

С. И. МАЛЫШЕВ

**ПУТИ И УСЛОВИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МУРАВЬЕВ  
(HYMENOPTERA, FORMICOIDEA)**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 25 XII 1953)

Вопрос о происхождении своеобразного строя жизни и поведения муравьев (Formicoidea) до сих пор остается открытым. Результаты исследований ряда авторов, пытавшихся произвести муравьев от тех или иных одиночных ос, не совпали и исключают друг друга (1-6). Столь неудовлетворительное положение вызывает сомнение в правильности самой постановки вопроса о происхождении муравьев от одиночных форм.

Основные факты указывают, наоборот, что все современные муравьи — общественные насекомые; среди ископаемых муравьев также не встречается каких-либо примитивных форм, живших одиночно. Особенности «общественного» образа жизни проявляются у муравьев на всех ступенях их развития; индивидуальные камеры-ячейки, столь характерные в постройках ос и пчел, у муравьев полностью отсутствуют. Отсюда вытекает, что исконной формой муравьиной жизни является «общественный» образ жизни типа своеобразной семьи и что предки муравьев, отличавшиеся от них морфологически, вели уже в том или ином виде «семейную» жизнь. На этом основании к вопросу о происхождении муравьев надо подходить не от высокоразвитых жалящих перепончатокрылых, но от нижестоящих, паразитических (*Hym. parasitica*, s. *terebrantia*), т. е. от наездников.

Из начальной, инквилиноидной фазы эволюции наездников, связанной с истреблением яйца хозяина и последующим поеданием его пищевых ресурсов, возник ряд линий эволюции наездников и прежде всего наездников-яйцеедов (7, 8). Среди них проявилась и та, когда самка наездника стала откладывать несколько яиц в яйцевую кладку хозяина, за счет которой и стали развиваться ее хищные личинки. Эта хищная полусемейная фаза была существенной предпосылкой для новой, более высокой ступени жизни наездников.

При дальнейшей эволюции у самки наездника проявился стимул откладывания нескольких яиц на личинку хозяина, превосходящую по размерам тела размеры наездника в несколько раз. На этой полусемейной эктопаразитической фазе, как и на предыдущей, не создалось подходящих условий для повторной откладки яиц на ту же жертву и вместе с тем для сколько-нибудь длительного питания самой самки на месте откладки. Это было достигнуто в особо сложившихся условиях.

Высоко развитая форма семейной жизни, приближающаяся к «общественному» образу жизни муравьев, проявилась только в двух группах перепончатокрылых, а именно среди хальцидовых наездников группы *Melittobia* и среди бетилоидных «полуос» группы *Scleroderma*. Хотя те и другие по образу жизни и поведению являются своего рода биологическими двойниками, но дальнейшее развитие в сторону муравьиной жизни, в силу особых причин, осуществлено было лишь на линии склеродерм.

Характерными биологическими особенностями склеродерм являются: нападение самки-склеродермы на личинку жука (реже бабочки), живущую в мертвой древесине деревьев и превосходящую ее по размерам во много раз; парализование жертвы бесчисленными укусами жала, наносимыми без определенной последовательности и размещения; питание самки-склеродермы соками жертвы, выступающими из ранок, нанесенных раньше жалом; откладывание яиц пачками непосредственно на тело жертвы; длительное пребывание самки на жертве вместе с ее развивающимся потомством; питание самки соками жертвы, выступающими возле голов ее личинок, погруженных в ранки, и лизание ею этих личинок; поедание ею при недостатке питания собственных яиц и личинок; быстрое развитие молоди; групповое окукливание личинок; полиморфизм взрослых склеродерм (две формы самок и две формы самцов), отражающийся и на их поведении. Все это указывает на ряд основных биологических особенностей, сближающих склеродерм с муравьями. Это — семейная эктопаразитическая (гемиформикоидная) фаза.

