

[19 May 1967]

Ants of the genus *Formica* from Baltic amber

УДК 565.79

Г. М. ДЛУССКИЙ

МУРАВЬИ РОДА FORMICA ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

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

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

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

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

Род *Formica* Linnaeus, 1758

Подрод *Serviformica* Forel, 1913

Formica (Serviformica) baltica Dlussky, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 364/407; балтийский янтарь.

Описание (рис. 1, а). Рабочий. Телосложение плотное. Голова с округленным затылочным краем, длина ее несколько больше ширины. Наличник со слегка приостренным передним краем и с килем. Лобная площадка явственная. Глаза крупные. Рукоять усика больше длины головы без жвал. Членики жгутика усика удлиненные, первый членик наиболее длинный, он в 1,2 раза больше второго или третьего, которые равны между собой; длина первого членика в 2,4 раза больше его ширины, а второго и третьего — в 2 раза. Среднегрудь в профиль резко отделена от переднегруди и поднимается над ней выступающим углом. Эпинотум в профиль округленный, его основная поверхность приблизительно равна покатой. Чешуйка толстая: ее передняя поверхность выпуклая, а задняя — плоская; верхний край ее без гребня, если смотреть сзади — округленный.

Все тело, кроме брюшка, покрыто тонкой поверхностной скульптурой; брюшко гладкое, только с волосковыми точками. Структура лобной площадки не видна.

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

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

Размеры, мм голотипа № 364/407: длина тела 5,5; длина груди 2,1; длина головы без жвал 1,5.

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

Геологическое и географическое распространение. Балтийский янтарь.

Материал. Голотип и экз. № 364/366. Второй экземпляр интересен тем, что в челюстях он держит голову *Camponotus* sp.

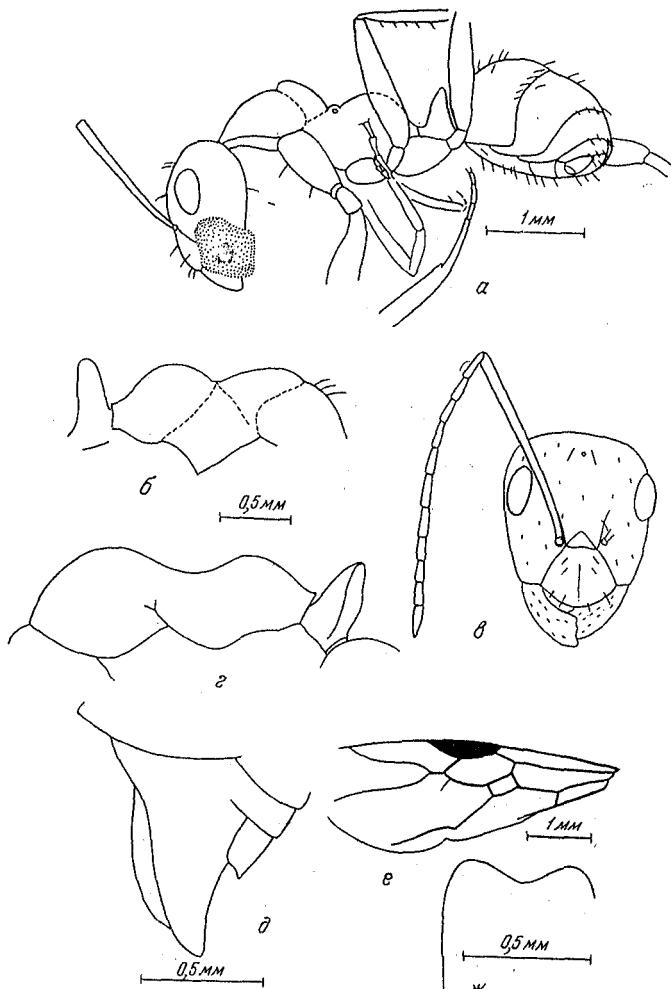


Рис. 1. Представители рода *Formica*: а — *F. (Serviformica) baltica* sp. nov.; голотип № 364/407, рабочий; б, в — *F. (Serviformica) antiqua* sp. nov.; голотип 364/419, рабочий (б — труп и чешуйка в профиль, в — голова сверху); г — *F. (Serviformica) strangulata* Wheeler, грудь и чешуйка в профиль;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

Formica (Serviformica) antiqua Dlussky, sp. nov.

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

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

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

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

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

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

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

Геологическое и географическое распространение.
Балтийский янтарь.

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

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

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

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

Размеры. Длина заднего бедра 0,84 мм.

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

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

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

Геологическое и географическое распространение.
Балтийский янтарь.

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

Подрод *Protoformica* Dlussky, subgen. nov.

