный Средне- и Центральноазиатско-Гималайский; 2. Европейско-Кавказский; 3. Восточносибирский таежный; 4. Южносибирско-Монгольский степной; 5. Приморский (палеархеоарктический по Семенову-Тяншанскому, 1936); 6. Южноазиатский субтропический и тропический.

Следует подчеркнуть, что в Передней Азии, на Ближнем Востоке, Аравийском п-ове и на востоке Северной Африки (Алжир, Египет) мирмик нет вообще.

Значение указанных выше центров для формирования фауны мирмик Палеарктики весьма различно. С тремя первыми, наиболее крупными, связано около 80% всех известных видов. Наиболее изолированным и своеобразным центром, безусловно, являются горы Центральной Азии — здесь нет ни одного вида мирмик, встречающегося за его пределами. При этом шесть видов относятся к группе *rugosa*, пять — к группе *rubra*, один, весьма специализированный — к группе *scabrinodis* и один — к группе *ritae*. В горах Средней Азии уже заметны достаточно развитые связи с фауной более северных, бореальных районов Палеарктики. Однако и здесь восемь видов из 14 являются эндемиками. Среди них четыре относятся к группе *rubra*, два — к группе *scabrinodis*, два — к группе *lobicornis*. Мы полагаем, что именно в горах Средней и Центральной Азии находится центр формирования двух крупных групп — *rubra* и *rugosa*.

С европейско-кавказским центром связано формирование двух других групп — *scabrinodis* и *schencki*. Виды первой группы приурочены к широколиственным

