

На правах рукописи

Перфильева Ксения Сергеевна

**ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ МУРАВЬЕВ
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

03.00.09 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва 2007

Работа выполнена на кафедре биологической эволюции Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Длусский Геннадий Михайлович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Федосеева Елена Борисовна
Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

доктор биологических наук
Федоренко Дмитрий Николаевич
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова

Ведущая организация: Палеонтологический институт РАН

Защита диссертации состоится « 3 » марта 2008 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, д. 1, стр. 12, Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан 1 февраля 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Исследования эволюции летательного аппарата и строения крыльев играют существенную роль в установлении путей эволюции и филогенетических связей разных таксонов насекомых. С другой стороны, крыловые признаки насекомых широко используются в таксономических целях.

В семьях муравьев большинство особей являются бескрылыми на протяжении всей жизни. Самки муравьев используют крылья один раз в жизни во время брачного лета. Крылатые самцы появляются лишь на непродолжительное время для спаривания. На фоне морфологического разнообразия семейства Formicidae исследование строения половых особей дает редкую возможность изучить эволюцию морфологической структуры в условиях сокращения функционального спектра структуры.

В мирмекологии использование признаков крыльев как таксономических практически отсутствует. Существуют единичные работы по оценке различий между видами муравьев по морфологии крыльев, но серьезных исследований по изменчивости жилкования на видовом и надвидовом уровнях нет. Важным аспектом изменчивости муравьев является существование в популяции значительной доли нетипичных по крыловым признакам особей. Однако этот круг вопросов практически не рассматривался. Между тем, изучение аномальных признаков является ключом к пониманию возникновения новообразований в ходе эволюции на микроэволюционном уровне (Арнольди, 1933, Федосеева, 2003).

Крыло является одной из немногочисленных хорошо сохраняющихся в палеонтологических отложениях структур. В отсутствие разработанной типологии крыльев и данных по изменчивости признаков крыла муравьев невозможно делать какие-либо обоснованные заключения в отношении палеонтологических данных. Между тем остатки крылатых особей в массе встречаются в олигоценых мергелях Бембриджа, Великобритания (Cockerell, 1915, Dlussky, Perfilieva в печати, Donisthorpe, 1920), а также в миоценовых отложениях Вишневой балки Ставропольского края (Длусский, 1981) и палеоценовых отложениях тадушской свиты Приморского края. Нередки и ошибки в определении принадлежности крыльев с муравьиным жилкованием (Arillo, Sanz, 1992).

Накопление знаний по морфологии и биологии рабочих муравьев и новые палеонтологические находки позволили в последние два десятилетия сделать качественный скачок в исследованиях филогении подсемейств и выявили недостаток знаний о половых особях, их морфологии. Для исследования филогении Formicoidea крылья, как морфологическая структура, обладают рядом преимуществ. Это, в первую очередь, хорошая сохранность в палеонтологических остатках. При этом крыло имеет хорошо выраженные, легко определяемые признаки (наличие и взаиморасположение жилок, форма и размеры

крыла). Несомненным преимуществом является также и то, что эта морфологическая структура есть у большинства половых особей Formicoidea, что позволяет анализировать ее изменение в различных филогенетических ветвях. Слабая изученность крыльев муравьев влечет за собой недостаточное и некорректное их использование в современных филогенетических и таксономических исследованиях.

Цель исследования: изучение закономерностей изменчивости и разработка типологии строения крыльев муравьев для дальнейшего использования признаков крыльев в систематике, филогении и палеонтологии.

Задачи исследования:

1. Исследовать внутривидовую и межвидовую изменчивость признаков крыльев на примере современных муравьев.
2. Определить плезиоморфные признаки жилкования муравьев на основании палеонтологического материала.
3. Разработать типологию передних крыльев муравьев.
4. Выстроить на основе признаков крыльев морфологические ряды в подсемействах.
5. Определить закономерности преобразований жилкования крыльев муравьев в ходе эволюции.

Научная новизна. В данной работе впервые представлены подробные реконструкции крыльев древнейших и наиболее примитивных ископаемых формикоидов – Armaniidae. Выделены признаки примитивности в жилковании крыла муравьев. Произведена комплексная оценка признаков жилкования крыльев муравьев на предмет применения в различных областях исследований муравьев (таксономия, филогения, палеонтология). Впервые для муравьев показаны закономерности изменения жилкования в связи с размерами, половой принадлежностью, особенностями брачного поведения. Предложена схема типов жилкования. Произведена ревизия типов жилкования в подсемействах муравьев на современном уровне знаний. Выявлены различия эволюционных тенденций и типов жилкования в разных подсемействах. Показаны закономерности преобразования жилкования крыльев в ходе эволюции семейства.

Теоретическое и практическое значение. Данные, полученные в настоящей работе, позволят корректно применять признаки крыла муравьев в последующих филогенетических, палеонтологических и таксономических исследованиях. В работе обобщены и дополнены все имеющиеся на сегодняшний день сведения по эволюции жилкования и некоторых других признаков крыльев муравьев (срединные крючки и югальная лопасть заднего крыла, пигментация). Показаны возможности использования признаков крыла муравьев в таксономических целях, что создает предпосылки для применения их при классификации. Предложены способы исследования палеонтологических данных по крыльям.

В осадочных отложениях кайнозоя муравьи – одна из доминирующих групп насекомых, поэтому ее можно использовать для определения возраста наземных отложений. Однако в палеонтологических остатках большую долю составляют крылатые муравьи, а иногда только крылья муравьев, определение принадлежности которых вызывало серьезные затруднения до настоящего момента. Поэтому наша работа закладывает основы для того, чтобы муравьи использовались в стратиграфии наземных отложений кайнозоя.

Созданная база данных по крыльям муравьев из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова будет использована при создании общей базы данных музея.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Международных конференциях: 5th Meetings of PhD students in evolutionary biology (Umea, Sweden, 1999) и 2nd Central European Workshop of Myrmecology (Szeged, Hungary, 2007). На Всероссийских XI и XII мирмекологических симпозиумах «Муравьи и защита леса» (Пермь, 2001; Новосибирск, 2005). Материалы диссертации докладывались также на открытых заседаниях кафедры биологической эволюции Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, в том числе 4 статьи в журналах из списка ВАК, 2 в сборниках по результатам конференций, 2 – тезисы конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, рисунков и приложения. Работа изложена на 160 страницах, содержит 11 таблиц и 76 рисунков. Список литературы включает 140 названий, из них 87 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю Г.М. Длусскому, а также А.П. Расницыну (Палеонтологический институт) за предоставленный палеонтологический материал и консультации при работе с ним. Автор благодарен Е.Б. Федосеевой (Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова) и Л.Ю. Русиной (Херсонский педагогический институт) за предоставление материала, а также И.Я. Павлинову (Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова) за помощь в освоении методов геометрической морфометрии.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ 05-04-49419 и НШ. 1825.2003.4.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ. Во введении сформулированы актуальность темы работы, ее новизна, значимость, излагаются цели и задачи исследования.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Признаки крыльев, их эволюционная и функциональная пластичность

Строение крыла насекомых, как высоко специализированного органа полета, определяется биологическими и физическими факторами. А.К. Бродский (1987) объединяет структуры крыла в группы согласно функциям, выполняемым ими в полете: опорные структуры, структуры обеспечения пронации и супинации, отгиба вершины, структуры, связанные с распределением потоков воздуха. Эволюция идет в направлении обеспечения механической прочности крыла меньшим числом элементов. В отряде Hymenoptera этот эволюционный процесс происходит на фоне костализации (Расницын, 1969, 1980; Родендоф, 1949). У перепончатокрылых ясно выражена связь жилкования и размеров насекомых. При этом очень мелкие формы имеют наиболее костализованные крылья. Следствием процесса костализации можно считать неравномерную редукцию жилок в ходе уменьшения размеров, отмеченную многими авторами (Расницын, 1969; Тобиас, 1977). Уменьшение общих размеров насекомого может привести к редукции дистальных поперечных жилок и к изменению формы крыла.

