

УДК 565.79

НОВЫЕ НАХОДКИ ИСКОПАЕМОГО РОДА МУРАВЬЕВ PRIONOMYRMEX MAYR (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, MYRMECIINAE) В ПОЗДНЕЭОЦЕНОВЫХ ЯНТАРЯХ ЕВРОПЫ

© 2020 г. А. Г. Радченко^{а, *}, Е. Э. Перковский^{а, b, **}

^аИнститут зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина

^бПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: rad@izan.kiev.ua

**e-mail: perkovsk@gmail.com

Поступила в редакцию 26.11.2019 г.

После доработки 24.01.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2020 г.

Новый вид ископаемого рода *Prionomyrmex*, *P. gusakovi* sp. nov., описан по трем рабочим особям из балтийского янтаря (поздний эоцен, приабон, 33.9–37.2 Ma). *Prionomyrmex longiceps* Mayr впервые указан для одновозрастного ровенского янтаря (Украина). Даны отличия описанного вида от прочих известных видов рода. Кратко обсуждены основные проблемы систематики и эволюции вымерших представителей подсемейства *Muttermeciinae*.

Ключевые слова: муравьи, Formicidae, *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov., палеонтология, балтийский, биттерфельдский, ровенский янтаря, систематика, эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X20060082

ВВЕДЕНИЕ

Вымерший род муравьев *Prionomyrmex* был установлен Г. Майром (Mayr, 1868) на основе *P. longiceps* Mayr, 1868, описанного по единственному рабочему из балтийского янтаря. Впоследствии В. Вилер (Wheeler, 1915) изучил девять экземпляров рабочих *Prionomyrmex* из балтийского янтаря (но не голотип!), добавил важные диагностические признаки этого рода, а также впервые описал самца (по единственному экземпляру без брюшка), отнеся его к *P. longiceps*. К сожалению, весь указанный выше материал был утрачен во время Второй мировой войны.

До конца прошлого столетия этот род считали монотипичным, пока Ч. Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000) не описал новый вид из балтийского янтаря, *P. janzeni*, очень близкий к *P. longiceps* и отличающийся, главным образом, отсутствием отстоящих волосков на скапусе. Наконец, недавно Г.М. Длусский (2012) описал по отпечатку новый вид, *P. warplei*, из верхнеолигоценовых отложений Ротга в Германии, а не описанный крупный рабочий мирмециины длиной около 20 мм указан из раннеэоценового янтаря Уазы (Франция) (Aria et al., 2011; La Polla et al., 2013).

Первоначально *Prionomyrmex* был помещен в подсемейство *Ponerinae* (Mayr, 1868). Wheeler (1915) также рассматривал этот род в составе по-

нерин, но выделил для него отдельную трибу – *Prionomyrmecini* (sic!), хотя ранее К. Эмери (Emery, 1877) поместил этот род в “группу” *Muttermeciidae*. В. Браун (Brown, 1954) перенес трибу *Prionomyrmecini* в подсемейство *Muttermeciinae*, но Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000) возвел трибу *Prionomyrmecini* в ранг подсемейства, одновременно сведя в синонимы к *Prionomyrmex* родовое название *Nothomyrmecia* Clark, 1934; соответственно, название подсемейства *Nothomyrmecinae* он рассматривал в качестве младшего синонима *Prionomyrmecinae*. Г.М. Длусский и К.С. Перфильева (2003), а также Ф. Ворд и С. Брэди (Ward, Brady, 2003) независимо друг от друга вновь перенесли *Prionomyrmex* в подсемейство *Muttermeciinae* и восстановили из синонима родовое название *Nothomyrmecia*. Однако Барони Урбани (Baroni Urbani, 2005) вернулся к своему предыдущему мнению в отношении статуса подсемейства *Prionomyrmecinae* и синонимии *Prionomyrmex* и *Nothomyrmecia*. Наконец, С. Арчибалд с соавт. (Archibald et al., 2006), а позднее Длусский (2012) восстановили “статус-кво”, и в настоящее время *Prionomyrmex* и *Nothomyrmecia* рассматриваются как отдельные роды в составе подсемейства *Muttermeciinae*, с чем мы полностью согласны.

К настоящему времени в литературе указано на находки 13 экз. рабочих и одного самца *P. longiceps*:

голотип, 10 экз., приведенных Вилером, а также фотографии двух экземпляров, размещенные на сайте AntWeb (<https://www.antweb.org/images.do?subfamily=myrmeciinae&genus=prionomyrmex&rank=genus&project=allantwebants>), причем все они были найдены в балтийском янтаре. Кроме того, имеются голотип и паратип *P. janzeni*, а также голотип *P. warpleri*.

Мы изучили пять экземпляров (рабочих) в пяти кусках янтара. Два из них из ровенского и биттерфельдского янтара определены как *P. longiceps* (см. ниже), а три рабочих из балтийского янтара отнесены нами к описываемому ниже виду *P. gusakovi* sp. nov. Ровенский экземпляр – первая находка представителя подсемейства Myrmeciinae на Украине; с учетом *P. longiceps* и еще восьми видов хризидоидов, указанных из ровенского янтара (Martynova et al., 2019; Colombo et al., 2020; Perkovsky et al., 2020), общее число ровенских гименоптер достигло 127 видов. Лишь 64 вида ровенских перепончатокрылых (51%) известны также из балтийского янтара (Perkovsky, 2018).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Один экземпляр (рабочий) *P. longiceps* из ровенского янтара происходит из частной коллекции Н.Р. Хомича (Ровно, Украина) № F-125. Кроме того, в нашем распоряжении имеются фотографии экземпляра (рабочего, без головы) из биттерфельдского янтара (Германия), сделанные Г.М. Длусским в 2003 г. и определенные им как *P. longiceps*. Нами также изучено три рабочих (голотип и два паратипа) *P. gusakovi* sp. nov. Голотип и паратип № 964/1320 описываемого вида хранятся в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН), паратип из коллекции К. Грена хранится в Geologisch-Paläontologisches Institut des Universität Hamburg (GPIH; сейчас – Centrum of Natural History, CENAK) (GPIH № 4993, номер коллекции К. Грена 6762).

