

УДК 595.796:591.471.274:575.86

ОСОБЕННОСТИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ МУРАВЬЕВ-КОЧЕВНИКОВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

© 2002 г. К. С. Перфильева

Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119992

e-mail: ksenperf@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2001 г.

Муравьи-кочевники (*Dorylinae*, *Aenictinae*, *Ecitoninae*) – своеобразная группа муравьев, распространенная в тропической зоне Азии, Африки и Америки. Морфология и происхождение группы слабо изучены. В статье представлены схемы жилкования крыльев муравьев-кочевников и оригинальные реконструкции меловых *Argamiainae*, на основе которых предпринята попытка анализа филогенетических связей внутри группы. Показано, что самое полное, но наименее характерное для муравьев жилкование наблюдается у *Ecitoninae*, но ряд особенностей не позволяет считать крыло этого подсемейства предковым для остальных членов группы. Крылья *Cerapachyinae*, напротив, имеют прогрессивные черты жилкования и могли сформироваться на основе жилкования крыльев *Ponerinae*. Жилкование в подсемействах *Aenictinae* и *Dorylinae* очень сходное и их близкие филогенетические отношения наиболее вероятны. Предполагается также, что событие дивергенции в группе, состоящей из *Ponerinae*, *Cerapachyinae*, *Aenictinae*, *Dorylinae* и *Ecitoninae*, должно было произойти достаточно рано.

Муравьи-кочевники (army ants, legionary ants, driver ants), распространенные в тропической зоне Америки, Азии и Африки, долгое время рассматривались в составе единого подсемейства. Причиной такого объединения явилось сходство многих морфологических признаков и своеобразного образа жизни у разных родов этой группы и в тоже время резкое отличие их от других муравьев. Среди таких признаков можно назвать отсутствие постоянного гнезда, кочевой образ жизни, групповая охота, большой размер семей, а также общий габитус муравьев. Их рабочие особи слепые или с сильно редуцированными глазами, с удлиненными, цилиндрическим телом, самки дихтадигинны¹, а самцы крупные.

При более близком знакомстве с муравьями-кочевниками стали очевидны причины, по которым гипотезы дифилии и трифилии для этой группы более приемлемы. Одной из таких причин явилось их распространение по континентам. Особенности распространения заключаются в том, что *Ecitoninae* обитают только в тропиках и субтропиках Нового Света, *Dorylinae* и *Aenictinae* ограничены тропиками и субтропиками Старого Света, причем последние преобладают в Азии, а *Dorylinae* не встречаются в Австралии. В то же время представители этих подсемейств не встречаются на Мадагаскаре. Поскольку самки муравьев-кочевников бескрылы на протяжении всей

жизни, сложно представить возможность преодоления ими больших водных преград при расселении. В свете зоogeографических данных Брауном (Brown, 1954) была предложена гипотеза дифилии муравьев-кочевников Старого и Нового Света. Позже более детальное изучение этого вопроса привело Готвальда (Gotwald, 1979) к заключению, что *Aenictinae* возникли в Азии и затем мигрировали в Африку, а *Dorylinae*, соответственно, возникли в Африке и мигрировали в Азию. Что же касается *Ecitoninae*, то они возникли в Новом Свете независимо от муравьев-кочевников Старого Света. Таким образом, Готвальд утверждал, что имела место трифилия. Это предположение поддерживали исследования эзо-кринных брюшных желез (Jessen, 1987). В совместной более поздней работе по морфологии желез Дюфура Готвальд (Billen, Gotwald, 1988) приходит к заключению о наличии общего предка для муравьев-кочевников Старого Света, тем самым возвращаясь к дифилии этой группы. Однако необходимо отметить трудности, с которыми связано исследование морфологических признаков этих муравьев. Специализированный образ жизни делает возможным приобретение многих морфологических признаков независимо разными группами. Так, например, тенденция к дихтадигинии самок имеется у ряда *Ponerinae*, ведущих сходный образ жизни (*Simopelta* Mann, *Oncusnotum* Emery) и, очевидно, была приобретена независимо разными представителями. Образование постпетиолюса также, по-видимому,

¹Репродуктивные самки, характеризующиеся бескрыльной грудью, громадным брюшком и расширенным постпетиолем (по: Hölldobler, Wilson, 1990).

произошло независимо у Aenictinae, некоторых Ecitoninae и Cerapachyinae.

Современные филогенетические построения и систематика этой группы в большой степени опираются на морфологию структур вершины брюшка у самцов и строение метатибиональных желез, функции которых не выяснены. Не исключено, что при дальнейшем изучении выяснится конвергентная природа некоторых из этих или других морфологических признаков.

Палеонтологическая летопись может оказать лишь ограниченную помощь в установлении филогенетических связей этих подсемейств. Представители Cerapachyinae, как и весьма сомнительная находка *Anomma aff. rubella* Savage (Dorylinae) (Smith, 1868), найдены в балтийском янтаре (Wheeler, 1914), что соответствует позднему эоцену. *Neivamyrmex ectopus* Wilson (Ecitoninae) найден в доминиканском янтаре, относящемся к раннему миоцену (Wilson, 1985), в то время как представители наиболее близкого подсемейства Ponerinae встречаются уже с нижнего мела (Длусский, 1999). Более поздние находки *Dorylus molestus* Gerstacker и *Neivamyrmex iridescentis* Borgmeier из плейстоцен-плиоценовых смол Африки и Южной Америки (DuBois, 1998) не отличаются от современных представителей.

По вышеизложенным причинам происхождение и систематическое положение этих подсемейств до сих пор остается одним из сложных вопросов филогении муравьев. Наибольшее распространение получила гипотеза происхождения муравьев-кочевников от Cerapachyinae. Эта группа, имеющая всесветное распространение, до недавнего времени включалась в состав Ponerinae в ранге трибы. Гипотеза возникла одной из первых (Emery, 1901, 1904, 1920; Wheeler, 1926) на основании некоторых морфологических признаков (таких, например, как строение клипеуса, вершины брюшка) и биологии этих подсемейств (рейдовое поведение). Возражения против этой теории высказывали Рейд, Браун и Нуттинг (Reid, 1941; Brown, Nutting, 1950) и др. Последние из цитируемых авторов, изучив схемы жилкования крыльев, предполагали невозможность прямого вывода подсемейства дорилин (Dorylinae и Aenictinae) из Cerapachyini и Ponerinae и высказывали гипотезу независимого раннего отхождения этой ветви, наравне с другими высшими подсемействами. Однако позже Браун (Brown, 1975) в работе по реklassификации церапахин, возвращаясь к этой идеи, отмечает возможность независимого происхождения муравьев-кочевников Старого и Нового Света от предковых Cerapachyinae.

