
МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ МУРАВЬЕВ.

Г.М. Длусский¹, А.П. Расницын²

¹Московский государственный университет

²Палеонтологический ин-т РАН

¹dluskskye@mail.ru, ²rasna@online.ru

В палеонтологической истории муравьев можно выделить четыре этапа:

1. Древнейшая фауна (конец нижнего мела – верхний мел, 100-70 млн. лет).

Муравьи известны в палеонтологической летописи с конца нижнего мела (Хетана, средний альб, около 100 млн. лет назад). Но они явно появились несколько раньше, поскольку к концу нижнего мела уже наблюдается некоторая адаптивная радиация (Длусский, 1999а). Эти насекомые, отнесенные нами к подсемейству *Arganiniinae*, обладали основными признаками семейства (типичное жилкование крыльев, наличие петиолюса и метаплевральных желез), но их самки имели нитевидные усики и сфекоидные двузубые мандибулы.

В начале верхнего мела появляется второе подсемейство – *Sphesomyrminiinae*. Самки этих муравьев, как и *Arganiniinae*, имели сфекоидное строение усиков и мандибул, но у них был хорошо обособленный петиолюс (Wilson, Carpenter, Brown, 1967; Длусский, 1983, 1988, 1996; Grimaldi, Agosti, Carpenter, 1997). Крайне интересны муравьи бирманского янтаря (поздний альб: самый конец раннего мела, 95 млн. лет). В нем найдены специализированный *Haidomyrmex cerberus* (*Sphesomyrminiinae*) и самка муравья *Burmomyrma rossi* с одночлениковым стебельком и хорошо развитым жалом, возможно относящаяся к подсемейству *Aneuretinae* (Длусский, 1996). Все найденные до сих пор самки сфекомиринов бескрылы и интерпретируются многими авторами как рабочие особи. У нас имеются серьезные сомнения, что *Arganiniinae* и *Sphesomyrminiinae* были высоко социальными насекомыми, однако не исключено, что у *Sphesomyrminiinae* могла быть развита забота о потомстве и примитивная социальность (Длусский, 1983, Длусский, Федосеева, 1988). К концу мела оба эти семейства вымерли.

В туроне (90 млн. лет назад) наряду с представителями выше упомянутых подсемейств на разных континентах появляются виды других

подсемейств. Среди туронских находок наибольший интерес представляют янтари Нью-Джерси (США) и осадочные отложения Орапы (ЮАР) (Grimaldi, Agosti, Carpenter, 1997; Grimaldi, Agosti, 2000; Dlussky, Brothers, Rasnitsyn, 2004). В Нью-Джерси были найдены несколько видов Sphecomyrminae, а вместе с ними *Kyromyrma neffi* – типичный представитель ныне живущего подсемейства Formicinae, и *Brownimecia clavata*, которую теперь относят к особому подсемейству Brownimeciinae. В Орапе одновременно найдены три вида рода *Orapia* (Armaniinae), два вида *Afropone* (Ponerinae) и *Afromyrma petrosa* – древнейший представитель подсемейства Myrmicinae. У *Afropone* наблюдается комбинация плезиоморфных признаков, сближающих их с Armaniinae (некоторые особенности жилкования, строение кранио-мандибулярной системы) и явно ароморфных признаков: хорошо обособленный петиолюс, глубокая перетяжка между первым и вторым брюшными сегментами (признаки Ponerinae), треугольная ячейка m (характерна для некоторых Myrmicinae и Dolichoderinae), огромные глаза самки (признак рода). В отложениях того же возраста из Казахстана (Кзыл-Жар) одновременно найдены несколько видов Armaniinae и плохо сохранившиеся отпечатки двух видов, скорее всего относящихся к Ponerinae (Длусский, 1983).

В наиболее поздних отложениях верхнего мела (канадский янтарь, кампан, 75 млн. лет; Байкура, Россия, маастрихт, 70 млн. лет) найдены представители Sphecomyrminae, Ponerinae и примитивных Dolichoderinae (Wilson, 1985; Длусский, 1987, 19996)

Таким образом, к концу мела сформировались все основные подсемейства муравьев. Характерно, что муравьи в течение мелового периода были весьма редкими насекомыми. Как правило, их доля от всех найденных насекомых составляет в среднем 0.6%, а описанные виды представлены единичными экземплярами.

2. Древняя фауна (палеоцен – ранний эоцен, 60-50 млн. лет).