СОСТОЯНИЕ ИНКЛЮЗОВ

Голотип *P. gusakovi* виден в латеральном положении, целый экземпляр, но у него отсутствуют антенны; в этом же куске янтара есть рабочий *Lasius* sp. Паратип ПИН, № 964/1320 виден в вентральном положении, целый экземпляр, но по большей части прикрыт трещинами в янтаре; хорошо видны антенны, максиллярные и лабиальные пальцы, прилежащее опушение на вентральной поверхности головы, коксах и петиолюсе сверху, шпоры голеней и коготки лапок; в этом же куске янтара есть рабочий *Dolichoderus* sp. Паратип GPIH № 4993 – целый экземпляр, видно большинство диагностических признаков.

Фотографии сделаны с помощью стереомикроскопа Leica Z16 APO, соединенного с камерой Leica DFC 450, и в дальнейшем обработаны с помощью программы LAS Core software.

Поскольку не все детали строения у разных экземпляров можно измерить, мы измеряли максимально возможные из них с точностью до 0.01 мм: ДГ – длина головы от переднего края клипеуса до середины затылочного края; ШГ – максимальная ширина головы позади глаз; ШЛ – минимальное расстояние между лобными валиками; ШЛЛ – расстояние между внешними краями лобных лопастей; ДС – длина скапуса от вершины до места сочленения с головой; ДГЛ – длина (максимальный диаметр) глаза; ДМД – длина мандибулы; ДМ – длина груди (мезосомы) в профиль, измеряемая по диагонали от места сочленения с головой до заднего края метастеральных лопастей; ВМ – высота груди (мезосомы) в профиль от верхней точки промезонотума перпендикулярно до нижней точки мезоплевр; ШПР – ширина пронотума сверху; ДП – длина петиолюса; ВП – высота петиолюса в профиль; ШП – ширина петиолюса сверху; ДПП – длина постпетиолюса; ВПП – высота постпетиолюса в профиль от высшей до низшей точки, измеряемая перпендикулярно терго-стернальному шву; ШПП – ширина постпетиолюса сверху; Д-IV – длина IV абдоминального сегмента; В-IV – высота IV абдоминального сегмента; ДБ – длина брюшка; ДЗГ – длина задней голени; длина тела вычисляется как сумма длин головы, груди, стебелька и брюшка.

Для удобства восприятия информации мы не приводим здесь сокращения индексов, а подаем соотношение размеров различных структур, например, ДГ/ШГ вместо ИГ.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMECIINAE EMERY, 1877

Род *Prionomyrmex* Mayr, 1868

Типовой вид – *P. longiceps* Mayr, 1868, по монотипии; балтийский янтарь, поздний эоцен.

Диагноз. Рабочие крупные, полиморфные по размерам, длина тела 9.4–14.8 мм. Тело стройное, удлинённое, ноги длинные. Антенны 12-членные, скапус длинный, слегка выступающий за затылочный край головы, жгутик нитевидный, без булавы. Мандибулы длинные, узко-треугольные, жевательный край с серией мелких зубчиков и грубых коротких щетинок. Глаза крупные, расположены примерно посередине или несколько позади середины боковых краев головы. Максиллярные пальцы, по данным Вилера (Wheeler, 1915) и нашим, 6-членные, лабиальные – 4-членные. Следует отметить, что Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000) указал для *P. janzeni* формулу пальп 5.2, но не исключил возможности, что ба-

зальные членики могли быть не видны у изученного экземпляра. Петиолюс без передней цилиндрической части и с хорошо развитым, узкозакругленным на вершине узелком. Перетяжка между III и IV абдоминальными сегментами резкая и глубокая. Средние и задние голени с двумя шпорами, простой и гребенчатой. Коготки лапок с дополнительным преапикальным зубцом (см. также: Maug, 1868; Wheeler, 1915; Baroni Urbani, 2000; Длусский, 2012).

Характеристику единственного известного до настоящего времени экземпляра самца этого рода см. у Вилера (Wheeler, 1915, с. 27).

Видовой состав. Два вида, *P. longiceps* и *P. janzeni*, из балтийского янтаря; первый из них указан в настоящей работе также из биттерфельдского и ровенского янтарей; *P. warpleri* из верхнеолигоценовых отложений Германии; *P. gusakovi* sp. nov. из балтийского янтаря. Возраст всех указанных янтарей 33.9–37.2 Ма (поздний эоцен, приабон).

З а м е ч а н и я. *Prionomyrmex* хорошо отличается от всех известных ископаемых и современных родов муравьев, и наиболее близок к австралийскому эндемику *Nothomyrmecia*. Таксономическое положение и возможные родственные отношения *Prionomyrmex* с другими группами муравьев детально проанализированы в работе Ворда и Брэди (Ward, Brady, 2003).

***Prionomyrmex gusakovi* Radchenko et Perkovsky, sp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 1, 2; табл. IX, фиг. 1–4 (см. вклейку)

Вид назван в честь В.А. Гусакова, который предоставил нам материал (голотип и паратип) для изучения и впоследствии передал их в ПИН.

