

В. В. ПОПОВ

**РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ РОДА *OSIRIS* F. SMITH И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ
В СИСТЕМЕ ПЧЕЛИНЫХ (*Hymenoptera Apoidea*)**

(Представлено академиком С. А. Зерновым 10 VIII 1939)

Самостоятельное и независимое появление паразитических родов (и видов) в различных семействах и группах пчелиных привело к значительному развитию у них признаков, возникающих параллельно и конвергентно. Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни охватывают многие признаки насекомого. Тесная филогенетическая связь паразита и хозяина в момент становления паразитизма пчелиного и следующая за ним дивергенция и параллельное развитие обоих, равно как возможный переход паразита к паразитированию в гнездах неродственных видов пчелиных, легко объясняют появление подобных параллелизмов и конвергенций.

Упрощенное утверждение о наличии филогенетической близости почти для каждой современной пары родов «паразит—хозяин» (т. н. правило Германа Мюллера) и забвение возможной сложности следующей за моментом возникновения паразитизма эволюции приводят к неверным филогенетическим сближениям. Упрощенное представление о неизменности исторически длительной, параллельной и взаимосвязанной дивергенции паразита и хозяина, т. е. узкое применение т. н. правила Фурмана среди пчелиных, также приводит к ошибочным заключениям. При этом забываются экологические факторы, например, возможность перехода паразита с одного политрофного хозяина на другого в условиях колониального или совместного гнездования, столь обычного среди пчелиных.

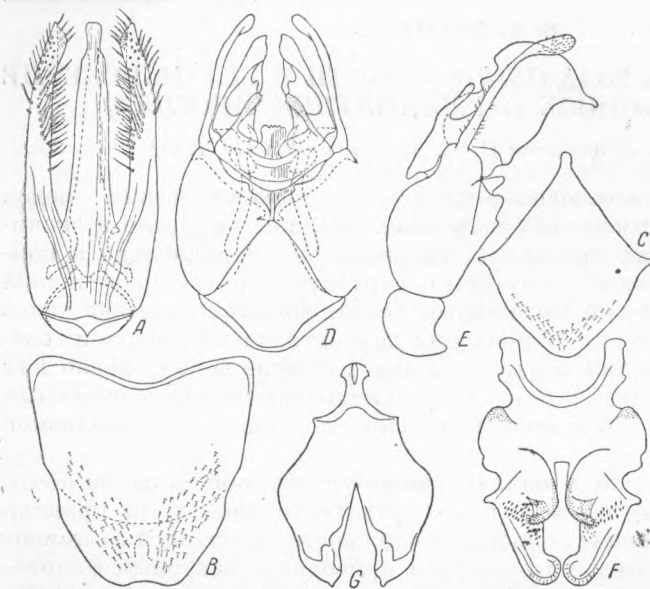
Эти замечания не являются отрицанием правил Мюллера и Фурмана или их значения для понимания эволюции пчелиных, но лишь предостерегают от упрощенного их применения.

Случаи действительно доказанной и непосредственной филогенетической близости паразита и хозяина среди пчелиных немногочисленны. Группа вида *Nesoprosopis inquilina* среди *Nesoprosopis*, пород *Stenoplectrina* среди *Stenoplectra* и *Lestrimelitta* среди *Melipona* исчерпывают, по видимому, все случаи нахождения паразитических видов среди непаразитических родов. Примеров непосредственной филогенетической близости двух родов—паразита и хозяина—значительно больше, но подавляющее большинство их также недостаточно изучено, и многие из соответствующих пар в таблице Wheeler (1) даже из отмеченных, как наиболее достоверные, требуют пересмотра.

Особый интерес представляют те случаи, когда происхождение различных групп видов паразита полагают идущим непосредственно от соответствующих групп хозяев. Классическим примером такого случая в нашей фауне является пара *Psithyrus—Bombus* (s. l.). Вопрос о моно- или полифилетическом происхождении *Psithyrus* обсуждался неоднократно и ос-

тается спорным до настоящего времени. В настоящей статье рассматривается вопрос о родственных связях центрально- и южноамериканского рода *Osiris*, различные группы видов которого считаются дериватами различных групп эндемичного центрально- и южноамериканского рода *Tetrapedia* (2). Возможности изучения материала по роду *Osiris* автор обязан любезности проф. Н. Friese.

Еще Ducke (3) указал на близость *Osiris* к *Tetrapedia*, паразитом которой он является. Wheeler (1) поддерживал эту точку зрения. Grutte (2) после тщательного анализа, основанного преимущественно на «ней-



Фиг. 1. *Osiris duckei* Friese.—А—дорсальный вид копулятивного аппарата; В—стернит VII; С—стернит VIII. *Tetrapedia testacea* Sm. D и F—дорсальный и латеральный вид копулятивного аппарата; E—стернит VII; G—стернит VIII

тральных» признаках, полагал, что подрод *Osiris* близок к светлоокрашенным формам типа *Tetrapedia testacea*, а подрод *Coelioxoides*—к темноокрашенным формам типа *T. diversipes*.

Используя различные системы признаков, Grutte из теоретических соображений выключил из них лишь одну систему признаков копулятивного аппарата; между тем даже беглое рассмотрение признаков копулятивного аппарата и прилежащих к нему стернитов у обоих родов отчетливо указывает на ошибочность этого соображения Grutte (см. фиг. 1).