Этот период пока представлен в палеонтологической летописи довольно плохо. Доля муравьев среди насекомых несколько возрастает. В сахалинском янтаре (палеоцен, 60 млн. лет) они составляют 1.2% от найденных насекомых. Обнаружены представители ныне живущих подсемейств Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae и Ponerinae, но вымерших родов (Длусский, 1988). Строение этих муравьев в ряде случаев свидетельствует о начавшейся адаптивной радиации. Некоторые из них (*Protopone*, *Aneuretellus*) явно были обитателями почвы или подстилки, а виды рода *Zherichinius* – обитателями древесных крон (Длусский, Федосеева, 1988). В формации Тадуши (Дальний Восток России, палеоцен) найдены два крыла муравьев, относящихся к подсемейству Formicinae (Длусский, Федосеева, 1988), а в формации Фур (Дания, граница палеоцена и эоцена) – *Pachycondyla rebeccaе* (Ponerinae), древнейший представитель ныне существующего рода (Rust, Andersen, 1999). В нижнем и среднем эоцене существовало также вымершее подсемей-

ство Formiciinae, к которому относятся самые крупные муравьи за всю историю Земли: длина тела самки *Formicium giganteum* достигала 7 см (Lutz, 1990). Как и в предыдущем периоде, почти все найденные виды представлены единичными экземплярами, что свидетельствует не только о редкости муравьев, но и о малочисленности их семей. Единственным исключением является находка в формации Фур, где было найдено более 100 отпечатков *Pachycondyla rebeccae*. Однако, поскольку вместе с ними не найдены отпечатки других муравьев, можно предполагать, что это был рой, попавший в воду во время брачного лёта. Скудность материала не позволяет оценить соотношение подсемейств, но в сахалинском янтаре явно доминировали Dolichoderinae (4 из 7 описанных видов и 5 из 8 найденных экземпляров).

3. *Формирование современной фауны (средний эоцен – средний олигоцен, 45-30 млн. лет).*

Этот период хорошо представлен как отпечатками в осадочных отложениях (Грин-Ривер, США, средний эоцен, 45 млн. ; Мессель, Германия, средний эоцен, 45 млн. ; Бембридж, Великобритания, и Флориссант, США, конец эоцена или начало олигоцена, 30-35 млн.), так и инклюзами в ископаемых смолах (арканзасский янтарь, средний эоцен, 45 млн.; балтийский, ровенский, саксонский и скандинавский янтари, поздний эоцен, 40 млн. лет, сицилийский янтарь, ранний олигоцен, 30 млн. лет). Однако сравнение данных из разных отложений не всегда легко, поскольку по отпечаткам часто невозможно точно определить родовую принадлежность муравьев и они описываются в формальных родах.

В целом со среднего эоцена ситуация кардинально меняется. Появляются виды, относящиеся к современным родам (*Dolichoderus* в Грин-Ривер и *Iridomyrmex* s.l. [возможно, *Linepithema*] в арканзасском янтаре). Муравьи становятся заметной группой – в эоцене они составляют в среднем около 5%, а в олигоцене – около 12% от всех найденных насекомых. При этом основную массу особей всегда составляют несколько видов: в Грин-Ривер – *Eoformica pinguis* (40%) и *Dolichoderus kohlsi* (25%); в Месселе – три вида *Formicium* (75%); в янтарях Европы – *Ctenobethylus goepperti* (26-46%) и *Lasius schiefferdeckeri* (16-28%); в Флориссанте – *Protacteca elongata* (27%), *Liometopum miocenicum* (27%) и *Lasius peritulus* (25%); в Бембридже – *Oecophylla atavina* (65%) и *Leucotaphus gumetensis* (20% от всех определенных муравьев). Это означает, что появились виды с очень высокой численностью семей, т.е. с высоким уровнем развития социальности. Часто эти муравьи принадлежат к ныне вымершим родам, но в целом уже к позднему эоцену доля видов ныне живущих родов становится существенной.

Показательны в этом отношении позднеэоценовые янтари Европы (балтийский, ровенский, саксонский, скандинавский). Судя по тому, что основную массу инклюзов в них составляют одни и те же виды, их возраст сходен. Некоторые различия в соотношении видов скорее всего

определяются либо различиями в экологических условиях в местах захоронения, либо незначительными различиями во времени. Во всех этих янтарях доминирует *Ctenobethylus goepperti* (26-46% всех особей), относящийся к вымершему роду, сходному с современными *Liometopum*. Если исключить этот вид, то оказывается, что среди остальных муравьев виды ныне живущих родов составляют 57-88% особей и 60-77% видов, тогда как виды вымерших родов – лишь 11-36% особей и 23-40% видов. Интересно также отметить, что в фауне этих янтарей наблюдается парадоксальное сочетание типично голарктических родов (*Formica*, *Lasius*, *Myrmica*) и родов, ныне встречающихся исключительно (*Gesomyrmex*, *Gnamptogenys*, *Oecophylla*, *Pseudolasius*) или почти исключительно (*Paratrechina*, *Tetraponera*, *Amblyopone*, *Cerapachys*) в тропиках. Представители первой группы в янтарях составляют (без учета *Ctenobethylus*) 32-49% особей и 10-14% видов, а второй – 4-14% особей, но 17-27% описанных видов. В отложениях Бембриджа 65% особей составляют представители тропического рода *Oecophylla*, а 20% – формального рода *Leucotaphus*, который, скорее всего, соответствует голарктическому *Lasius*.