Голотип – ПИН, № 964/1319, рабочий; этикетка В. Гусакова: “2011 Collection of Viktor Gusakov CVGM № 33AFMP2011”; AntWeb CASENT 0917648; балтийский янтарь, поздний эоцен.

Описание (основано на использовании комбинации видимых признаков экземпляров голотипа и паратипов). Голова удлинённая, со слабо выпуклыми боковыми сторонами, закругленными затылочными углами и прямым затылочным краем. Передний край клипеуса выдается в виде приостренной, очень узко закругленной на вершине треугольной лопасти. Лобные валики очень слабо искривлены, достигают уровня нижнего края глаз, лобные лопасти слабо расставлены, лобная площадка четкая. Глаза овальные, расположены немного позади середины боковых краев головы. Глазков у голотипа нет (по крайней мере, они не видны), у паратипа GPIN № 4993 глазки хорошо развиты. Максиллярные пальпы 6-члениковые, лабиальные – 4-члениковые. Членики жгутика антенн удлинённые, более чем в 2 раза длиннее ширины; 1-й членик примерно в

2 раза короче 2-го; 2-й самый длинный, остальные постепенно уменьшаются по длине, но апикальный длиннее каждого из трех предыдущих.

Грудь (мезосома) длинная, стройная, пронутом равномерно слабовыпуклый, промезонотальное соединение, по-видимому, подвижное, промезонотальный и метанотальный швы резкие, довольно глубоко вдавленные. Проподеум постепенно дуговидно закруглен, без четкого перехода между верхней и задней поверхностями, с маленькими зубчиками; при этом его верхняя поверхность по длине примерно равна задней. Дыхальца проподеума щелевидные. Передняя поверхность узелка петиолюса очень слабо вогнутая, задняя – слабо выпуклая, вершина довольно узко закругленная. Постпетиолюс (абдоминальный сегмент III) намного массивнее петиолюса, выпуклый, постепенно расширяется кзади, колоколовидный, явно ниже и короче первого сегмента брюшка (IV абдоминального сегмента) и резко отделен от последнего глубокой перетяжкой.

Все тело и ноги с многочисленными, довольно длинными, прямыми или слегка искривленными отстоящими или полуотстоящими волосками, скапус с короткими и редкими отстоящими волосками. Кроме того, вся поверхность тела покрыта густым, нежным, шелковистым прилежащим опушением, так что скульптура плохо заметна, но поверхность тела с очень слабой микроскульптурой, слабо блестящая. Цвет тела у инклюзов в янтарях, как правило, является артефактом, но, тем не менее, голотип буровато-серый, один паратип несколько светлее, второй черно-бурый.

Размеры в мм: голотип: длина тела 9.4, ДГ 2.28, ДМД 1.86, ДГЛ 0.69, ДМ 4.51, ВМ 1.33, ДБ 3.71, ДП 1.17, ВП 1.01, ДПП 1.35, ВПП 1.45, Д-IV 1.90, В-IV 1.85, ДЗГ 2.86; ДГ/ДГЛ 3.31, ДМД/ДГ 0.81, ДМ/ВМ 3.40, ДП/ВП 1.16, ДПП/ВПП 0.93, ДПП/ДП 1.15, ВПП/ВП 1.43, ДПП/Д-IV 0.73, ВПП/В-IV 0.71. Паратип № 964/1320: длина тела 11.5, ДГ 2.65, ШГ 1.86, ДС 2.39, ДМД 2.23, ДГЛ 0.80, ДЗГ 3.41, длина члеников жгутика антенн от 1-го до 11-го: 0.28, 0.56, 0.48, 0.42, 0.38, 0.35, 0.35, 0.35, 0.34, 0.32, 0.42, ширина всех члеников примерно 0.15; ДГ/ШГ 1.42, ДС/ДГ 0.90, ДС/ШГ 1.22, ДМД/ДГ 0.84, ДГ/ДГЛ 3.33. Паратип GPIN № 4993: длина тела 14.8, ДГ 2.76, ШГ 1.91, ДС 2.39, ДМД 2.23, ДГЛ 0.82, ШЛ 0.74, ШЛЛ 0.85, ДМ 4.82, ВМ 1.48, ДБ 4.66, ДП 1.06, ВП 0.90, ШП 0.80, ДПП 1.48, ВПП 1.80, ШПП 1.86, Д-IV 2.12, В-IV 2.33, ДЗГ 3.55, длина члеников жгутика антенн от 1-го до 11-го: 0.37, 0.69, 0.58, 0.48, 0.42, 0.42, 0.37, 0.32, 0.28, 0.42, ширина всех члеников примерно 0.15–0.16; ДГ/ШГ 1.42, ДС/ДГ 0.86, ДС/ШГ 1.23, ДГ/ДГЛ 3.35, ШЛ/ШГ 0.38, ШЛЛ/ШЛ 1.14, ДМД/ДГ 0.81, ДМ/ВМ 3.25, ДП/ВП 1.18,

ДПП/ВПП 0.82, ДПП/ДП 1.40, ШПП/ШП 1.94, ВПП/ВП 2.00, ДПП/Д-IV 0.70, ВПП/В-IV 0.77.