Несмотря на серьезные достижения в области изучения аэродинамики крыла и его функционирования, связать особенности жилкования и другие признаки крыла непосредственно с его функциями удастся лишь в некоторых специальных случаях (Бочарова-Месснер, 1979, Гродницкий, 1991, 1994; Wooton, 1981). Известно также, что экологические факторы (образ жизни, местообитание и др.) влияют на характер жилкования крыльев (Козлов, 1966; Тобиас, 1977).

1.2. Жилкование крыльев муравьев, как морфологический признак в изучении Formicoidea

Интерес к жилкованию крыльев возник при исследовании ископаемых муравьев еще в XIX веке (Heer, 1849, Mayr, 1867, 1868). Майр (1868) в работе по муравьям Радобоя впервые дает типологию крыльев муравьев и предлагает классификацию родов ископаемых муравьев по жилкованию крыльев. Эмери (Emery, 1925) выделил тенденции в эволюции жилкования крыльев муравьев. Однако в этих работах номенклатура жилок крыльев муравьев и других перепончатокрылых не была единой. В работе, ставшей классической, Браун и Наттинг (Brown, Nutting, 1950) унифицировали номенклатуру жилкования крыльев муравьев и обозначили общие эволюционные тенденции для Formicidae. По их мнению, эволюция жилкования выражается в редукционных рядах, которые сходны или даже полностью совпадают в разных подсемействах. Нами переработана номенклатура Брауна и Наттинга в соответствие с современной номенклатурой перепончатокрылых (Расницын, 1980).

Число замкнутых ячеек, наличие птеростигмы, югальной лопасти, срединных крючков используются в исследованиях по палеонтологии и филогении муравьев. Помимо качественных признаков крыльев с успехом применяются индексы (Длусский, 1981; Lutz, 1986), которые отражают положение жилки *cu-a* относительно ячейки *mcu* и основания крыла и степень компактности ячеек, расположенных в центре крыла. Но практически полностью отсутствуют исследования о вариабельности жилкования муравьев. Наиболее подробным и фактически единственным исследованием эволюции жилкования крыльев внутри рода является работа по африканским *Crematogaster* (Delage-Darchen, 1973). Известны единичные работы, содержащие количественную оценку изменчивости жилкования крыльев: работа по биометрии крыльев самок двух видов *Goniomma* (Reyes-Lopez, 1984) и фенетическая работа по самцам *Dorylus* (Barr, Gotwald, 1982), где указывается на различие по количественным признакам крыльев видов с одним типом жилкования.

1.3. Систематическое положение и филогения Formicoidea

Armaniidae, самые древние вымершие формикоиды, появляются в конце раннего мела. Особенности, которые сближают их с примитивными муравьями (жилкование крыльев, метаплевральные железы) с одной стороны, и со сколиоидами с другой стороны (двузубые сфекоидные мандибулы, слабо отделенный петиолюс, сфекоидные антенны), позволяют рассматривать арманиид как “промежуточное звено” между ними и даже как предковую группу для остальных муравьев (Длусский, 1987). Распространенные в это же время Sphecomyrminae, рассматриваются как тупиковая ветвь. Сфекомирины являются социальными и имеют крылья с примитивным муравьиным жилкованием (Grimaldi, Agosty, Carpenter 1997; Perricht, 2007). Таким образом, признаки крыла являются одними из наиболее ранних в палеонтологической истории диагностических признаков, отличающих формикоидов (муравьев) от других перепончатокрылых.

По-видимому, расхождение основных стволов в семействе произошло еще в мелу (Длусский, Расницын, 2007, Agosty, etc. 2000), которое, по мнению Г.М. Длусского (Длусский, Федосеева, 1988), явилось следствием адаптаций к охоте в разных ярусах биоценоза. Единства взглядов на филогению современных подсемейств нет. Однако практически все авторы утверждают общность происхождения Dolichoderinae, Aneuretinae, Formicinae, а также муравьев-кочевников (Dorylinae, Ecitoninae, Aenictinae, Cerapachyinae). На настоящий момент филогения и палеонтология муравьев активно развивающаяся область исследований.

Глава 2. Материал и методы

Исследованный материал. Материалом для исследования морфологических рядов в

подсемейства послужили изученные автором экземпляры из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, рисунки крыльев из коллекции В.А. Караваева, хранящейся в Институте зоологии (Киев), сделанные Г.М. Длусским, и изображения крыльев в различных публикациях. Палеонтологический материал предоставлен Лабораторией членистоногих Палеонтологического института РАН (Москва). В работе представлено около 350 видов 120 родов, входящих в состав 17 современных подсемейств. У оставшихся 4 небольших подсемейств половые особи неизвестны, либо самки бескрылы (Bolton, 2003).

Для исследования спектра изменчивости на видовом уровне были взяты представители подсемейства Formicinae. Крылья одного типа жилкования (число ячеек и жилок) исследованы на примере *Camponotus*, виды которого различаются по размерам и имеют значительный половой диморфизм. Второй тип жилкования представлен видами *Lasius*, со значительным половым диморфизмом, и *Formica rufa*, у которого различия по размерам между самками и самцами минимальны. Изменчивость другого типа жилкования рассматривается на примере видов рода *Myrmica* (Myrmicinae). Объем материала отражен в таблице 1.

Таблица 1. Объем и источники материала для исследования внутривидовой и межвидовой изменчивости жилкования крыльев

Вид	♀/♂	Источ-ник мате-риала	Вид	♀/♂	Источ-ник мате-риала
<i>Formica rufa</i> L.*	100/100	ЗБС	подрод Myrmecotoma		
<i>Lasius niger</i> L.*	100/100	ЗБС	<i>C. lateralis</i> L.	38 / 62	ЗМ МГУ
<i>Lasius flavus</i> F.*	100/100	ЗБС	<i>C. interjectus</i> M.	7 / 10	ЗМ МГУ
<i>Myrmica rubra</i> L.*	38/114	ЗБС	<i>C. lameerei</i> Em.	5 / 7	ЗМ МГУ
<i>Myrmica bergi</i> Ruzs.*	-/132	Украина	подрод Tanaemyrmex		
<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.*	100/100	ЗБС	<i>C. turkestanicus</i> Ev.*	25 / 42	ЗМ МГУ
подрод Colobopsis			<i>C. buddhae</i> For.	22 / 13	ЗМ МГУ
<i>Camponotus rufifrons</i> Sm.	13 / 14	ЗМ МГУ	<i>C. xerxes</i> For.	3 / 8	ЗМ МГУ
<i>C. truncatus</i> Spin.	6 / 10	ЗМ МГУ	<i>C. herculeanus</i> L.	23 / 18	ЗМ МГУ
<i>C. leonardi</i> Em.	6 / 0	ЗМ МГУ	<i>C. saxatilis</i> Ruzs.*	15 / 32	ЗМ МГУ
подрод Myrmosericus			<i>C. vagus</i> Scop.	10 / 8	ЗМ МГУ
<i>C. paria</i> Em.	4 / 0	ЗМ МГУ			

* - виды, исследованные с помощью методов геометрической морфометрии;

ЗМ МГУ - Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова;

ЗБС – Звенигородская биологическая станция Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова;

Методы сбора и подготовки материала. Крылатых особей отлавливали из муравейника по 10-14 особей каждого пола. Если крылья с обеих сторон особи не имели аномалий, то под биноклем срезали крылья с любой стороны тела. В случае если крылья

имели аномалии, то их также срезали. Расправленные крылья помещали между двумя предметными стеклами. Крылья особей из коллекции предварительно расправляли в водной среде. Было изготовлено около 1300 препаратов крыльев. С помощью бинокля (Olympus, Zeiss) с видеокамерой изображение переводилось в электронный вид.

