

Т. П. Мариковская

К СИСТЕМАТИКЕ ПЧЕЛИНЫХ ТРИБЫ  
ANTHOPHORINI (HYMENOPTERA, APOIDEA,  
ANTHOPHORIDAE)

[T. P. MARIKOVSKAJA. ON THE SYSTEMATICS OF THE TRIBE ANTHOPHORINI  
(HYMENOPTERA, APOIDEA, ANTHOPHORIDAE)]

В настоящее время триба включает роды *Habropoda* Smith., *Emphoropsis* Ashm., *Elaphropoda* Lieft., *Deltoptila* LaBerge, Mich. *Pachymelus* Smith., *Anthophora* Latr., *Amegilla* Friese, *Asaropoda* Cock. (последний, вероятно, представляет собой подрод предыдущего рода), *Heliophila* Klug. (= *Saropoda* Latr.), *Clisodon* Patton и *Paramegilla* Friese (Michener, 1944; Попов, 1950, 1951; LaBerge, Michener, 1963; Lieftinck, 1966).

Четыре близко родственных рода этой трибы — *Habropoda*, *Emphoropsis*, *Elaphropoda* и *Deltoptila* — резко отличаются по строению гениталий от других *Anthophorini*. Род *Emphoropsis* представлен только в Новом Свете, но Миченер (Michener, 1944) предполагает, что некоторые виды, описанные из западной Азии как представители рода *Habropoda*, в действительности относятся к роду *Emphoropsis*. Наиболее полная характеристика рода *Emphoropsis* дана Митчеллом (Mitchell, 1962). Лифтинк (Lieftinck, 1966) в своей ревизии сравнивает этот род с *Habropoda*, *Anthophora* и *Elaphropoda*. Род *Deltoptila* описан Ла Берге и Миченером из Средней Америки (LaBerge, Michener, 1963). Он включает ряд недавно описанных форм или форм, относимых ранее к родам *Anthophora*, *Habropoda* и *Emphoropsis*.

Гоностили у представителей этих родов свободно сочленены с вершиной гонококситы и, по-видимому, имеют развитую мускулатуру. У остальных видов трибы *Anthophorini* гоностиль плотно соединен с вершиной гонококситы и часто редуцируется. У видов всех четырех родов гоностиль состоит из двух частей: широкой листовидной и продолговатой щетинковидной, своим основанием прикрепленной к первой части. От гоностили в полость гонококситы свисает языковидный вырост. У *Habropoda* широкий вырост расположен более вентрально, а тонкий — более дорсально. У остальных трех родов широкий выступ расположен дорсально, а тонкий — более вентрально.

У видов рода *Habropoda* (*H. tarsata*, *H. zonatula* F. Sm.) вентробазальный выступ крупный и так же, как участок края гонококситы перед ним, сильно склеротизован.

У видов рода *Deltoptila* вентробазально имеется отчетливый рудимент вольселлы — от небольшого остаточного до хорошо заметного и разделенного продольно на две части склерита.

При сравнении строения гениталий представителей рода *Habropoda* (рис. 2—3) и трибы *Eucerini* (а именно с *Tetralonia nigriceps* F. Mor. — рис. 1) становится ясным, что апиковентральный вырост гоностилия по происхождению является долей вольселлы, вероятно — *digitus*. Слияние частей вольселлы с гоностилем довольно часто наблюдается у пчелиных.

Высказанное предположение подтверждается также и тем, что у видов рода *Elaphropoda* апиковентральный вырост своим основанием продольно сочленен с краем гонококсита. Итак, *digitus* соединяется с гоностилем, а посредством слияния двух других долей — *lv* (*lamina volsellaris*) и *cuspis* (как видно на примере *Deltoptila*) — образуетя вентробазальный вырост гонококсита. Таким образом, по строению копулятивного аппарата четыре рассматриваемых рода более сходны с родами трибы *Eucerini*, чем *Anthophorini*.

