УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2007, том 127, № 2, с. 118–134

УДК 565.796; 551.763.78.79

# ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ И ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ МУРАВЬЕВ

© 2007 г. Г. М. Длусский[1], А. П. Расницын[2]

[1]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
[2]Палеонтологический институт РАН, Москва

Рассмотрена палеонтологическая летопись муравьев с конца нижнего мела до плиоцена и выделены четыре наиболее крупных ее этапа: 1) древнейшая фауна (мел: альб – кампан) с обилием вымерших Armaniidae и Sphecomirminae; 2) древняя фауна (конец верхнего мела – ранний эоцен) без этих вымерших групп, но еще при значительной редкости муравьев; 3) этап формирования современной фауны (средний эоцен – начало олигоцена), когда муравьи уже обильны, но Myrmicinae и, обычно, Formicinae еще занимают подчиненное положение (возможно, кроме мирмицин в Африке) и 4) современная фауна (олигоцен – ныне). Отмечено, что пути формирования фаун Северной Америки, Африки и Евразии разошлись, по-видимому, уже с олигоцена.

В течение последних десятилетий накопились значительные сведения об ископаемых муравьях, что позволяет представить как происходило становление этой группы, занимающей в настоящее время доминирующее положение почти во всех экосистемах суши. До недавнего времени это было невозможно, поскольку качественно были описаны лишь ископаемые позднего эоцена северной Европы (балтийский янтарь [56]) и в меньшей степени – самого раннего олигоцена Северной Америки (Флориссант, США [24]) и миоцена Европы (Радобой, Хорватия [43]). Другие периоды истории муравьев либо не были отражены в палеонтологической летописи из-за отсутствия данных, либо описаны с большим количеством ошибок и не могли быть использованы [30, 36, 55].

Новый этап в изучении палеонтологии муравьев начался после сенсационной находки ископаемого муравья Sphecomyrma freyi из позднего мела [59]. Были описаны многочисленные виды и роды муравьев из отложений мела [2, 5, 6, 8, 10, 11, 28, 32, 34, 35, 57], палеоцена [7, 53], эоцена [1, 12, 13, 29, 40, 57] и миоцена ([4, 62] и большая серия работ разных авторов по фауне доминиканского янтаря, см. [17]). Параллельно делались попытки представить, как шла эволюция муравьев [9, 14, 29, 34, 53, 58]. В работе [29] мы сравнили палеонтологическую историю муравьев на территориях Евразии и Северной Америки и выделили четыре этапа этой истории. С момента публикации этой статьи у нас накопились большие новые материалы, позволяющие уточнить эту картину. В частности обработана и описана небольшая, но крайне интересная коллекция муравьев из позднемеловых отложений Южной Африки [28], обработаны, но описаны лишь частично, большие коллекции муравьев из позднеэоценовых янтарей Европы и большая коллекция отпечатков из олигоценовых отложений Англии (Бембридж). Существенным дополнением к пониманию начального этапа становления муравьев явилась недавно вышедшая статья [32].

Сходную попытку анализа истории муравьев "Dinastic-Succesion Hypothesis" недавно предложили Э. Вильсон и Б. Хольдоблер [61]. Они связали возникновение муравьев и покрытосеменных через изменение свойств подстилки, где возникли муравьи, и обозначили мел как время Sphecomyrminae (Armaniidae они не считают муравьями). Палеоцен и начало эоцена по их представлениям было временем экспансии Ponerinae, с раннего эоцена начинается расцвет Myrmicinae, а чуть позже, с раннего-среднего эоцена – Dolichoderinae и Formicinae, и фауна становится существенно современной. Эта периодизация плохо согласуется с палеонтологическими данными. Связь муравьев с покрытосеменными не очевидна: в позднем мелу цветковые уже были в изобилии, а муравьи еще очень редки. Ископаемые Ponerinae всегда редки, в том числе и в палеоцене – раннем эоцене. Ни в одном из местонахождений, кроме раннемиоценового доминиканского янтаря, их доля не превышает 10% (табл. 1). Расцвет Dolichoderinae начинается, скорее всего, уже в палеоцене, а Myrmicinae – только в миоцене.

Согласно последней сводке Болтона [20] муравьи представляют единое семейство Formicidae, включающее 21 ныне живущих и 4 вымерших подсемейства. Мы, однако, не можем полностью согласиться с предложенным им делением. Обсуждение этого вопроса лежит за пределами данной статьи. Отметим лишь, что, во-первых, мы рассматриваем в данной работе Armaniidae как самостоятельное семейство в надсемействе Formi-

**Таблица 1.** *Распределение ископаемых муравьев по подсемействам*

| Местонахождения | *N* | Доли представителей разных подсемейств, % | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Arm | Sph | Brw | Ane | Dol | For | Mcn | Psm | Pon | Cph | Myr |
| Миоцен | | | | | | | | | | | | |
| Радобой | 131 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13.1 | 64.2 | 0 | 0 | 0.7 | 0 | 22 |
| Ставрополь | 75 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 53.3 | 0 | 0 | 2.7 | 0 | 40 |
| Доминиканский янтарь | 924 | 0 | 0 | 0 | 0 | 51.2 | 4.9 | 0 | 1.9 | 13.4 | 0 | 23.2 |
| Нижний олигоцен | | | | | | | | | | | | |
| Кляйнкембс | 241 | 0 | 0 | 0 | 0 | 36.1 | 26.6 | 0 | 0.4 | 0.4 | 0 | 36.5 |
| Сицилийский янтарь | 39 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 36 | 0 | 0 | 5 | 0 | 51 |
| Флориссант | 5592 | 0 | 0 | 0 | 0.02 | 62.6 | 32.5 | 0 | 0.05 | 0.05 | 0 | 4.80 |
| Бембридж | 936 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9.6 | 87.8 | 0 | 0 | 2.1 | 0 | 0.5 |
| Верхний эоцен | | | | | | | | | | | | |
| Скандинавский янтарь (Дания) | 301 | 0 | 0 | 0 | 0 | 38.2 | 42.5 | 0 | 3 | 2 | 0 | 14.3 |
| Саксонский янтарь (Германия) | 1129 | 0 | 0 | 0 | 0.2 | 52.1 | 35.3 | 0.1 | 1.2 | 1.7 | 0.3 | 9.1 |
| Ровенский янтарь (Украина) | 253 | 0 | 0 | 0 | 0 | 53.4 | 39.1 | 0 | 2 | 0.4 | 0 | 5.1 |
| Балтийский янтарь (Польша) | 957 | 0 | 0 | 0 | 0 | 56.4 | 39 | 0 | 0.2 | 1.6 | 0 | 2.8 |
| Балтийский янтарь (Калининград) | 9978 | 0 | 0 | 0 | 0.3 | 64.8 | 32.2 | 0.1 | 0.2 | 0.7 | 0.1 | 1.7 |
| Средний эоцен | | | | | | | | | | | | |
| Грин-Ривер | 102 | 0 | 0 | 0 | 3.0 | 73.0 | 3.0 | 11.0 | 0 | 10.0 | 0 | 2.0 |
| Кампан-палеоцен | 16 | 0 | 0 | 0 | 18.8 | 43.8 | 25.0 | 0 | 0 | 12.5 | 0 | |
| Альб-маастрихт | 60 | 41.7 | 41.7 | 5.0 | 0 | 0 | 1.7 | 0 | 0 | 8.3 | 0 | 1.7 |

Примечание. Ane – Aneuretinae, Arm – Armaniidae, Brw – Brownimeciinae, Cph – Cerapachyinae, Dol – Dolichoderinae, For – Formicinae, Mcn – Myrmeciinae, Myr – Myrmicinae, Pon – Ponerinae, Psm – Pseudomyrmicinae, Sph – Sphecomyrminae; *N* – количество изученных экземпляров. Данные по Кляйнкембсу пересчитаны по рисункам и фотографиям из [55].

coidea. Именно так эти насекомые были описаны первоначально [5]. Подобной точки зрения придерживаются и некоторые другие авторы [34, 61]. Во-вторых, представляется неоправданным деление Болтоном Ponerinae на шесть подсемейств. В данной работе мы рассматриваем их как единое подсемейство, как это было принято до недавнего времени, в том числе самим Болтоном [18, 19].

## ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучены следующие коллекции (в скобках указано число изученных экземпляров, информация по местонахождениям приведена ниже).

ПИН РАН, Москва: Хетана (30), Обещающий (13), Кзыл-Джар (5), Янтардах (5), Байкура-Неру (4), сахалинский янтарь (9), Тадуши (2), Грин-Ривер (7), балтийский янтарь (536), Вишневая балка (92), Темнолесская (2); Чон-Туз (22), Керчь (1), Бахиоти (2),

Институт зоологии НАН Украины, Киев: ровенский янтарь (267)

Музей Земли ПАН, Варшава, Польша: польский балтийский янтарь (969);

Музей естественной истории, Лондон: бирманский янтарь (3), Бембридж (1124), балтийский янтарь (162). Экс-ан Прованс (4), Энинген (15), Паршлюнг (6), Радобой (5), Ротт (3), Флориссант (64), Грин-Ривер (7);

Музей естественной истории, Вена: балтийский янтарь (30, типы Майра), Вентана, (1, type of Polanskiella smekali);

Музей Гумбольдта, Берлин, ФРГ: саксонский янтарь (735);

Зоологический музей университета в Копенгагене: скандинавский янтарь (318), балтийский янтарь из Калининграда (40), из Гданьска (9), неясного происхождения (70);

Smithsonian Institution, Вашингтон, США: Грин-Ривер (100), Бембридж (15, типы T.D.A. Cockerell);

State Natural History Survey Division, Section of Faunistic Surveys and Insect Identification, Champaign, Иллинойс, США: Грин-Ривер (1);

Stonerose Interpretive Center, Republic, штат Вашингтон, США: Клондайк Маунтин (2);

Burke Museum of Natural Hystory & Culture, University of Washington, Сиэтл, США: Клондайк Маунтин (1);

Biosystematic Research Center, Оттава, Канада: канадский янтарь (2);

Bernard Price Institute of Paleontology, Иоганнесбург, ЮАР и National Museum of Botswana, Габороне, Ботсвана: Орапа (10);

персональная коллекция В. А. Гусакова, Королёв, Московская обл.: балтийский янтарь (71);

персональная коллекция Karsten Grohn, Glinde, ФРГ: балтийский янтарь (99), саксонский янтарь (11);

персональная коллекция Manfred Kutscher, Sassnitz, Rugen, ФРГ; саксонский янтарь (400).

Материал происходит из следующих местонахождений.

**Ранний мел:** Хетана: Хабаровский край, Охотский р-он, Ульинский прогиб, низовья р. Хетана в 3–7 км от ее устья, еманринская свита, нижний мел, средний альб (30);

Бирманский янтарь: северная Бирма (точный источник не известен), нижний мел, верхний альб.

**Поздний мел:** Обещающий: Магаданская обл., Тенькинский р-он, среднее течение ручья Обещающий (правый приток реки Нил, бассейн верховьев реки Армань), ольская свита, верхний мел, сеноман;

Кзыл-Джар, Казахстан, Кзыл-Ординская обл., северо-восточные отроги хребта Каратау, верхний мел, турон;

Орапа (Ogapa): Ботсвана, алмазная трубка Орапа, верхний мел, турон;

Янтардах, Таймыр, правый берег реки Маймечи в 3 км выше ее устья, обрывы Янтардах, хетская свита, верхний мел, сантон;

Канадский янтарь: Канада, Альберта, местонахождение Медисин Хат, верхний мел, кампан;

Байкура-Неру: Таймыр, оз. Таймыр, зал. Байкура-неру, конец верхнего мела (точный возраст не известен).