С р а в н е н и е. Габитуально *P. gusakovi* сходен с известными видами из балтийского янтаря, *P. longiceps* и *P. janzeni*, но хорошо отличается от них наличием густого прилежащего опушения на теле. Кроме того, у двух указанных видов верхняя поверхность пропододеума явственно длиннее задней, а у *P. gusakovi* они примерно одинаковой длины. Следует отметить, что Вилер (Wheeler, 1915) указал, что у пяти изученных им рабочих *P. longiceps* прилежащего опушения на теле нет, но у одного экземпляра (В 259) из колл. Геологического ин-та в Кенигсберге оно обильное. Вполне логично предположить, что указанный экземпляр должен относиться к *P. gusakovi*. Описанный выше вид отличается от *P. warpleri* соотношением длин 1-го и 2-го члеников жгутика антенн, а также формой клипеуса, передний край которого у последнего вида закругленный, а не приостренный. Более того, возможность конспецифичности ископаемых видов муравьев, разделенных во времени 10 миллионами лет, не слишком вероятна, хотя и не исключена.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, два паратипа: ПИН, № 964/1320, этикетка В. Гусакова: “1999 Collection of Viktor Gusakov (Russia: Moscow) CVGM, №332AFMPI1999 *Prionomyrmex longiceps* Mayr Eocene Baltic Amber”; AntWeb CASENT № 0917649 (в этом же куске янтаря рабочий *Dolichoderus* sp.); GPIH № 4993, номер коллекции К. Грена 6762; AntWeb CASENT № 0917646; балтийский янтарь.

Характеристика вновь найденных инклюзов Prionomyrmex longiceps

1) Рабочий, ровенский янтарь: Украина, Ровенская обл., Владимирецкий р-н; хранится в частной коллекции Н.Р. Хомича, Ровенская обл., Украина. Целый экземпляр, виден в верхне-боковом положении слева, но антенн нет (табл. IX, фиг. 5).

Промеры (в мм): длина тела 12.3, ДГ 2.85, ДГЛ 0.85, ДМД 2.25, ДМ 4.95, ШПР 1.20, ДП 1.50, ВП 1.20, ШП 1.20, ДЗГ 3.50; ДГ/ДГЛ 3.35, ДМД/ДГЛ 0.79, ДП/ВП 1.25.

2) Фотография Г.М. Длусского, рабочий, биттерфельдский янтарь; хранится в Museum für Naturkunde Berlin, Germany (MNKB) (бывший Zoological Museum of the Humboldt University, № 12/223). Дефектный экземпляр, виден справа сбоку, отсутствуют голова и большая часть брюшка (табл. IX, фиг. 6). Поскольку головы с антеннами нет, отнесение этого экземпляра к *P. longiceps* несколько условно, он может быть также *P. janzeni*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представители *Prionomyrmex* – самые крупные муравьи, найденные в позднеэоценовых янтарях Европы, их размеры колеблются в пределах от 9.5 до почти 15 мм. Длина тела рабочих лишь некоторых янтарных видов из других родов превышает или хотя бы достигает 10 мм, напр., *Paraneuretus tornquisti* Wheeler, 1915 (8–10 мм), *Ponera gracilicornis* Mayr, 1868 (10.5 мм) [в настоящее время он перенесен в род *Pachycondyla* F. Smith, 1858 (Bolton, 1995), однако родовая принадлежность этого вида нуждается в ревизии], *Cataglyphoides constrictus* (Mayr, 1868) (до 10 мм), некоторые виды *Formica* L., 1758 (до 10 мм) (Wheeler, 1915). При этом суммарное количество экземпляров всех этих видов составляет порядка 0.5% от общего количества янтарных муравьев, а число найденных инклюзов собственно *Prionomyrmex* не более 0.1% (Dlussky, Rasnitsyn, 2009). *Prionomyrmex* ранее был известен лишь из балтийского и биттерфельдского янтарей, но мы нашли его также в ровенском янтаре. Более того, один вид из этого рода известен из намного более молодых, олигоценовых отложений (см. ниже).

Плохая представленность *Prionomyrmex* в позднеэоценовых янтарях Европы может объясняться несколькими причинами: их реальной редкостью, малочисленностью семей, образом жизни, а также крупными размерами. Вполне возможно, что все указанные факторы имели место.

Вилер (Wheeler, 1915) на основе особенностей морфологии *Prionomyrmex* (удлиненное тело, антенны и конечности, крупные глаза, мощные длинные мандибулы) полагал, что эти муравьи являются дендробионтами, но, исходя из возможных родственных связей этого рода с современными муравьями, это предположение, скорее всего, ошибочно (см. также: Archibald et al., 2006).

В настоящее время общепринято отнесение *Prionomyrmex* к подсемейству *Murmeziinae*, которое включает два современных рода – *Murmesia* Fabricius, 1804 и *Nothomyrmecia* – распространенные в Австралии, на Тасмании и в Новой Каледонии. Все известные виды этих родов характеризуются достаточно низким уровнем социальной организации с населением гнезд от нескольких сотен до 1–2 тыс. рабочих, причем гнезда они сооружают в земле, фуражируют поодиночке на почве и в подстилке, но могут подниматься по стволам деревьев для сбора пади, нектара и охоты на мелких беспозвоночных (Taylor, 1978; Hölldobler, Wilson, 1990). Более того, сходное строение тела и конечностей отмечено у многих представителей современных родов, сооружающих гнезда в почве (напр., *Cataglyphis* F. Foerster, 1859, *Ocymyrmex* Emery, 1886, ряд *Aphaenogaster* Mayr, 1853 и др.). То есть, можно предположить, что представители *Prionomyrmex* также вели

наземный образ жизни, их семьи были невелики, что, наряду с крупными размерами, обусловило их нечастое попадание в смолу и далее в янтарь.