Методы анализа. Для построения морфологических рядов в подсемействах и сравнения подсемейств по признакам крыльев использовали все исследованные виды из коллекций и достоверные изображения крыльев.

Анализ различий между подсемействами по типам жилкования, а также количественную оценку изменчивости жилкования между видами проводили стандартными статистическими методами и методами геометрической морфометрии (Bookstein, 1986; Rohlf, 1993, Павлинов, 2000). Основным свойством анализа методами геометрической морфометрии является возможность количественной оценки различия форм объектов, независимо от различий в размерах сравниваемых объектов, а также графическое отображение различий. Форма объектов описывается не линейными промерами, а декартовыми координатами меток, которые расставляются по усмотрению исследователя в программе-дигитайзере. Взаимные преобразования форм представляются как смещения меток относительно друг друга. Эталоном служит усредненный для данной выборки объект. Выравнивание объектов друг относительно друга осуществляется за счет изометрического сжатия-растяжения, а также вращения объектов друг относительно друга, при которых по принципу наименьших квадратов минимизируется разница значений координат по всем меткам.

Непосредственно в нашей работе количественное сравнение форм производилось методом тонких пластин (программа TPSRelw). Исследуемый объект представляется в виде тонкой пластины, которая при полном совмещении с эталоном претерпевает деформации (сжатие или растяжение). Количественной мерой различия форм является коэффициент “энергии искривления”. Получаемая при совмещении матрица коэффициентов искривления раскладывается на взаимно ортогональные собственные вектора – главные деформации. На их основе вычисляются частные деформации, как проекции объектов на оси главных деформаций. Для привязки изменений к конкретным маркерным точкам методом главных компонент на основе частных деформаций вычисляются относительные деформации. Таким образом, интерпретация результатов анализа сходна с таковой анализа методом главных компонент, а именно, каждая из осей относительной деформации включает в себя некоторое количество признаков (меток) и берет на себя некоторую долю изменчивости объекта. Наибольшую нагрузку несут относительные деформации с наименьшим порядковым номером (аналогично осям метода главных компонент). Помимо вклада определенных, “локализуемых”, точек в преобразование формы метод тонких пластин может также

определять вклад однородной компоненты. Однородная компонента отражает долю не локализуемых изменений формы, т.е. изменений одинаковых в окрестностях всех меток. Программы, реализующие методы геометрической морфометрии, находятся в свободном доступе в Интернет.

Глава 3. Внутривидовая и межвидовая изменчивость жилкования крыльев муравьев

3.1. Принципы описания жилкования и его изменчивости

Описание крыла муравьев требует многоэтапного подхода согласно целям исследовательской работы. Первый этап представляет собой описание числа элементов жилкования (отрезки жилок, ячейки) и их взаиморасположения. Следующий этап, это описание признаков крыла и их состояния (форма ячеек и жилок, отдельные узлы, образованные структурами крыла, и т.д.). Примером описания состояния признаков может быть (г)- или (s)-образный изгиб жилки, угол наклона, интенсивность пигментации и т.п. Признаки в крыле мы предлагаем выделять следующим образом: структуры согласно номенклатуре признаков крыльев (отрезки жилок, ячейки, отдельные компоненты крыла, такие как птеростигма, крючки и лопасть в заднем крыле); а также такие признаки как пигментация, опушенность. Третий этап описания крыльев – морфометрический.

3.2. Внутривидовая изменчивость

Изменчивость числа элементов жилкования. При исследовании массовых выборок видов *Lasius*, *Myrmica* и *Formica* была обнаружена значительная вариабельность по числу элементов жилкования, таких как отрезки жилок и ячейки (Таблица 2). Тип жилкования (число элементов жилкования и их взаиморасположение) характерный для большинства крыльев (но не особей!) в выборке одного вида мы считаем нормальным, а уклоняющийся тип - аномальным. По положению и характеру все аномалии были разделены на три типа. Первый тип аномалий – это редукции элементов связанные с уменьшением размеров особей. Этот тип аномалий наблюдается преимущественно у мелких муравьев обоего пола с длиной переднего крыла около 4,5 мм и мельче, а также у более крупных самок видов с половым диморфизмом по размерам (*Lasius*). В крыльях этих муравьев чаще наблюдается редукция числа ячеек за счет исчезновения дистальных

Таблица 2. Доли крыльев (%) с аномалиями разных типов у исследованных видов

тип аномалий	<i>F. rufa</i> ♀/♂	<i>L. niger</i> ♀/♂	<i>L. flavus</i> ♀/♂	<i>M. rubra</i> ♀/♂	<i>M. ruginodis</i> ♀/♂	<i>M. bergi</i> ♂
I тип	1/0,5	1,5/35	2,5/42,5	0,5/2	1,3/0,9	0
II тип	14/7,5	4,5/0	9/0	1/5,5	0/12,7	9
III тип	14,5/18,5	0,5/0	4/0	0/0	0/3,5	1
все типы	29,5/26,5	6/35	15,5/42,5	1,5/7,5	1,3/17,1	10

поперечных жилок, но могут редуцироваться и другие элементы жилкования. Так, у видов с крыльями, имеющими радиомедиальную ячейку, редукции может подвергаться не поперечная *rs-m*, а отрезок 2-3RS. Ко второму типу аномалий жилкования были отнесены такие варианты, в которых наблюдается восстановление в той или иной степени более примитивного типа жилкования. Как правило, реверсии связаны с местами относительно недавних эволюционных преобразований в крыле, как, например, восстановление радиомедиальной ячейки у видов *Myrmica*, *Gnaptogenys*, *Tapinoma* и др. К этому типу качественной изменчивости можно отнести изменчивость по ячейке 3r у мелких муравьев. Замкнутая ячейка является плезиоморфным состоянием признака, поэтому ее появление можно классифицировать как второй тип аномалий. К третьему типу аномалий мы относим такие, которые нельзя однозначно интерпретировать как принадлежащие к двум первым. Такие аномалии возникают в разных областях крыла и могут представлять собой дополнительные жилки, а иногда бывают в виде образований неопределенной формы и серьезно уродуют поверхность крыла. Аномалии этого типа достаточно редки. Однако у *F.rufa* имеется большое количество аномальных особей именно с третьим типом аномалий (см. Табл. 2). Возможно, это объясняется способом брачного поведения *F.rufa*, которое характеризуется ослаблением полета (Перфильева, 2000).

Аномальные признаки первого и второго типа интересны тем, что процент особей в популяции, имеющих такие крылья, может быть очень высоким (до 80% особей у одного пола). Значительная доля таких особей, а также тот факт, что муравьи многих других видов в норме имеют редуцированное именно таким образом жилкование крыльев, свидетельствует о функциональной необходимости редукции дистальных элементов жилкования у мелких форм муравьев, аналогично другим мелким перепончатокрылым.

Сходно классифицируется и изменчивость числа элементов и в задних крыльях.

Особенности взаиморасположения элементов жилкования и их состояния. В целом, жилкование крыльев на видовом уровне остается постоянным. По-видимому, если не всегда, то во многих случаях можно найти некие качественные признаки, более или менее достоверно характеризующие тот или иной род (иногда вид). Такие отличительные признаки обнаружены нами, например, для *Lasius* и *Formica*. Исследованные нами виды этих родов достаточно четко различаются характером расхождения ветвей 5RS и 4M. У *Lasius* 4M имеет относительно больший, хорошо заметный изгиб, чем отрезок 5RS, а у видов *Formica* эти ветви приблизительно одинаково изогнуты. Крылья *Lasius* и *Formica* различаются и по внутривидовой изменчивости изгиба жилки 2-3RS. У большинства *Formica*, в отличие от видов *Lasius*, отрезок 2-3RS явственно s-образный. Различия между видами внутри рода демонстрируют *L. flavus* и *L. niger*. Крылья *L. flavus* отличаются хорошо заметным изгибом

жилки *m-cu*, которого нет у *L. niger*.