**Палеоцен:** Сахалинский янтарь: восточное побережье Юж. Сахалина у пос. Стародубское, перемыв из нижнедуйской свиты;

Тадуши: Приморский край, Кавалеровский р-он, река Тадуши у села Суворово, тадушинская свита.

**Средний эоцен:** Грин-Ривер (Green River): США, штаты Колорадо, Юта, Вайоминг, формация Грин Ривер, толща Парашют, средний эоцен;

Клондайк Маунтин (Klondike Mountain): США, шт. Вашингтон, г. Рипаблик, формация Клондайк Маунтинз, средний эоцен;

Вентана (Ventana): Rio Pichileufú в Патагонии, Аргентина, формация Вентана, для которой есть датировка ранний лютет.

**Поздний эоцен:** Балтийский янтарь, Калининградская обл., Янтарное, прусская свита;

Балтийский янтарь, в основном польское побережье Балтики;

Ровенский янтарь: аналог балтийского янтаря из месторождений Клесово и Дубровицы в Ровенской области Украины, обуховская свита;

Саксонский янтарь: аналог балтийского янтаря (или переотложенный балтийский) из Биттерфельда в Германии;

Скандинавский янтарь: аналог балтийского янтаря (или переотложенный балтийский) с побережья Ютландии, Дания.

**Олигоцен:** Бембридж (Bembridge): о-в Уайт, Великобритания, мергели Бембридж, базальный олигоцен;

Флориссант (Florissant): озерные отложения формации Антеро у д. Флориссант, Колорадо, США, терминальный эоцен или начало олигоцена;

Экс-ан Прованс (Aix-en-Provence): гипсоносный мергель у Aix, Bouche-du-Rhône, Франция, начало позднего олигоцена (ранний хатт).

**Миоцен:** Ротт (Rott): бумажные, углистые и полировальные сланцы близ Бонна, ФРГ, начало миоцена (аквитан);

Радобой (Radoboj): отложения раннего миоцена (бурдигала) близ Радобоя в Хорватии;

Керчь: Украина, Крым, Юраков Кут близ Керчи, средний миоцен, тархан;

Вишневая балка: окр. г. Ставрополь, средний миоцен, караганский ярус;

Темнолесская: ст. Темнолесская близ Ставрополя, средний миоцен, в. чокрак;

Бахиоти: Грузия, Сачхерский р-н, с. Бахиоти, средний миоцен, конка;

Чон-Туз: Киргизия, р. Чон-Туз 30 км. З. с. Кочкорка, средний миоцен;

Энинген (Oeningen): пресноводный известняк близ Schrotzburg (Schienerburg, Ю. Баден), ФРГ, верхний миоцен, сармат;

Паршлюг (Parschlug): Штирия, Австрия, ср. миоцен (карпат – н. баден).

Кроме того, для расчета соотношений подсемейств, родов и видов мы также использовали некоторые надежные литературные данные [24, 28, 32, 34, 35, 43, 56, 57]. Данные по нижнему олигоцену Кляйнкембса (Германия, [55]) оригинальные, основаны на наших определениях изображенных и описанных муравьев до уровня подсемейства.

На рис. 1 показаны наши представления о связях между подсемействами муравьев и данные о находках представителей различных подсемейств. В табл. 2 приводятся сведения о возрасте отложений, в которых были найдены муравьи, и о доле муравьев среди других насекомых.

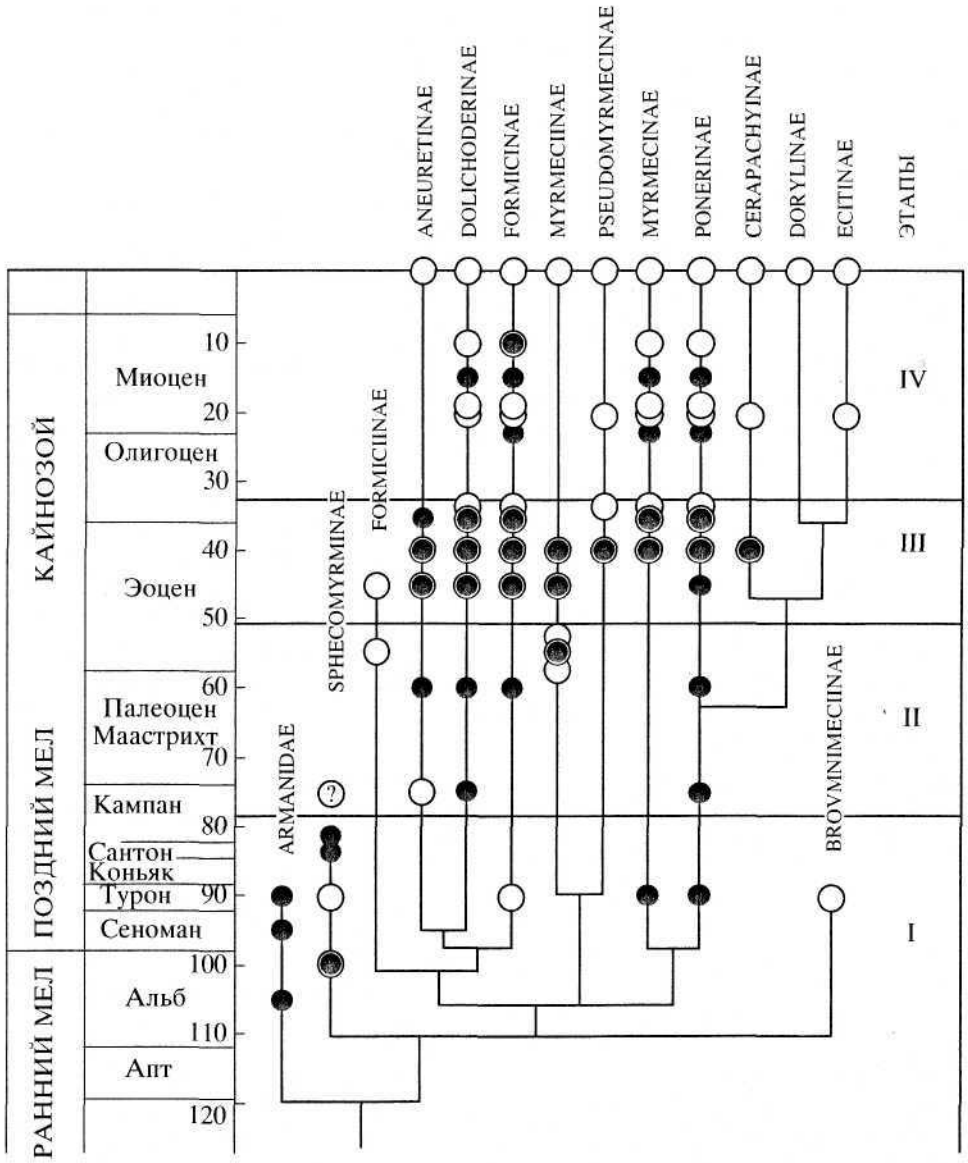



**Рис. 1.** Филогенетические связи подсемейств и находки ископаемых муравьев. Черными кружками обозначены наши находки.

## ПРОБЛЕМА СОХРАННОСТИ

Ископаемые муравьи сохраняются либо в ископаемых смолах, либо в виде отпечатков. Условия захоронения очень сильно отличаются. В смолу попадают, как правило, рабочие особи, ползающие по стволам деревьев, причем, чем мельче муравьи, тем больше вероятность их захоронения. Таким образом, крупные герпетобионты, а также виды, обитающие в подстилке и почве, практически не сохраняются. Отпечатки же образуются в озерных отложениях и поэтому представлены главным образом крылатыми половыми особями, упавшими в воду во время брачного лёта, причем здесь, наоборот, вероятность сохранения крупных особей часто выше, чем мелких. Более того, у муравьев имеется два типа брачного лёта – воздушное роение и наземное роение [38]. В первом случае крылатые самки и самцы образуют воздушные рои и начинают спаривание в воздухе. Такие рои иногда могут уноситься ветром на большие расстояния. Так, например, в арктической тундре крылатых муравьев находили за много десятков километров севернее северной границы их распространения. Естественно, именно представители этой группы имеют наибольший шанс на захоронение в озерных отложениях. К этой группе, в частности относятся представители родов Camponotus Mayr и Lasius Fabricius (Formicinae) и большинство палеарктических видов подсемейства Myrmicinae. У представителей второй группы самки отлетают на небольшое расстояние от гнезда и бегают по земле,

**Таблица 2.** Доля муравьев ($x$, %) в ископаемых комплексах насекомых

| Местонахождение | Возраст | (млн. лет) | Ископаемое | $x$, % | Источник |
|---|---|---|---|---|---|
| Виллерсгаузен, ФРГ | позд. плиоцен | (2.5) | отпечаток | 7.8 | Жерихин (не опубликовано) |
| СВ Япония | позд. миоцен | (10) | отпечаток | 17.9 | [33] |
| Вишневая Балка, Ставрополь | ср. миоцен | (16) | отпечаток | 3 | ориг. |
| Чон-Туз, Киргизия | ср. миоцен | (16) | отпечаток | 2 | ориг. |
| Rubielos de Mora, Испания | ран. миоцен | (20) | отпечаток | 3.6 | [46] |
| Доминиканский янтарь | ран. миоцен | (20) | инклюз | 36 | Расницын (не опубликовано) |
| Сицилийский янтарь | ран. олигоцен | (30) | инклюз | 40 | [63] |
| Флориссант, США | ран. олигоцене | (33) | отпечаток | 20 | [24] |
| Светловодная, Приморье | ран. олигоцен | (33) | отпечаток | 7 | ориг. |
| Амгу, Приморье | ран. олигоцен | (33) | отпечаток | 0.2 | ориг. |
| Балтийский янтарь | позд. эоцен | (40) | инклюз | 5 | ориг. |
| Ровенский янтарь | позд. эоцен | (40) | инклюз | 4.1 | [47] |
| Арканзасский янтарь | ср. эоцен | (45) | инклюз | 1 | [54, 57] |
| Грин Ривер, США | ср. эоцен | (45) | отпечаток | 6.9 | Pribyl et al. (unpublished) |
| Клондайк Мт., США | ср. эоцен | (45) | отпечаток | 2 | [39] |
| Мессель, ФРГ | ср. эоцен | (45) | отпечаток | 13.1 | [41] |
| Экфельд, ФРГ | ср. эоцен | (45) | отпечаток | 1.1 | [42] |
| Янтарь Уазы, Франция | ран. эоцен | (50) | инклюз | 7 | Nel in [34] |
| Сахалинский янтарь | палеоцен | (60) | инклюз | 1.2 | [7] |
| Тадуши, Приморье | палеоцен | (60) | отпечаток | 0.05 | ориг. |
| Канадский янтарь | кампан | (75) | инклюз | 0.002 | [48] |
| Байкура, Таймыр | ?кампан-маастр. | (80?) | инклюз | 1.6 | [50] |
| Янтардах, Таймыр | сантон | (85) | инклюз | 0.001 | Zherikhin in [34] |
| Смолы Нью-Джерси | турон | (90) | инклюз | 0.05 | [34] |
| Кзыл-Джар, Казахстан | турон | (90) | отпечаток | 0.7 | ориг. |
| Орапа, Ботвсана | турон | (90) | отпечаток | 0.6 | [22] |
| Обещающий, Приохотье | сеноман | (95) | отпечаток | 0.5 | ориг. |
| Бирманский янтарь | позд. альб | (100) | инклюз | 0.3 | [32, 52] |
| Хетана, Приохотье | ср. альб | (105) | отпечаток | 1.5 | ориг. |

а самцы летают низко над поверхностью почвы, отыскивают неоплодотворенных самок по запаху и спариваются на земле. К этой группе относятся, например, современные представители родов Tapinoma Förster (Dolichoderinae), Formica L. и Cataglyphis Förster (Formicinae). Вероятность попадания таких муравьев в воду существенно ниже, чем у представителей первой группы.