В подсемейство *Murgmeciinae* в настоящее время включен, помимо указанных выше рецентных родов, целый ряд ископаемых: *Prionomyrmex*, *Archimyrmex* Cockerell, 1923, *Avitomyrmex* Archibald, Cover et Moreau, 2006, *Macabeemyrma* Archibald, Cover et Moreau, 2006, *Ypresiomyrma* Archibald, Cover et Moreau, 2006, а также морфотаксон *Murgmeciites* Archibald, Cover et Moreau, 2006; кроме того, род *Propalosoma* Dlussky et Rasnitsyn, 1999, первоначально отнесенный к семейству *Rhopalosomatidae*, недавно перенесен в подсемейство *Murgmeciinae* (Archibald et al., 2018). Все указанные выше ископаемые роды (кроме *Prionomyrmex* и *Ypresiomyrma*) были найдены только в ранне- и среднеэоценовых отложениях. Следует отметить, что Длусский (2012) высказал определенные сомнения в принадлежности последних четырех таксонов к мирмециинам и указал, что по соотношению размеров III и IV абдоминальных сегментов, относительной длине мандибул и жилкованию крыльев эти муравьи занимают промежуточное положение между современными *Murgmeciinae* и *Poneromorpha*. На наш взгляд, эти выводы скорее относятся к мирмециинам с двучлениковым стебельком, но по комплексу прочих признаков они, как и *Nothomyrmecia*, могут относиться к подсемейству *Murgmeciinae*. Продолжение дискуссии по этому вопросу выходит далеко за рамки настоящей статьи, но даже если Длусский прав, то можно предположить, что указанные роды могут представлять промежуточное звено между понероидами и мирмециинами.

Nothomyrmecia и *Murgmeciinae* отличаются друг от друга, помимо прочего, очень важным с эволюционно-морфологической точки признаком: у первого рода стебелек одночлениковый, а у второго – двучлениковый. При этом одночлениковый стебелек, вне всякого сомнения, следует считать плезиоморфным состоянием не только для *Nothomyrmecia*, но и для всех муравьев, в том числе ископаемых.

Подобное принципиальное отличие характерно и для ископаемых мирмециин: стебелек у *Archimyrmex* и *Prionomyrmex* двучлениковый, а у *Ypresiomyrma*, *Avitomyrmex*, *Macabeemyrma*, *Propalosoma* и *Murgmeciites* – одночлениковый.

К настоящему времени к роду *Archimyrmex* относят четыре вида: один из США (Колорадо, свита Грин Ривер, средний–поздний ипр, примерно 48.5–53 Ma), два из Аргентины (свита Вентана, рюпель–бурдигал, около 20–34 Ma), и один из Германии (Мессель, поздний ипр, 48 Ma).

Аргентинские муравьи заслуживают отдельно обсуждения. Во-первых, этими двумя видами ограничивается список ископаемых мирмециин,

описанных из Южной Америки (Petrulevičius, Martins-Neto, 2000). Во-вторых, долгое время мирмекологи в своих построениях исходили из раннепалеоэоценового возраста этих муравьев (Длусский, Федосеева, 1988; Перфильева, 2015). Однако, как и у муравьев сахалинского янтаря (Radchenko, Perkovsky, 2016), возраст патагонских муравьев оказался гораздо моложе палеоэоценового.

Archimyrmex piatnitzkyi (Viana et Haedo Rossi, 1957) (первоначально описан в роде *Ameghinoia* Viana et Haedo Rossi) был найден в аргентинской провинции Рио Negro (свита Вентана), а *A. smekali* (Rossi de Garcia, 1983) (первоначально описан в роде *Polanskiella* Rossi de Garcia) – в сравнительно близком местонахождении Confluencia, возраст которого точно неизвестен (Petrulevičius, Popov, 2014). Возраст свиты Вентана долго считали среднеэоценовым, но недавние геологические исследования установили, что она намного моложе, хотя ее возраст и определяется в довольно широких пределах, от раннего олигоцена до раннего миоцена (рюпель–бурдигал) (Bechis et al., 2014; Encinas et al., 2018).

В раннем эоцене в Северной Америке подсемейство *Murgmeciinae* было представлено шестью родами (Archibald et al., 2018), но все они там вымерли к началу среднего эоцена – по крайней мере, более поздние находки к настоящему времени неизвестны. В то же время, патагонские мирмециины моложе примерно на 15 млн лет, и их принадлежность к роду *Archimyrmex* вызывает определенные сомнения, особенно *A. piatnitzkyi* с узелком на петиолюсе, однако для решения вопроса о систематическом положении *A. piatnitzkyi* и *A. smekali* необходима ревизия типовых экземпляров и накопившихся за последние десятилетия новых находок этих видов.

Ypresiomyrma включает четыре вида: один из Дании [диатомиты о-ва Фур (“Mo Clay”), свиты Ольст и Фур, самый ранний ипр, т.е., близко к границе эоцена и палеоэоцена, примерно 54.5–56 Ma], два из Канады (Британская Колумбия, Okanagan, Мак-Аби; средний ипр, 52–53 Ma) и один из Биамо [Приморский край, поздний эоцен, позже балтийского янтаря и его аналогов (Dlussky et al., 2015)]. Представители родов *Avitomyrmex*, *Macabeemyrma* и морфотаксона *Murgmeciites* включают семь видов и один неопределенный отпечаток, и также найдены в Okanagan на территории Британской Колумбии (Макаби, Хорсфлай Ривер и Фолкленд) (Archibald et al., 2006; Длусский, 2012; возраст Фолкленд – 50.5 Ma; С. Арчибальд, личн. сообщ.); единственный вид *Propalosoma* и один неопределенный отпечаток *Murgmeciites* найдены в еще одном местонахождении на территории Okanagan, местонахождении Републик (штат Вашингтон, поздний ипр, около 50 Ma; Wolfe et al., 2003) (рис. 1).