В недавнее время в западной мирмекологической литературе появились работы по филогении муравьев с использованием новых данных по морфологии, биологии и современных методов

обработки. Одними из таких наиболее подробных статей по филогении этой группы явились работы Болтона (Bolton, 1990) и его совместная статья с Барони Урбани (Baroni Urbani et al., 1992). Болтон (1990) возвращает статус подсемейства Aenictinae и показывает наличие монофилии понероидной группы (Poneroid group: Ponerinae, Lepanitinae, Ecitoninae, Cerapachyinae, Aenictinae, Dorylinae) и секции дорилин внутри этой группы (Doryline section: Ecitoninae, Cerapachyinae, Aenictinae, Dorylinae) с Leptanillinae в качестве сестринской группы. Монофилия секции дорилин, по мнению автора, доказывается наличием восьми апоморфий (положение абдоминальных дыхальца 5–7 брюшных сегментов, строение метатибиональных желез, специфические модификации пигидиума, строение отверстий метаплевральных желез, морфология хельциума, потеря церок у самцов, фуркулы и морфология субгенитальной пластины самцов). Наиболее близки внутри секции Aenictinae и Dorylinae, наиболее уклоняющиеся признаны Ecitoninae. При построении филогенетических связей Болтон использовал 50 морфологических признаков, в числе которых наличие или отсутствие птеростигмы и югальной лопасти. Описание жилкования крыльев в этой работе ограничивается описанием: "от полного до редуцированного".

Во второй статье (Baroni Urbani et al., 1992) приводятся результаты кладистического анализа по 68 признакам, в их числе четыре крыловых. На их основании в самостоятельные подсемейства выделяются Aenictogitoninae, Arotumtupae и Leptanilloidinae. Общей чертой всех построений, приводимых в статье, является не обычное понероид-мирмекоидное базальное деление, а деление на два ствола: первый включает подсемейства Myrmicinae, Pseudomyrmecinae, Nothomyrmecinae, Myrmecinae, Formicinae, Dolichoderinae, Aneuretinae, второй – все остальные. Интересующие нас подсемейства часто, но не всегда образуют внутри стволов клады: Ecitoninae + Cerapachyinae и Aenictinae + Aenictogitoninae + Dorylinae. Однако, как отмечают авторы, взаимоотношения внутри последней группы и положение Ponerinae не разрешены окончательно. Используемый в данных работах и получивший в последнее время широкое распространение кладистический метод обработки данных предусматривает анализ большого числа различных признаков. Среди прочих морфологических, поведенческих черт используются и некоторые крыловые, такие как "скучивание" ячеек в центре крыла ("crowding" – термин ввел Lutz, 1986), наличие птеростигмы, полная редукция жилкования, наличие на задних крыльях "базальных" крючков и югальной лопасти. Многие морфологические признаки имеют предыдущую историю изучения и применения для филогенетических построений, поэтому интерпретация ре-

зультатов имеет биологический смысл. Этого нельзя сказать о большинстве, если не обо всех, приведенных крыловых признаках, которые вводились без обоснования их свойств и возможных эволюционных преобразований. Однако имеющиеся данные по крыловым признакам уже на сегодняшний день позволяют делать некоторые заключения и прослеживать возможные эволюционные преобразования.

При определении особенностей жилкования крыла муравьев необходимо учитывать особенности крыла, как органа, обеспечивающего полет. На характер жилкования, обусловленный эволюционными причинами, накладываются определенные закономерные изменения, связанные с функциональной нагрузкой крыла (Родендорф, 1949 и др.). К ним в первую очередь относятся изменения, связанные с размерами летающего насекомого, образом жизни и др. Муравьи считаются плохо летающими насекомыми, однако, как показано Брауном и Нуттингом (Brown, Nutting, 1950), Расницыным (1969), Перфильевой (2000), подобные закономерности в полной мере характерны и для крылатых муравьев. Поэтому, обсуждая эволюционные закономерности жилкования крыльев, следует уделить внимание изменениям частного характера, связанным с размерами муравьев и их образом жизни.

Расницын (1969), наравне с общими тенденциями в эволюции жилкования перепончатокрылых насекомых, описывает общий характер связи крыловых характеристик (длина крыла, площадь крыла и др.) с весом насекомого, характером полета (амплитуда взмаха) и указывает на особый характер изменения жилкования в связи с уменьшением размеров: потерю дистальных поперечных жилок. Браун и Нуттинг (Brown, Nutting, 1950) полагают, что на характер жилкования крыльев муравьев, а именно на такую редукцию, помимо редукции размеров, оказывает влияние и образ жизни. Так, виды-геобионты имеют редуцированное жилкование.

Детальные исследования влияния размеров на признаки крыла (Danforth, 1989) показали влияние размеров перепончатокрылого насекомого на форму крыла, размер птеростигмы, тип жилкования, расположения центра крыловой области. С увеличением массы тела дистальные ячейки удлиняются по направлению к краю крыла и сужаются, с уменьшением же размеров происходит обратный процесс расширения ячеек, укорочения и удаление от края крыла. Проксимальные ячейки, напротив, не демонстрируют строгой позитивной аллометрии в отношении продольной оси крыла. Первая радиальная и первая кубитальная ячейки вместе образуют основание крыла и изменяются пропорционально общим размерам. У большинства крупных перепончатокрылых (исключение со-

ставляет *Apis*) с увеличением размеров жилки $1R_s$ и c_i-a укорачиваются относительно общих размеров крыла. В заднем крыле происходят сходные процессы. Однако для заднего крыла показан сдвиг c_i-a к основанию крыла при увеличении размеров насекомого, чего не наблюдается в переднем крыле. Центр крыловой области (сцепленных переднего и заднего крыльев) более проекционален у крупных видов, чем у мелких, что и обуславливает соответствующую форму крыльев. Сходные результаты были получены на бранконах Тобиас (1977).

Данная работа представляет описание признаков крыльев половых особей секции дорилин, в том числе и тех, которые используются в мировой литературе, и попытку оценки возможности их применения в филогенетическом анализе этой группы муравьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили изученные автором экземпляры из коллекции Зоологического Музея Московского государственного университета (ЗМ МГУ), рисунки крыльев из коллекции В.А. Караваева, хранящиеся в Институте зоологии УАН (Киев) (КК ИЗК), сделанные Г.М. Длусским, и изображения крыльев в различных публикациях. Объем и источники материала, а также таксономическое положение изученных видов (по: Bolton, 1995) показаны в таблице. Отпечатки *Argamia* из отложений ольской свиты (сеноман) Магаданской обл., использованные в статье, предоставлены Лабораторией членистоногих Палеонтологического института. Изображения крыльев муравьев, полученные с помощью проекционного сканера (ScanerNex 11) либо перерисованные с помощью бинокуляра с масштабной сеткой, обрабатывали в графическом редакторе CorelDraw8. Используемая номенклатура жилкования крыльев муравьев предложена А.П. Расницыным (1980). Обозначения ячеек и жилок представлены на рис. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Учитывая неопределенность происхождения группы подсемейств муравьев-кочевников и ссылки на давность события дивергенции (Scheirla, 1971; Gotwald, 1979) целесообразно в качестве примитивного типа жилкования рассматривать крылья *Argamia*. Ископаемые арманины – одни из самых древних формикондов. Использованный в статье материал впервые описан Длусским (1983). На рис. 2 нами представлены более подробные реконструкции крыльев с этих отпечатков. Крылья характеризуются следующими примитивными для муравьев в целом признаками. Переднее крыло имеет полный набор жилок, включая редкую для современных муравьев жил-