Исследования видов *Camponotus* показали, что пигментация крыльев, используемая как диагностический признак (Купянская, 1981, 1990) значительно варьирует на внутривидовом уровне. Тем не менее, некоторые виды настолько отличаются по пигментации от других, что этот признак можно с уверенностью назвать для них диагностическим. Так, крылья *C. leonardi* имеют характерные затемнения вокруг жилок, в то время как свободная от жилок область крыла достаточно светлая.

В крыльях муравьев можно выделить класс действительно чрезвычайно вариабельных признаков. К ним относятся короткие отрезки жилок и близко расположенные поперечные жилки в местах их пересечения с продольными. Как диагностические такие неустойчивые признаки, по-видимому, не имеют ценности. Однако при количественной оценке удается обнаружить межвидовые отличия, по крайней мере, по некоторым из них. Так, когда длина отрезка R_1+RS равна или превышает втрое толщину жилки, то отрезок является довольно стабильным на внутривидовом уровне признаком у *Camponotus*. В случае, когда этот отрезок короче указанной длины, изменчивость его длины может быть значительной даже на внутривидовом уровне.

Основными диагностическими признаками в заднем крыле можно считать как соотношение различных отрезков, так и их форму.

Количественные характеристики. Сравнение средних по критерию t-Стьюдента показало наличие значимых, на уровне $p < 0,05$, различий по длине переднего крыла между самками и самцами одного вида для всех исследованных видов. У *Myrmica rubra* наблюдается диморфизм по длине крыльев и размерам тела самок (микро и макрогины). Несмотря на близкие значения средних и значительное перекрытие распределений по длине переднего крыла у многих видов, различия между ними практически всегда значимы. Однако бывает случаи, когда одинаковые по типу крыла выборки не различимы по распределению длины переднего крыла (самцы *F. rufa* и самки *L. niger*). Тогда помимо качественных различий, которые имеются в указанном случае, дополнительные количественные оценки корректно помогут разделить данные выборки.

Показанная структура изменчивости, как на качественном, так и на количественном уровне, позволяет выделить стабильные и вариабельные структуры в крыле и определять состояние видовой нормы. Аномальное жилкование, являясь составной компонентой изменчивости признаков крыльев, иногда помогает определить этапы перехода от одного типа жилкования к другому. Наши исследования современного материала показали, что можно использовать определенные признаки жилкования передних и задних крыльев, как таксономический инструмент для выделения (описания) новых видов или иных рангов

таксонов также и у ископаемых муравьев (Длусский, Перфильева, 2003).

3.3. Половой диморфизм

Виды *Camponotus* и *Lasius* имеют более заметные различия в линейных размерах между полами, чем виды *Formica* и *Myrmica* (рис.1). В жилковании крыльев самцов у видов с выраженным половым диморфизмом могут наблюдаться редукции элементов, связанные с уменьшением размеров. Так, число самцов с редукциями в крыльях у видов *Lasius* значительно превышает таковое самок и это превышение значимо ($p < 0.01$).

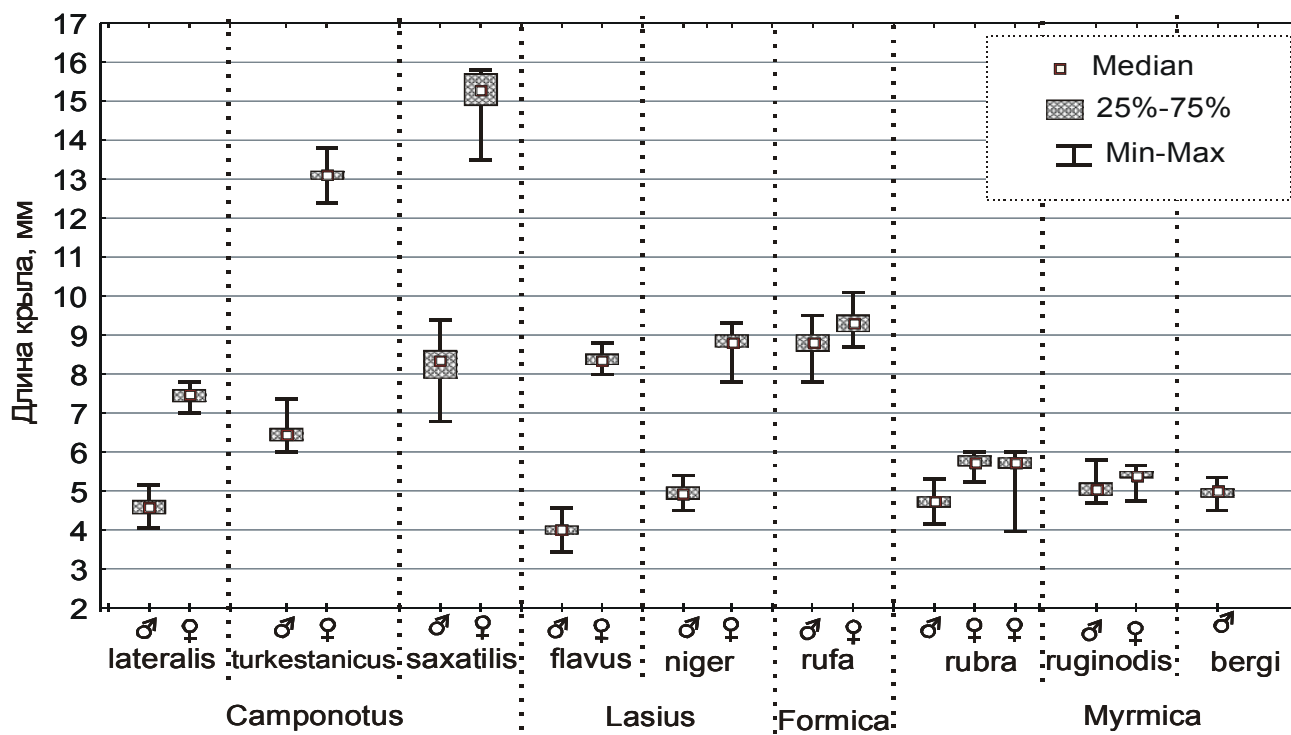


Рис. 1. Распределения по длине переднего крыла исследованных видов муравьев.

У всех исследованных видов, кроме *F. rufa*, доля проявления всех типов аномалий в крыльях самцов выше, чем самок. Такие данные согласуются с результатами, полученными на других перепончатокрылых (Eickwort, 1969; Smith, etc, 1997).

Анализ методами геометрической морфометрии выявил разделение исследованных видов на две группы. К одной относятся оба вида *Myrmica* (Myrmicinae), к другой - все виды Formicinae. Самки видов формицин в той или иной степени имеют относительно более узкие крылья, чем самцы. Наибольшие различия между полами наблюдаются у *Camponotus*. На рисунке 2 видно, что самцы имеют более широкие и короткие крылья,

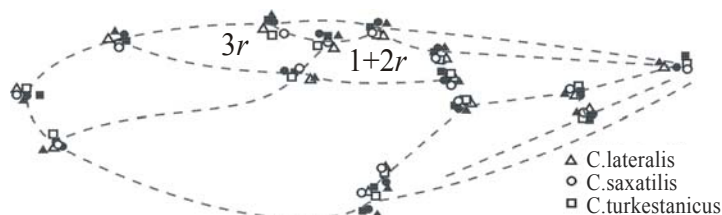


Рис.2. Совмещенные в программе GRF усредненные крылья трех видов *Camponotus*.