Tetrapedia, среди которой были исследованы и темно- и светлоокрашенные виды, является несомненным представителем семейства (или подсемейства) *Euceridae*. Строение *stipites*, особенно очень узкой и длинной их вершины, резко обособленной от базальной части, сложное и причудливое строение *sagittae*, особенно характер дорсальной перемычки между ними, общий характер строения стернитов VII и VIII в полном соответствии со многими внешними чертами строения подтверждают это.

Подрод *Osiris* (подрод *Coelioxoides* мне в натуре неизвестен) есть представитель тех высоко специализированных паразитических родов, которые искусственно объединяются в гетерогенном семействе *Nomadidae*, разнообразный, но ограниченный в каждом роде круг хозяев которых наряду с некоторыми морфологическими чертами строения свидетельствует о длительной эволюции их, как паразитов. Так называемое правило Мюллера в своем упрощенном толковании к ним неприменимо.

Крайне характерное строение копулятивного аппарата и стернитов VII и VIII самца сближает *Osiris* с *Pasites* (4), *Morgania* (5), *Schmiedeknechtia* и *Neopasites* (*-Holcopasites*) (6), т. е. с представителями триб *Ammobatini* и *Neopasitini* в современном смысле, как мне любезно сообщили об этом E. G. Linsley и C. D. Michener. Между тем ряд внешних признаков сближает

Osiris с *Nomada*. Так, жилкование *O. duckei* совпадает до деталей с жилкованием крупных *Nomada* или *Andrena*, и только резко выраженный характер югальной области отличает крыло *Osiris* от крыла *Andrena*. Двухзубые мандибулы *Osiris* резко отличают его от всех упомянутых родов, маленькая и свободная верхняя губа—от большой *Pasites*, *Morgania*, общий облик более сближает с *Nomada*, а степень развития плевральных бороздок более сближает с *Pasites* и *Morgania*, а еще более с *Schmiedeknechtia* и *Neopasites*, чем с *Nomada*, лишенных их. Наличие или отсутствие плевральных бороздок считается серьезным признаком. Handlirsch⁽⁷⁾ устанавливает для *Osiris* трибу *Osirini* (со знаком вопроса) и ставит ее при линейном расположении триб рядом с *Odyneropsidini*. При попытках графического построения более естественной группировки триб *Osirini* следует поместить с учетом ее сходств и с другими трибами.

Особенности строения вершины брюшка самки *Osiris*, обусловленные паразитизмом, подобно *Paradioxys*, не могли, вероятно, не отразиться на строении копулятивного аппарата самца. Вытягивание *stipites* и слияние *sagittae* с *penis* вследствие этого происходит конвергентно в различных группах паразитических пчелиных. Кроме того Grütte вообще считает возможным наличие значительной степени сходства в деталях и общем плане строения стернитов VII и VIII у различных групп. Таким образом можно предположить, что многие особенности строения копулятивного аппарата *Osiris* не служат доказательством его прямого родства с другими родами. Однако строение гениталий *Paradioxys pannonica* и, особенно, ее стернитов VII и VIII не утратило черт строения рода *Dioxys*. Строение базальных лопастей *sagittae* и *cardo* у *Pasites* и *Morgania*, а также строение стернита VIII, свидетельствуют о значительных отличиях от *Osiris*. Гораздо полнее сходство в строении копулятивного аппарата и прилежащих стернитов у *Osiris*, *Schmiedeknechtia* и *Neopasites*. Однако и здесь отличия в строении *cardo*, вершин *stipites* и *sagittae* также указывают на невозможность прямого сближения обоих родов; многочисленные внешние отличия подтверждают это. Мысль о конвергентном сходстве кажется поэтому весьма вероятной. Подобно тому как крайняя форма копулятивного аппарата *Schmiedeknechtia* и *Neopasites* через промежуточную стадию строения у *Ammobatoides* может быть связана с другими трибами *Nomadidea*, так до некоторой степени копулятивный аппарат типа *Osiris* через роды *Hespernomada* и *Paranomada* может быть несколько предположительно сближен с *Nomadini*; однако остается неизвестным ряд промежуточных звеньев.

В настоящее время незнание морфологии большинства южноамериканских родов паразитических пчелиных не дает возможности точнее установить родственные связи *Osiris*, справедливо выделенного в особую трибу, по комбинации признаков резко отграниченную от соседних триб. Приуроченность к паразитированию в гнездах различных хозяев подчеркивает морфологическую обособленность и невозможность близких родственных связей со своими хозяевами. *Osirini*—паразиты *Tetrapedia* (*Euceridae*), *Pasites* и, вероятно, *Morgania*—различных *Nomiinae*, *Neopasites* и *Schmiedeknechtia*—*Panurgidae* и *Nomada*—преимущественно *Andrenidae*.

Зоологический институт
Академия Наук СССР

Поступило
13 VIII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Wheeler, Proc. Americ. Philos. Soc., LVIII, I, 14 (1919). ² Grütte Arch. f. Naturgesch. N. F. 4, 4, 461—504 (1935). ³ Ducke, Zool. Jahrb., Syst., 34, 204 (1912). ⁴ Попов, Ежегодн. Зоол. Музея Ака. Наук СССР, XXXII, 4, 456 (1931). ⁵ Роров, Mitt. Deutsch. Ent. Ges., 4, 75 (1933). ⁶ Попов, Тр. Зоолог. ин-та Акад. Наук СССР, 11, 58 (1933). ⁷ Handlirsch in. Schröder, Handbuch p. Entomologie (1924).