Объем и источники материала (номенклатура по: Bolton, 1995)

| Таксон (подсемейство, триба, род) | Материал | Источник |
|---|-----------|---------------------|
| Cerapachyinae | | |
| Cerapachyini | | |
| <i>Cerapachys manny</i> Crawley | Рисунок | КК ИЗК |
| <i>C. longitarsus</i> Mayr | 3 самца | ЗМ МГУ |
| <i>C. noctambulus</i> Santschi | Рисунок | КК ИЗК |
| <i>C. decorsei</i> Santschi | Рисунок | КК ИЗК |
| <i>C. similis</i> Santschi | Рисунок | КК ИЗК |
| <i>C. cohici</i> Wilxon | Рисунок | Brown, 1975 |
| <i>Sphinctomyrmex steinheili</i> Forel | 1 самец | ЗМ МГУ |
| <i>S. rufiventris</i> Santschi | Рисунок | КК ИЗК |
| Cylindromyrmecini | | |
| <i>Cylindromyrmex</i> sp. | Описание | Brown, 1975 |
| Acanthostichini | | |
| <i>Acanthostichus</i> sp. | Фото | Brown, 1975 |
| Aenictinae | | |
| Aenictini | | |
| <i>Aenictus fuscovarius</i> Gerstaecker | 1 самец | ЗМ МГУ |
| <i>A. pachycerus</i> Smith | Рисунок | КК ИЗК |
| Dorylinae | | |
| Dorylini | | |
| <i>Dorylus (Typhlopone)</i> sp. | 4 самца | ЗМ МГУ |
| <i>D. (T) fulvus</i> Westwood | 1 самец | ЗМ МГУ |
| <i>D. (Dorylys s. str.)</i> sp. | 7 самцов | ЗМ МГУ |
| Ecitoninae | | |
| Cheliomyrmecini | | |
| <i>Cheliomyrmex</i> sp. | Рисунок | Brown, Nutting 1950 |
| Ecitonini | | |
| <i>Ecton</i> sp. | | |
| <i>E. burchelli</i> Westwood | 10 самцов | ЗМ МГУ |
| <i>Labidus coecus</i> Latreille | 1 самец | ЗМ МГУ |
| <i>Neivamyrmex esenbeckii</i> Westwood | 2 самца | ЗМ МГУ |
| <i>N. pertii</i> Shuckard | 1 самец | ЗМ МГУ |
| <i>N. nigrescens</i> Cresson | Рисунок | КК ИЗК |
| <i>Nomamyrmex</i> sp. | Рисунок | КК ИЗК |
| | 1 самец | ЗМ МГУ |

ку $1r-rs$, и замкнутых ячеек, включая птеростигму, большие ячейки *tci* (дискоидальная) и *cua* (субдискоидальная). Среди более тонких признаков можно отметить дистальное положение *cu-a*, параллельное расположение *1M* и *t-ci*, относительно длинный отрезок *2M*. В заднем крыле арманин присутствует полный набор жилок. Характерной особенностью задних крыльев арманин можно считать обычное для многих высших перепончатокрылых соотношение укороченной *r-m* к относительно удлиненной *1M*. У муравьев, за редким исключением, происходит удлинение *r-m*.

В обсуждаемой группе муравьев наиболее полное жилкование и вместе с тем необычное для со-

ОСОБЕННОСТИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ МУРАВЬЕВ-КОЧЕВНИКОВ

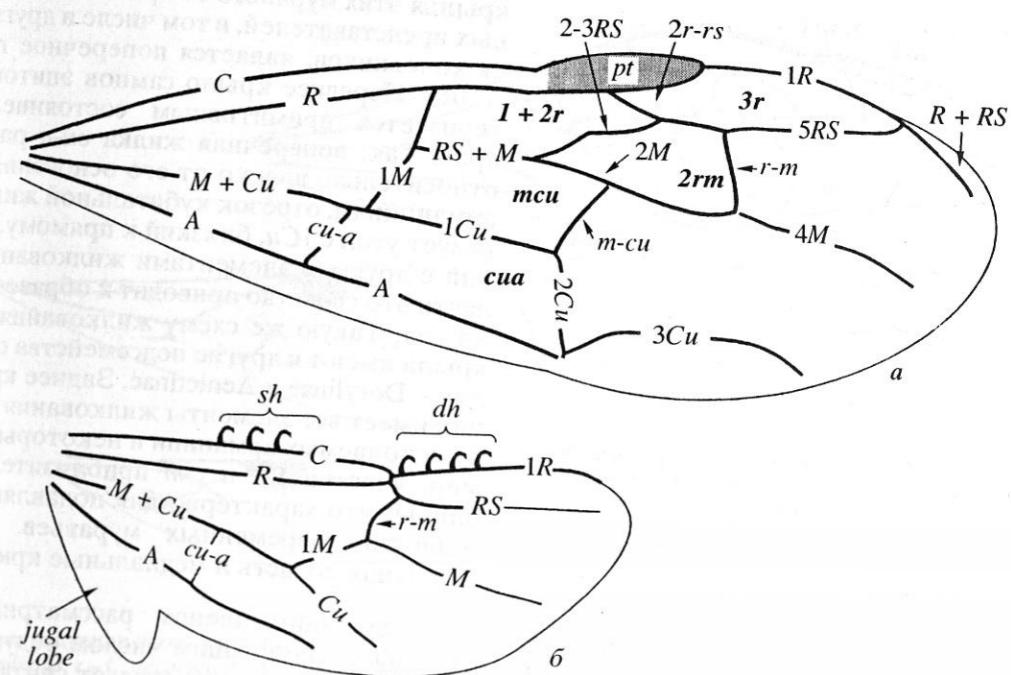


Рис. 1. Номенклатура ячеек и жилок переднего (а) и заднего (б) крыльев Formicidae (здесь и на рис. 2, 3, 5 обозначения ячеек даны жирным шрифтом): *C* – костальная, *R* – радиальная, *RS* – сектор радиуса, *M* – медиальная, *Cu* – кубитальная, *A* – анальная, *t-ci* – medio-cubitalная, *r-m* – радио-медиальная, *cu-a* – кубитоанальная, *pt* – птеростигма, *sh* – срединная, *1 + 2r* – 1-я и 2-я радиальная ячейки, *tci* – medio-cubitalная ячейка (дискоидальная), *cua* – кубито-анальная ячейка (субдискоидальная).