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

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

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

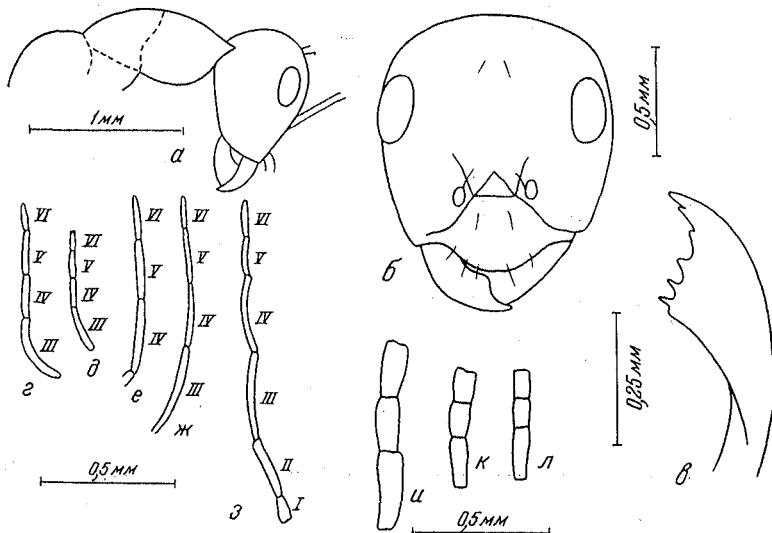


Рис. 2. Некоторые виды трибы Formicinae: *a* — *e*, *e*, *k* — *Formica* (*Protoformica*) *proformicoides* sp. nov., голотип № 364/374, рабочий (*a* — голова и грудь в профиль; *b* — голова сверху; *e* — мандибула; *e* — нижнечелюстные щупики; *k* — первые три членника жгутика усика); *g*, *u* — *Formica* (*Serviformica*) *fusca* Linnaeus (*g* — нижнечелюстной щупик; *u* — первые три членника жгутика усика); *d*, *l* — *Proformica* *epinotalis* Kurnetsov — Ugamskij (*d* — нижнечелюстной щупик; *l* — первые три членника жгутика усика); *ж* — *Cataglyphis pallida* Mayr, нижнечелюстной щупик; *з* — *Cataglyphis flavigaster* Karaw., нижнечелюстной щупик (римскими цифрами обозначены порядковые номера членников)

Видовой состав. Только типовой вид из балтийского янтаря.

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

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

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

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

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

Formica (Protoformica) proformicooides Dlussky, sp. nov.

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

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

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

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

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

¹ Исключение представляет *Proformica desertá* K.-Ug., которую, по-видимому, следует выделять в самостоятельный род или относить к роду *Cataglyphis*.

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

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

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

Геологическое и географическое распространение.
Балтийский янтарь.

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

* * *

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

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

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

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

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

³ Цифры в скобках соответствуют цифрам на рис. 3.

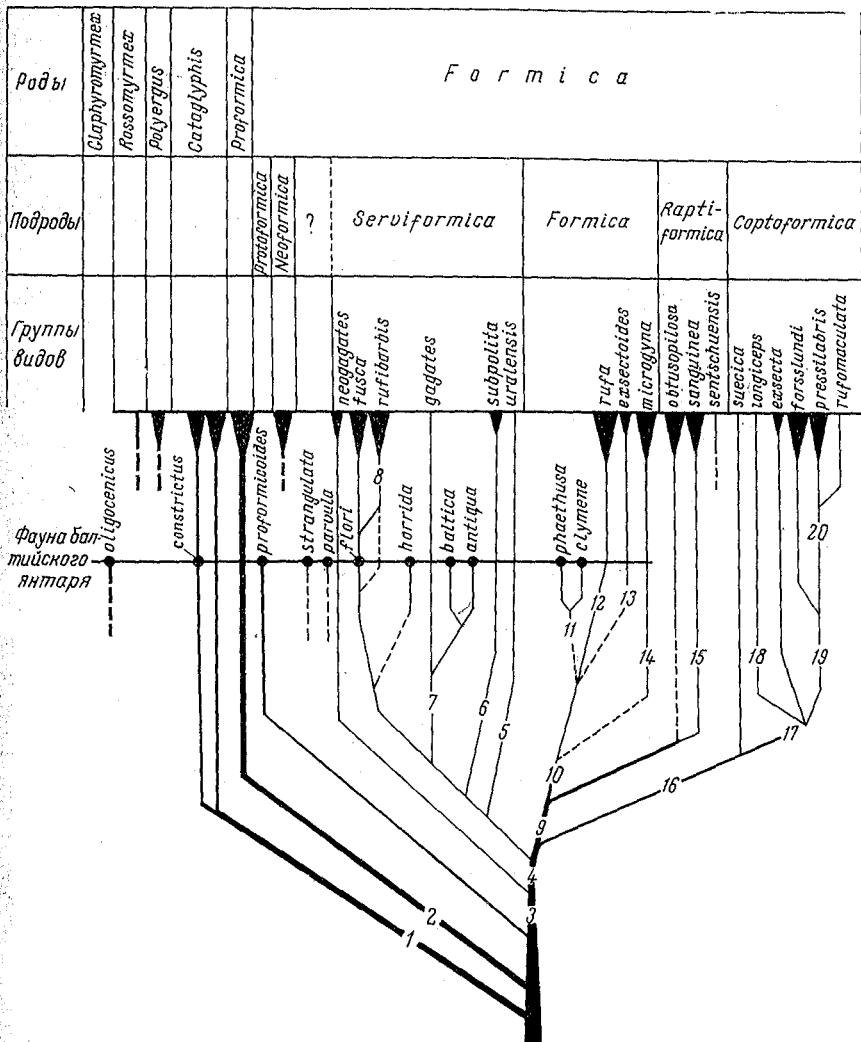


Рис. 3. Схема филогенетических отношений в трибе Formicinae

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ЛИТЕРАТУРА

- Луг Г. 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins. Beitr. Z. Naturkunde Preuss., heraus gegeben v. d. physik.-ökonomisch. Gesellsch. z. Königsberg, Bd. 1, S. 1—102.
 Wheeler W. M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. Columbia Univ. Press, New York, p. 1—663.
 Wheeler W. M. 1915. The ants of the Baltic. Amherst. Schrift. physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. (1914); S. 1—142.
 Arrow J. H. H. 1954. The British Ants allied to *Formica fusca* L. (Hymen., Formicidae). Trans. Soc. Brit. Entomol., vol. 11, No. 11, p. 229—244.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова

Статья поступила в редакцию
3 III 1965