Пчелы этих родов отличаются от остальных *Anthophorini* также примитивным строением VII и VIII брюшных стернитов самца. Попов (1948), а за ним и Лифтинк (Liefertinck, 1966) отмечают замечательно сложную форму этих стернитов у *Habropoda*. Они несут поперечные вздутые гребни

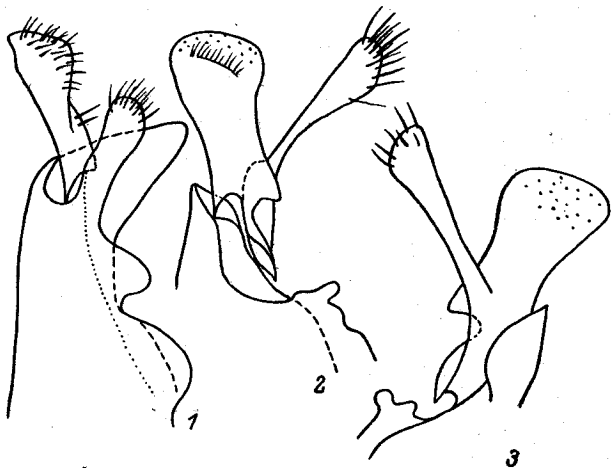


Рис. 1—3. Вершина гонококсита копулятивного аппарата самца.

1 — *Tetralonia nigriceps* F. Mor.; 2—3 — *Habropoda zonatula* F. Sm. (2 — вентрально, 3 — дорсально).

с угловатым или зубовидным продолжением. Апикальная часть часто имеет сильные сосочки и щетинковидные сетки. Длинные аподемы и спикулы этих пластинок также присутствуют у некоторых видов, относящихся к родам *Emphoropsis*, *Elaphropoda* и *Deltoptila*, но гребни и выступы у *Emphoropsis* выражены слабо, а у *Elaphropoda* и *Deltoptila* исчезают полностью.

По внешним морфологическим признакам виды, включаемые в роды *Habropoda*, *Emphoropsis*, *Elaphropoda* и *Deltoptila*, отчетливо отличаются от остальных *Anthophorini*. Радиальная (маргинальная) ячейка длиннее, чем у *Anthophorini*, 3-я радио-медиальная кубитальная ячейка уже по передней, чем по задней жилке и часто длиннее 2-й; 1-я возвратная жилка интерстициальна или почти интерстициальна 2-й радио-медиальной жилке, в то время как у *Anthophora* она впадает в середину второй кубитальной ячейки. Ноги сравнительно длинней и тоньше и скоро более редкая.

Лифтинк (Liefertinck, 1966) отмечает, что по внешним морфологическим признакам род *Emphoropsis* более сходен с *Anthophora*, чем остальные три рода и занимает промежуточное положение между *Anthophora* и *Habropoda*. Последний род, в свою очередь, наиболее близок к роду *Deltoptila*. Род *Elaphropoda* также по многим признакам сходен с *Deltoptila*. Из анализа географического распространения представителей рода *Habropoda* (Попов, 1948) следует предположить, что ближайшие его родственники могут быть обнаружены в Центральной Америке.

Личинки и куколки пчел этих родов также отличаются от таковых *Anthophorini* (Torchio, Stephen, 1961). Куколка видов рода *Emphoropsis*,

наиболее близкого к *Anthophora*, имеет ряд признаков, свойственных только примитивным родам пчел и не представленным у *Anthophora*. У *Emphoropsis scutellum* имеет очень длинные tuberculi, передние тазы снабжены необычайно длинными шипами, средние бедра без шипов, первый метасомальный тергит с шипами. Перечисленные черты строения подтверждают предположение, что род *Emphoropsis* более примитивен, чем *Anthophora*.