чем самки у всех трех видов и в смешанной выборке. Это не тривиальный результат. Поскольку абсолютные размеры самок *C. lateralis* значимо меньше самцов *C. saxatilis*, то такое различие характеризует именно специфическую половую изменчивость. Самки видов *Myrmica* отличаются от самцов дистальным смещением маркерных точек костального края крыла.

Интересно отметить тот факт, что крылья мелких и крупных самок *M. rubra* значительно различаются по отдельным маркерным точкам. Но при этом в крыльях тех и других имеются общие признаки жилкования, отличающие их от самцов.

В то время как указанные различия для членов одной группы сходны, изменения по отдельным маркерным точкам у всех видов неодинаковы. Например, отличия крыльев разных видов и полов *Camponotus* отражает рисунок 2, где показаны усредненные конфигурации крыльев для каждой однородной выборки, выровненные относительно друг друга по методу наименьших квадратов. Ячейки $3r$ и $1+2r$ у самок *C. lateralis* и *C. turkestanicus* более узкие. Однако, у *C. lateralis* сохраняются пропорции ячеек, а у *C. turkestanicus* происходит изменение пропорций указанных ячеек. У самок *C. saxatilis* происходит сужение и укорочение ячейки $1+2r$ и, напротив, ячейка $3r$ удлиняется. Хорошо заметны и другие различия в жилковании.

Изменчивость жилкования по маркерным точкам у самцов обычно выше, чем у самок. Более изменчивое жилкование крыльев самцов возможно связано с большей изменчивостью самцов по другим признакам. В частности для *L. niger* и *F. rufa* показано, что самцы более изменчивы по промерам головы, чем самки (Алпатов, и др. 1925).

Таким образом, половой диморфизм у исследованных видов характеризуется: 1. абсолютными размерами крыльев; 2. относительной длиной и шириной крыльев у видов *Formicinae*; 3. различиями в положении маркерных точек; 4. большей вариабельностью различных признаков крыла самцов, относительно самок;

3. 4. Межвидовые различия

Внутривидовая изменчивость признаков иногда позволяет выявлять различия между видами на качественном уровне. Практически всегда можно найти определенные качественные признаки в крыле, более или менее достоверно характеризующие тот или иной род. Есть примеры таких признаков, которые достаточно широко известны: положение вершины ячейки $3r$ в глубине крыла у *Liometopum*, сильно изогнутая жилка $5RS$ у *Oecophylla* или описанные нами выше признаки различия *Formica* и *Lasius*.

У видов внутри одного рода (с одним типом жилкования) проявляются сходные аномалии. Тем не менее, имеются существенные различия между видами, как в частоте проявления разных аномалий, так и в их характере. В крыльях *Myrmica rubra* и *M. bergi*

среди других аномалий преобладает восстановление отрезка 2-3RS, а у *M. ruginodis* – редукция жилки *rs-m*. В то же время восстановленная ячейка *rm* у *M. rubra* – четырехугольная, тогда как у самцов *M. bergi* – только треугольная.

В целом, чем ближе таксономические отношения видов, тем сложнее найти различия на качественном уровне. Тем не менее, при количественном анализе такие признаки практически всегда можно обнаружить.

На первом этапе методами геометрической морфометрии были проанализированы выборки одного пола и рода. Во всех случаях наблюдалось разделение выборок по виду. В однополых выборках более четкие границы видов по выделенным нами признакам жилкования (маркерным точкам) обнаруживают самки. У самцов различия выражены менее явно. Тем не менее, степень различия в жилковании (т.е. степень разделения выборок в пространстве относительных деформаций, величина нагрузок на оси) отражает таксономическую близость видов. В случае с *Camponotus* у обоих полов наиболее обособленной оказывается выборка *C. lateralis*, при этом различия между выборками наибольшие. Различия среди наиболее близких видов *Myrmica* выражены в наименьшей степени, а наиболее обособлен *M. bergi*.

На втором и третьем этапе анализировались крылья особей одного рода, а затем одного типа жилкования. Во всех случаях наблюдалось разделение на однородные выборки по признакам жилкования в пространстве форм (относительные деформации). Наиболее интересным результатом явилось то, что характер видовых различий в объединенной выборке такой же, как в однополых выборках. Так, например, в объединенной выборке *Formica* и *Lasius* по первой оси деформации произошло полное деление особей двух родов (рис. 3а). По второй оси каждый вид, в той или иной степени, делится на самок и самцов. Такие результаты показывают, что в объединенной выборке внутривидовая тенденция всех трех видов к сужению и удлинению крыльев самок относительно самцов сохраняется. При исключении из анализа различий, связанных с относительной шириной крыльев, особи группируются по принадлежности к виду (рис. 3б). Образующиеся группы имеют четкие границы и не перекрываются, что указывает на существование видоспецифических признаков, не зависящих от пола особи.

Во всех исследованных выборках сохраняется зависимость между степенью различий и таксономической близостью, как и в однополых выборках: близкородственные таксоны имеют мелкие различия, а более далекие родственники – крупномасштабные.

Таким образом, межвидовую изменчивость характеризуют: 1. качественные признаки, позволяющие, как правило, довольно уверенно различать роды, иногда и виды; 2. абсолютные размеры крыльев (сравнение в рамках одного пола); 3. различия в положении маркерных точек; 4. зависимость от таксономической близости видов (различия тем больше,

чем меньше степень родства); 5. различия в частоте и характере аномалий жилкования;

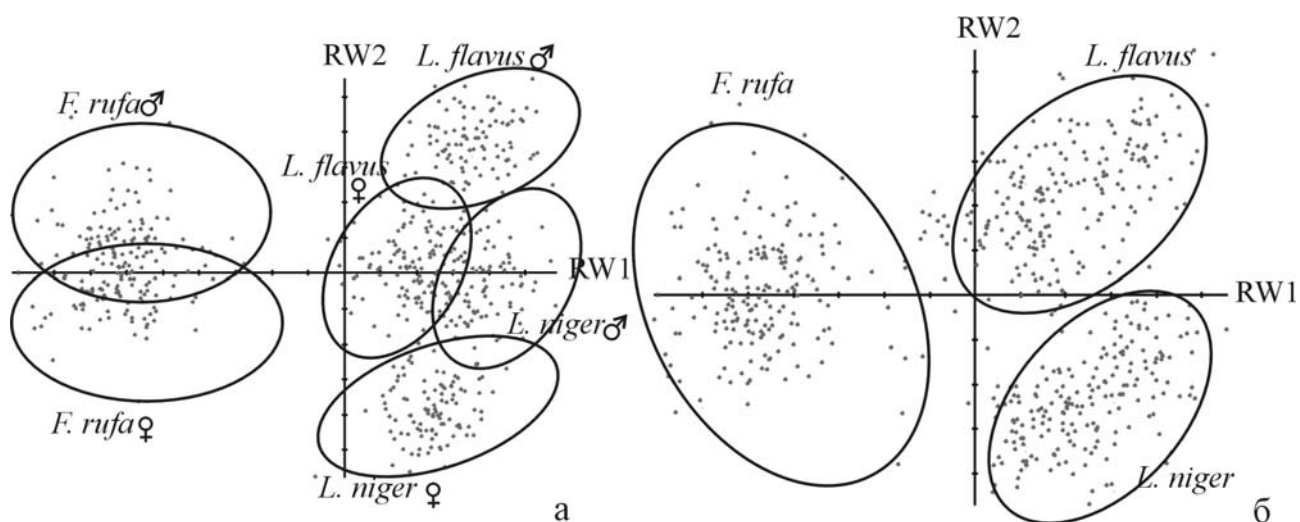


Рис.3. Распределение особей в пространстве форм крыльев (RW): а) с учетом половых различий по крыльям; б) без учета различий между полами по крыльям.