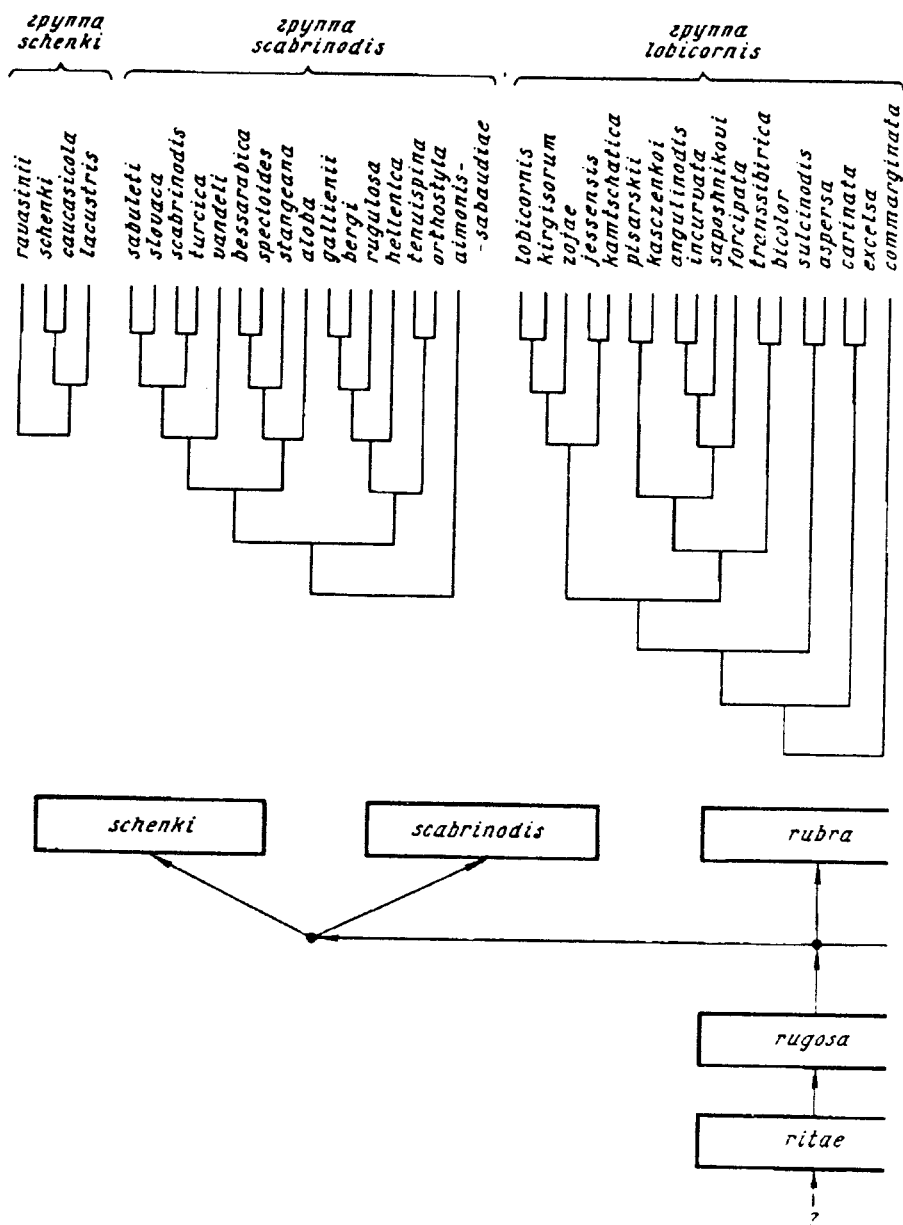
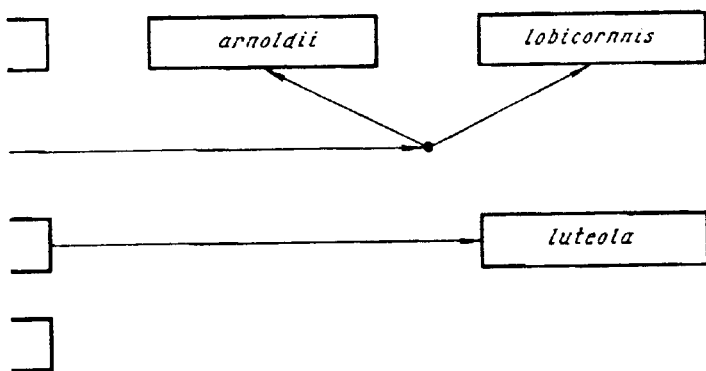
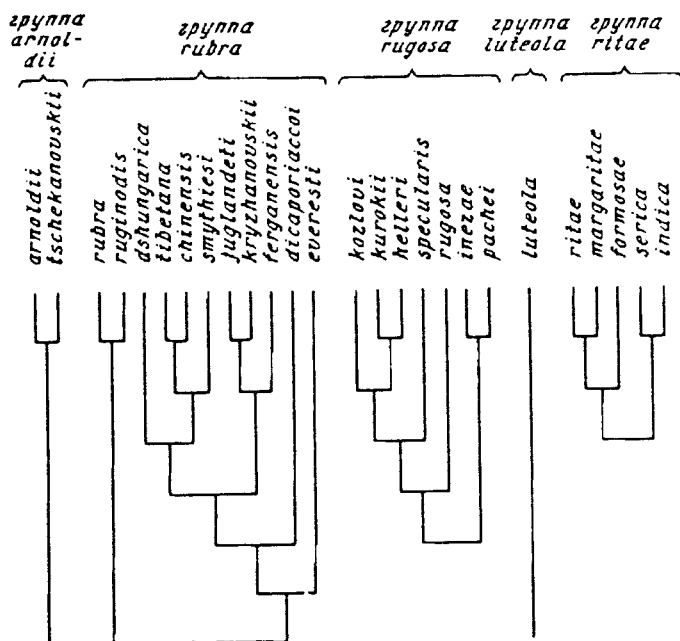


Схема родственных связей видов

лесам и частично лесостепям, а последний — к более южным, семиаридным районам Средиземноморья и Закавказья. О европейском происхождении указанных групп говорят большое число видов, характер их ареалов и высокая численность их представителей в самых разнообразных биотопах. Так, из 20 видов мирмик, встречающихся в Европе и на Кавказе, 16 относятся к указанным группам (без учета социально-паразитических видов) и очень немногие из них распространены на восток далее Алтая.