Миченер (Michener, 1953) отмечает у личинки *Emphoropsis* 9 признаков, рассматриваемых им как примитивные. Только 5 из них свойственны личинкам *Anthophora*, в то время как у *Eucerini* все они выражены. Из этого сравнения очевидно, что личинка *Emphoropsis* по особенностям строения занимают промежуточное положение между личинками пчел, относящихся к трибам *Eucerini* и *Anthophorini* (Torchio, Stephen, 1964). По своей биологии пчелы рода *Emphoropsis* также отличается от остальных *Anthophorini*.

В табл. 1 приведены некоторые биологические особенности непаразитических *Anthophorinae* на основании работ ряда авторов (Rozen, Macneill, 1957; Linsley, MacSwain, Smith, 1952; Linsley, MacSwain, 1957; Michener, Lange, 1958; Michener, 1966; Bohart, Torchio, Maeta, Rust, 1972).

Таблица 1

Основные биологические признаки гнездостроящих пчел подсем. *Anthophorinae*

Признаки	<i>Emphorini</i>								
	<i>Exonactopisni</i>	<i>Tetrapetini</i>	<i>Emphorini</i>			<i>Eucerini</i>	<i>Emphoropsis</i>	<i>Anthophorini</i>	<i>Centridini</i>
	I	II	<i>Melitoma</i> III	<i>Diadasta</i> IV	<i>Empher</i> V	VI	VII	VIII	IX
Вход в нору без трубки из частиц выкопанного грунта	A <sub>1</sub>					A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub>		A <sub>1</sub>
Вход в нору без трубки или с ней		A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub>			A <sub>2</sub>	
Ячейки расположены сериями	B	B	B	B	B	B		B	B
Ячейки расположены одиночно	C		C	C	C	C	C	C	C
Ячейка имеет чашевидную форму			D <sub>1</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>1</sub>			D <sub>1</sub>	D <sub>1</sub>
Ячейка продолговато-цилиндрическая	D <sub>2</sub>	D <sub>2</sub>				D <sub>2</sub>	D <sub>2</sub>		
Восковая облицовка внутренности ячейки тонкая	E <sub>1</sub>		E <sub>1</sub>			E <sub>1</sub>	E <sub>1</sub>		
Восковая облицовка внутренности ячейки толстая								E <sub>2</sub>	E <sub>2</sub>
Восковая облицовка ячейки отсутствует		E <sub>3</sub>		E <sub>3</sub>	E <sub>3</sub>				
Пыльцевая масса продолговатой, отчасти угловатой или округлой формы	F		F	F	F				
Пыльцевая масса продолговатая, сбоку с выемкой, разделенной поперечным гребнем	G	G							
Пыльцевая масса принимает форму ячейки			J	J	J	J	J	J	J
Пыльцевая масса увлажненная, но плотная	K <sub>1</sub>	K <sub>1</sub>	K <sub>1</sub>	K <sub>1</sub>	K <sub>1</sub>				
Пыльцевая масса мягкая полужидкая, по крайней мере на поверхности						K <sub>2</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>2</sub>
Яйцо расположено на поверхности корма сверху		L	L	L	L	L	L	L	L
Яйцо расположено в нижней части вогнутости на боковой поверхности провизии	M								
Яйцо расположено под массой провизии				N	N				
При поедании пыльцевой массы личинка двигается вокруг нее, анус расположен дорсально	O <sub>1</sub>		O <sub>1</sub>	O <sub>1</sub>	O <sub>1</sub>				
Личинка поедает пыльцевую массу с поверхности, анус расположен вентрально		O <sub>2</sub>				O <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>
Кокон отсутствует	P						P	P	
Кокон имеется	R	R	R	R	R	R	P	P	R
Зимует предкуколка	S	S	S	S	S	S	S	S	S
Зимует имаго						T	T		

Из рассматриваемых 4 родов в табл. 1 дан только род *Emphoropsis*, по биологии представителей которого имеются наиболее полные данные. Триба *Emphorini* представлена 3 родами.