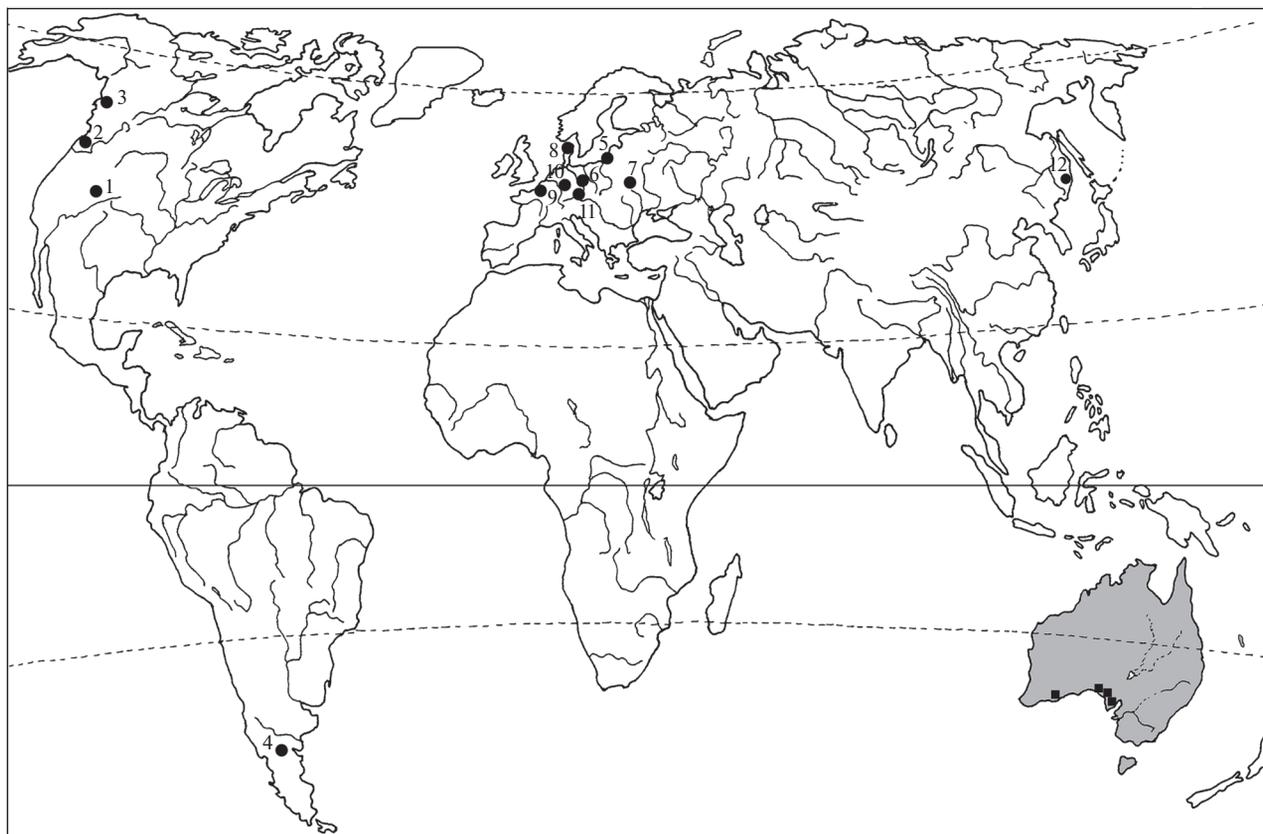


Рис. 1. Карта распространения современных и вымерших родов Мургмечиіае. Серый тон – ареал рода Мургмечіа; квадраты – точки находок *Nothomyrmecia tasgors*; точки – местонахождения ископаемых родов: 1 – США, Колорадо, Грин Ривер, ранний эоцен; 2 – США, Вашингтон, Републик, ранний эоцен; 3 – Канада, Британская Колумбия, Макаби, ранний эоцен; 4 – Аргентина, Патагония, свита Вентана, олигоцен–ранний миоцен; 5–7 – соответственно балтийский, саксонский и ровенский янтари, поздний эоцен; 8 – Дания, о. Фур, ранний эоцен; 9 – Франция, янтарь Уазы, ранний эоцен; 10 – Германия, Гессен, Мессель, ранний эоцен; 11 – Германия, Бавария, Ротт, поздний олигоцен; 12 – Россия, Приморский край, Большая Светловодная (Биамо), поздний эоцен.

Таким образом, ископаемые мирмецины с одночлениковым стебельком в целом несколько древнее, чем с двучлениковым: 34–56 Ма против 23–53 Ма, причем только виды из Грин-Ривер и Месселя старше приабона, в то время как лишь приморский вид *Ypresiomyrma* сравним по возрасту с представителями *Prionomyrmex*, найденными в позднеэоценовых янтарях Европы (приабон, 35–38 Ма) и в верхнеолигоценных отложениях Германии (Бавария, Ротт). Длусский (2012, с. 68) с ошибочной ссылкой на Г. Лютца (Lutz, 1997) указал возраст последних отложений как “поздний олигоцен, аквитан, 29–30 млн лет”, однако по более современным данным, их возраст 23–24 Ма (поздний олигоцен, хаттский ярус) (Böhme, 2003).