Инклюзы в ископаемых смолах часто имеют идеальную сохранность, что позволяет описывать их так же, как современные виды. Поэтому описанием таких ископаемых фаун обычно занимались мирмекологи, хорошо знающие рецентную фауну. В то же время даже на хорошо сохранившихся отпечатках в осадочных отложениях не видны многие признаки, используемые в систематике рецентных форм, так что корректное сравнение этих видов с современными обычно просто невозможно. Поэтому специалисты по современной систематике, для которых палеонтологические данные представляют интерес только как материал для реконструкции филогенезов, такие отпечатки не описывают. Этим занимаются палеоэнтомологи, которые не всегда знают современную фауну и помещают те или иные виды в современные роды, руководствуясь только габитуальным сходством. Так, в работах Геера [36] и Донисторпа [30] зачастую под одним названием фигурировали не только разные виды, но даже представители разных подсемейств, а Коккерелль [25] описывал типичных Formicinae в роде Tetramorium Mayr (Myrmicinae).

Дополнительную сложность составляет то, что в осадочных отложениях крайне редко встре-

чаются хорошо сохранившиеся отпечатки (например, Флориссант и Обещающий). Гораздо чаще мы встречаемся со случаями неполной сохранности, причем, можно выделить три ситуации:

1. Сохраняются преимущественно крылья, а тела не сохраняются. Скорее всего, захоронение происходило в водоемах с нормальной фауной беспозвоночных и рыб, которые поедали упавших в воду муравьев, оставляя несъедобные крылья (например, Вишневая балка).

2. Сохраняются тела, а крылья, а часто также ноги, усики и щупики, отсутствуют. Скорее всего, захоронение происходило в водоемах с аномальной гидрохимией, в которой тонкий хитин со временем растворялся (например, Грин-Ривер, Чон-Туз и Хетана).

3. Сохраняются не отпечатки, а полости в породе. Скол обычно проходит не посредине полости, так что довольно трудно представить реальный облик насекомого (например, Бембридж).

В этих случаях корректное отнесение отпечатков к рецентным таксонам (родам и даже подсемействам) или корректное описание новых таксонов часто невозможно даже в принципе. На наш взгляд единственный выход – введение паратаксономии и описание формальных таксонов.

Таким образом, как тафоценозы ископаемых смол, так и тафоценозы осадочных отложений дают искаженную картину реального соотношения видов в биогеоценозах прошлого. Лишь значительный опыт и сопоставление данных может позволить реконструировать реальную картину.

## ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ МУРАВЬЕВ

То, что муравьи появились в нижнем мелу, ни у кого не вызывало сомнений после описания Sphecomyrma freyi из позднего мела [59]. Однако первые попытки найти нижнемеловых муравьев оказались неудачными. В 1986 г. из нижнемеловых отложений местонахождения Кунварра (Koonwarra) в Австралии был описан как муравей отпечаток Creactoformica explicata Jell et Duncan [37], который по нашему мнению принадлежит наездникам семейства Diapriidae. Науманн [45] переописал голотип C. explicata и исключил этот вид из семейства Formicidae, но не включил его в какое-либо определенное семейство Hymenoptera, однако его сомнения в принадлежности ископаемого Diapriidae оспариваются ([49] с. 358). Отпечаток Cariridris bipetiolata Brandão, Martins-Neto et Vulcano описан из отложений формации Сантана в Бразилии, датируемых нижним аптом (нижний мел) [21]. Согласно интерпретации авторов, у этого насекомого были коленчатые усики и двухчлениковый стебелек. Авторы отнесли новый вид к подсемейству Myrmeciinae. Однако вскоре было показано, что описанное и изображенное авторами насекомое очень сходно с другим найденным в формации Сантана насекомым, которое было определено как представитель семейства Sphecidae (Ampulicinae) или Dryinidae [26]. А. Расницын совместно с В. Пулавским (Калифорнийская Академия Наук) изучили этот экземпляр и нашли, что он действительно принадлежит к семейству Sphecidae, тем самым подтвердив наши ранние предположения [11, 49].

В настоящее время древнейшими известными Formicoidea являются Armaniidae, найденные в отложениях Хетана Хабаровского края (нижний мел, средний альб, ~105 млн. лет) [11]. Всю дальнейшую историю становления современной фауны муравьев можно разделить на четыре этапа: 1 – древнейшая фауна (конец нижнего мела – верхний мел, ~105–85 млн. лет); 2 – древняя фауна (конец верхнего мела – ранний эоцен, ~85–50 млн. лет); 3 – формирование современной фауны (средний эоцен – начало олигоцена, ~50–35 млн. лет); 4 – современная фауна (олигоцен – ныне, ~35–0 млн. лет).

### *1. Древнейшая фауна (мел: альб – ?кампан, ~105–85 млн. лет)*

Первыми известными формикоидами были представители вымершего семейства Armaniidae (рис. 2, *1–4*), появившиеся в конце позднего мела. Известны только крылатые самки и самцы этих насекомых. У них было типичное для муравьев жилкование крыльев и метаплевральные железы (основные признаки Formicoidea). В то же время второй абдоминальный сегмент у них очень слабо отделен от остального брюшка и не образует отчетливого стебелька. Кроме того, их самки имели двузубые мандибулы и нитевидные усики с очень коротким скапусом. Нет никаких оснований считать этих насекомых эусоциальными. Как было показано ранее [5, 14], нитевидные антенны и двузубые мандибулы не позволяют осуществлять тонкие манипуляции с расплодом, столь характерные для муравьев. Однако присутствие метаплевральных желез, выделения которых обладают бактерицидными свойствами, указывает на наличие гнезда и его тщательной подготовки (обеззараживания), т.е. на развитую заботу о потомстве. К настоящему времени описано 14 видов Armaniidae, относящихся к семи родам. Морфологическое разнообразие их невелико. Единственная заметно уклоняющаяся форма – Khetania mandibularis Dlussky (рис. 2, *3*), краниомандибулярная система которых (расширенная кпереди голова, мощные мандибулы) напоминает современных Amblyoponini. Остатки Armaniidae найдены, кроме альба Приохотья, в туронских и сеноманских отложениях Сибири (Обещающий, Магаданская обл.), Казахстана (Кзыл-Джар) и южной Африки (Орапа, Намибия). Самые поздние на-

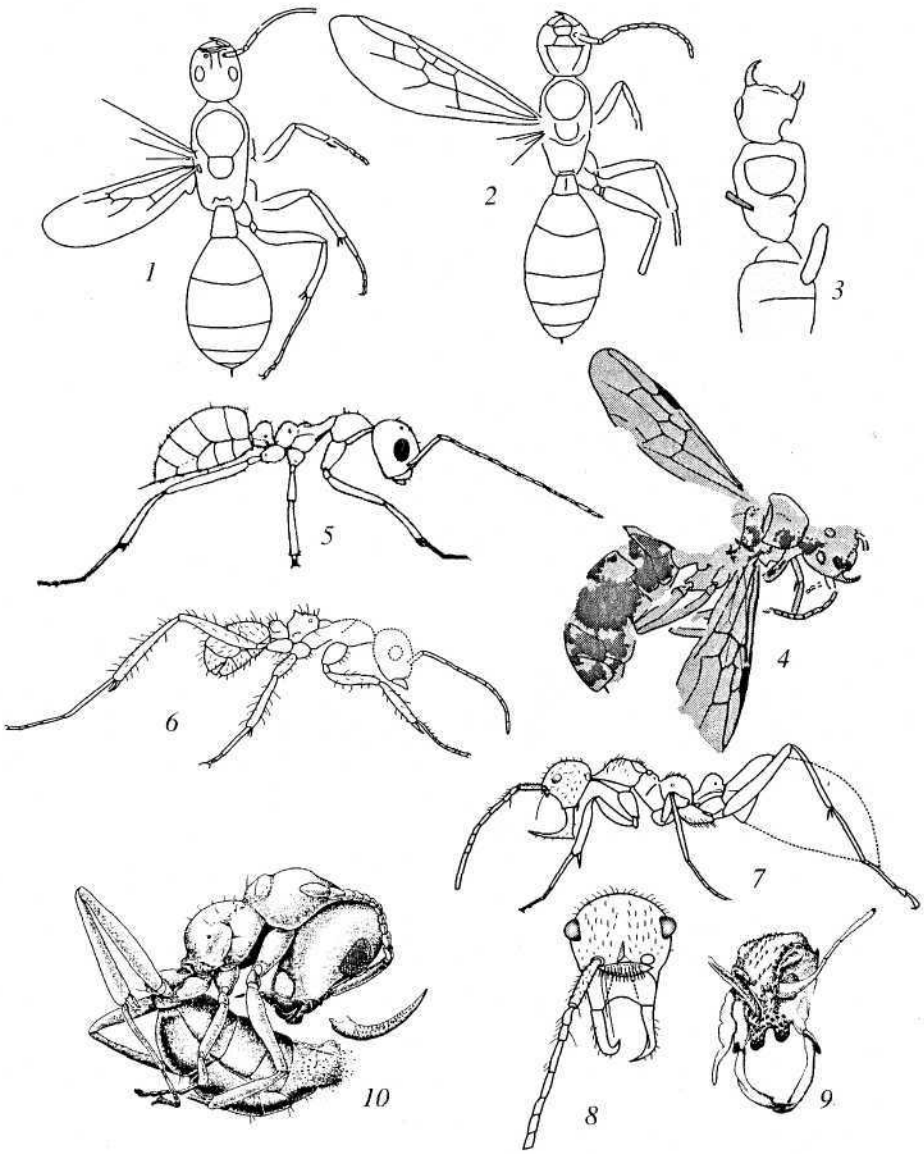



**Рис. 2.** Armaniidae и представители вымерших подсемейств Formicidae.

*1* – Armania robusta Dlussky, Armaniidae, реконструкция (Обещающий, сеноман); *2* – Pseudarmania robusta Dlussky, Armaniidae, реконструкция (Обещающий, сеноман); *3* – Khetania mandibulata Dlussky, Armaniidae (Хетана, альб); *4* – Orapia rayneri Dlussky, Brothers et Rasnitsyn (Орапа, турон); *5* – Sphecomyrma freyi Wilson et Brown, Sphecomyrminae, реконструкция (Нью-Джерси, турон) [59]; *6* – Cretomyrma arnoldii Dlussky, реконструкция (Янтардах, сеноман); *7*, *8* – Haidomyrmex cerberus Dlussky, реконструкция (*7*) и голова сверху (*8*) (бирманский янтарь, альб); *9* – голова Myanmyrma gracilis Engel et Grimaldi, (?) Sphecomyrminae (бирманский янтарь, альб) [32]; *10* – Brownimecia clavata Grimaldi, Agosti et Carpenter, Brownimeciinae (Нью-Джерси, турон) [35].