В табл. 1 трибы сравниваются по 10 свойствам. Каждое свойство имеет две-три модальности. Например, свойство расположения ячеек имеет две модальности, а именно, расположение ячеек одиночно или сериями. Каждая модальность обозначается отдельной буквой или одной и той же буквой, но с разными индексами (если в каждой из триб отмечена только одна модальность данного свойства).

Данные, приведенные в таблице, анализировались по методу Смирнова (1969). Вычисления производились по формулам:

$$t_{xy} = \frac{S}{n} \sum_f \left( \frac{1}{\beta} \right) - 1$$

и

$$t_{xx} = \frac{S}{n} \sum_n \left( \frac{1}{\beta} \right) - 1,$$

где  $S$  — число сравниваемых таксонов,  $n$  — общее количество модальностей свойств,  $f$  — число совпадающих модальностей,  $\beta$  — фреквенция совпадающих модальностей,  $t_{xy}$  — таксономическое отношение, выражающее степень совпадения (+) и несовпадения (—) между рассматриваемыми таксонами по всем модальностям свойств,  $t_{xx}$  — таксономическое отношение, показывающее степень оригинальности таксона по сравниваемым свойствам. Полученные значения таксономических отношений, умноженные на 100, сведены в табл. 2.

Таблица 2  
Таксономические отношения гнездостроящих пчел  
подсем. *Anthophorinae*

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
I	+110	+42	+3	-19	-19	-12	-14	-50	-41
II	+42	+170	-46	-30	-30	-8	-30	-48	-20
III	+3	-46	+62	+40	+40	-24	-46	-11	-18
IV	-19	-30	+40	+80	+80	-46	-68	-15	-22
V	-19	-30	+40	+80	+80	-46	-68	-15	-22
VI	-12	-8	-24	-46	-46	+74	+52	-9	+19
VII	-14	-30	-46	-68	-68	+52	+163	+14	-3
VIII	-50	-48	-11	-15	-15	-9	+14	+93	+40
IX	-41	-20	-18	-22	-22	+19	-3	+40	+68

Как видно из табл. 2, сравниваемые таксоны распадаются на два комплекса, не имеющих друг с другом положительных связей. С одной стороны, это трибы *Exomalopsini*, *Tetrapediini* и примыкающая к ним триба *Emphorini* и, с другой стороны, остальные трибы. Род *Emphoropsis*, входящий в состав последнего комплекса, наиболее близок к трибе *Eucerini* (+52), а затем уже — к трибам *Anthophorini* (+14) и *Centridini* (-3); триба *Anthophorini* наиболее сходна с *Centridini* (+40), потом с родом *Emphoropsis* (+14) и трибой *Eucerini* (-9). В то же время род *Emphoropsis* имеет высокий показатель оригинальности — +163 (выше только у *Tetrapediini*), тогда как этот показатель для *Eucerini* равен +74, для *Anthophorini* — +93 и для *Centridini* — +68.

Роды *Emphoropsis* и *Anthophora* отличаются также еще по ряду признаков, не включенных в табл. 1 и 2, а именно:

#### *Emphoropsis*

Норы под слабым углом, почти горизонтально опускаются прежде чем заканчиваются ячейкой.

Восковая облицовка ячейки тонкая и не может быть отделена от стенки ячейки.

Ячейка может быть отделена от окружающего субстрата.

#### *Anthophora*

Норы вертикальны или почти вертикальны.

Восковая облицовка ячейки толстая и может быть отделена от ее стенки.

Ячейка не может быть отделена от окружающего субстрата.