Филогенетическая схема мирмециин Ворда и Брэди (Ward, Brady, 2003) имеет такой вид: ((*Archimyrmex* + *Nothomyrmecia*) + *Prionomyrmex*) + *Myrmecia*. Безусловно, она построена на основе компьютерного кладистического анализа с использованием многих признаков, но показывает,

что подобный анализ, без оценки эволюционно-морфологического значения признаков и возможностей формирования тех или иных структур, вызывает ряд вопросов. Так, трудно объяснить с эволюционной точки зрения сближение *Archimyrmex* с *Nothomyrmecia*, хотя у первого стебелек двучлениковый, а у второго – одночлениковый (см. также: Длусский, Федосеева, 1988). Более адекватная, на наш взгляд, филогенетическая схема представлена в работе Арчибалда с соавт. (Archibald et al., 2006), в которой *Nothomyrmecia* формирует одну кладу с описанными ими ископаемыми родами с одночлениковым стебельком (*Ypresiomyrma*, *Avitomyrmex*, *Macabeeomyrma* и *Myrmeciites*), сестринскую по отношению к *Prionomyrmex*, а вместе они формируют кладу, сестринскую к *Myrmecia*, но *Archimyrmex* не был включен в анализ.

Ворд и Брэди (Ward, Brady, 2003) предполагали, что подсемейство Мургмечиіае сформировалось в южном полушарии (в Гондване) в конце мелового периода, а затем *Nothomyrmecia* и *Мур-*

месия проникли в Австралию, а *Prionomyrmex* – в Европу (Лавразию). Однако с учетом находок ряда новых ископаемых родов мирмециин в Сев. Америке и Европе (см. выше), Арчибалд с соавт. (Archibald et al., 2006) выдвинули иную, вполне обоснованную гипотезу, с которой мы можем согласиться: они полагают, что местом возникновения мирмециин была Лавразия. Определенным подтверждением этому могут служить как наши находки *Prionomyrmex* в позднеэоценовых янтарях Европы, а особенно находки новых видов *Archimyrmex* и *Prionomyrmex* в нижнеэоценовых и верхнеолигоценых отложениях Германии (Длусский, 2012).

Детальное освещение вопроса о возможных филогенетических отношениях ископаемых и современных представителей подсемейства *Myrmeciinae* выходит далеко за рамки настоящей статьи. Однако можно предположить, что таксоны с одночлениковым стебельком могут быть предковыми по отношению к таковым с двучлениковым стебельком (см. также: Archibald et al., 2006).

Длусский и Перфильева (2003) привели аргументы в пользу того, что *Archimyrmex* мог быть потенциальным предком *Myrmecia*, но полагали, что не мог быть предком *Prionomyrmex*, хотя не привели достаточных аргументов для последнего мнения. На наш взгляд, на основе морфологии, времени нахождения и палеогеографических данных можно предположить, что *Archimyrmex* мог быть потенциальным предком *Prionomyrmex*. Наконец, вполне можно согласиться с мнением Длусского и Перфильевой (2003) о том, что различные направления в специализации формы головы, строения клипеуса, мандибул, петиолюса не позволяют рассматривать *Prionomyrmex* в качестве потенциального предка *Myrmecia*.

Таким образом, *Prionomyrmex* мог возникнуть не позднее среднего эоцена на территории современной Европы, и впоследствии вымер, не оставив потомков.

* * *

Мы глубоко признательны покойному Г.М. Длусскому за предоставленную ранее фотографию экземпляра *P. longiceps*; мы благодарны также В.А. Гусакову (Звездный городок, Московская обл.), Н.Р. Хомичу (Ровно, Украина) и С. Gröhn (Гамбург, Германия) за предоставленный в наше распоряжение материал, К.С. Перфильевой (Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова) за обсуждение, а также Е.В. Мартыновой (Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за изготовление фотографий типовых экземпляров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М. Новые ископаемые муравьи подсемейства *Myrmeciinae* (Hymenoptera, Formicidae) из Германии // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 65–69.
- Длусский Г.М., Перфильева К.С. Палеогеновые муравьи рода *Archimyrmex* Cockerell, 1923 (Hymenoptera, Formicidae, *Myrmeciinae*) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 40–49.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Меловой биоэкологический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 70–144.
- Перфильева К.С. Диагностические признаки жилкования крыльев в подсемействе *Myrmeciinae* (Hymenoptera, Formicidae) и их эволюция // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 10. С. 1179–1189.
- Archibald S.B., Cover S.P., Moreau C.S. Bulldog ants of the Eocene Okanagan Highlands and history of the subfamily (Hymenoptera: Formicidae: *Myrmeciinae*) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2006. V. 99. № 3. P. 487–523.
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P., Brothers D.J., Mathewes R.W. Modernisation of the Hymenoptera: ants, bees, wasps, and sawflies of the early Eocene Okanagan Highlands of western North America // Canad. Entomol. 2018. V. 150. P. 205–257.
- Aria C., Perrichot V., Nel A. Fossil Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) in Early Eocene amber of France // Zootaxa. 2011. V. 2870. P. 53–62.
- Baroni Urbani C. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences // Ecl. Geol. Helv. 2000. V. 93. P. 471–480.
- Baroni Urbani C. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily *Prionomyrmecinae* (Hymenoptera, Formicidae) // Ann. Mus. Civ. St. Natur. Genova. 2005. T. 96. P. 581–595.
- Bechis F., Encinas A., Concheyro A. et al. New age constraints for the Cenozoic marine transgressions of northwestern Patagonia, Argentina (41–43 S): Paleogeographic and tectonic implications // J. South Amer. Earth Sci. 2014. V. 52. P. 72–93.
- Böhme M. The Miocene climatic optimum: evidence for ectothermic vertebrates of Central Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2003. V. 195. P. 389–401.
- Bolton B. A new general catalogue of the ants of the World. Cambridge-L.: Harvard Univ. Press, 1995. 504 p.
- Brown W.L. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae // Ins. Soc. 1954. T. 1. P. 21–31.
- Colombo W.D., Gobbi F.T., Perkovsky E.E., Azevedo C.O. Synopsis of the fossil *Pristocerinae* (Hymenoptera, Bethyliidae), with description of two new genera and species from Burmese, Taimyr, Baltic and Rovno ambers // Histor. Biol. 2020. 17 p. [online only].
<https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1733551>
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 9. P. 1024–1042.
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P., Perfilieva K.S. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Bol'shaya Svetlovodnaya (Late Eocene of Sikhote-Alin, Russian Far East) // Caucas. Entomol. Bull. 2015. V. 11. № 1. P. 131–152.