Восточная и Южная Сибирь (таежный и степной центры) безусловно являются центрами формирования группы *lobicornis*: из 18 видов этой группы за пределы указанного региона выходят лишь восемь; среди них два бореопалеарктических





и групп видов в роде *Myrmica*

вида, три встречаются в Приморье и два — в Тянь-Шане, т. е. местах, довольно близко примыкающих к сибирским центрам.

Палеарктический центр сравнительно беден видами мирмик (12), однако половина из них ограничена в распространении Приморьем, Южными Курилами и Японией. Среди них присутствует очень своеобразный вид *M. luteola* (для него мы выделяем отдельную группу), дериват группы *rugosa* — *M. kurokii*, а также весьма специализированные представители группы *lobicornis* — *M. excelsa* и *M. carinata*. Вообще для характеристики этого довольно древнего центра род мирмика — не самый удачный объект, намного более четко его своеобразие отражают представители других родов (Купянская, 1990).

Наконец, с субтропическими и тропическими районами Южной и Юго-Восточной Азии связаны очень своеобразные и специализированные виды группы *ritae*.

Говорить о происхождении рода *Myrmica* в целом довольно сложно. В первую очередь это связано со скудностью палеонтологических данных. Так, в миоценовых отложениях на огромной территории всего бывшего СССР и Китая представители мирмик не обнаружены (Длусский, 1981; Zhang Jun feng, 1989), при этом в инклюзах широко представлены другие стратобионты — виды *Ponerinae*, *Aphaenogaster* и пр. Пользоваться описаниями из миоцена Германии (Heer, 1849) практически невозможно, этот материал нуждается в серьезной ревизии.

Единственный известный в настоящее время ископаемый вид мирмик — *M. longispinosa* описан из эоценового балтийского янтаря (Maug, 1868), прочие виды, относимые Майром к роду *Myrmica*, принадлежат другим родам (Wheeler, 1914). По мнению Майра, *M. longispinosa* близка к *M. sulcinodis*, однако в действительности грубой скульптурой, очень длинными шипами пропodeума, удлинненными ногами, формой скапуса *M. longispinosa* напоминает виды группы *ritae* (ко времени описания *M. longispinosa* *M. ritae* еще не был описан и среди всех известных видов мирмик наиболее похожим действительно можно было считать *M. sulcinodis*).

Весьма близки к видам группы *ritae* два вида из рода *Notomyrmica* Wheeler, 1914 — *N. rudis* Wheeler и *N. intermedia* Wheeler; это сходство было подчеркнуто Вилером еще при описании двух последних видов. *Notomyrmica* вообще очень близок к *Myrmica*, но отличаются весьма важным признаком — отсутствием шпор на средних и задних голенях.

Исходя из вышеизложенного, мы можем предположить, что виды группы *ritae* — наиболее древние из современных мирмик и именно их тип строения является исходным для рода. К сожалению, до сих пор не известны самцы ни у одного из входящих в данную группу видов, и наше мнение может быть окончательно подтверждено лишь после обнаружения самцов. Сохранились эти виды лишь в тропических и субтропических районах Южной и Юго-Восточной Азии, причем и здесь они довольно редки и немногочисленны. Судя по крайней редкости ископаемых находок мирмик, они никогда не были многочисленными в эоцен-миоценовых тропических и субтропических лесах, где преобладали другие стратобионты — многочисленные, зачастую весьма специализированные *Ponerinae* и *Aphaenogaster*. Процесс бурного видообразования в роде *Myrmica* начался с похолоданием климата, заменой вечнозеленых тропических лесов листопадными и появлением свободных от других стратобионтов экологических ниш. Именно в зоне умеренного климата Голарктики мирмики явно доминируют среди муравьев-стратобионтов как по числу видов, так и по абсолютной численности.

Наиболее близкими к исходному типу строения (кроме видов группы *ritae*) являются крупные, грубо скульптурированные виды группы *rugosa*, хотя и они стоят явно ближе к другим группам, чем к группе *ritae*. О древности этой группы говорят и ареалы входящих в нее видов — горы Центральной Азии, юг Приморья и Япония, т. е. реликтовые районы. Интересно отметить, что в Гималаях обитают и представители группы *ritae*.