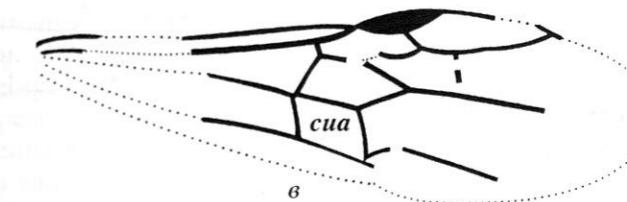
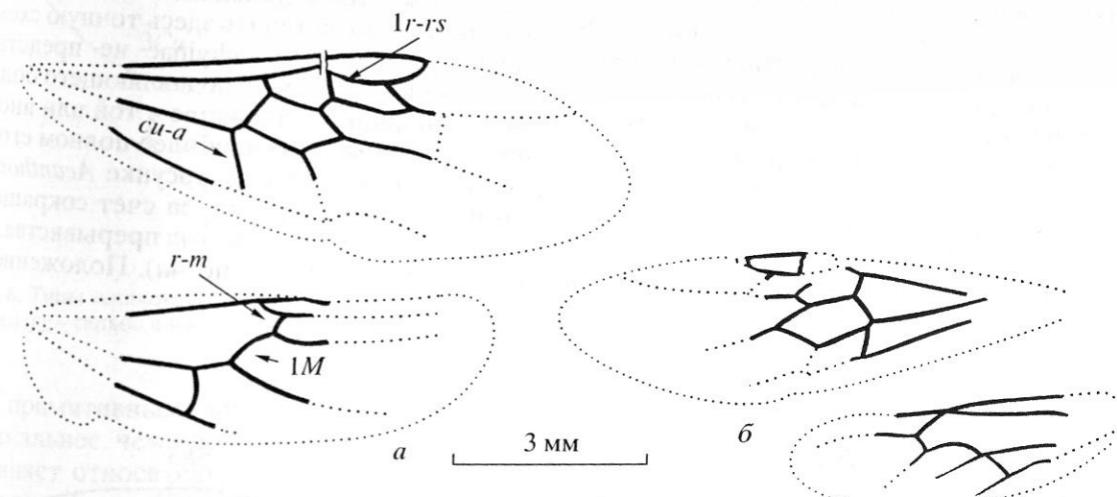


Рис. 2. Реконструкция крыльев ископаемых Атапинид (ориг.): а – переднее (сверху) и заднее (снизу) крылья *Armatapina robusta*, б – переднее (сверху) и заднее (снизу) крыло *A. curiosa*, в – переднее крыло *Poneropterus sphecooides*. Обозначения жилок и ячеек как на рис. 1, реконструированные элементы обозначены пунктиром.

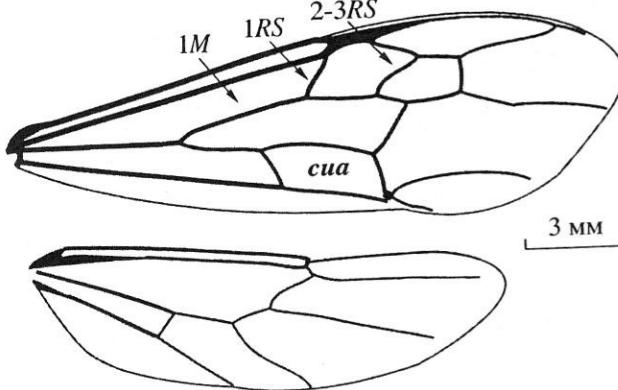


Рис. 3. Переднее (сверху) и заднее (снизу) крылья, характерные для самцов Ecitoninae, на примере *Nematogaster esenbekii* (ориг.). Обозначения жилок и ячеек как на рис. 1.

временных муравьев наблюдается у Ecitoninae. Самцы эцитонин крупные, длиной до нескольких сантиметров, крылья обладают всеми жилками, характерными для примитивного крыла, за исключением поперечной $1r-rs$ (рис. 3). Браун и Наттинг (Brown, Nutting, 1950) указывают на существование аномальных особей *Cheliomyrmex* Mayr, у которых имеется эта жилка. В сравнении с крылом арманин, в переднем крыле самцов Ecitoninae происходят значительные перестройки, прежде всего, в области разветвления кубитальной и медиальной жилок. Так, значительно проксимальнее относительно птеростигмы и поперечной cua , чем у всех арманин, отходит первый отрезок медиальной жилки. Необычным для муравьев в целом и для группы муравьев-кочевников в частности, является положение $1RS$ рядом с птеростигмой, а также его длина и угол, образованный $1RS$ и R . Интересной особенностью переднего крыла эцитонин, резко отличающей

крылья этих муравьев от крыльев всех современных представителей, в том числе и других муравьев-кочевников, является поперечное положение $2-3RS$. Переднее крыло самцов эцитонин характеризуется примитивным состоянием заднего края. Так, поперечная жилка cua расположена относительно далеко от его основания. Подобно арманинам, отрезок кубитальной жилки $2Ci$ образует угол с $1Ci$, близкий к прямому, и в сочетании с другими элементами жилкования этой области это свойство приводит к образованию ячейки cua . Такую же схему жилкования этой части крыла имеют и другие подсемейства секции дорилин – Dorylinae и Aenictinae. Заднее крыло эцитонин имеет все элементы жилкования и, в отличие от ископаемых арманин и некоторых сфекомермин, участки $1M$ и $r-m$ приблизительно равной длины, что характерно для подавляющего большинства современных муравьев. Отсутствует югальная лопасть и медиальные крючки.

Следующим членом рассматриваемой нами группы с наименьшим числом редукций в основном типе жилкования следует считать Cerapachyinae. Размеры представителей этого подсемейства часто исчисляются всего несколькими миллиметрами. Жилкование крыльев при этом довольно разнообразно. Браун (Brown, 1975) указывает на существование *Acanthostichus* Mayr и *Cylindromyrmex* Mayr с “полным понеринным набором ячеек и жилок”, однако, рисунка не прилагает. Учитывая, что жилкование Ponerinae достаточно изменчиво, представить здесь точную схему этого типа крыльев Cerapachyinae не представляется возможным. Однако у подавляющего большинства церапахин жилкование в той или иной степени редуцировано. В наиболее полном его варианте, представленном на рисунке *Acanthostichus* из этой же статьи Брауна, за счет сокращения $5RS$ открывается ячейка $3r$, $r-m$ прерывистая, но ячейка $2rm$ сохраняется (рис. 4a). Положение cua от-

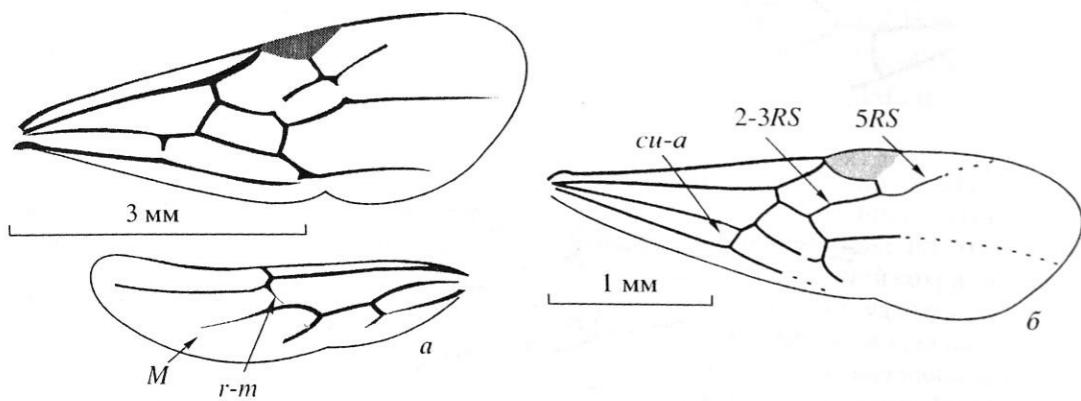


Рис. 4. Представители Cerapachyinae с наиболее полным жилкованием крыльев: а – переднее (сверху) и заднее (снизу) крылья *Acanthostichus* sp., б – переднее крыло *Sphinctomyrmex steinheili* (ориг.). Обозначения жилок и ячеек как на рис. 1. Пунктиром обозначены складки, образующиеся в местах исчезновения жилок.