ходки относятся к турону (90 млн. лет). Меловые фауны с арманиидами были даже выделены в особый арманиидный тип фаун [51].

Несколько позже в ископаемой летописи появляются представители вымершего подсемейства Sphecomyrminae (рис. 2, *5–8*). Все эти муравьи найдены только в ископаемых смолах. Тот факт, что Armaniidae найдены только в осадочных отложениях, а Sphecomyrminae – только в смолах, скорее всего, объясняется размерными различиями этих насекомых. Первые имели длину 10–15 мм, а вторые – 2.5–5 мм. Самки Sphecomyrminae, как и Armaniidae имели двузубые мандибулы, но у них уже намечается коленчатость усиков, хотя относительная длина скапуса меньше, чем у всех остальных муравьев. Все они были бескрылыми и имели облик, сходный с рабочими муравьями. Узловидный петиолюс этих муравьев четко обособлен от остального брюшка. Морфологическое разнообразие Sphecomyrminae довольно высоко. Наиболее генерализованный облик имеют самки и самцы североамериканских Sphe-

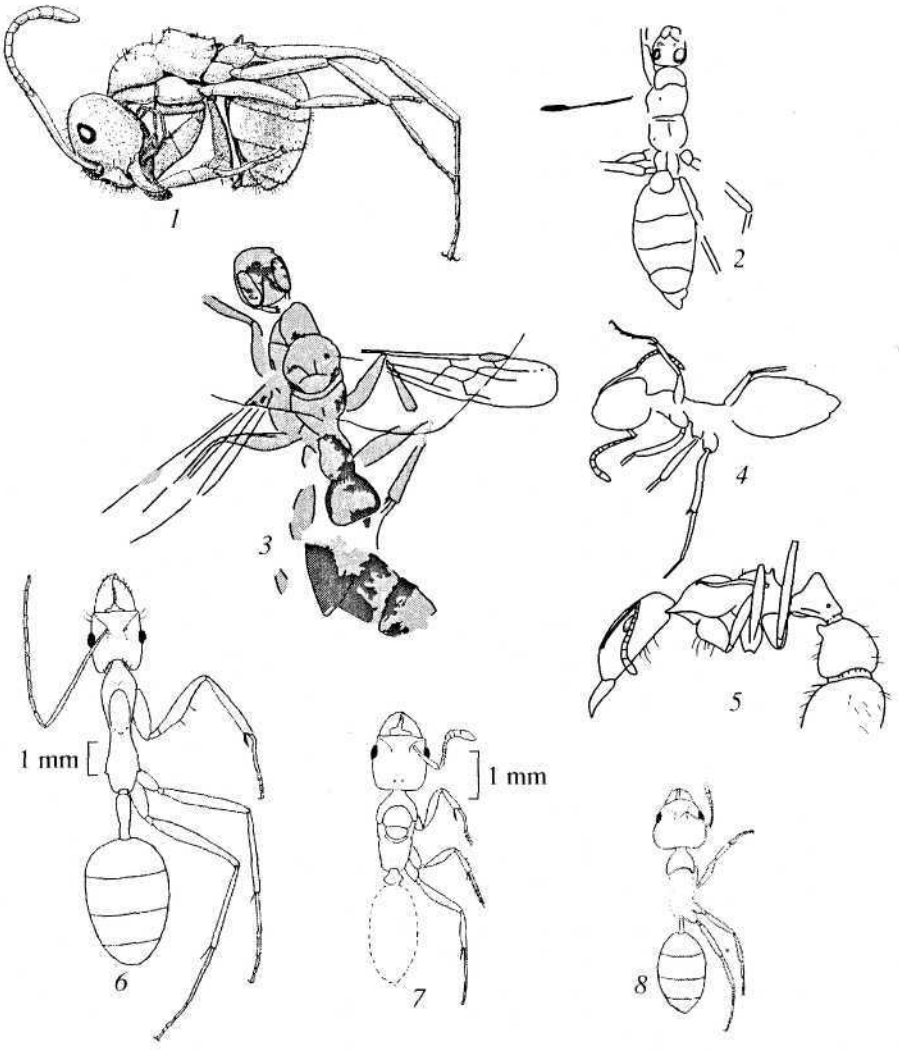



**Рис. 3.** Древнейшие представители современных подсемейств муравьев, относящиеся к вымершим родам: *1* – Kyromyrma neffi Grimaldi et Agosti, Formicinae (Нью Джерси, турон) [34]; *2* – Afromyrma petrosa Dlussky, Brothers et Rasnitsyn, Myrmicinae, (Орапа, турон); *3* – Afropone oculata Dlussky, Brothers et Rasnitsyn, Ponerinae, (Орапа, турон); *4* – Eotapinoma macalpini Dlussky, Dolichoderinae, (канадский янтарь, кампан); *5* – Canapone dentata Dlussky, Ponerinae, (канадский янтарь, кампан); *6* – Zherichinius horribilis Dlussky, Dolichoderinae, реконструкция (сахалинский янтарь, палеоцен); *7* – Protopone primigena Dlussky, Ponerinae, реконструкция (сахалинский янтарь, палеоцен); *8* – Aneuretellus deformis Dlussky, Aneuretinae, реконструкция (сахалинский янтарь, палеоцен).

comyrma Wilson et Brown (рис. 2, *5*). Самка Cretomyrma Dlussky из смол Таймыра (рис. 2, *6*) отличается более длинными ногами и наличием шипа на проподеуме. У самцов таймырских Dlusskyidris Bolton мандибулы редуцированы, а у Baikuris Dlussky – расширены и несут при основании хорошо развитое овальное железистое поле. Необычный облик имеют Haidomyrmex Dlussky (рис. 2, *7*, *8*) и Myanmyrma Engel et Grimaldi (рис. 2, *9*), скорее всего относящаяся к тому же подсемейству, из бирманского янтаря с длинными двузубыми мандибулами. Судя по морфологии, они были весьма специализированными хищниками.

Вильсон [58, 60] считал, что Sphecomyrma были эусоциальными насекомыми, основываясь на сходстве их самок с рабочими муравьями. На наш взгляд этот довод неоснователен, поскольку бескрылые самки весьма обычны в близком надсемействе Scolioidea. Поэтому мы высказывали сомнения в наличии у них эусоциальности [5, 14]. Однако в последнее время появляются косвенные свидетельства того, что эти муравьи жили семьями. Так в Нью-Джерси были найдены две самки Sphecomyrma freyi Wilson et Brown в одном небольшом куске янтаря, что рассматривается как свидетельство того, что они могли ходить группами [32]. В одном куске бирманского янтаря также обнаружены две особи Haidomyrmex cerberus Dlussky и кокон, размеры которого вполне соответствуют кокону этих муравьев. Более того,

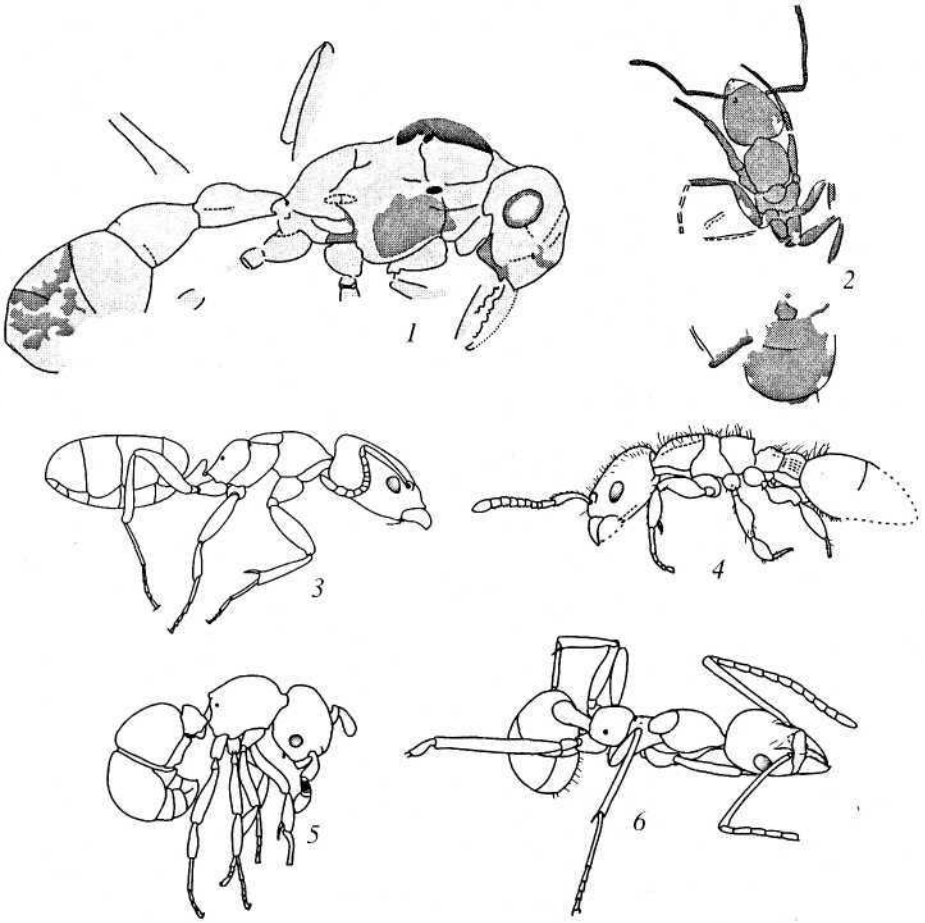



**Рис. 4.** Эоценовые муравьи, относящиеся к вымершим родам. *1* – Archimyrmex rostratus Cockerell, Myrmeciinae (Грин-Ривер); *2* – Kohlsimyrma longiceps Dlussky et Rasnitsyn, subfamily incertae sedis (Грин-Ривер); *3* – Ctenobethylus goepperti (Mayr), Dolichoderinae (балтийский янтарь); *4* – Stigmomyemex venustus Mayr, Myrmicinae (саксонский янтарь); *5* – Bradoponera meieri Mayr, Ponerinae (балтийский янтарь); *6* – Paraneuretus tornquisti Wheeler, Aneuretinae (балтийский янтарь).

один из муравьев явно попал в смолу уже после смерти: хитин поврежден и инклюз заполнен смолой. Современные муравьи часто переносят куколок из гнезда в гнездо и выносят из гнезда умерших особей. И все же окончательным доказательством эусоциальности этих насекомых может послужить лишь нахождение крылатых и бескрылых самок одного вида.