Дальнейшее направление в развитии видов *Myrmica* можно представить по ряду групп *rubra-lobicornis-scabrinodis-schencki*. Оно связано с укорочением скапуса самцов, развитием лопасти на сгибе скапуса рабочих. Причины и адаптивное значение этих изменений от нас скрыты и мы можем видеть лишь конечный результат. Следует подчеркнуть, что процесс видообразования в роде *Myrmica* далеко не завершен, о чем говорят большая изменчивость и слабые морфологические отличия между целым рядом видов.

Родственные связи видов и групп видов *Myrmica* мы попытались отразить на схеме, изображенной на рисунке.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К. В., 1948. Муравьи Талыша и Диабарской котловины // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 7. Вып. 3. С. 206—262. — 1968. Важные дополнения к мирмекофауне (Hymenoptera, Formicidae)

- СССР и описание новых форм//Зоол. журн. Т. 47. Вып. 12. С. 1800—1822.—1970. Обзор муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) европейской части СССР//Там же. Т. 49. Вып. 12. С. 1829—1843.—1976. Муравьи рода *Myrmica* Latr. Средней Азии и Южного Казахстана//Там же. Т. 55. Вып. 4. С. 547—558.
- Арнольди К. В., Длусский Г. М., 1978. Семейство Formicidae — муравьи//Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Наука. Т. 3. Ч. 1. С. 519—556.
- Вашкевич А. Ф., 1926. Список муравьев Урянхайского края//Там же. Т. 77. С. 115—116.
- Длусский Г. М., 1981. Миоценовые муравьи (Hymenoptera, Formicidae) СССР//Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука. С. 64—83.
- Длусский Г. М., Союнов О. С., Забелин С. И., 1990. Муравьи Туркменистана. Ашхабад: Илим. С. 1—273.
- Жигульская З. А., 1991. Новый вид муравья рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) с верхней Колымы//Зоол. журн. Т. 70. Вып. 5. С. 58—62.
- Караваев В. А., 1915. Муравьи из Гадячского уезда Полтавской губернии и из Ферганской области//Русск. энтомол. обозр. Т. 15. Вып. 4. С. 496—507.—1934. Фауна родины Formicidae (мурашки) Украины. Ч. 1. Київ: ВУАН. С. 1—162.
- Киселева Е. Ф., 1924. К фауне муравьев Уссурийского края//Изв. Томск. ун-та. Т. 75. С. 1—3.
- Кузнецов-Угамский Н. Н., 1927. Материалы по мирмекологии Туркестана//Русск. энтомол. обозр. Т. 21. Вып. 2. С. 186—196.—1928. Муравьи Южно-Уссурийского края//Зап. Владивостокск. отд. Русск. геогр. о-ва. Т. 1(8). С. 1—47.
- Купянская А. Н., 1986. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) группы *Myrmica lobicornis* Nylander на Дальнем Востоке//Систематика и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 83—90.—1986а. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) северной части Дальнего Востока//Там же. С. 91—102.—1990. Муравьи Дальнего Востока СССР. Владивосток; Дальневост. отд. АН СССР. С. 1—258.
- Майр Г., 1877. Муравьи (Formicidae). Путешествие в Туркестан Федченко//Изв. о-ва Л. Е. А. и энтомол. Т. 24. Вып. 1.
- Насонов Н. В., 1889. Материалы по естественной истории муравьев (сем. Formicidae) преимущественно России//Тр. лабор. Зоол. муз. Моск. ун-та. Т. 4. Вып. 1. С. 1—78.
- Русский М. Д., 1895. Фаунистические исследования в Восточной России//Тр. Казанск. о-ва естествоиспыт. Т. 38. Вып. 5. С. 6—64.—1902. Муравьи окрестностей Аральского моря//Изв. Туркестанск. отд. Русск. геогр. о-ва. Т. 3. Вып. 1. С. 1—24.—1902а. К фауне муравьев Тургайской области//Русск. энтомол. обозр. Т. 2. Вып. 4. С. 232—235.—1903. Очерк мирмекофауны Киргизской степи//Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т. 36. С. 294—316.—1904. Муравьи Джунгарского Алатау. Казань. С. 1—6.—1905. Муравьи России. Казань. С. 1—798.—1915. О муравьях Тибета и Южной Гоби//Ежегодн. Зоол. муз. Импер. Акад. наук. Т. 20. С. 418—444.—1920. Муравьи Камчатки//Изв. Ин-та исслед. Сибири. Т. 2. С. 76—80.—1925. Новые данные по фауне муравьев Сибири//Русск. энтомол. обозр. Т. 19. Вып. 1. С. 41—46.—1936. Муравьи Забайкалья//Тр. биол. н.-и. ин-та при Томск. ун-те. 2. С. 89—97.—1946. Муравьи Томской области и сопредельных местностей//Тр. Томск. ун-та. Т. 97. С. 69—72.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П., 1936. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на примере географического распространения жесткокрылых насекомых. М.: Л. С. 1—16.
- Тарбинский Ю. С., 1976. Муравьи Киргизии. Фрунзе: Илим. С. 1—217.
- Agosti D., Collingwood C. A., 1987. A provisional list of the Balkan ants (Hymenoptera, Formicidae) and a key of the worker caste. I. Synopsis list. II. Key of the worker caste, including the European species without the Iberian//Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Bd. 60. H. 1—2, 3—4. S. 51—62, 261—293.
- André E., 1881. Species des Formicides d'Europe. Gray. P. 1—237.
- Arnoldi K. V., 1934. Vorläufige Ergebnisse einer biometrischen Untersuchung einiger *Myrmica*-Arten aus dem europäischen Teil der UdSSR//Folia zool. hydrobiol. Bd. 6. H. 2. S. 159—174.
- Baroni Urbani C., 1971. Catalogo del specie di Formicidae d'Italia//Mem. Soc. entomol. Ital. T. 50. P. 1—237.
- Bernard F., 1968. Les Fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Paris. P. 1—411.
- Bolton B., 1988. A new socially parasitic *Myrmica*, with a reassessment of the genus (Hymenoptera: Formicidae)//Syst. Entomol. V. 13. P. 1—11.