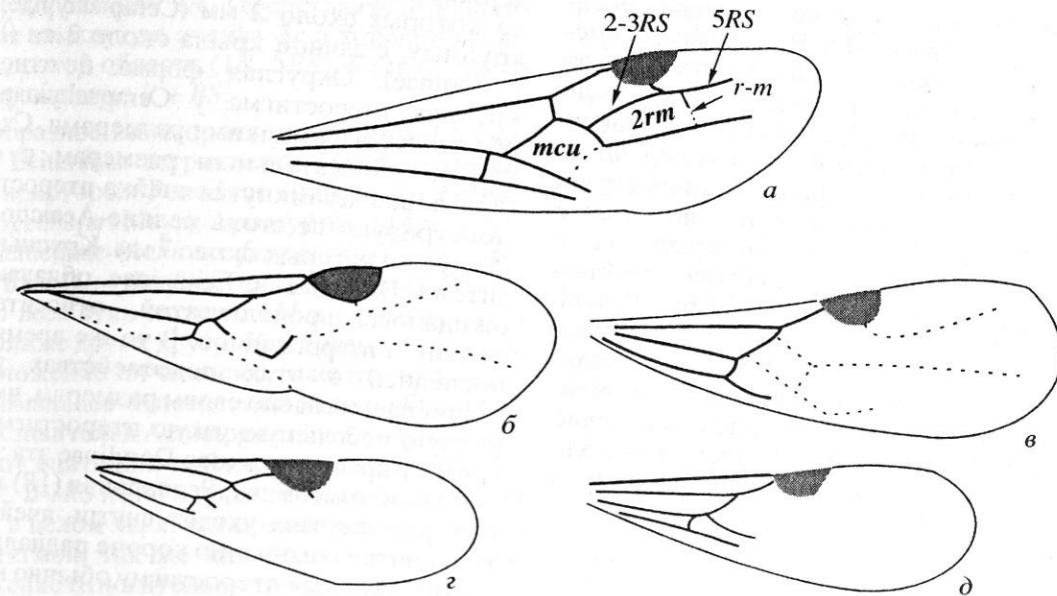


Рис. 5. Схема редукции жилкования передних крыльев Cerapachyinae: а – *Cerapachys manni*, б – *C. longitarsis* (ориг.), в – *C. noctambulus*, г – *C. decorsei*, д – *C. similis*. Обозначения жилок и ячеек как на рис. 1, пунктиром обозначены складки, образующиеся в местах исчезновения жилок.

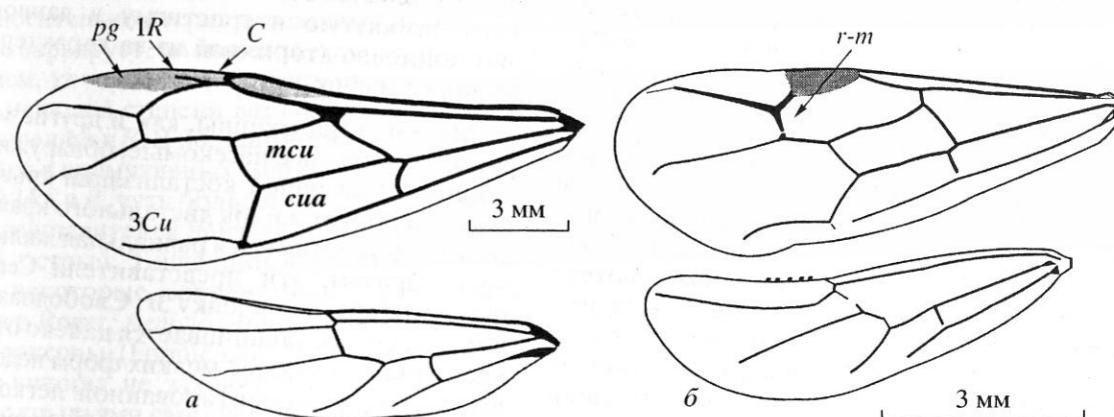


Рис. 6. Типы жилкования передних (сверху) и задних (снизу) крыльев самцов Dorylinae и Aenictinae: а – *Dorylus* sp. (ориг.) (*pg* – сильно пигментированная область), б – *Aenictus fuscovarius* (ориг.). Обозначения жилок и ячеек как на рис. 1.

тается примитивным, хотя находится несколько проксимальнее, чем у арманин; ячейка tci , хотя и сохраняет относительно крупные размеры, но дистальная часть ее смешена к основанию крыла и вниз. Ячейка cua не сохраняется. Поперечная прерывистая радио-медиальная жилка имеет тенденцию к редукции. Так, например, *Sphinctomyrmex steinheili* Forel (рис. 4б) полностью лишенный $r-m$, в то же время еще сохраняет сходное взаимное расположение всех остальных элементов ячейки $2rm$. При дальнейшей редукции исчезает $2-3RS$, делигментируются и в конечном счете полностью исчезают все элементы жилкования дистальнее линии, образованной cua и $1M$. На представителях широко распространенного

вида *Cerapachys* Smith можно наблюдать практически все стадии редукции в этой области (рис. 5). Птеростигма всегда имеется. Заднее крыло также имеет ряд последовательных редукций. Наиболее полное жилкование содержит все продольные жилки с соответствующим современным муравьям взаиморасположением. Имеются тенденции редукции продольных элементов, а именно – свободной ветви медиальной жилки, анальной жилки, а также поперечных элементов ($r-m$, частично $1M$). Югальная лопасть и медиальные крючки отсутствуют.

Самцы Dorylinae и Aenictinae имеют сходный набор ячеек и жилок (рис. 6). Их крылья, в сравнении с крылом Armaniinae, обладают рядом ре-

дукций: открытие ячейки $3r$, исчезновение ячейки $2rs$ за счет редукции $2-3RS$. В то же время имеется большая ячейка tcs и, в отличие от *Cerapachyinae*, сохраняется ячейка *cia*. Крыло *Aenictinae*, помимо этих примитивных признаков, характеризуется также дистальным положением *ci-a*. У представителей *Dorylinae* встречается и примитивное, и более продвинутое положение *ci-a* – как относительно основания крыла, так и относительно $1M$. Птеростигма всегда присутствует, однако форма ее варьирует. Самцы *Ecitoninae* имеют ограниченную со всех сторон жилками узкую птеростигму. У самцов *Dorylinae* птеростигма представлена пигментированной зоной неопределенной формы, растянутой вдоль переднего края крыла. Заднее крыло сохраняет все элементы жилкования, но югальная лопасть и медиальные крючки отсутствуют.