Все Sphecomyrmidae были герпетобионтами или передвигались по поверхности стволов деревьев. На это указывают длинные конечности, компактное брюшко, сравнительно крупные выпуклые глаза, наличие простых глазков и нитевидные жгутики усика. Этот факт явно противоречит гипотезе Вильсона и Холлдоблера [61] о том, что муравьи формировались как обитатели лесной подстилки. Среди меловых муравьев морфологические признаки, свидетельствующие об обитании в подстилке, имеются только у Brownimecia clavata Grimaldi, Agosti et Carpenter (рис. 2, *10*) из туронского янтаря Нью-Джерси [35]. Во-первых, самка этого муравья имеет утолщенные последние членики жгутика, образующие неявственную булаву, и редуцированные простые глазки. Кроме того, у нее имеется четкая перетяжка между первым и вторым члениками брюшка, как у современных Ponerinae, что связано с повышением подвижности брюшка при одновременном утолщении покровов и способствует передвижению в скважинах почвы или подстилки [14]. Две особи этого муравья были найдены в одном куске янтаря. В сочетании с типичными для современных муравьев коленчатыми усиками это может свидетельствовать об эусоциальности. В то же время своеобразное строение мандибул и щупиков не позволяет рассматривать его в качестве представителя современных подсемейств или предка Ponerinae. Болтон [20] поместил его в самостоятельное подсемейство Brownimeciinae.

В туроне появляются представители других подсемейств – в янтарях Нью-Джерси Formicinae (Kyromyrma Grimaldi et Agosti, рис. 3, *1*), а в сланцах Орапы в Южной Африке – Ponerinae (Afropone Dlussky, Brothers et Rasnitsyn, рис. 3. *2*) и Myrmici-

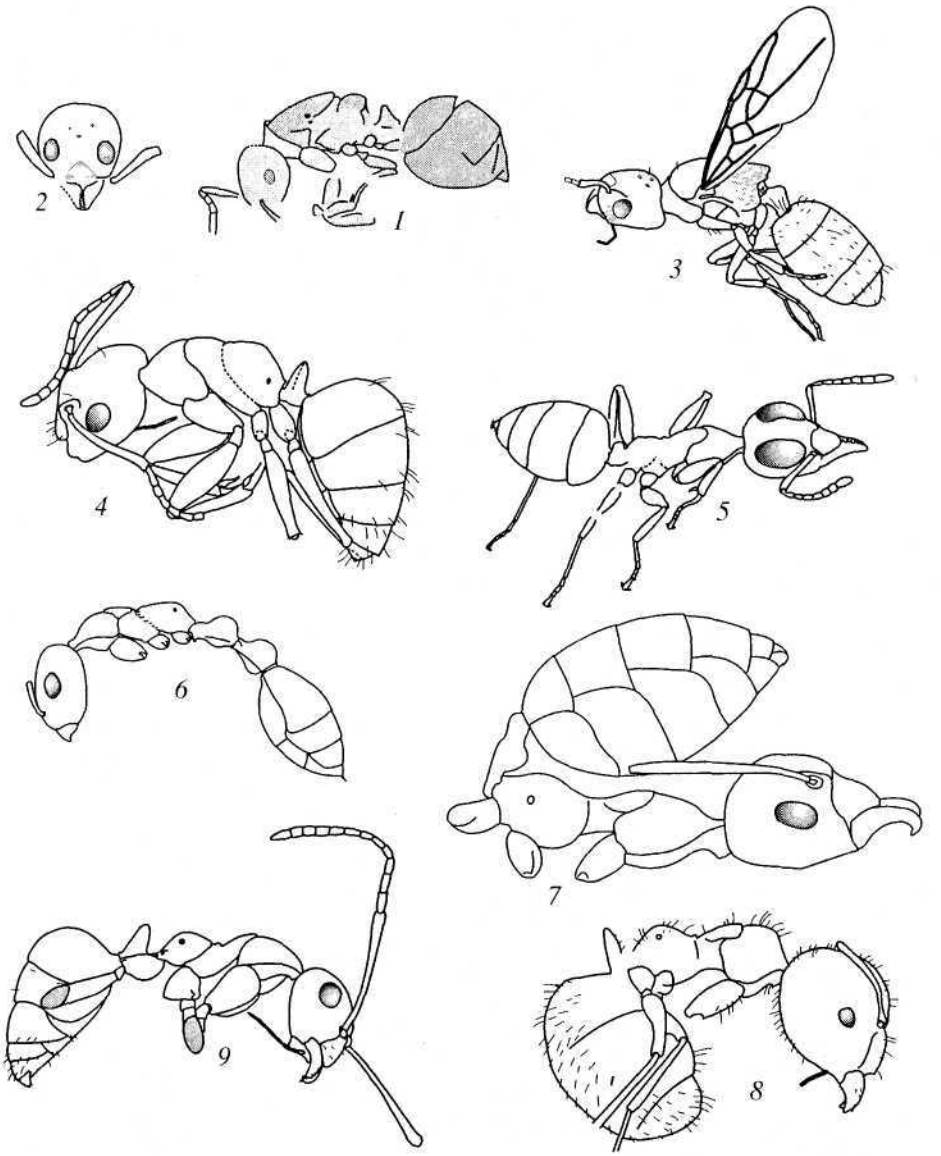



**Рис. 5.** Эоценовые муравьи, относящиеся к ныне живущим родам: *1*, *2* – Dolichoderus kohlsi Dlussky et Rasnitsyn, Dolichoderinae (Грин-Ривер); *3* – Самка Dolichoderus tertiarius (Mayr), Dolichoderinae (балтийский янтарь); *4* – Camponotus mengei Mayr, Formicinae (балтийский янтарь); *5* – Gesomyrmex hoernesi Mayr, Formicinae (балтийский янтарь); *6* – Tetraponera simplex (Mayr), Pseudomyrmecinae (балтийский янтарь); *7* – Oecophylla brischkei Mayr, Formicinae (балтийский янтарь); *8* – Pseudolasius boreus Wheeler, Formicinae (балтийский янтарь); *9* – Formica flori Mayr, Formicinae (саксонский янтарь).

nae (Afromyrma Dlussky, Brothers et Rasnitsyn, рис. 3, *3*). В туронских же осадочных отложениях Кзыл-Жара в Казахстане вместе с отпечатками Armaniidae найдены Petropone petiolata Dlussky и Cretopone magna Dlussky, которые возможно относятся к Ponerinae, но плохая сохранность отпечатков не позволяет утверждать это с уверенностью. Нахождение Afromyrma интересно тем, что подтверждает нашу раннюю гипотезу об афротропическом происхождении Myrmicinae [14, 27], первые представители которого появляются в северном полушарии только в среднем эоцене [29, 57]. Предлагая эту гипотезу, мы основывались на двух косвенных свидетельствах. Во-первых, Myrmicinae появляются в большом количестве (~50% найденных экземпляров и шесть из 15 видов) в сицилийском янтаре [31], фауна которого имеет явно афротропический облик. Вторым косвенным доводом была особенность структуры комплексов муравьев пустынь Южной Африки.

Фауны пяти пустынных областей Земли (Палеарктики, Северной Америки, Южной Америки, Южной Африки и Австралии) формировались независимо на базе существовавших ранее соответствующих гумидных фаун [3]. В большинстве пустынь адаптивную зону дневных зоонекрофа-

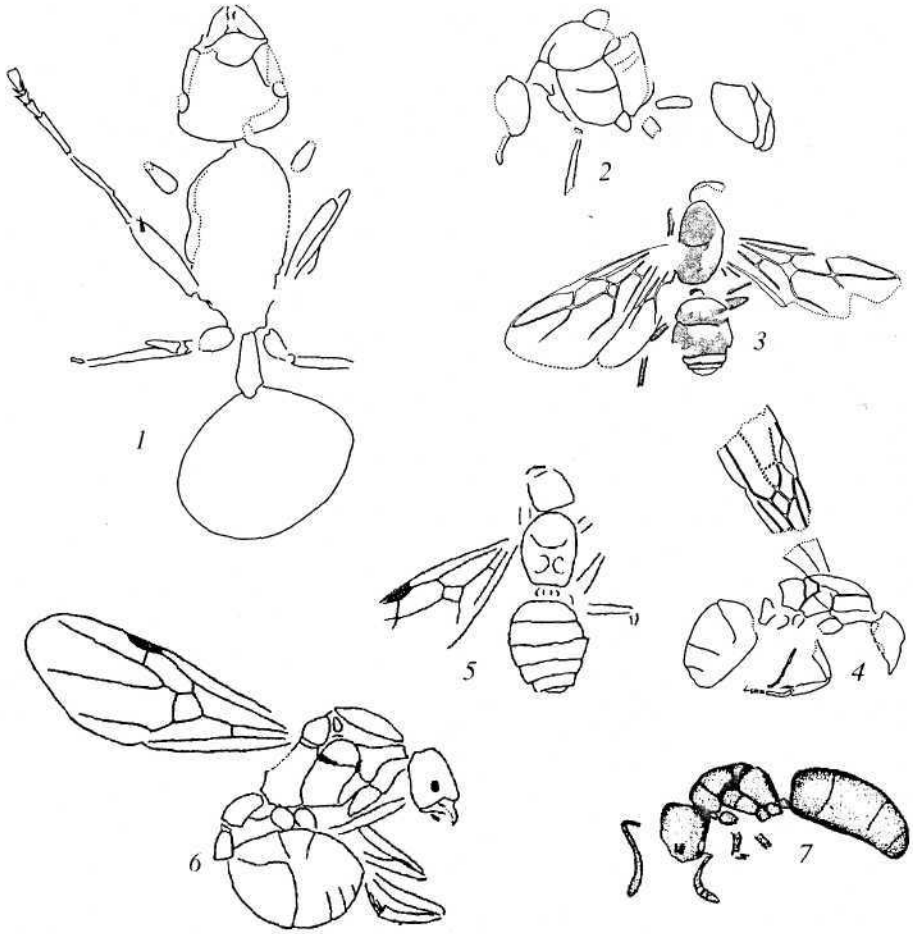



**Рис. 6.** Муравьи олигоцена и миоцена: *1*, *2* – Самка (*1*) и самец (*2*) Oecophylla atavina Cockerell, Formicinae (Бембридж, олигоцен); *3* – Leucotaphus gurnetensis (Cockerell), Formicinae (Бембридж, олигоцен); *4* – Dolichoderus vectensis Donisthorpe, Dolichoderinae (Бембридж, олигоцен); *5* – Lasius vetulus Dlussky, Formicinae (Вишневая балка, миоцен); *6* – Paraphaenogaster microphthalmus Dlussky, Myrmicinae (Вишневая балка, миоцен); *7* – Dolichoderus tauricus Dlussky, Dolichoderinae (Керчь, миоцен).

гов занимают представители Formicinae и Dolichoderinae, поскольку они преадаптированы для этого: их провентрикулюс имеет клапаны, что позволяет делать значительные запасы жидкой пищи в зобу. В отличие от них у Myrmicinae провентрикулюс закрывается при помощи сфинктера, так что они не могут хранить запасы пищи в зобу, и в пустынях, как правило, выступают как карпофаги, запасающие в гнездах семена. Это справедливо для всех пустынь, кроме южноафриканских, где в качестве дневных зоонекрофагов выступают представители рода Ocymyrmex Emery (Myrmicinae). Можно предположить, что в момент формирования фауны пустынь Южной Африки более преадаптированные к занятию этой ниши Formicinae и Dolichoderinae здесь отсутствовали, и адаптивная зона была занята Myrmicinae. Позднее некоторые виды Cataglyphis Förster (Formicinae), крупных дневных зоонекрофагов пустынь Палеарктики, проникли сюда по дюнам вдоль восточного побережья Африки. Но поскольку их адаптивная зона была уже занята высоко специализированными Ocymyrmex, они смогли занять в Южной Африке лишь семиаридные местообитания.