- Bondroit J.*, 1918. Les Fourmis de France et de Belgique//Ann. Soc. Entomol. France. T. 87. P. 1—174.—  
1919. Notes diverges sur les fourmis d'Europe//Ann. Soc. Entomol. Belg. T. 59. P. 143—158.
- Collingwood C. A.*, 1960. Formicidae (Insecta) from Afganistan// Vidensk. Medd. Dansk. natur. Foren. Bd. 123. P. 52—79.— 1962. Some Ants (Hymenoptera, Formicidae) from North-East Asia//Entomol. Tidschr.-Arg. 83. H. 3—4. S. 215—230.— 1976. Ants (Hymenoptera, Formicidae) from North Korea//Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hungar. T. 68. P. 295—309.— 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark//Fauna entomol. scandinavica. V. 8. P. 1—174.— 1981. Ants (Hymenoptera, Formicidae) from Korea. 2.//Folia Entomol. Hungar. T. 42 (34). No. 1. P. 25—30
- Eidmann H.*, 1941. Zur Ökologie und Zoogeographie der Ameisenfauna von West China und Tibet//Zool. Morphol. Ökol. Tiere. Bd. 38. H. 1—2. S. 1—43.— 1942. Zur Kenntniss der Ameisenfauna der Nanga Prabat//Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geog. Tiere. Bd. 75. S. 239—266.
- Emery C.*, 1889. Formiche di Birmania e del Tenasserim, raccolte de Leonardo Fea//Ann. Mus. Stor. Nat. Genova. Ser. 2a. Bd. 27. P. 485—520.— 1908. Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebiets. I//Dtsch. Entomol. Z. H. 6. S. 165—205.— 1921. Genera Insectorum. Hymenoptera, fam. Formicidae, subfam. Myrmicinae. Bruxelles. P. 1—397.
- Finzi B.*, 1926. Le forme europee del genere *Myrmica* Latr.//Boll. Soc. Adr. Sci. Nat. V. 29. P. 71—119.
- Forel A.*, 1874. Les Fourmis de la Suisse//Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. Naturw. Zürich. P. 1—333.— 1902. Myrmicinae nouveaux de L'Inde et de Ceylon//Rev. Suisse Zool. V. 10. P. 165—249.— 1904. Notes sur les Fourmis du Musee zoologique de l'Academie Imperate des Sciences a St.-Petersbourg//Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. St.-Petersbourg. T. 8. P. 368—389.— 1904a. Miscellanea myrmecologiques//Rev. Suisse. Zool. T. 12. Fasc. 1. P. 1—52.— 1906. Les Fourmis de l'Himalaya //Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. Ser. 5. T. 42. No. 155. P. 79—94.— 1907. Formiciden aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg. II//Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg. Bd. 34. S. 1—31.— 1915. Die Ameisen der Schweiz//Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Ed. 12. H. 7/8. S. 1—77.
- Heer O.*, 1849. Die Insectenfauna der Tertiargebilde von Oenigen und Radoboj in Croatien//Neue Denkschr. allg. Schweiz. Geol. Ges. Naturw. Bd. 2. S. 1—264.