ОБСУЖДЕНИЕ

Птеростигма представляет собой сильно пигментированный участок – ячейку костальной части крыла, как правило, ограниченную радиальной (R) и костальной (C) жилками. Наличие или отсутствие птеростигмы используется как таксономический признак для построения филогенетических деревьев. Однако, как показано многочисленными исследованиями, форма, размеры и само наличие этой структуры коррелируют с размерами насекомого, способом полета. Птеростигма мелких муравьев относительно более крупная, чем у особей большего размера. С другой стороны, очень крупные муравьи обнаруживают тенденцию к уменьшению и даже потере птеростигмы. Закономерности изменения формы птеростигмы, в отличие от ее размеров, более сложные. Если птеростигма мелких муравьев не является ячейкой, замкнутой с дистальной стороны, то, как правило, форма ее округлая (представители *Myrmica Latreille*, *Aenictus Shuckard*, *Sphinctomyrmex Mayr* и др.). И, наоборот, птеростигма мелких муравьев, представляющая собой полностью замкнутую ячейку продолговатой формы (представители *Lasius Fabricius* (самцы), *Mopontorium Mayr* и др.). Из этого правила есть и исключения – например, у некоторых *Leptothorax Mayr*, ограниченная со всех сторон жилками птеростигма округлая. Крупные муравьи обладают узкой, продолговатой птеростигмой.

В связи с вышесказанным, считаем не вполне корректным напрямую связывать наличие и размеры птеростигмы с филогенетическим положением таксона, так как при этом часто происходит отбор просто по размерам крылатых форм. Форма же птеростигмы во многих случаях связана с происхождением таксона более тесно.

Рассматривая птеростигму представителей секции дорилин, нужно отметить, что группа со-

держит очень мелких представителей, длина крыла которых около 2 мм (*Cerapachyinae*) и очень крупных, с длиной крыла около 2 см (*Dorylinae*, *Ecitoninae*). Округлая форма и относительно крупная птеростигма у *Cerapachyinae* хорошо объясняется их мелкими размерами. Сходную по форме, относительным размерам и строению (дистально незамкнутая ячейка птеростигмы) демонстрируют не столь мелкие *Aenictinae*, размеры крыла которых около 7 мм. Крупные представители *Dorylinae* и *Ecitoninae* обладают, как ожидалось, продолговатой, относительно небольшой птеростигмой. В то же время строение последней в этих подсемействах различное. *Ecitoninae*, согласно своим размерам, имеют аккуратную небольшую узкую птеростигму. В то же время у крупных самцов *Dorylinae* эта зона крыла довольно изменчива. Радиальная ($1R$) жилка в некоторых случаях уходит внутрь ячейки $3r$, костальная жилка обычно короче радиальной. Ячейка, образующая птеростигму обычно незамкнута, однако в нашем распоряжении имеются экземпляры с замкнутой ячейкой птеростигмы. В последнем случае определить, какой вариант птеростигмы в этом подсемействе первичен пока не представляется возможным, хотя мы склонны считать замкнутую птеростигму в данном случае эволюционно вторичной из-за характера образующих ее жилок.

Мелкие церапахиины, как и другие мелкие терепончатокрылые насекомые, обнаруживают тенденцию дальнейшей костализации крыла, т.е. обвождению от жилок дистального края крыла, а счет чего утрачивается радиальная жилка ($1R$). Таким образом, эти представители *Cerapachyinae* имеют открытую ячейку $3r$. Свободная ветвь $5r$ в таком случае заканчивается далеко от внешнего края крыла, а у более мелких форм подсемейства имеет вид депигментированной легкой складки. Подобное состояние этой зоны переднего крыла рассматриваемой группе муравьев наблюдается у самцов *Aenictinae*, однако ветвь $5RS$ дотягивается почти до края крыла и достаточно хорошо пигментирована. Дальнейшее укрепление костальной крыла при сходной схеме жилкования происходит у самцов *Dorylinae*. Интенсивная пигментация (хитинизация) переднего края крыла и удлинение радиальной ($1R$) жилки свидетельствует о необходимости укрепления этой части крыла, очевидно, связи с огромными размерами самцов. Несмотря на явную необходимость укрепления передней края крыла, жилка $1R$ редуцирована. Мы склонны считать потерю важных элементов структуры этой части крыла свидетельством того, что произошли во время сильного измельчания крылатых особей. Впоследствии при увеличении размеров передний край крыла самцов дорилин, остался оставшимся “подручным материалом” – хитинизацией этой зоны крыла и удли-

нием редуцированной $1R$. Представители *Ecitoninae* имеют замкнутую ячейку $3r$ и хорошо развитые жилки этой области ($1R$, $5RS$), а также часто четко выраженную $R+RS$.

Свообразное взаиморасположение $1M$ и *ci-a* в крыле *Ecitoninae* встречается среди муравьев, также у некоторых *Ponerinae* (например, *Tyrhomyrmex rogenhoferi Mayr*), *Apomyrma* (*Apomyrma stygia*), *Aenictinae* (*Aenictus fuscovarius*) и некоторых *Dorylinae* (*Dorylus fimbriatus Shuckard*). Тем не менее, во всех этих случаях $1M$ и *ci-a* находятся гораздо ближе друг к другу. Интересно, что такое же расположение $1M$ относительно птеростигмы, но проксимальнее относительно *ci-a*, обнаружено у представителей *Aenictogitoninae*, у которых, в отличие от эцитонин, наблюдается неполная редукция $1R$, $2-3RS$ и $5RS$ отрезков. Необычным для муравьев в целом является положение $1RS$ рядом с птеростигмой, так же как и его длина. Такое расположение относительно птеростигмы и R наблюдается еще в одном специфическом ископаемом подсемействе – *Formicinae*, представители которого так же, как и эцитонины, имеют ряд других, не характерных для остальных муравьев, тенденций в жилковании крыльев. Положение $1RS$ относительно птеростигмы внутри *Formicidae* широко варьирует, но никогда не сочетается с удлинением, которое демонстрирует крыло эцитонин. В меньшей степени варьирует угол наклона по отношению к R . В большинстве случаев, включая крылья примитивных муравьев, угол, образованный $1RS$ и R , чуть больше или равен 90° , тогда как у представителей эцитонин этот угол, без сомнения, острый. Тенденции к уменьшению угла имеют некоторые современные представители (*Myrrium Roger*, *Aenictogiton Emery* и др.) и даже целые таксоны (*Formicinae*). Однако такие тенденции никогда не заходят столь далеко, как в случае с крыльями самцов *Ecitoninae* и, возможно, встречаются только у *Apomyrma stygia*. Это дает возможность утверждать, что описанные параметры (угол наклона, длина и положение относительно птеростигмы) в случае с *Ecitoninae* тесно связаны между собой и с положением $1M$ относительно основания крыла.

Характерным для отрезка $2-3RS$ в крыльях современных муравьев можно считать продольное положение и относительное его удлинение. Лишь некоторые представители *Formicidae* могут характеризоваться другим состоянием этого признака (коротким участком $2-3RS$ и относительно поперечным его положением). Это ископаемые *Formicinae*, некоторые *Armaniinae* (*Poneropterus sphecooides Dlussky*) и современные представители *Ecitoninae*. Впрочем, у *Formicinae* поперечное положение этого отрезка RS достигается в большей степени за счет смещения $2r-rs$ к проксимальному концу птеростигмы. Имеющиеся реконструкции древнейших ископаемых *Formicoidea* показывают

ОСОБЕННОСТИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ МУРАВЬЕВ-КОЧЕВНИКОВ

достаточную изменчивость по этому признаку (*Armaniinae*, *Baikuris Dlussky*), поэтому в данном случае представляется простым преобразование от схемы жилкования этой области, например, у *Poneropterus sphecooides* к эцитинам путем редукции $1r-rs$. Вероятно, поперечное положение $2-3RS$ для *Ecitoninae* является первичным.