Необходимо также отметить, что род *Emphoropsis* сходен с представителями трибы *Eucerini* по такому уникальному признаку в семействе, как перезимовка в фазе имаго (личинка окукливается в течение позднего лета и превращается в имаго ранней осенью). Такая особенность отмечена только для *Eucera notata* Lep. Эти данные по роду *Emphoropsis* указывают на отсутствие резких отличий в особенностях биологии (Michener, Lange, 1958) между *Eucerini* и *Anthophorini*. Если включать род *Emphoropsis* в последнюю трибу, то трибы *Anthophorini* и *Eucerini* будут различаться всего по двум признакам: по присутствию воскоподобной облицовки на внутренности крышки ячейки и отсутствию кокона у *Anthophorini*. Таким образом, по своим биологическим особенностям род *Emphoropsis* должен быть помещен между *Eucerini* и *Anthophorini*.

Следовательно, роды *Habropoda*, *Elaphropoda*, *Emphoropsis* и *Deltoptila* отчетливо отличаются от остальных *Anthophorini* по строению имаго, личинки и куколки, а также по биологическим особенностям. В связи с этим представляется возможным выделить их в отдельную трибу.

#### Триба НАВРОПОДИНИ *Marikovskaja*, trib. n.

Типовой род: *Habropoda* Smith, 1854.

Д и а г н о з. Радиальная ячейка продолговатая (длиннее, чем у *Anthophorini*), 3-я радио-медиальная (кубитальная) ячейка уже по передней, чем по задней жилке и часто длиннее 2-й; 1-я возвратная жилка интерстициальна 2-й радио-медиальной жилке. Ноги длинные, скоро редкая. Гоностиль копулятивного аппарата ♂ состоит из двух лопастей и свободно сочленен с вершиной гонококситы. Рудимент вольселлы развит в различной степени: от небольшого остаточного склерита до хорошо заметного и разделенного на две части. VII и VIII стерниты брюшка несут поперечные сосочки и щетинковидные сетки, развитые в различной степени.

После выделения трибы *Habropodini* в трибе *Anthophorini* остается группа родов, из которых самым обширным и крайне гетерогенным является *Anthophora*. Сравнительное изучение внешних морфологических признаков и строения гениталий представителей этого рода показывает, что два его вида — *A. arctica* F. Mor. и *A. latigena* F. Mor. — резко отличаются от остальных *Anthophorini* отсутствием гоностилей при наличии аролий и отстоящем опушении тела, характерной формой VII и VIII стернитов брюшка ♂ и свободно лежащим рудиментом вольселлы, что позволяет выделить эти виды в отдельный род.

#### Род ANTHOMEGILLA *Marikovskaja*, gen. n.

Типовой вид: *Anthophora arctica* F. Morawitz, 1883. Род включает еще один вид — *A. latigena* F. Mor.

Д и а г н о з. 2-й членик жгутика усиков ♂ равен 3-му и 4-му, ♀ — 3—5-му; щеки отчетливо развиты; верхняя губа (рис. 13) с 3 бугорками на вершине; в копулятивном аппарате ♂ сагитты и вершина гонококситы сильно вытянуты; VIII стернит брюшка ♂ со *spiculum* и аподемами в виде длинных шипов; вольселла представлена свободно лежащим склеритом.

О п и с а н и е. Щеки развиты, наличник выступает примерно на половину ширины глаза. 2-й членик жгутика усиков самца по длине равен двум последующим, вместе взятым, у самки он равен 3 последующим членикам. Нижняя губа на свободном крае вытянута в небольшой треугольный вырост с двумя маленькими выростами по бокам. Мандибулы самки и самца двузубые. Аролии хорошо развиты.

VII тергит брюшка ♂ угловатый, у *A. arctica* (рис. 8) с едва намекающимися зубцами, у *A. latigena* (рис. 7) зубцы вытянутые и округлые. VII стернит брюшка ♂ (рис. 9—10) широкий, его вершина округлая, по бокам ее два пучка волосков, более густых у *A. latigena*. Аподемы, очень широко расставленные, укороченные. VIII стернит брюшка ♂ (рис. 11—12) широкий, вершина угловато-округлая, без выступов, *spiculum* очень длинный, особенно у *A. arctica*. Аподемы хорошо выражены, в виде длинных шипов, особенно у *A. latigena*.