- Emery C.* Saggio di un ordinamento naturale dei Mirmicidae e considerazioni sulla filogenesi delle formiche // *Boll. Soc. Entomol. Ital.* 1877. T. 9. P. 67–83.
- Encinas A., Folguera A., Bechis F. et al.* The Late Oligocene–Early Miocene marine transgression of Patagonia // *The Evolution of the Chilean–Argentinean Andes* / Eds. Folguera A., Contreras Reyes E., Heredia N. et al. Springer, 2018. P. 443–474.
- Hölldobler B., Wilson E.O.* *The Ants.* Cambridge-L.: Harvard Univ. Press, 1990. 732 p.
- La Polla J.S., Dlussky G.M., Perrichot V.* Ants and the Fossil Record // *Ann. Rev. Entomol.* 2013. V. 58. P. 609–630.
- Lutz H.* Taphozönoten terrestrischer Insekten in aquatischen Sedimenten – ein Beitrag zur Rekonstruktion des Paläoenvirments // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1997. Bd 203. H. 2. S. 173–210.
- Martynova K.V., Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V.* New records of Upper Eocene chrysidoid wasps (Hymenoptera: Chrysididae) from basins of Styr and Stokhod rivers (Rovno amber) // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 10. P. 998–1023.
- Mayr G.L.* Die Ameisen des Baltischen Bernstein. Königsberg, 1868. S. 1–102 (Beitr. Naturk. Preuss. Bd 1).
- Perkovsky E.E.* Only a half of species of Hymenoptera in Rovno amber is common with Baltic amber // *Vestn. Zool.* 2018. V. 52. № 5. P. 353–360.
- Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V. et al.* The first species of *Bocchus* Ashmead (Hymenoptera: Dryinidae) from Upper Eocene Rovno amber: *B. schmalhauseni* sp. nov. // *Zootaxa.* 2020.
- Petrulevičius J.F., Martins-Neto R.G.* Checklist of South American Cenozoic insects // *Acta Geol. Hispan.* 2000. V. 35. P. 135–147.
- Petrulevičius J.F., Popov Y.A.* First fossil record of Discocephalinae (Insecta, Pentatomidae): a new genus from the middle Eocene of Rio Pichileufu, Patagonia, Argentina // *ZooKeys.* 2014. V. 4422. P. 23–33.
- Radchenko A.G., Perkovsky E.E.* The ant *Aphaenogaster dluskyana* sp. nov. (Hymenoptera, Formicidae) from the Sakhalin amber—the earliest described species of an extant genus of Myrmicinae // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 9. P. 936–946.
- Taylor R.W.* *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant re-discovered // *Science.* 1978. V. 201. P. 979–985.
- Ward P.S., Brady S.G.* Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae // *Invertebr. Syst.* 2003. V. 17. P. 361–368.
- Wheeler W.M.* The ants of the Baltic Amber // *Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg.* 1915. Bd 55. S. 1–142.
- Wolfe J.A., Gregory-Wodzicki K.M., Molnar P., Mustoe G.* Rapid uplift and then collapse in the Eocene of the Okanagan? Evidence from paleobotany [(abstr.) no. 533]. Geological Association of Canada/Mineralogical Association of Canada/Society Economic Geologists, Joint Annual Meeting. 2003. Abstracts 28. CDROM.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1, 2. *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov., голотип ПИН, № 964/1319, рабочий: 1 – тело, верхне-боковой вид; 2 – мезосома и стебелек, вид сбоку; балтийский янтарь

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–4. Рабочие *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov.: 1, 2 – экз. ПИН, № 964/1320: 1 – тело, вид снизу; 2 – голова и антенна, вид снизу; 3, 4 – экз. ГРИН № 4993: 3 – тело, вид сбоку; 4 – голова, вид сбоку; балтийский янтарь. Фиг. 5, 6. Рабочие *Prionomyrmex longiceps* Mayr, 1868: 5 – экз. № F-125, тело, верхне-боковой вид, ровенский янтарь; 6 – экз. MNKB № 12/223, мезосома и стебелек, вид сбоку, биттерфельдский янтарь.

New Records of the Fossil Ant Genus *Prionomyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae) from Late Eocene European Ambers

A. G. Radchenko, E. E. Perkovsky

The new species from the extinct genus *Prionomyrmex*, *P. gusakovi* sp. nov., is described based on three workers from the Baltic amber (Late Eocene, Priabonian stage, 33.9–37.2 Ma). *Prionomyrmex longiceps* Mayr is recorded for the first time from the coeval Rovno amber (Ukraine). The differences of the described species from other known species of the genus are given. The main problems of the systematic and evolution of extinct members of the subfamily Myrmeciinae are briefly discussed.

Keywords: ants, Formicidae, *Prionomyrmex gusakovi* sp. nov., palaeontology, Baltic amber