Глава 4. Общие эволюционные направления изменения жилкования крыльев муравьев

В основе построения морфологических рядов в нашей работе лежат два положения: 1. эволюция жилкования крыльев насекомых направлена на обеспечение механической прочности более экономичным способом; 2. утрата элементов жилкования является необратимой. Это означает, что, с одной стороны, прототип – начало морфологического ряда – будет близок к наиболее примитивной предковой форме для исследуемой группы, и будет иметь наиболее полное жилкование крыльев. С другой стороны, морфологический ряд, отражающий последовательные (в морфологическом, конструктивном смысле) редукции в крыльях близкородственных таксонов, будет соответствовать эволюционным тенденциям в исследуемой группе.

Примитивное жилкование. Характер (тип) жилкования и метаплевральные железы являются апоморфиями для надсемейства Formicoidea. Поэтому крылья вымерших наиболее древних формикоидов - Armaniidae и Sphecomyrminae - рассматриваются нами, как прототип. Крылья этих представителей различаются в деталях жилкования, мы выделили только те признаки, которые можно считать примитивными для всех муравьев. Основными из них являются: полный набор ячеек, а именно, медиокубитальная ячейка (*mci*), три радиальные (*1r*, *2r*, *3r*), радиомедиальная (*rm*) и хорошо выраженная кубитоанальная (*cia*) ячейка; ячейки *mci* и *cia* большие, их дистальные концы находятся на уровне середины птеростигмы или дистальнее. В заднем крыле присутствует полный набор жилок: продольные жилки – *R*, *RS*, *M*, *Cu*, *A*, а также югальная лопасть и медиальные крючки. Как и в переднем крыле *cu-a* отличается большой длиной. Характерной особенностью задних крыльев арманиид является обычное для многих высших перепончатокрылых соотношение

короткой жилки *rs-m* к удлинённому отрезку *1M*. У муравьёв происходит удлинение *rs-m*.

Наиболее примитивное жилкование среди современных муравьёв имеется у Мугмециинae (*Nothomyrmecia*, *Myrmecia*) и некоторых Ponerinae (*Diacamma*) и Amblyoponinae (*Mystrium*)

Типология передних крыльев. Для корректного описания и сравнения жилкования крыльев разных представителей Formicoidea мы предлагаем схему типов жилкования передних крыльев муравьёв. Данная классификация необходима для первоначального описания переднего крыла, которое конкретизируется и дополняется согласно предложенным нами принципам. Такого рода ступенчатое описание более формализовано и точнее характеризует конкретное крыло.

За основу нами взята схема, предложенная К. Огата (Ogata, 1987) для описания крыльев Мугмециинae. Мы используем специальную терминологию для обозначения степени редукции (**классы**) и конкретных образцов жилкования (**варианты**) в данной схеме. В нашей классификации отражены только некоторые признаки, общие для всех муравьёв: наличие и форма ячеек *mcu*, *rm*, *1r* и *2r*, взаиморасположение отрезков продольных жилок *RS*, *M* и *Cu* (рис. 4). Эта схема не отражает состояние ячеек *3r* и *cu*, и признаки более частного характера, такие как направление отрезка жилки и т.д., а также признаков заднего крыла.

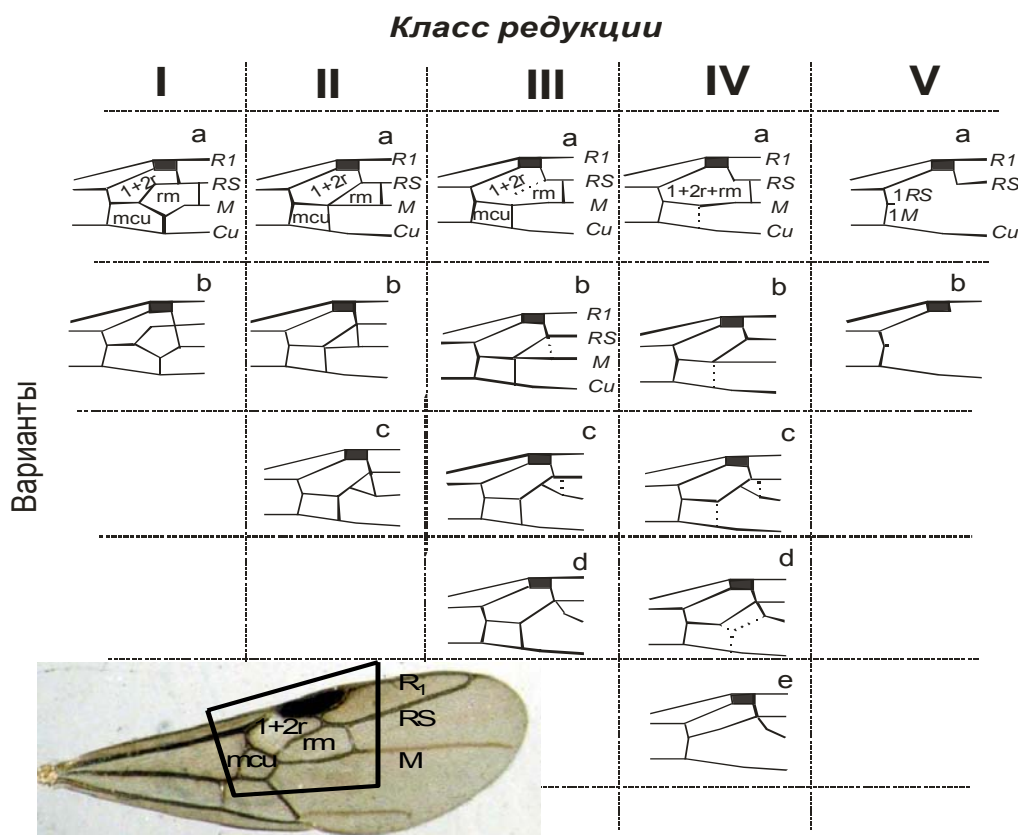


Рис. 4. Классификация типов редукции жилкования передних крыльев муравьёв.

Классы редукции в общих чертах соответствуют последовательности преобразований в переднем крыле от наиболее полного жилкования (I класс) до наиболее редуцированного (V

класс). Варианты в классе соответствуют вариациям жилкования на каждом этапе редукции.

К первому (I) классу редукции относятся крылья с наиболее полным для современных муравьев жилкованием передних крыльев (например, *Murgmeciinae*). Варианты отличаются положением жилки *rs-m*. Ко второму классу (II) следует относить крылья с треугольной радиомедиальной ячейкой. Варианты отличаются по положению *rs-m*, наличию стебелька у ячейки *rm*. Третьему классу (III) соответствует стадия редукции ячейки *rm*. Варианты в этом классе отражают способ редукции и вид ответвления свободной ветви *M* от *RS*. К четвертому классу (IV) относятся крылья без ячеек *rm* и *msi*. Редукции пятого класса (V) обозначены наиболее условно: V.b класс – редуцированы все элементы дистальнее *1RS*, *1M* и птеростигмы, и V.a – имеются какие-то элементы жилкования в костальной области крыла.

Связь жилкования с размерами половых особей. Известно, что обилие жилок в крыле зависит от размеров половых особей. При этом, чем мельче особь, тем меньшее число элементов жилкования наблюдается в его крыле.