Жизнь в общине типа склеродерм прекращалась, как только имевшиеся у нее в гнезде запасы пищи истощались. Чтобы совместная жизнь основательницы семьи такого рода с ее развивающимся потомством была более длительной, требовалось еще наличие соответственно большого источника пищи на месте пребывания общины. Типичные места обитания склеродерм в старой разлагающейся древесине представляют весьма благоприятную среду для развития грибной флоры. Поэтому существенным источником питания для зарождающейся муравьиной общины легко могли явиться грибы, а именно, грибные нити и споры, произраставшие на стенках гнездовой полости.

Что грибное питание не являлось совершенно чуждым для предполагаемых склеродермоидных предков муравьев, видно из опытов кормления склеродерм в искусственных условиях<sup>(9)</sup>. Кроме того, самки первичных муравьев, как и склеродермы, лизали своих личинок и находили пищу возле их голов, погруженных в ранки. При этом они могли подавать личинкам сок и разжеванные части гриба и получать взамен слюну личинок. Так зародилось основное явление муравьиной жизни — трофаллаксис.

В силу исторически сложившихся условий самки первичных муравьев, закладывавших общину, не способны были, как и их предки-склеродермы, добывать пищу вне гнезда. Поэтому, истощив запас пищи на теле парализованной ими жертвы, они попадали в условия голода, пока на стенках их жилищ не развивалась достаточно грибная флора. Это неизбежное переживание голодного периода оставило на самках современных муравьев, закладывающих гнездо, яркий след в виде «автофагии» — полной дегенерации крыловых мышц, идущих, как и запасы жирового тела, на питание организма самки<sup>(10)</sup>.

Изменение трофических условий при переходе от питания за счет парализованной жертвы к автофагии, грибному питанию и трофаллаксису существенно отразилось на развитии первичных муравьев. В этих условиях бескрылые самки, не получавшие на личиночной стадии достаточного питания, останавливались в развитии и превращались в неспособных к размножению рабочих особей, принявших на себя уход за потомством, производимым их матерью.

С установлением нового режима питания стремление самки к отысканию исконной жертвы при закладке семьи слабело и к концу фазы почти исчезло. Вместе с этим и прежнее место обоснования гнезда в старой древесине потеряло свое обязательное значение.

С возникновением грибного питания эта пища стала добываться несколько в стороне от личинок, по стенкам гнездовой полости, что и повело к зарождению новых повадок — транспортированию провизии с места ее добычи к месту потребления. В дальнейшем это дало толчок

к распространению деятельности рабочих особей за пределы гнезда, в его окрестности, откуда они и стали доставлять в гнездо различные мелкие предметы (мелких насекомых, их части и пр.) соответственно их малым размерам и силам. В этих же ранних условиях у примитивных муравьев проявился и новый, своеобразный способ использования крупной добычи: не имея достаточно сил перенести ее к себе, они переносили своих личинок из гнезда на эту добычу. Так зародилась еще одна характерная черта муравьиной жизни — «нянченье» молоди, получившее в дальнейшем большое развитие. Это была первичная муравьиная (формикоидная) фаза.

Помимо этих общих черт поведения, ряд других особенностей, проявляющихся при основании колоний современными муравьями, указывает на родственную близость их с гипотетическими первичными муравьями и их бетилоидными предками. Выяснилось, что среди современных муравьев действительно архаическими и наиболее примитивными, давшими начало остальным группам муравьев, являются амблиопонины (*Amblyoponini*), принадлежащие к семейству понерид (*Poneridae*).

Маленькие, по внешности напоминающие склеродерм, они, как и близкие им понерины (*Ponerini*), — типичные обитатели влажных мест с определенно выраженной склонностью к мертвой, разлагающейся древесине деревьев, под которой они не только охотно поселяются, но в которой устраивают обычно свои ходы и камеры.

О закладывании колоний этими архаическими муравьями имеются лишь краткие и отрывочные данные, указывающие, однако, на те характерные повадки, которые отмечены выше для гипотетических первичных муравьев и их склеродермоидных предков. Таковы, например, перенесение («нянчение») самкой молоди из одной камеры в другую, где помещалась провизия<sup>(10)</sup>, а также нахождение закладывающей общину самки вместе с ее развивающимся потомством на жертве, которую она не могла (вопреки догадке Уилера) доставить себе в камеру<sup>(5)</sup>.