Последние находки древнейшей фауны муравьев происходят по-видимому из таймырских янтарей Байкуры, возраст которых точно не известен: геологические данные неопределенны, а состав насекомых указывает на конец мела, но отнесение к самому его концу, к маастрихту [50], ненадежно и отчасти основано на обилии муравьев, которое сейчас оценивается иначе. Здесь найдено два групповых захоронения самцов рода Baikuris, относящегося к Sphecomyrminae. Возраст местонахождения мы считаем не установленным и на схемах условно помещаем Байкуру несколько ниже канадского янтаря.

Все представители современных подсемейств занимали в мелу подчиненное положение относительно Armaniidae и Sphecomyrminae (табл. 1). Это при том, что муравьи и в целом составляли тогда

доли процента от всех найденных насекомых, а описанные виды представлены единичными экземплярами.

*2. Древняя фауна (конец верхнего мела – ранний эоцен, ~85–50 млн. лет)*

Этот период, охватывающий самый конец мела и начало палеогена, плохо отражен в палеонтологической летописи. В канадском янтаре (кампан) появляются первые Dolichoderinae (Eotapinoma Dlussky, рис. 3, *4*) и Aneuretinae (Cananeuretus Engel et Grimaldi). Здесь также найдена Canapone dentata Dlussky (рис. 3, *5*), первый достоверный представитель Ponerinae в северном полушарии. Палеоценовые муравьи в Северной Америке не найдены, а в Азии представлены в сахалинском янтаре, где было найдено девять инклюзов муравьев [7] и в Тадуши (Приморский край), где найдено два крыла, скорее всего, принадлежащих Formicinae. В пограничных отложениях палеоцена и эоцена формации Фур в Дании найдена Ypresiomyrma rebekkae (Rust and Andersen), древнейший представитель подсемейства Myrmeciinae [16], первоначально описанная в роде Pachycondyla F. Smith (Ponerinae) [53]. В Северной Америке в формации Вилкокс, Тенесси, США, датируемой нижним эоценом, найдено крыло Formicium berryi (Carpenter), представителя вымершего подсемейства Formiciinae [23, 40]. В нижнеэоценовых отложениях запада США и Канады также недавно обнаружено семь видов Myrmeciinae [16].

Характерной особенностью этого этапа является отсутствие примитивных Armaniidae, Sphecomyrminae и Brownimeciinae, вымерших к концу мела. Принадлежность описанной из канадского янтаря Shecomyrma canadensis [57] к Sphecomyrminae вызывает серьезные сомнения [14]. Описание сделано чисто формально ("Closely resembling S. freyi in most of its visible traits, differing in its smaller size, and proportionally shorter third funicular segment" [57], p. 206), а на приведенных рисунках не видно ни одного признака, позволяющего отнести этот вид не только к Sphecomyrma, но и к Sphecomyrminae. Более того, судя по рисункам, голотип и паратип относятся к разным видам. Все найденные муравьи принадлежат к вымершим родам ныне существующих подсемейств Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae, Ponerinae и Myrmeciinae, а также к своеобразному подсемейству Formiciinae, появившемуся в нижнем и исчезнувшему в среднем эоцене. К последнему относятся самые крупные муравьи за всю историю Земли: длина тела самки Formicium giganteum Lutz достигала 7 см, а размах крыльев – 13 см [40]. Как и в мелу, доля муравьев среди других насекомых очень мала (табл. 2). Единственное исключение – Ypresiomyrma rebekkae. В формации Фур найдено более 100 отпечатков крылатых особей этого вида и не найдено отпечатков других муравьев. Скорее всего, рой этих муравьев был снесен в озеро ветром во время брачного лёта.

О том, как выглядела фауна этого этапа, пока можно судить лишь по находкам из сахалинского янтаря. Из девяти найденных экземпляров шесть принадлежали двум родам и четырем видам подсемейства Dolichoderinae. Остальные подсемейства (Aneuretinae, Formicinae и Ponerinae) представлены одним видом. Несмотря на малое число найденных экземпляров, можно утверждать, что к этому времени муравьи достигли значительного разнообразия и начали использовать разные ярусы биоценозов. Развитая булава усиков, смещенные вперед глаза, сравнительно короткие ноги с жесткими щетинками на лапках Protopone primigena Dlussky (Ponerinae) (рис. 3, *7*) свидетельствуют, что эти муравьи передвигались и добывали пищу внутри субстрата, т. е. в почве или подстилке. Такие же адаптации к движению в субстрате, хотя и выраженные не столь резко, имелись и у Aneuretellus deformis Dlussky (Aneuretinae) (рис. 3, *8*). Оба эти муравья имели небольшие размеры (3–3.5 мм) и, скорее всего, в палеоценовых лесах занимали ту же экологическую нишу, что и современные мелкие Ponerinae и Myrmicinae.

Представители Zherichinius Dlussky (рис. 3, *6*), крайне своеобразного рода Dolichoderinae, пропорциями тела напоминают современных Leptomyrmex Mayr, Oecophylla F. Smith и некоторых других муравьев, передвигающихся и добывающих пищу в кронах деревьев. Удлиненные конечности позволяют им перешагивать с листа на лист, не возвращаясь, подобно другим дендробионтам, на основную ветвь. Для этих же целей служат и длинные усики, позволяющие ощупывать субстрат на расстоянии. В то же время коксы этих муравьев удлинены, а не утолщены, как, например, у быстро бегающих пустынных Cataglyphis Forster. Это свидетельствует об удлинении коксальных мышц, и соответственно об увеличении размаха движений ног, но не силы толчка. Поэтому такие муравьи не могут быть хорошими бегунами, хотя и способны совершать короткие броски. Своеобразная краниомандибулярная система этих муравьев с оттянутыми затылочными углами и длинными зазубренными мандибулами с перекрещивающимися апикальными зубцами – совершенное орудие для схватывания и удержания добычи. В то же время отсутствие жала и ацидопоры, из которой выбрасывается ядовитый секрет, заставляет предполагать, что умерщвление добычи производилось только челюстями. Так что они вряд ли охотились на крупных беспозвоночных с плотными покровами. Таким образом, весь облик Zherichinius говорит, что они были специализированными хищниками-дендробионтами, а различия в размерах Zh. horribilis

Dlussky (5 мм) и Zh. rapax Dlussky (3 мм) заставляют предположить, что их питание было различным.

Дендробионтами, видимо, были и Chymaeromyrma brachycephala Dlussky (Formicinae), ноги и усики которых также удлинены. Но краниомандибулярная система этого муравья была явно грызущего типа, так что, возможно, они строили гнезда в древесине. Судя по отсутствию явных признаков специализации, за исключением, быть может, некоторого смещения глаз вперед, Eotapinoma Dlussky, подобно современным Tapinoma Förster и Technomyrmex Mayr, были зоонекрофагами и добывали пищу на поверхности почвы, в верхнем слое подстилки и на стволах и крупных ветвях деревьев.

### *3. Формирование современной фауны (средний эоцен – начало олигоцена, ~50–35 млн. лет)*

В отличие от предыдущих, этот этап довольно хорошо представлен в ископаемой летописи как по отпечаткам (Грин-Ривер и Флориссант в США, Мессель в Германии, Бембридж в Англии), так и по инклюзами в ископаемых смолах (арканзасский, балтийский, ровенский, саксонский, скандинавский и сицилийский янтари). 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 среднем эоцене фауна резко меняется. Муравьи становятся заметной группой (в эоцене в среднем ~5%, в олигоцене – ~12% от всех насекомых), но значительную долю фауны еще составляют представители вымерших родов (рис. 4). При этом в каждом местонахождении основную массу остатков составляют всего два–три вида: в Грин-Ривер это Eoformica pinguis (Scudder) (40%) и Dolichoderus kohlsi Dlussky et Rasnitsyn (25%) (рис. 5, *1*); в Месселе – три вида Formicium Westwood (75%); в янтарях Европы – Ctenobethylus goepperti (Mayr)(24–49%) (рис. 4, *3*) и Lasius schiefferdeckeri Mayr (10–26%); во Флориссанте – Protazteca elongata Carpenter (27%), Liometopum miocenicum Carpenter (27%) и Lasius peritulus (Cockerell) (25%); в Бембридже – два вида Oecophylla (51%) (рис. 6, *1*, *2*) и Leucotaphus gurnetensis (Cockerell) (25% от всех определенных муравьев) (рис. 6, *3*). Это означает, что появились виды с очень высокой численностью семей, т.е. с высоким уровнем развития социальности.

В среднем эоцене впервые появляются представители современных родов – Dolichoderus kohlsi Dlussky et Rasnitsyn (рис. 5, *1*, *2*) и Pachycondyla labandeirai Dlussky et Rasnitsyn в Грин-Ривер и Iridomyrmex mapesi Wilson (возможно, это род Linepithema Mayr, современные виды которого обитают в Северной и Южной Америке) в арканзасском янтаре. Постепенно доля представителей современных родов увеличивается. В позднеэоценовых янтарях Европы представители ныне существующих родов (рис. 5, *3–8*) составляют по числу видов от 75% (балтийский янтарь) до 81% (скандинавский янтарь), а по числу особей – от 39% (балтийский янтарь) до 62% (скандинавский янтарь) от общего числа видов. В олигоценовых отложениях Флориссанта такие муравьи составляют 56% от общего числа видов и 68% – от числа особей.

Богатые фауны позднеэоценовых янтарей (изучено свыше 13 тыс. инклюзов) позволяют говорить, что к этому времени структура населения муравьев была вполне сопоставима со структурой современных мирмекоценозов тропических и субтропических лесов. Здесь уже имеются многочисленные обитатели подстилки (Paratrechina Motschulski, Oligomyrmex Mayr, разнообразные Ponerinae), классические герпетобионты (Formica L., Lasius Fabricius), дендробионты, строящие гнезда в древесине (Tetraponera F. Smith, Ctenobethylus Brues, Dolichoderus Lund) и из живых листьев, скрепленных паутиной (Oecophylla F. Smith). Муравьи часто встречаются совместно с тлями, что свидетельствует о появлении трофобиоза. У некоторых видов уже наблюдается ярко выраженный полиморфизм рабочей касты (Gesomyrmex Mayr, Pseudolasius Emery).

Парадоксален климатический облик фаун. В позднеэоценовых янтарях Европы типично голарктические роды муравьев (Formica L., рис. 5, 9, Lasius Fabricius, Myrmica Latreille), которые если и заходят в тропический пояс, то обитают в горах, встречаются совместно с исключительно (Gesomyrmex Mayr, рис. 5, *5*, Gnamptogenys Roger, Oecophylla F. Smith, рис. 5, *7*, Pseudolasius Emery, рис. 5, *8*) или почти исключительно тропическими (Paratrechina Motschulski, Tetraponera F. Smith, рис. 5, *6*, Amblyopone Erichson, Cerapachys F. Smith). То же самое характерно для бембриджских мергелей (ранний олигоцен Англии), где совместно обитали тропическая Oecophylla и представители формального рода Leucotaphus Donisthorpe, скорее всего соответствующего голарктическому Lasius.

