

В. В. ПОПОВ

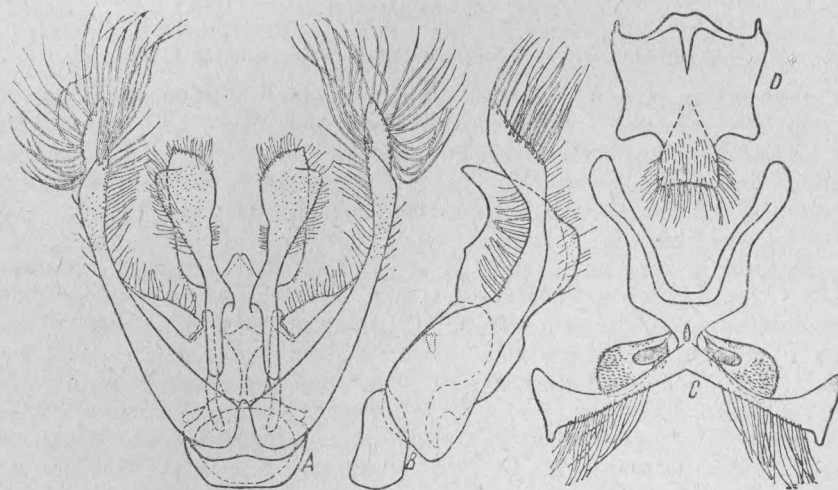
СЕМЕЙСТВО *FIDELIIDAE* И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КОНВЕРГЕНЦИЯ
СРЕДИ ПЧЕЛИНЫХ

(Представлено академиком С. А. Зерновым 15 I 1939)

Общепринято, что группа пчелиных эволюционировала параллельно эволюции цветковых растений; развитие одной было обусловлено развитием другой и почти полностью сопряжено. Морфологические адаптации цветковых растений и пчелиных друг к другу известны и давно признаны классическими. Пчелиные—морфологически монотонная группа, так как адаптации коснулись многих внешних систем признаков: ротовых частей, собирательного аппарата, волосяного покрова, деталей жилкования, строения ног, хитинового покрова и т. д. Последующий и одновременно возникающий паразитизм ряда родов (и групп) из различных семейств вызвал в свою очередь ряд добавочных морфологических (и иных) адаптаций, сильно осложнивших морфологическое познание группы. Многие признаки были значительно нивелированы, многие—возникли независимо и эволюционировали конвергентно. Исторически таксономия группы строилась, как правило, на внешних признаках. Были созданы внешне монотонные, огромные политрофные роды, насчитывающие иногда не одну тысячу видов; возник ряд ошибочных представлений о естественном положении в системе пчелиных некоторых триб, родов и т. д. Строение копулятивного аппарата в этих случаях не изучалось. Между тем признаки копулятивного аппарата и прилежащих к нему стернитов служат лучшим критерием действительного положения группы, рода, их гомогенности. Система признаков копулятивного аппарата как эндогенная не подвергалась или почти не подвергалась непосредственному влиянию адаптаций к опылению цветковой растительности или паразитизму и поэтому а priori должна лучше и глубже отражать естественные внутривидовые группировки, филогенетические взаимоотношения родов, границы семейств и являться основным критерием для установления их.

Семейство *Fideliidae* было предложено Cockerell⁽⁴⁾ для двух эндемичных южноафриканских родов *Fidelia* Friese⁽⁶⁾ и *Parafidelia* Brauns⁽²⁾. *Fidelia* насчитывает в настоящее время 8 видов, *Parafidelia*—4. Friese, устанавливая первый род, поставил его рядом с родами *Eucera*—*Anthophora*, т. е. отнес к сем. *Anthophoridae* (подсем. *Podaliriinae* схемы Friese). Cockerell сближал *Fideliidae* с подсем. *Anthidiinae*. Как Friese, так и Cockerell приводили доказательства и имели основания для высказываемых ими предположений. Это объясняется необычайной для пчелиных комбинацией внешних признаков обоих родов: длинного, хорошо развитого хоботка, расширенных и вытянутых двух базальных члеников нижнегубных щупиков, длинной верхней губы, хорошо развитой брюшной щетки при налгчии одновременно хорошо развитых собирательных волосков на задних ножках, *Anthidium*-подобной формы тергита VII, расширенных члеников передней пары ног у самца; принадлежность к высшим пчелиным казалась несомненной.