Уникальность сочетания у эцитонин описанных признаков жилкования, в разной степени выраженных в других группах современных и ископаемых муравьев, позволяет говорить о возможности независимого появления их совокупности у *Ecitoninae*.

Переднее крыло самцов эцитонин характеризуется также плезиоморфным состоянием заднего его края. Поперечная жилка *ci-a* у эволюционно новых групп муравьев имеет тенденцию смещаться к основанию, тогда как у ископаемых и современных примитивных форм *ci-a* находится дистальнее (Brown, Nutting, 1950). Как видно из рис. 3, положение *ci-a* у представителей *Ecitoninae* остается плезиоморфным. Отрезок кубитальной жилки $2Ci$ образует угол с $1Ci$, близкий к прямому, что в сочетании с другими элементами жилкования этой области приводит к образованию ячейки *cia*. Такая ячейка характерна для многих перепончатокрылых, в том числе ископаемых и некоторых современных примитивных муравьев, например *Myrmecia Fabricius*, *Amblyopone Erichson*, *Myrrium* и др. Подобную схему жилкования этой части крыла также имеют другие подсемейства секции дорилин – *Dorylinae*, *Aenictinae*. Следующим эволюционным преобразованием в этой области, по-видимому, является увеличение угла между ветвями кубитальной жилки вплоть до выстраивания их в продольную линию. При одновременном укорочении анальной жилки ячейка открывается и перестает существовать как отдельная структура, что наблюдается у большинства современных муравьев, включая *Cerapachyinae*. У последних угол между 1-м и 2-м отрезками *Ci* приближается к 180° , ячейка *cia*, таким образом, перестает существовать даже в самом полном жилковании.

Следующим членом с наименьшим числом редукций в основном типе жилкования в рассматриваемой нами группе следует считать *Cerapachyinae*. В переднем крыле самцов церапахиин видны некоторые прогрессивные эволюционные перестройки, типичные для современных муравьев. Даже в самых “полных” по схеме жилкования крыльях поперечная *ci-a* смещена к основанию, ячейка *cia* отсутствует. Дистальная часть ячейки *tcs* смещается к основанию крыла и вниз относительно примитивных ископаемых муравьев. Возможно, что последнее связано с уменьшением размеров, но как мы видим, для *Aenictinae* некоторое уменьшение размеров не привело к столь хо-

орошо выраженному преобразованию в этой части крыла. С другой стороны, трудно себе представить, что все современные представители, имеющие подобное положение ячейки, прошли через такое резкое измельчание, которое демонстрируют церапахиины. Скорее всего, положение ячейки *tci*, наравне с положением *ci-a*, является отражением эволюционных тенденций Formicoidea.

Преобразования дистальных ячеек перепончатокрылых – явление вполне обычное, отражающее общие тенденции эволюции жилкования. Редукция ячейки *2r-t* у муравьев может происходить двумя основными способами: редукция *r-t* или *2-3RS*. Разные филогенетические ветви (подсемейства, трибы) Formicidae обнаруживают склонность к одному из способов. Так, например, понерины обычно (Ectatomini, Amblyoponini) характеризуются потерей *2-3RS*, хотя в трибе Ponerini наблюдается потеря *r-t*, а в подсемействе Myrmicinae преобладает редукция *r-t*. Как и в случае с Aenictinae, у представителей Dorylinae имеет место полная потеря *2-3RS*. Напротив, церапахиины идут по пути редукции поперечной жилки *r-t*. Этот факт сам по себе не опровергает родства групп, но, в сочетании с другими признаками жилкования, отдаляет событие дивергенции подсемейств секции дорилин.

Крылья огромных самцов *Dorylus*, помимо описанных выше прогрессивных преобразований, имеют тенденцию к перемещению *ci-a* ближе к основанию и по этому параметру приближаются к церапахиинам. Некоторые представители Dorylinae, однако, имеют более примитивное состояние, и в этом случае *1M* отвечается несколько проксимальнее *ci-a*. Последнее обстоятельство сближает их с Aenictinae. Также примитивным остается наличие ячейки *ci-a*. Как уже говорилось ранее, некоторые из редукций Aenictinae соответствуют относительно небольшим размерам этих муравьев. С другой стороны, крылья Aenictinae и Dorylinae содержат ряд примитивных признаков, сближающих их с крылом арманин. Таковы дистальное положение *ci-a* относительно основания крыла, наличие ячейки *ci-a* и большие размеры ячейки *tci*.

Заднее крыло муравьев-кочевников не содержит редукций, за исключением югальной лопасти. Этот признак часто используется для филогенетических построений. Вторичное появление югальной лопасти среди перепончатокрылых редко, но возможно, а однозначных доказательств первичности или вторичности ее наличия внутри Formicidae пока не получено. По нашему мнению, независимое появление югальной лопасти у ряда примитивных муравьев менее вероятно, чем ее исчезновение у всех других. Поэтому использование в филогенетических построениях наличия

этой области возможно, пока не будет обнаружено фактов вторичного ее появления в пределах семейства. Следующий часто используемый признак заднего крыла – базальные крючки. По терминологии, принятой для перепончатокрылых, эти крючки правильнее называть медиальными ("secondary hamuli" – в англоязычной литературе) (Basibuyuk, Quicke, 1997), так как истинные базальные крючки встречаются, по-видимому, только у низших перепончатокрылых (Symphuta). Филогенетическое значение на данный момент имеет только факт наличия-отсутствия этих крючков. Они присутствуют у некоторых примитивных современных муравьев и у ископаемых форм. У всех исследуемых здесь подсемейств муравьев-кочевников они также отсутствуют. Все крылатые муравьи обладают также дистальными крючками. Их количество, вероятнее всего, связано с размерами. Более детальные исследования функций и изменчивости дистальных крючков автору не известны.

Заднее крыло во всех четырех подсемействах по строению вполне соответствует крылу энтиктина, за исключением связанных с размерами насекомых вариаций пигментации жилок. Редукции продольных жилок заднего крыла, наблюдавшиеся у Ceraopachyinae, обусловлены их мелкими размерами. Взаимное расположение продольных жилок типично для современных муравьев, в то время как у ископаемых форм преобладает несколько укороченная часть *r-t* и удлиненная *1M*.