Кроме того, поведение взрослых амблиопон в отношении коконов в тот момент, когда из них должны выходить молодые муравьи, гораздо более примитивно, чем это наблюдается у остальных муравьев, и подобно такому у склеродерм.

В жизнедеятельности понерин обнаруживается еще очень важная черта, сближающая их со склеродермами. Это — лизание личинок. При этом акте как плодная самка, так и рабочие муравьи «щиплют и дергают личинок особенно в области грудных сегментов, с явным старанием содействовать выступанию эксудатов»<sup>(11)</sup>. Ввиду такого сходства с поведением склеродерм на жертве, лизание личинок муравьями надо рассматривать как прямое указание на пройденную ими ранее эктопаразитическую семейную фазу. Из этого следует, что трофаллаксис, одной из форм которого является лизание личинок, имеет очень глубокие корни, ведущие прямо к склеродермам.

Вопрос о грибном питании у муравьиной самки, основывающей общину в замурованной со всех сторон камере, не получил еще надлежащего освещения. Между тем муравьиные самки в их жизнедеятельности часто соприкасаются с грибными нитями и спорами<sup>(8)</sup>. Отсюда и из приведенных филогенетических данных вытекает возможность грибного питания для муравьиной самки, изолировавшейся в подходящей для развития грибной флоры среде.

Специальные опыты автора над молодыми самками обыкновенного черного муравья (*Lasius niger* L.) подтверждают это. При этом выяснилось, что плесневые грибки легко развиваются в небольших помещениях, годных для жизни муравьиных самок, и что муравьиные самки действительно истребляют заросли плесени, оказавшиеся на стенках их жилищ, что сопровождается увеличением кладки яиц ими и успешным развитием их личинок. На это же указывает и способность муравьиной самки жить

и размножаться в замкнутом помещении необычайно долгое время (в опытах автора, 701 день). Отсюда следует, что даже высшие муравьи не совсем ушли от тех условий, в которых жили их склеродермообразные предки, питавшиеся при нужде грибными нитями и спорами.

Таким образом, рассмотрение жизни различных групп паразитических перепончатокрылых, стоящих на полусемейной и семейной ступенях развития, а также анализ повадок современных муравьев при закладке ими колоний дают разностороннее подтверждение того, что муравьи при их филитическом развитии вовсе не проходили одиночной фазы, не охотились, как осы, за добычей и не транспортировали ее в гнезда, но развивались семьями на крупных, парализованных ими жертвах, подобно склеродермам, а потом, используя по нужде питание плесневыми грибами, они перешли к типично муравьиному образу жизни.

Поступило  
12 XII 1953

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> F. Bernard dans Grassé, *Traité de Zoologie*, 10 (1951). <sup>2</sup> A. Forel, *Le monde social des fourmis du globe*, 1—5, Genève, 1921—1923. <sup>3</sup> A. Handlirsch in Schröder's *Handb. d. Entom.*, 11 (1929). <sup>4</sup> W. M. Wheeler, *Social Life among the Insects*, London, 1923. <sup>5</sup> W. M. Wheeler, *The Social Insects, their Origin and Evolution*, London, 1928. <sup>6</sup> W. M. Wheeler, *Colony-founding among Ants*, Cambridge, 1933; *Science*, 76 (1932). <sup>7</sup> С. И. Малышев, *Журн. общ. биол.*, 20, (1949). <sup>8</sup> С. И. Малышев, Е. В. Пузанова, *Тр. Ленингр. об-ва естествоисп.*, 71, в. 4 (1952). <sup>9</sup> I. C. Bridwell, *Proc. Haw. Ent. Soc.*, 4, No. 2 (1920). <sup>10</sup> C. P. Haskins, E. V. Enzmann, *Ann. N. York Ac. Sci.*, 37 (1938). <sup>11</sup> C. P. Haskins, E. F. Haskins, *Ann. Ent. Soc. of America*, 43 (1950).