Вершина гонококситы (рис. 4—6) сильно вытянута. Сагитты очень узкие и сильно вытянуты. Гоностиль редуцирован полностью. Вольселла представлена у *A. arctica* довольно крупным склеритом (у *A. latigena* — точечным), лежащим свободно между сагиттами и вентробазальной стенкой гонококситы. Край последнего склеротизирован и имеет ряд выступов. Опушение как у самца, так и у самки длинное, отстоящее по всему телу. 1-й членик задней лапки *A. arctica* и 1-е членики средней и задней лапок *A. latigena* в редких, длинных белых волосках. У самца желтые: нижняя губа, налич-

ник, пятно в основании налобника, боковые части лица, рукоятки усиков, у самки все эти части черные. Тело средних размеров — 10—12 мм.

*A. arctica* распространен в лесной зоне Сибири и в горах Средней Азии (Гурвич, 1931). *A. latigena* известна только из гор Средней Азии (хр. Сарыкол, Памир, 4300 м) (Гуссаковский, 1930).

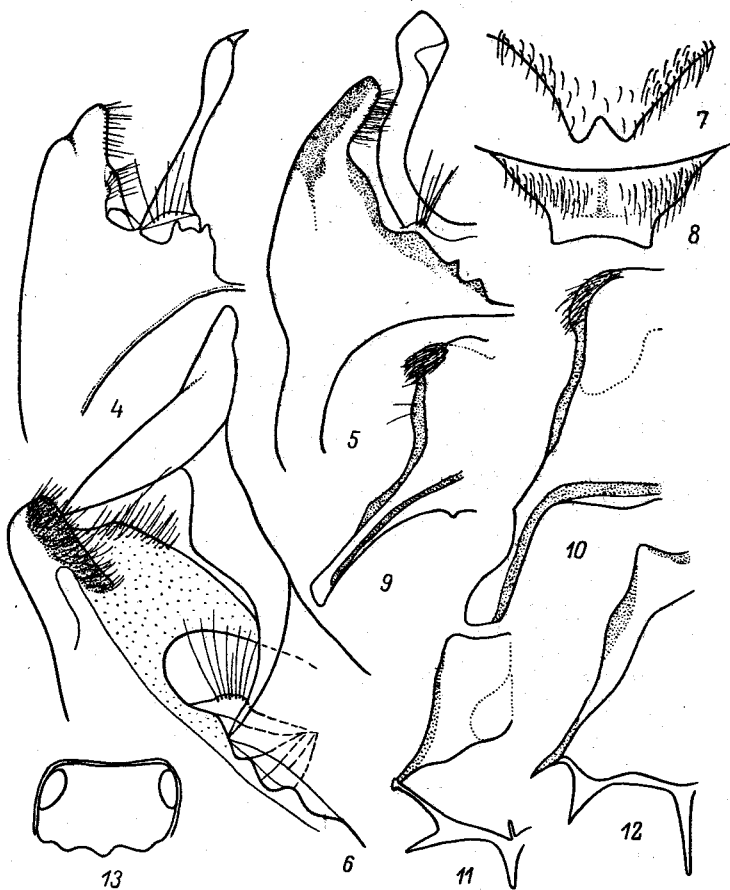


Рис. 4—13.

4—6 — вершина гоноксита копулятивного аппарата самца: 4 — *Anthomegilla arctica* F. Mor., 5—6 — *A. latigena* F. Mor.; 7—8 — VII тергит брюшка самца: 7 — *A. latigena*, 8 — *A. arctica*; 9—10 — VII стернит брюшка самца: 9 — *A. latigena*, *A. arctica*; 11—12 — VIII стернит брюшка самца: 11 — *A. latigena*, 12 — *A. arctica*; 13 — *A. latigena*, верхняя губа самца.