На основании строения крыльев мы сделали некоторые заключения о возможных преобразованиях этих структур в рамках исследуемых подсемейств. Самки Ceraopachyinae сохраняют общий понерионидный габитус, имеют весь набор склеритов, связанных с полетом, и в норме имеют крылья (Bolton, 1990). Самки Dorylinae, Ecitoninae, Aenictinae – подсемейства, составляющие секцию дорилин, – бескрылые. Грудные сегменты без следов крыльев. Как Gotwald (Gotwald, 1979) и другие авторы, полагаем, что считать это свойство синапоморфным для всех подсемейств в целом, пока нет оснований. Однако вполне возможно, что бескрылость самок возникла не во всех подсемействах отдельно и независимо. На данном этапе установить время и локализацию этого эволюционного события не представляется возможным. Наиболее уклоняющаяся схема жилкования у представителей Ecitoninae. Мы считаем вполне вероятным преобразование этой схемы жилкования непосредственно из типа крыльев древних муравьев, подобных *Poneropterus sphecooides*. Однако удлинение отрезка *r-t* в заднем крыле, которое наблюдается в крыльях Ecitoninae, синапоморфно для всех современных муравьев. Нет веских оснований для утверждения, что у эцитонин этот признак возник независимо. Таким образом, утверждение о формировании Ecitoninae, Dorylinae, Aenictinae в жилковании переднего крыла

ОСОБЕННОСТИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ МУРАВЬЕВ-КОЧЕВНИКОВ

Ceraopachyinae, т.е. выведение этих подсемейств из Ceraopachyinae, представляется не подтвержденным.

Следует заметить отдельно, что заключения имеют предварительный характер, и исследования признаков крыльев должны лишь дополнить основную картину филогении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность Г.М. Длусскому за переданные материалы и неоцененную помощь в написании статьи. Особую благодарность хотелось бы выразить сотрудникам Лаборатории членистоногих Палеонтологического института и особенно А.П. Расницыну за предоставленные палеонтологические материалы и всесторонние консультации во время работы над ними.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М., 1983. Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых – "промежуточное звено" между муравьями и сколиоидами // Палеонт. журн. Т. 17. № 3. С. 65–78. – 1987. Новые Formicidae (Hymenoptera) позднего мела // Там же. Т. 21. № 1. С. 131–135. – 1999. Новые муравьи (Hymenoptera: Formicidae) из Канадского янтаря // Там же. Т. 33. № 4. С. 73–76.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., 1988. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С. 70–144.
- Перфильева Е.С., 2000. Анамалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // Зоол. журн. Т. 79. № 11. С. 1305–1312.
- Расницын А.П., 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука. 196 с. – 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука. 192 с.
- Родендорф Б.Б., 1949. Эволюция и классификация лётательного аппарата насекомых // Тр. ПИН АН СССР. Т. 16. 176 с.
- Тобиас В.И., 1977. Жилкование крыльев браконид (Hymenoptera, Braconidae), его таксономическое значение и эволюция // Тр. ВЭО. Морфологические основы систематики насекомых. Т. 58. С. 119–144.
- Baroni Urbani C., Bolton D., Ward P., 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Systematic Entomology. V. 17. P. 301–329.
- Basibuyuk H., Quicke D., 1997. Hamuli in the Hymenoptera (Insecta) and their phylogenetic implications // J. Natural History. V. 31. P. 1563–1585.
- Billen J., Gotwald W., 1988. The crenellate lining of the Du-four gland in the genus Aenictus: a new character for interpreting the phylogeny of Old World army ants (Hymenoptera, Formicidae, Dorylinae) // Zoologica Scripta. V. 17. № 3. P. 293–295.
- Bolton B., 1990. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae) // Systematic Entomology. V. 15. P. 1–24.

- micidae) // *J. Natural History*. V. 24. P. 1339–1364. – 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae) // *J. Natural History*. V. 29. P. 1037–1056.
- Brown W.*, 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae // *Insectes Soc.* V. 1. P. 21–31. – 1975. Contribution toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmeini, Acanthostichini and Aenictogitini // *Search Agric. Entomol.* V. 5. № 1. 116 p.
- Brown W., Nutting W.*, 1950. Wing venation and the phylogeny of the Formicidae // *Trans. of the Am. Ent. Soc.* V. 75. № 3–4. P. 113–134.
- Danforth N.*, 1989. The evolution of hymenopteran wings: the importance of size // *J. Zool.* V. 218. P. 247–276.
- DuBois M.*, 1998. The first fossil Dorylinae with notes on fossil Ecitoninae (Hymenoptera: Formicidae) // *Ent. News*. V. 109. № 2. P. 136–142.
- Emery C.*, 1901. Notes sur les sous-familles des Dorylines et Ponerines (Famille des Formicides) // *Ann. Soc. Entomol. Belg.* V. 45. P. 32–54. – 1904. Le affinità del genere Leptanilla e i limiti delle Dorylinae // *Arch. Zool.* V. 2. P. 107–116. – 1920. La distribuzione geografica attuale delle formiche // *Real. Acad. Lincei.* V. 13. № 5. P. 3–98.
- Gorwald W.*, 1979. Phylogenetic implications of army ants zoogeography (Hymenoptera: Formicidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 72. P. 462–467.
- Grimaldi D., Agosti D.*, 2000. A formicinae in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 97. P. 13678–13683.
- Hölldobler B., Wilson E.*, 1990. The ants. Massachusetts: The Belknap Press of Harvard Univ. Press. Cambridge. 733 p.
- Jessen K.*, 1987. Gastral exocrine glands in ants-functional and systematic aspects // *Chemistry and Biology of Social Insects*. Munchen. P. 445–446.
- Lutz H.*, 1986. Eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta: Hymenoptera) aus dem mittel-eozanen Olschiefer der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen) // *Senckenbergiana lethae*. Bd. 67. № 1–4. S. 177–218.
- Reid J.*, 1941. The thorax of the wingless and short-winged Hymenoptera // *Trans. R. Entomol. Soc. London*. V. 91. P. 367–446.
- Schneirla T.*, 1971. Army ants: a study in social organization. San. Francisco: W.H. Freeman and Co. 349 p.
- Smith F.*, 1868. Notes on Hymenoptera // *Entomol. Annu.* V. 1868. P. 81–96.
- Wheeler W.*, 1914. The ants of the Baltic amber // *Schrift. Phy.-okon. Ges. Königsberg*. V. 55. P. 1–142. – 1926. Les sociétés d'Insectes. Leur origine. Leur évolution. Encyclopedia scientifique. Paris: Gaston Doin and Co. 468.
- Wilson E.*, 1985. Ants of the dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). The fossil army ants // *Psyche*. V. 92. № 2. P. 11–16.

WING VENATION IN ARMY ANTS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) AND ITS IMPORTANCE FOR PHYLOGENY

K. S. Perfil'eva

Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow 119899, Russia
e-mail: ksenperf@mail.ru

Schemes of wing venation in army ants (Dorylinae, Aenictinae, Ecitoninae) and extinct Armaniinae are given. An attempt to analyze phylogenetic relations within this Formicidae group is made. The size, behavior, evolution and some other parameters can affect the pattern of the ant wing venation. The most complete venation, but not so characteristic for ants was noted in Ecitoninae. Some features of wing venation does not permit us to consider wings of this subfamily ancestors for the rest members of this group. Wings in Cerapachyinae species, on the contrary, correspond quite fully to the present scheme of venation. They might be formed on the basis of wing venation in Ponerinae. The schemes of wing venation in Dorylinae and Aenictinae are similar, and their close phylogenetic relations are the most probable. Divergence in the group composed of Ponerinae, Cerapachyinae, and Aenictinae is suggested to take place very early.