- Karawajew W.*, 1926. Myrmecologische Fragmente//Trav. Mus. Zool. T. 1. P. 47—51.— 1926a. Beiträge zur Ameisenfauna des Kaukasus, nebst einigen Bemerkungen ueber andere palaearktische Formen//Konowia. Bd. 5. H. 1. S. 93—109.— 1926b. Übersicht der Ameisenfauna der Krim nebst einigen Neubeschreibungen//Ibidem. Bd. 5. H. 4. S. 281—303.— 1926c. Ameisen aus dem paläarktischen Gebiet. II//Trav. Mus. Zool. T. 2. P. 333—348.— 1929. Myrmecologische Fragmente// Tr. fiz.-mat. vid. BYAH. T. 13. No. 1. C. 203—218.— 1931. Myrmecologische Fragmente. III//Zool. Anz. Bd. 92. H. 11/12. S. 309—317.— 1931a. Beiträge zur Ameisenfauna der Umgegend des Baikalsees//Ibidem. Bd. 93. H. 1/2. S. 28—32.— 1931b. Beiträge zur Ameisenfauna Jakutiens//Ibidem. Bd. 94. H. S. 104—117.
- Kutter H.*, 1973. Ueber die morphologischen Beziehungen der Gattung *Myrmica* zu ihren Satellitengenera *Sifolinia* Em., *Symbiomyrma* Arnoldi und *Sommimyrmica* Menozzi//Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Bd. 46. S. 253—268.— 1977. Hymenoptera — Formicidae//Fauna Insecta Helvetica. 6. Zürich. S. 1—270.
- Mayr G.*, 1855. Formicina austriaca//Verhandl. Zool.-Bot. Ver. Bd. 5. S. 273—478.— 1861. Die Europäischen Formiciden. Wien. S. 1—80.— 1865. Formicidae. Novara-Expedition//Zool. Theil. Bd. 2. H. 1. S. 3—119.— 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins//Beitr. Naturk. Preus. herausgegeben v.d. phys.-ökol. Ges. Königsberg. Bd. 1. S. 51—102.
- Menozzi C.*, 1929. Hymenoptera. Formicidae. Entomologische Ergebnisse einer Reise nach Ostasien//Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien. Bd. 79. H. 2—4. S. 327—329.
- Nylander W.*, 1846. Adnotationes in monographium Formicarum borealium Europae//Acta Soc. Sci. Fenn. T. 2. P. 875—944, 1041—1062.
- Onoyama K.*, 1980. An introduction to the ant fauna of Japan, with a check list (Hymenoptera, Formicidae)//Kontyu. V. 48. No. 2. P. 193—212.
- Pisarski B.*, 1967. Fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Afganistan recoltées par M. Dr. Lindberg//Ann. Zool. T. 24. No. 6. P. 375—425.— 1967a. Ameisen (Formicidae) von Dr. J. Klapperich in Afganistan gesammelt//Pol. Pismo Entomol. T. 37. No. 1. P. 47—55.— 1969. Fourmis (Hymenoptera, Formicidae) de la Mongolie//Fragm. faunist. T. 15. No. 13. P. 221—236.— 1969a. Myrmicidae und Formicidae Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab der Mongolei (Hymenoptera)//Faunist. Abhandl. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden. Bd. 2. H. 29. S. 295—316.— 1970. Formicidae aus der Mongolei//Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd. 46. H. 1. S. 85—90.— 1975. Mrowki. Formicoidea//Katalog Fauny Polsky. Cz. 26. No. 1. S. 1—85.