Распространение видов рода показывает, что он принадлежит к числу бореальных групп, которые проникли в горы Средней Азии во время ледниково-плuviального периода, и успели обособиться там, образовав самостоятельные виды. По-видимому, *A. latigena* является более молодым видом, связанным своим происхождением с формами, близкими к *A. arctica*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гурвич Ю. М. 1931. Материалы к изучению пчел. I. Пчелы, собранные на территории Аксайской биологической станции СКГУ. Изв. Кавк. гос. унив., LXXI : 92—187.
- Гуссаковский В. В. 1930. Жалые перепончатокрылые. Тр. Памирск. эксп. 1928, II, Зоология : 67—88.
- Попов В. В. 1948. Географическое распространение пчелиных рода *Nabropoda* F. Sm. (Hymenoptera, Anthophoridae). Докл. АН СССР, IX, 9 : 1673—1676.
- Попов В. В. 1950. О роде *Amegilla* Friese (Hymenoptera, Apoidea). Энт. обозр., XXXI, 1—2 : 257—261.
- Попов В. В. 1951. Географическое распространение и эволюция пчелиных рода *Clisodon* Patton (Hymenoptera, Anthophoridae). Зоол. журн., XXX, 3 : 243—252.

- Смирнов Е. С. 1969. Таксономический анализ. Изд. МГУ : 1—187.
- Bochart G. E., P. F. Torchio, Y. Maeta, R. W. Rust. 1972. Notes on the biology of *Emphoropsis pallida* Timberlake. Journ. Kans. Ent. Soc., 45, 3 : 381—392.
- LaBerge W. E., C. D. Michener. 1963. *Deltoptila* a Middle American genus of anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). Bull. Univ. Nebraska State Mus., 4, 9 : 211—225.
- Lieftinck M. A. 1966. Notes on some anthophorine bees, mainly from the Old World (Apoidea). Tijdschr. ent., 109, 6 : 125—161.
- Linsley E. G., J. W. MacSwain, R. F. Smith. 1952. The bionomics of *Diadasia consociata* Timberlake and some biological relationships of emphorine bees. Univ. Calif. Pub. Ent., 9 : 267—290.
- Linsley E. G., J. W. MacSwain. 1957. The nesting habits, flower relationships and parasites of some North American species of *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). Wasmann. Journ. Biol., 15, 2 : 199—235.
- Michener C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny and classification of the bees (Hymenoptera). Bull. Amer. Nat. Hist., LXXXII, 6 : 157—326.
- Michener C. D. 1953. Comparative morphological and systematic studies of bees larvae with a key to the families of Hymenopterous larvae. Univ. Kansas Sci. Bull., 35, 8 : 987—1102.
- Michener C. D. 1966. Evidence of cooperative provisioning of cells in *Exomalopsis* (Hym., Anthophoridae). Journ. Kansas Ent. Soc., 39, 2 : 315—317.
- Michener C. D., R. B. Lange. 1958. Observations on the ethology of neotropical Anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea). Univ. Kansas Sci. Bull., XXXIX, 3 : 69—96.
- Mitchell T. B. 1962. Bees of the Eastern United States. II. Techn. Bull. N. Carol. Agric. Exp. Sta., 152 : 1—557.
- Rozen J. G., C. D. Macneill. 1957. Biological observations on *Exomalopsis* (*Anthophorula*) *chionura* Cockerell, including a comparison of the biology of *Exomalopsis* with that of Anthophorid groups (Hymenoptera: Apoidea). Ann. Ent. Soc. Amer., 5 : 522—529.
- Torchio P. F., W. P. Stephen. 1961. Description of larvae and pupa of *Emphoropsis miserabilis* (Cresson) and comparison with other anthophorids (Hymenoptera: Apoidea). Ann. Amer. Ent. Soc., 54, 5 : 683—687.

Институт зоологии АН КазССР,  
Алма-Ата.