Графики зависимости числа замкнутых ячеек от длины переднего крыла половых особей четырех крупных групп (*Formicinae*, *Dolichoderinae*, *Murgmeciinae*, *Poneromorpha*) характеризуются сходными свойствами: зависимость нелинейная, пороговое значение для редукции числа ячеек лежит в районе 3-5 мм, пороговое значение длины крыла у самок всегда больше, чем у самцов. Характерная кривая, описывающая связь между числом замкнутых ячеек и размерами половых особей, сохраняется также для всего семейства в целом. Тем не менее, в разных подсемействах величина различий между полами, число ячеек, и способы редукции неодинаковы. Очевидно, что нельзя объяснить редукцию ячеек только уменьшением размеров особей. Оказалось, что представители понероморфной группы, наиболее примитивные среди изученных подсемейств, характеризуются не только большим числом замкнутых ячеек даже у самых мелких форм, но и наиболее полным жилкованием. Установлено, что в одном подсемействе определенный признак может быть связан с размерами особей, в другом является признаком, характеризующим принадлежность к определенному таксону, а в третьем характеризует эволюционную тенденцию в жилковании переднего крыла. Так, например, открытие ячейки *3r*, в понероморфной группе наблюдается только у мелких представителей (III и IV класс) таких видов менее 5%. У долиходерин помимо мелких насекомых незамкнутая ячейка *3r* встречается у рода *Dorymyrmex* с крыльями наиболее примитивного (первого) класса редукции. У мирмицин же независимо от размера около 60% видов имеют незамкнутую *3r*. Установлено также, что в более примитивных таксонах редукционные типы в большей степени связаны с уменьшением размеров, тогда как в более продвинутых редукционные типы характеризуют филогенетические связи.

Различия между подсемействами. Подсемейства отличаются друг от друга по

составу и по соотношению классов жилкования (Табл. 3). Помимо этого подсемейства различаются способами реализации одних и тех же вариантов, что отражается на деталях жилкования. Так, крылья понероморф и мирмицин различные в деталях жилкования относятся к варианту IIIa. Но у мирмицин редукция жилки 2-3RS происходит после сокращения участка 4RS, тогда как у понероморф 4RS входит в состав поперечной радиальной жилки, что заметно по ее длине и наклону. Различия между подсемействами обнаружены нами практически для каждого варианта жилкования.

Таблица 3. Состав (% от исследованных видов) и соотношение вариантов жилкования в наиболее крупных подсемействах Formicidae

	Ia	Ib	IIa	IIb	IIc	IIIa	IIIb	IIIc	IIId	IVa	IVb	IVc	IVd	IVe	Va	Vb
Poneromorpha	43	25	3	5	1	16	1	1	-	-	1,5	1,5	-	-	1	-
Dolichoderinae	5	14	4	5	5	-	8	-	23	-	16	-	8	-	10	2
Formicinae	-	-	-	-	-	-	-	-	26	-	-	-	-	74	-	-
Myrmicinae	-	1	-	2	8	4	5	26	18	1	1	8	3	18	4	1

С помощью методов геометрической морфометрии показано наличие определенных признаков, характеризующих подсемейства (рис. 5). Так, например, для понероморф характерны:

жилка *cu-a* расположенная вблизи ячейки *тси*; ячейка *тси*, как правило, больших размеров, верхний дистальный угол располагается вблизи птеростигмы; область ячейки *сua* обычно хорошо сформирована. У Formicinae наблюдаются противоположные черты: дистальное расположение жилки *cu-a*, при этом далеко от ячейки *тси*; ячейка *тси* трапециоидная, обычно, небольшого размера; ячейка *сua* не сформирована.

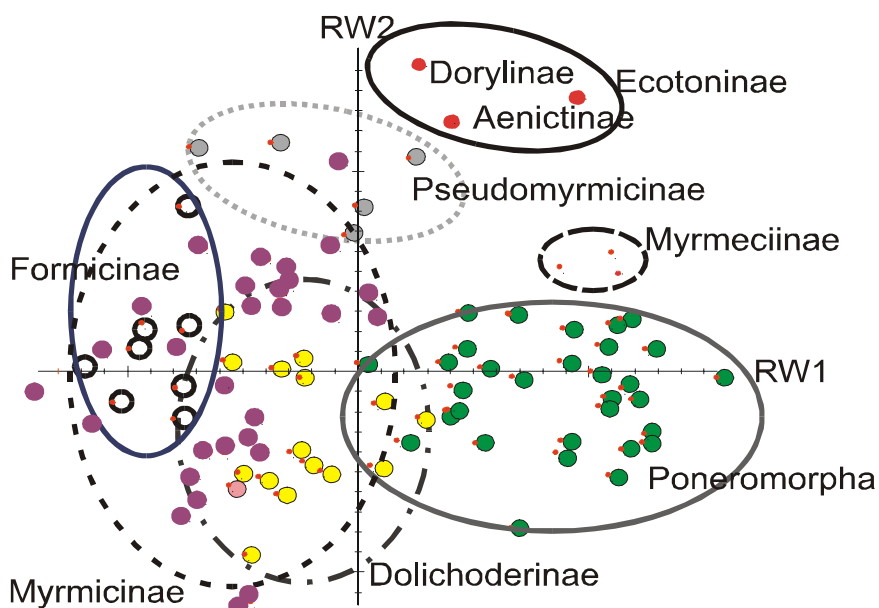


Рис. 5. Распределение крыльев представителей подсемейств в пространстве форм (RW).

5. Морфологические ряды в подсемействах

5.1. Муравьи-кочевники и Seraphyinae

Подсемейства отличаются своеобразным образом жизни и специализированной морфологией: самки бескрылы, а крупные самцы крылаты.

Наиболее полное и примитивное жилкование варианта I.a наблюдается у Ecitoninae, но

ряд особенностей не позволяет считать крыло этого подсемейства предковым для всех членов группы. Крылья *Segarachuinae* варианта I.a имеют некоторые прогрессивные черты жилкования (изменения в ячейке *cua*, уменьшение и смещение ячейки *msc* и др.) и могли сформироваться на основе жилкования крыльев *Ponegotomorpha*. Жилкование в подсемействах *Aenictinae* и *Dorylinae* варианта III.a сходно и их близкие филогенетические отношения наиболее вероятны. Выведение типа жилкования *Aenictinae*+*Dorylinae* из типа крыльев *Ecitoninae* весьма вероятно.

5.2. Понероморфная группа

Традиционно понероморфная группа подсемейств (*Ponegotomorpha*) представлялась как наиболее примитивная среди рецентных муравьев. Такой подход оправдан, поскольку по большинству признаков представители этой группы примитивны. Понероморфная группа характеризуется значительной степенью примитивности признаков крыльев. По нашим данным 68% видов имеют полное по составу жилок и ячеек жилкование (43% относятся к I.a классу, 25% - к I.b) (см. Табл. 3). Только 3% имеют IV-класс редукции (крылья без ячеек *rm* и *msc*). Редукционная серия в этой группе достаточно четко скоррелирована с уменьшением размеров. При этом даже достаточно мелкие и очень мелкие представители характеризуются слабой степенью редукции жилкования: 50% представителей с крылом менее 4 мм принадлежат к первому и второму классу редукции, 30% - к третьему и лишь 20% - к четвертому.

Эволюционные тенденции в группе сводятся к прогрессивным изменениям в пределах I класса жилкования (изменение положения и длины жилок, потерю югальной лопасти в заднем крыле). Потеря жилки 2-3RS (III.a) является другой основной тенденцией в редукции.