- Radchenko A. G.*, 1993. New *Myrmica* species (Hymenoptera, Formicidae) in the Palearctic//Mem. Zool. V. 48. No. 1—0. P. 1—9.
- Sadil J.*, 1951. A revision of the Czechoslovak forms of the genus *Myrmica* Latr. (Hym.)//Acta Entomol. Mus. Nat. Pragae. N. 37. 392. P. 233—278.
- Santschi F.*, 1931. Notes sur le genre *Myrmica* Latr.//Rev. Suisse. Zool. T. 38. P. 335—355.
- Seifert B.*, 1988. A taxonomic revision of the *Myrmica* species of Europe, Asia Minor, and Caucasus (Hymenoptera, Formicidae)//Abh. Ber. Naturkund. Bd. 62. H. 3. S. 1—75.
- Smith D. R.*, 1979. Superfamily Formicoidea. Family Formicidae//Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Washington: Smithsonian Institute Press. V. 2. P. 1323—1467.
- Stärcke A.*, 1935. Formicidae (Hymen.)//Wissenschaftliche ergebnisse der Niederlandischen expeditionen in den Karakorum. S. 260—269.
- Stitz H.*, 1934. Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas. Hymenoptera, Formicidae//Ark. fur Zool. Bd. 27A. H. 11. S. 1—9.— 1939. Ameisen//Dahl Tierwelt Deutschlands. Bd. 37. S. 1—428.
- Viehmeier H.*, 1922. Neue Ameisen//Arch. Naturg. Bd. 88. A. 7. S. 203—218.
- Weber N. A.*, 1947, 1948, 1950. A revision of the North American ants of the genus *Myrmica* Latreille with a synopsis of the palearctic species. I, II, III//Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 40. No. 3. P. 437—474; V. 41. No. 2. P. 267—308; V. 43. No. 2. P. 189—226.
- Wheeler W. M.*, 1906. The ants of Japan//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 22. P. 301—328.— 1914. The ants of the Baltic Amber Schrift. Phys.-Ökol. Ges. Königsberg. Jahr. 55. S. 1—142.— 1928. Ants collected by Prof. F. Silvestri in Japan and Korea//Boll. Labor. Zool. gener. et agrar. V. 21. P. 96—125.— 1928a. Ants collected by Prof. F. Silvestri in China//Boll. Labor. Zool. gener. et agrar. V. 22. P. 1—38.— 1929. Ants collected by Prof. F. Silvestri in Formosa, the Malay Peninsula and the Philippines//Boll. Labor. Zool. gener. et agrar. V. 24. P. 27—67.— 1930. Formosan ants collected by Prof. R. Takahashi//Proc. New England Zool. Club. V. 11. P. 93—106.
- Zhang Jun feng.* 1989. Fossil insects from Shanwang, Shandong, China, Jinan: Shandong Science and Technology Publishing House. P. 1—457.

Институт зоологии  
АН Украины, Киев

Поступила в редакцию  
9 декабря 1993 г.

A. G. RADCHENKO

TAXONOMIC STRUCTURE OF THE GENUS *MYRMICA* (HYMENOPTERA,  
FORMICIDAE) OF EURASIA. NOTE I

*Institute of Zoology, Ukrainian Academy of Sciences, Kiev, Ukraine*

S u m m a r y

A survey of Eurasian *Myrmica* is given. The species fall into 8 groups, i. e. *rubra* (11 species), *rugosa* (7 species), *scabrinodis* (16 species), *lobicornis* (18 species), *schencki* (4 species), *luteola* (1 species), *arnoldii* (2 species), and *ritae* (5 species). The problems of zoogeography and phylogeny of the genus are discussed.