Еще одна характерная особенность фаун этого периода – большая редкость представителей подсемейства *Myrmicinae* и, напротив, высокая доля *Dolichoderinae*. В современных экосистемах Палеарктики доля *Myrmicinae* составляет 17-85% особей, и они делят первое место с представителями *Formicinae*. В то же время доля *Dolichoderinae* редко превышает 1%. К сожалению, имеющиеся данные по среднему эоцену ненадежны (в Грин Ривер доминирующие виды не удается определить до подсемейства, а в европейском среднем эоцене муравьи надежно не определены), но среди определимых до подсемейства муравьев в Грин Ривер доля *Dolichoderinae* составляет 60%, *Myrmicinae* – 11%. В позднем эоцене картина более определенная: в янтарях Европы доли подсемейств составляют: *Aneuretinae*, *Cerapachyinae* и *Myrmecinae* – <1%, *Pseudomyrmicinae* <4%, *Ponerinae* – <3%, *Dolichoderinae* – 37-56%, *Formicinae* – 34-44%, *Myrmicinae* – 4-13%. При этом, однако, видовое разнообразие *Myrmicinae* довольно велико – 26-29% описанных видов (для сравнения *Dolichoderinae* – 23-35%, *Formicinae* – 26-30%).

Та же тенденция сохраняется и в олигоцене. В Флориссанте доли *Dolichoderinae* (62.6%), *Formicinae* (32.5%) и *Myrmicinae* (4.8%) примерно совпадают с европейскими эоценовыми янтарями, *Pseudomyrmecinae* и *Ponerinae* известны только по двум экземплярам каждый, а *Aneuretinae* – по одному экземпляру. В Бембридже доминируют *Formicinae* (86.3%), доля *Dolichoderinae* падает по сравнению с позднеэоценовыми янтарями (10.8%), доля *Ponerinae* остается такой же (2.5%), а *Myrmicinae* представлены лишь 13 из 685 отпечатков (0.4%).

4. Современная фауна (миоцен – современность, менее 25 млн. лет).

Муравьи по-прежнему многочисленны (3.6-36%, среднее без доминиканского янтара – 6.9%). Соотношение подсемейств приближается к современному. На территории Европы исчезают или становятся очень редкими тропические элементы. Доминиканский янтарь – типичная неотропическая фауна.

Позднеолигоценовые и миоценовые насекомые Европы, в том числе муравьи, многочисленны в коллекциях, но, к сожалению, очень плохо изучены. Можно лишь отметить значительный, по сравнению с эоценом, рост участия Formicinae и особенно Myrmicinae и падение роли Dolichoderinae. Лучше известна фауна Вишневой балки (средний миоцен (чокрак) Ставрополя), соответствующая современной теплоумеренной фауне Европы (Длусский, 1981): Formicinae составляют 55.3% муравьев, Myrmicinae – 40%, Dolichoderinae – 4%, Ponerinae – 3.7%. Определить состав фауны на родовом уровне трудно из-за недостаточной сохранности материала. Богатая среднемиоценовая фауна муравьев известна также в Шаньване (Шаньдун, Китай; Zhang, 1989; Zhang et al., 1994). К сожалению, не весь материал здесь описан, а полный состав фауны не указан, но существенно, что 13 из 21 указанного рода современные и включают 49 из 60 (82%) описанных видов. Состав позднемиоценовых и плиоценовых фаун муравьев практически не изучен.

Работа частично поддержана грантом ИНТАС № 03-4367, для ГМД также РФФИ 05-04-49419а.

PALEONTOLOGICAL HISTORY OF ANTS

G.M. Dlussky¹, A.P. Rasnitsyn²

¹Moscow Lomonosov State University

²Paleontological Institute of RAS

¹dlusksky@mail.ru, ²rasna@online.ru

Four stages could be identified in the paleontological history of ants: the ancient (latest Early and Late Cretaceous), the old (Palaeocene and Early Eocene), stage of formation of the modern fauna (Middle Eocene through Middle Oligocene), and the modern stage (now Miocene). During the ancient stage the ants were rare and the extinct subfamilies were dominating, although main extant subfamilies were appearing during the Late Cretaceous as well. The old stage is the least known; the ants were still rare but represented mainly by the extant subfamilies and occasionally by the living genera. At the third stage ants became numerous, species belonging to the living genera were common, and those with highly populated colonies are recorded for all the best known ant faunas. The modern stage shows essentially modern structure of ant assemblages, although the majority of the species were still extinct.

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

**Материалы XII Всероссийского мирмекологического
симпозиума и сателлитного совещания
«Экология и поведение общественных перепончатокрылых:
теоретические проблемы и практическое использование»
в рамках Сибирской зоологической конференции
Новосибирск, 7-14 августа, 2005 г.**



Новосибирск, 2005