Вероятная причина – особый, "вымерший" климат тех времен: не обязательно жаркий, как в тропиках, но с малой температурной разницей между сезонами (equable climate). Следует, однако, отметить, что доля тропических элементов в янтарях Европы не особенно велика. Их доля от представителей ныне существующих родов (подсчет долей от всей фауны затруднителен, поскольку мы не знаем климатической приуроченности вымерших родов) варьировала от 18 до 33% по числу видов и от 5 до 16% по числу особей. В

олигоценовых отложениях Флориссанта все ныне существующие роды имеют в настоящее время либо голарктическое распространение, либо обитают почти во всех климатических зонах. На этом фоне необычно выглядит фауна Бембриджа, где в тафоценозе доминировали (51%) представители рода Oecophylla, оба современных вида которого связаны с тропиками и южными субтропиками. Остальные виды, описанные преимущественно в формальных родах, вполне могли обитать в умеренном поясе.

Другая особенность фауны – редкость Myrmicinae, которые ныне в Палеарктике и Неарктике делят первенство с Formicinae. В среднеэоценовых отложениях Грин-Ривер в США и Мессель в Германии и в раннеолигоценовых отложениях Бембриджа они представлены единичными экземплярами и составляют, соответственно 2, 2 и 0.5% от всех муравьев. Несколько выше доля представителей этого подсемейства во Флориссанте (ранний олигоцен США) – 4.8% и позднеэоценовых янтарях Европы, где их доля обычно не превышает 10%. Наоборот, ныне немногочисленные Dolichoderinae на этом этапе, как правило, были обильны, и обычно их доля была выше доли Formicinae (табл. 1). Исключение представляют лишь скандинавский янтарь и, особенно, Бембридж, где явно преобладают Formicinae.

Еще одна особенность этого периода – большее разнообразие представителей подсемейств Myrmeciinae и Aneuretinae. Первое подсемейство в настоящее время представлено всего двумя родами Myrmecia Fabricius и Nothomyrmecia Clark, обитающих только в Австралии. В ископаемом состоянии эти муравьи известны из пограничных отложений палеоцена и эоцена формации Фур в Дании (Ypresiomyrma rebekkae Rust et Andersen), нижнего эоцена запада С. Америки (Ypresiomyrma orbiculata, Y. bartletti, Avitomyrmex elongatus Archibald, Cover et Moreau, A. mastax Archibald, Cover et Moreau, A. systenus Archibald, Cover et Moreau, Macabeemyrma ovata Archibald, Cover et Moreau и Myrmeciites herculeanus Archibald, Cover et Moreau), среднеэоценовых формаций Вентана в Аргентине (Archimirmex piatnitzkii Viana et Rossi и A. smekali Rossi de Garcia) и Грин-Ривер в США (Archimyrmex rostratus Cockerell), балтийского янтаря (Prionomyrmex longiceps Mayr и P. janzeni Baroni Urbani) [16]. Таким образом, в эоцене эти муравьи были значительно разнообразнее и имели более широкое распространение. Еще резче различия современной и ископаемой фаун Aneuretinae. В современной фауне это подсемейство представлено единственным видом Aneuretus semoni Emery, обитающим в Шри-Ланка [60]. В палеонтологической летописи эти муравьи появляются в конце мела (Cananeuretus occidentalis Engel et Grimaldi из канадского янтаря) и продолжаются в палеоцене (Aneuretellus deformis Dlussky из сахалинского янтаря), но наибольшего расцвета достигают в эоцене и олигоцене. В настоящее время они описаны из среднего эоцена Грин-Ривер (Mianeuretus eocenicus Dlussky et Rasnitsyn), балтийского янтаря (Paraneuretus tornquisti Wheeler, рис. 4, 6 P. longipennis Wheeler, P. succineus Wheeler и Pityomyrmex tornquisti Wheeler; род описан в подсемействе Dolichoderinae, но на самом деле близок к роду Paraneuretus и должен быть перемещен в Aneuretinae) и Флориссанта (Mianeuretus mirabilis Carpenter). Кроме того, мы обнаружили новый вид Protaneuretus в саксонском янтаре и новый род Aneuretinae в Бембридже, которые пока не описаны.

Различия тафоценозов Бембриджа и Флориссанта безусловно отражают реальные отличия в фаунах муравьев, поскольку захоронение происходило сходным образом. Сложнее обстоит дело со сравнением тафоценозов Бембриджа и позднеэоценовых янтарей Европы. На первый взгляд они сильно различаются как по соотношению подсемейств, так и по родовому составу. Но следует учитывать, во-первых, что муравьи Бембриджа описывались в формальных родах из-за плохой сохранности материала, а во-вторых, что условия захоронения сильно отличались. Если бы муравьи позднего эоцена Европы отлагались не в смолах, а в осадочных отложениях, тафоценозы выглядели бы иначе.

1. Значительно выше была бы доля Oecophylla. Из балтийского янтаря описано два вида этого рода, но их инклюзы составляют менее 1%. Следует, однако, учитывать два обстоятельства. Во-первых, это довольно крупные муравьи с длинными ногами, и вероятность их попадания в смолу меньше, чем у большинства муравьев. Но главное – то, что эти муравьи строят гнезда из живых листьев вечнозеленых растений и, соответственно, обитают на лиственных деревьях. В то же время янтарь – это смола хвойных, на стволах которых вероятность появления рабочих Oecophylla крайне низка.

2. Во много раз ниже была бы доля Ctenobethylus. Бросается в глаза крайне низкая доля крылатых половых особей этих муравьев среди инклюзов во всех позднеэоценовых янтарях. Так в материале, изученном Майром [44], половые особи составляли 1.0% ($n$ = 480), В.М. Вилером [56] – 0.2%($n$ = 4479) и в изученном нами материале – 0.6% ($n$ = 726). Если просуммировать все известные данные (использованы данные из работ [44, 56], а также наши неопубликованные данные), доля крылатых C. goepperti в янтарях составляла 0.3% ($n$ = 5685). В то же время у других муравьев дендробионтов и герпетобионтов эта доля на порядок выше: герпетобионты: Lasius schiefferdeckeri Mayr – 3.7% ($n$ = 1719), Formica spp. – 9.9% ($n$ = = 1448), Prenolepis henschei Mayr – 10.3% ($n$ = 715);

герпетобионт или дендробионт Iridomyrmex geinitzi (Mayr) – 2.6% ($n$ = 1260); типичные дендробионты: Tetraponera spp. – 3.3% ($n$ = 61), Dolichoderus spp. – 4.6% ($n$ = 653). Геобионты и стратобионты в янтарях представлены почти исключительно крылатыми особями: Paratrechina pygmaea (Mayr) – 98% ($n$ = 107), Hypoponera atavia (Mayr) – 94% ($n$ = 52). Это вполне понятно, поскольку рабочие этих муравьев охотятся исключительно в почве и подстилке, тогда как крылатые особи перед брачным лётом часто поднимаются на стволы деревьев. Необычайно высокая доля инклюзов рабочих особей C. goepperti может иметь только одно объяснение. Эти муравьи гнездились в старых хвойных деревьях, имели очень многочисленные семьи и устраивали мощные дороги к колониям тлей. Подтверждениями этого являются высокая доля синингклюзов этого муравья с тлями из в ровенском и саксонском янтарях [15] и высокая доля образцов, в которых заключено более одной особи C. goepperti. В изученном нами материале в 56 (9.2%) из 608 образцов было более одной особи (до 11), а Вилер писал, что образцы с двумя-тремя рабочими очень обычны в балтийском янтаре, и сообщал о нахождении семи образцов, в которых находилось более 10 рабочих (в одном – 50). Судя по облику, если не близким видом, то аналогом C. goepperti в Бембридже является Emplastus britannicus (Cockerell) – третий по численности вид в этом тафоценозе, доля которого среди отпечатков муравьев составляет 8.3%.

3. Второй по численности (10–26% от общего числа экземпляров) вид в поэднеэоценовых янтарях – Lasius schiefferdeckeri Mayr, а в Бембридже – Leucotaphus gurnetensis (Cockerell). Из-за плохой сохранности материала этот вид был включен в формальный род, но реально, скорее всего, также является представителем рода Lasius Fabricius.

4. Доля Formica была бы заметно ниже. В эоценовых янтарях представители этого рода (главным образом Formica flori Mayr и Formica gustawi Dlussky) составляли 5–11%, тогда как в Бембридже они скорее всего отсутствовали (нет отпечатков крупных Leucotaphus, размеры которых соответствовали бы обычным размерам Formica). Но эти муравьи во время брачного лёта не образуют роёв, и спаривание у них происходит на земле. Поэтому вероятность их захоронения в осадочных отложениях существенно ниже, чем в ископаемых смолах.

В то же время на родовом уровне имеются существенные различия между фаунами этих позднеэоценовых янтарей и Флориссанта. Protazteca – самые массовые (28% от общей численности) муравьи во Флориссанте или их аналоги не известны как в современной, так и в ископаемой фаунах Европы. Судя по морфологии, эти муравьи строили гнезда в древесине и были экологическими аналогами Dolichoderus Lund – наиболее многочисленного по числу видов рода в янтарях [12]. Виды рода Oecophylla F. Smith, обычные в эоценовых, олигоценовых и миоценовых отложениях Европы и в современной тропической фауне Старого Света, отсутствуют как в современной, так и в ископаемой фаунах Северной и Южной Америк. Во Флориссанте отсутствуют мелкие подстилочные Ponerinae (Ponera, Hypoponera, Ponerites), хотя и немногочисленные, но довольно обычные в кайнозойских тафоценозах Европы.

### *4. Современная фауна (олигоцен – ныне, ~35–0 млн. лет)*

Этот этап начинается в раннем олигоцене и продолжается до современности. Как и на предыдущем этапе, муравьи довольно многочисленны, но, хотя собрано много материала, качественно обработаны лишь немногие коллекции. В этом периоде состав фаун приближается к современным стандартам и по соотношению подсемейств, и зоогеографически. В доминиканском янтаре [17] фауна типично неотропическая, а в миоценовых отложениях Шандонг в Китае [62] (в этой работе описаны только самки и не приводится данных о численности видов, поэтому ее невозможно использовать для оценки соотношения родов и подсемейств) – ориентальная.

Крайним своеобразием отличается и фауна раннеолигоценового сицилийского янтаря [31]. Здесь значительную долю составляли Myrmicinae (51%), тогда как Dolichoderinae были сравнительно редкими (8%). Ни один из найденных здесь родов не был обнаружен во Флориссанте, а 25 из 39 найденных инклюзов (64%) явно принадлежат представителям родов, не отмеченных в позднеэоценовых янтарях Европы. Oecophylla sicula Emery (два инклюза) и Oligomyrmex sophiae (Emery) (семь инклюзов) относятся к родам, известным из балтийского янтаря. Родовая принадлежность остальных пяти инклюзов требует уточнения. В целом эта фауна имеет афротропический облик.

На территории Европы исчезают или становятся очень редкими тропические элементы. Роль Myrmicinae резко растет: 36% в раннем олигоцене Кляйнкембса в Германии, 22% в раннем миоцене Радобоя (Хорватия), 40% в среднем миоцене Ставрополья. Постепенно уменьшается доля Dolichoderinae → в Кляйнкембсе еще 36%, но в миоцене – 13% в Радобое, 4% в Ставрополье.