5.3. *Dolichoderinae*, *Aneuretinae*, *Formicinae*

Подсемейство *Aneuretinae* представлено в современной фауне только одним видом. У *Aneuretus simoni* Em. переднее крыло варианта II.b, без ячейки *cua* и жилки *Cu₂*. Заднее крыло без ветви *M*, югальной лопасти и медиальных крючков. В подсемействе *Dolichoderinae* имеются все категории редукции и 12 из 16 вариантов жилкования (см. Табл. 3). В отличие от предыдущих групп, подавляющее большинство представителей с наиболее примитивными передними крыльями (I.a и I.b) не имеют в заднем крыле свободной медиальной жилки и всегда отсутствует югальная лопасть. Также отсутствуют крылья с хорошо выраженной кубитоанальной ячейкой. Редукция радиомедиальной ячейки идет за счет потери ветви *3M*, либо поперечной жилки *rs-m*. На основе этих типов строятся соответствующие редукционные ряды с потерей других жилок: *m-cu*, *RS* и др. Подсемейство *Formicinae* характеризуется только двумя вариантами жилкования (см. Табл. 3). В передних крыльях всегда имеется замкнутая ячейка *3r*, за исключением мелких *Brachymyrmex*. У

формаций реализован, в отличие от понероморф и долиходерин, еще один способ редукции радиомедиальной ячейки: сокращение поперечной *rs-m* и слияния отрезков 1-3*RS* и 3*M*. Установлено наличие сходных тенденций у Dolichoderinae и Formicinae, что указывает на их близкие филогенетические отношения.

5.4. Pseudomyrmecinae и Myrmicinae

Несомненно, что крылья псевдомирмецин более примитивные по отношению к крыльям мирмецин. Наиболее примитивное крыло варианта I.a. имеет: большую дистально расположенную ячейку *msu*, но нет ячейки *sua*. Заднее крыло без медиальной жилки, югальной лопасти и медиальных крючков. В подсемействе наблюдается редукция отрезка 2*M* (треугольная ячейка *rm*). Может редуцироваться поперечная *rs-m*, либо происходит слияние отрезков жилок *RS* и *M* (образование стебелька у ячейки *rm*). Особенностью жилкования псевдомирмецин является длинный отрезок R_1+RS , проходящий по краю крыла.

В подсемействе Myrmicinae наблюдается наибольшее разнообразие типов (14 вариантов) жилкования; доля видов с примитивным жилкованием очень мала (см. Табл. 3). Крыло I.b. - наиболее примитивный вариант жилкования для подсемейства. В заднем крыле изученных мирмецин нет свободной ветви *M*, медиальных крючков и югальной лопасти. У мирмецин имеются различные способы редукции, приводящие к жилкованию одного и того же варианта, что приводит к формированию параллельных редукционных рядов в подсемействе: *первый редукционно-морфологический ряд* начинают типы жилкования, относящиеся к варианту III.a. Отличительной чертой крыльев мирмецин этого варианта является редукция отрезка 2-3*RS* (Myrmicini). *Второй редукционно-морфологический ряд* маркируют крылья варианта III.d., образованные редукцией ветви 3*M*. *Третий редукционно-морфологический ряд* - крылья варианта III.d., образованные посредством редукции поперечной *rs-m*. В подсемействе Myrmicinae распространены крылья с открытой радиальной ячейкой (62% видов). В отличие от других подсемейств, такие крылья могут быть как крупные, так и мелкие, ее наличие не зависит от класса редукции.

Заключение

Наши исследования показали, что изменчивость крыльев муравьев имеет определенные пределы и структуру. Наличие крыльев и их морфология контролируется отбором, о чем свидетельствует анализ проявлений аномального жилкования крыльев, и определяется рядом эволюционных и функциональных факторов. Историческое развитие таксона отражается в особенностях жилкования крыльев в подсемействах Formicoidea. Общие тенденции в эволюции жилкования крыльев муравьев сходны с таковыми хорошо летающих перепончатокрылых: смещение поперечных жилок к основанию крыла, общая редукция жилкования. Выявленные в ходе исследования закономерности позволяют уже сейчас широко использовать крылья в палеонтологических и др. исследованиях муравьев (Длусский, Перфильева 2003, Перфильева, 2002, Perfilieva, 2007).

Выводы

1. Внутривидовая изменчивость признаков жилкования муравьев характеризуется половым диморфизмом, который проявляется в абсолютных размерах крыльев, в проявлении аномалий, различиях по отдельным признакам и общей вариабельности жилкования. У исследованных Formicinae самки имеют более узкие крылья, чем самцы.
2. Наблюдается специфическая половая изменчивость крыльев, не сводимая к изменчивости, обусловленной различиями в размерах половых особей. У самок исследованных видов *Myrmica* различие между крыльями разных видов и между морфами одного вида обусловлено разными признаками (маркерными точками).
3. На фоне общей вариабельности жилкования крыльев имеются видоспецифические признаки, которые позволяют различать виды.
4. Как правило, существует набор качественных признаков, позволяющих диагностировать роды.
5. Крылья вымерших Armaniidae следует рассматривать, как наиболее примитивные для всех Formicoidea. Они характеризуются следующими признаками: большая дистально расположенная медиокубитальная ячейка, наличие двух или трех радиальных ячеек, радиомедиальной и кубитоанальной ячеек, дистально расположенной поперечной жилкой *cu-a*. Помимо этого, наиболее примитивными признаками крыльев Formicoidea следует считать наличие срединных (медиальных) крючков и югальной лопасти.
6. Среди современных муравьев наиболее полным жилкованием обладают крылья представителей Myrmecinae (*Nothomyrmecia*, *Myrmecia*), Ponerinae (*Diacamma*), Amblyoponinae (*Mystrium*). Однако набор признаков жилкования в этих группах таков, что не допускает взаимных преобразований.
7. Для описания жилкования передних крыльев Formicidae предложена схема вариантов, которая представляет собой классы редукции жилкования Formicidae от наиболее полного до наиболее редуцированного. В схеме выделено 16 вариантов жилкования, составляющих пять классов редукции передних крыльев.
8. Класс и вариант жилкования крыльев зависит от размеров и пола крылатых особей. Однако проявление этих зависимостей в подсемействах различно.
9. Современные подсемейства муравьев отличаются по составу классов жилкования и по способам преобразования сходных вариантов жилкования, что позволяет их диагностировать.
10. Основными чертами эволюции жилкования крыльев Formicoidea можно считать: общую редукцию жилкования; наличие наиболее устойчивых вариантов жилкования, которые встречаются в разных подсемействах; смещение поперечных элементов *cu-a* и *m-cu* к основанию крыла; редукцию элементов кубитоанальной ячейки.
11. Для диагностирования крыльев муравьев необходимо придерживаться следующих принципов: учитывать размерную и половую дифференциацию половых особей, а также существование различных способов редукции жилкования.

Список публикаций по теме диссертации

1. **Перфильева К.С.** 2000. Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // Зоологический журнал, Т. 79, №11, с. 1305-1312.
2. **Перфильева К.С.** 2001. Особенности крыловых признаков муравьев-кочевников и их значение для филогении // Тезисы XI Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса», Пермь, с. 93-96.
3. **Перфильева К.С.** 2002. Особенности жилкования крыльев муравьев-кочевников (Hymenoptera: Formicidae) и их значение для филогенетического анализа // Зоологический журнал, Т.81, №10, с. 1239-1250.
4. **Длусский Г.М., Перфильева К.С.** 2003. Палеогеновые муравьи рода *Archimutex* Cockerell, 1923 (Hymenoptera, Formicidae, Murgesiinae) // Палеонтологический журнал, №1, с. 40-49.
5. **Перфильева К.С.** 2005. Анализ межполовых и межвидовых различий количественных признаков крыльев некоторых видов муравьев // Тезисы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса», Новосибирск, с. 270-274.
6. **Перфильева К.С.** 2007. Характеристика изменчивости количественных признаков крыльев на примере некоторых видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи современной биологии, т. 127, №2, с. 147-156.
7. **Perfilieva K.S., Dlussky G.M.** 1999. Anomalies of the wing of ants (Hymenoptera, Formicidae) with different strategy of sexual behavior // 5th Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology, Umeo, Sweden, p.17.
8. **Perfilieva Ksenia S.** 2007. Some aspects of wing morphology of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Central European Workshop of Myrmecology, 17-19 May, Szeged, Hungary, p.43.