В Европе прослеживается явная преемственность между позднеэоценовыми фаунами янтарей, олигоценовыми фаунами Бембриджа и Кляйнкембса и миоценовыми отложениями южной Европы. Вторым по численности (10–26%) видом в позднеэоценовых янтарях является Lasius schiefferdeckeri Mayr, а в Бембридже (25%) – Leu-

cotaphus gurnetensis (Cockerell) (рис. 5, *3*). Из-за плохой сохранности материала этот вид был включен в формальный род, но реально, скорее всего, также является представителем рода Lasius Fabricius. В миоценовых отложениях Ставрополья Lasius vetulus Dlussky (рис. 6, *5*) также второй по численности вид (34%), а в Радобое Lasius sp. – самые многочисленные муравьи (33%). Представители этого рода обычны и в других миоценовых отложениях (Паршлуг в Австрии и Энинген в Германии) и в современных лесных биоценозах Европы. В отложениях Ставрополья самыми многочисленными (41%) были муравьи, описанные в формальном роде Paraphaenogaster Dlussky (рис. 6, 6). Крылья этих муравьев сходны по жилкованию с некоторыми видами Aphaenogaster Mayr и многими представителями трибы Solenopsidini. Подобное жилкование имеется у Oligomyrmex antiquus Wheeler из балтийского и O. ucrainicus Dlussky из Ровенского янтарей (оба вида немногочисленны). В Бембридже мы обнаружили также немногочисленные крылья с таким же жилкованием, в Кляйнкембсе такое же жилкование имеет вид, описанный как Aphaenogaster maculipes Théobald. Судя по описанию Г. Майра [43], описанные из Радобоя как Ponera tenuis Heer и Myrmica tertiaria radobojana Heer также должны быть отнесены к этому роду. В Музее естественной истории (Лондон) имеется муравей из Энигена, определенный Геером как Myrmica macrocephala Heer и не определенный экземпляр из Паршлуга с таким же типом жилкования.

Выше уже говорилось, что представители рода Oecophylla F. Smith встречаются в позднеэоценовых янтарях и многочисленны в Бембридже. Oecophylla superba Théobald из Кляйнкембса также, безусловно, принадлежит к этому роду. Из миоценовых отложений Европы (Радобой, Энинген) также описаны крылья представителя этого рода O. obesa (Heer) [43] Не исключено, что крыло, описанное из Ставрополья как Camponotites macropterus Dlussky, на самом деле также принадлежит представителю рода Oecophylla.

Dolichoderus Lund из группы D. quadripunctatus (L.), к которой относится D. vectensis Donisthorpe (рис. 6, *4*) из Бембриджа, также известны из балтийского янтаря [12], Кляйнкембса (D. oviformis Theobald) и миоценовых отложений Европы (D. haueri (Mayr) из Радобоя и D. tauricus Dlussky из Керчи, рис. 6, 7), но, как и Oecophylla, не известны из Флориссанта и других отложений Северной и Южной Америки.

Таким образом, можно утверждать, что пути формирования фаун Северной Америки, Африки и Евразии разошлись, по-видимому, уже с олигоцена.

К сожалению, практически отсутствуют сборы из плейстоценовых и четвертичных отложений, так что проследить детально историю формирования современной фауны пока невозможно.

Авторы искренне признательны за помощь и предоставление информации Б.С. Арчибальду (Музей сравнительной зоологии Гарвардского ун-та, Кембридж, США), Э.Е. Перковскому (Институт зоологии НАН Украины, Киев), и А.Дж. Россу (Музей естественной истории, Лондон, Англия).

Работа выполнена при частичной поддержке грантов ИНТАС №. 03-4367, а также Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта № 05-04-49419) (ГМД) и Программы Президиума РАН "Происхождение и эволюция биосферы, Подпрограмма II" (АПР).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 1967. № 2. С. 80.
2. *Длусский Г.М.* // В кн.: Расницын А. П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975. С. 114.
3. *Длусский Г.М.* Муравьи пустынь. М: Наука, 1981. 230 с.
4. *Длусский Г.М.* // В кн.: Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, 1981. С. 64.
5. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 1983. Т. 17. № 3. С. 65.
6. *Длусский Г.М.* Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 131.
7. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 50.
8. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 83.
9. *Длусский Г.М.* // Материалы X Всерос. симпозиума "Муравьи и защита леса". М. 1998. С. 5.
10. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 73.
11. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 1999. № 3. С. 62.
12. *Длусский Г.М.* // Палеонтол. журн. 2002. № 1. С. 54.
13. *Длусский Г.М., Перковский Е.Э.* // Вестник зоол. 2002. Т. 36. № 5. С. 3.
14. *Длусский Г.М., Федосеева Е.Б.* // В кн.: Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 70.
15. *Перковский Е.Э.* // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 72.
16. *Archibald B.S, Cover S.P., Corrie S., Moreau C.S.* // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2006. V. 99. P. 487.
17. *Arillo A., Ortuno V.M.* // Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde. 2005. Serie B. 352. S. 1.
18. *Bolton B.* Identification Guide to the Ant Genera of the World. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1994. 222 p.
19. *Bolton B.* A New General Catalogue of the Ants of the World. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1995. 504 p.
20. *Bolton B.* // Mem. of American Entomol. Institute. Gainesville. 2003. V. 71. P. 1.
21. *Brandao C.R., Martins-Neto R., Vulcano V.A.* // Psyche. 1989. V. 96. P. 195.

22. *Brothers D.J., Rasnitsyn A.P.* // African Entomology. 2003. V. 11. P. 221.
23. *Carpenter F.M.* // J. Wash. Acad. Sci. 1929. V. 19. P. 300.
24. *Carpenter F.M* // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard. 1930. V. 70. P. 1.
25. *Cockerell T.D.A.* // Proc. U. S. Nat. Mus. 1915. V. 49. P. 469.
26. *Darling D.Ch., Sharkey M.J.* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1990. № 195. P. 123.
27. *Dlussky G.M.* // Proceedings of 3rd European Congress on Social Insects, St. Petersburg. 2005. P. 43.
28. *Dlussky G.M., Brothers D.J., Rasnitsyn A.P.* // Insect Syst. Evol. 2005. V. 35. P. 1.
29. *Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P.* // Russian Entomol. J. 2002. V. 11. P. 411.
30. *Donisthorpe H.St.J.K.* // Amer. Mag. Nat. Hist. 1920. Ser. 9. V. 6. P. 81.
31. *Emery C.* // Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna. 1891. V. 5. P. 141.
32. *Engel M.S., Grimaldi D.A.* // Amer. Mus. Novitates. 2005. № 3485. P. 1.
33. *Fujiyama J.* // Mem. National Science Museum (Tokyo). 1983. V. 16. P. 83.
34. *Grimaldi D., Agosti D.* // Proc. Natl. Acad. Sci. 2000. V. 97. P. 13678
35. *Grimaldi D., Agosti D., Carpenter J. M.* // Amer. Mus. Novitates. 1997. № 3208. P. 1.
36. *Heer O.* // Neue Denkschr. allg. Schweiz. Geol. Ges. Naturw. 1849. B. 2. S. 1
37. *Jell H.A., Duncan P.M.* // Mem. Ass. austral. Paleontol. 1986. V. 3. P. 111.
38. *Kannowski P.B.* // Symposia Genetica et Biologica Italica. 1963. V. 12. P. 74.
39. *Lewis S.E.* // Washington Geology. 1992. V. 20. № 3. P. 15.
40. *Lutz H.* // Senckenbergiana lethaea. 1986. B. 67. S. 177.
41. *Lutz H.* // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 1990. B. 124. S. 1.
42. *Lutz H.* // Mitt. Rheinisch. Naturforsch. Ges. 1993. B. 14. S. 53.
43. *Mayr G.L.* // Jahrb. K. K. Geol. Reichsanst. Wien. 1867. B. 17. S. 47.
44. *Mayr G.L.* // Beitr. z. Naturkunde Preuss., heraus gegeben v. d. phys.-okon. Gesellschaft zu Königsberg. 1868. V. 1. P. 1.
45. *Naumann I.D.* // J. Austral. entomol. Soc. 1993. V. 32. P. 355.
46. *Peñalver E.* Estudio tafonomico y paleoecologico de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel). Instituto de Estudios Turolenses, Teruel. 1998. 179 p.
47. *Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Taraschuk M.V.* // African Invertebrates 2006. 47 (1). In press.
48. *Pike E.M.* // Canad. Entomol. 1994. V. 126. P. 695.
49. *Rasnitsyn A.P.* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1990. № 195 P. 124.
50. *Rasnitsyn A.P., Kulicka R.* // Prace Muzeum Ziemi. 1990. T. 41. S. 53.
51. *Rasnitsyn A.P., Jarzembowski E.A., Ross A.J.* // Cretaceous Research. 1998. V. 19. P. 329.
52. *Rasnitsyn A.P., Ross A.J.* // Bull. Natural History Museum, Geol. Ser. 2000. V. 56. P. 21.
53. *Rust J., Andersen N.M.* // Zool. Journ. Linn. Soc. 1999. V. 125. P. 331.
54. *Saunders W.B., Mapes R.H., Carpenter F.M., Elsik W.C.* // Bull. Geol. Soc. Amer. 1974. V. 85. P. 974.
55. *Théobald N.* // Bull. Mens. Soc. Sci. Nancy. 1937. № 2bis. P. 1.
56. *Wheeler W.M.* // Schrift. Phys.-okon. Ges., Konigsberg. 1915. B. 55. S. 1.
57. *Wilson E.O.* // Psyche. 1985. V. 92. P. 205.
58. *Wilson E. O.* // Paleobiology. 1987. V. 13. P. 44.
59. *Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L.Jr.* // Psyche. 1967. V. 74. № 1. P. 1.
60. *Wilson E.O., Eisner T., Wheeler G.C., Wheeler J.* // Bull. Mus. Compar. Zool. 1956. V. 115. P. 81.
61. *Wilson E.O., Hölldobler B.* // PNAS. 2005. V. 102. № 21. P. 7411.
62. *Zhang J.* // Fossil Insects from Shanwang, Shandong, China. Shandong Science and Technology Publishing House. Junan, China. 1989. 459 p.
63. *Zherikhin V.V., Eskov K.Yu.* // Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava. 1999. V. 14. Num. Espec. 2. P. 119.

## Paleontological Record and Stages of Ants Evolution

**G. M. Dlussky[1], A. P. Rasnitsyn[2]**

[1] *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

[2] *Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

The paleontological record of ants is considered from the Lower Cretaceous to the Pliocene. Four large stages were distinguished: (1) the ancient fauna (Cretaceous period: Albian – Campanian stages) with an abundance of extinct Armaniidae and Sphecomyrminae; (2) the old fauna (Late Upper Cretaceous – Early Eocene) without these extinct groups and with rare ants; (3) the stage of developing the present-day fauna (Middle Eocene – Early Oligocene) with a high abundance of ants; Myrmicinae and Formicinae are in the subordinate position (probably, except for Myrmicinae in Africa); and (4) the present-day fauna (Oligocene – the present). Probably, the paths of forming the faunas of North America, Africa, and Eurasia have become different since the Oligocene.