Однако изучение ранее неизвестного копулятивного аппарата самцов *Fidelia villosa* (экземпляры любезно присланы Dr. Blüthgen и Prof. Cockerell) показало, что семейство *Fideliidae* необходимо поставить наряду с семействами *Colletidae*, *Diphaglossidae*, *Prosopidae* и отчасти *Panurgidae* среди низших пчелиных. Необычная четырехлопастная форма тергита VII (фиг., D), длинные хорошо развитые, но слабо дивергирующие базальные лопасти, три пары вершинных лопастей, особенно длинная, узкая с бахромкой длинных волосков апикальная лопасть с несомненностью свидетельствуют о непосредственных родственных связях *Fideliidae* с низшими пчелиными. Подобная форма тергита VII неизвестна у высших пчелиных и чрезвычайно характерна для низших (?). Базальные



Fidelia villosa Brauns. A и B—дорсальный и латеральный вид копулятивного аппарата; C—стернит VII; D—стернит VIII.

лопасти более всего напоминают некоторых представителей *Panurgidae* (s. l.). Трехлопастная вершинная часть тергита VII особенно близка к роду *Diphaglossa*, хотя у этого рода одна сильно вытянутая пара лопастей направлена назад параллельно базальным. Узкие *stipites* копулятивного аппарата (фиг., A и B) с как бы слегка обособляющейся и густо волосистой вершиной, сильно редуцированные *volsellae* и сильно расширенные дорсо-вентрально *sagittae* более всего напоминают представителей семейства *Colletidae*. Это сходство строения копулятивного аппарата и прилежащих к нему стернитов с двумя соседними семействами низших пчелиных, из которых одно (*Diphaglossidae*) даже полагают подсемейством другого, не случайно. Характер волосяного покрова, строение собирательного аппарата, длина хоботка—признаки более приспособительные, чем строение копулятивного аппарата.

Среди пчелиных известны случаи появления длинного и острого хоботка среди низших коротко- и тупохоботных групп: *Eupaleorhiza*, *Paleorhiza*, *Macroglossa* (*Prosopidae*), *Jomelissa*, *Melittodes* и некоторые виды *Andrena* (*Andrenidae*). Во всех этих случаях однако основные членики нижнегубных щупиков сохраняют свою примитивную форму. Но у семейства *Panurgidae* в его современном широком смысле, т. е. в составе семейств *Dufoureiidae*, *Macropididae* и *Panurgidae* (8), известны роды как с относительно коротким хоботком и короткой, свободной от мандибулы верхней губой, так и с хоботком длинным и более или менее длинной верхней губой, закрываемой мандибулами (*Camptopoeum*, *Melitturga* и др.); основные членики нижнегубных щупиков *Melitturga* коррелятивно приобретают

форму, характерную для высших пчелиных. Благодаря этому долгое время *Melitturga* ⁽³⁾, как и *Diphaglossa*, ошибочно относились к *Anthophoridae*.

Элементы зачаточной брюшной щетки можно отметить для ряда видов, не относимых к высшей группе *Gastreligidae*: *Dasyпода*, некоторые *Halictus* и др. У *Halictus* брюшная щетка употребляется уже как «рабочий инструмент». Браунс ⁽¹⁾ показал, что *Fidelia* работает при сборе пыльцы только брюшной щеткой; волоски задних голеней в работе не участвуют. У самок *F. villosa*, изученных мною, пыльца заметна только на брюшной щетке. Это, быть может, свидетельствует до некоторой степени о том, что по сравнению с ножной брюшная щетка является новообразованием. Мои наблюдения над *Anirena fedtschenkoi* F. Mor. показали, что это эндемичное и строго олиготрофное пчелиное вычесывает пыльцу цветов *Tanacetum umbelliferum* волосками вершинных стернитов брюшка; вероятно такой способ сбора пыльцы может найти отражение в морфологических изменениях—появлении полной брюшной щетки совершенно независимо от *Gastreligidae*. *A. fedtschenkoi* олиготрофна к *Tanacetum*—представителю сем. *Compositae*, открытые и собранные в одно соцветие цветы которого (у *Tanacetum* к тому же лишены краевых цветов) наиболее удобны для подобного сбора пыльцы. *Fidelia* олиготрофна к *Ficoideae* (*Aizoaceae*) ⁽¹²⁾, часть видов которого также имеет соцветия, подобные сложноцветным. *Parafidelia* олиготрофна к *Campanula*—подобным формам *Ficoideae*.

Среди пчелиных известны случаи конвергентного появления и развития ряда других морфологических признаков, например редукция числа радио-медиальных ячеек (*Eucera*—*Tetralonia* и различные *Panurgidae*), увеличение свободной, лишённой жилок, вершинной части крыла (*Anthophora*, некоторые *Panurgidae*), появление выростов на наличнике и мандибулах (*Prosopis*, *Osmia*). Наконец все морфологические признаки, искусственно объединяющие всех паразитических пчелиных в одно целое, являются адаптивными к их образу жизни.

Все изложенное заставляет выставить положение о том, что *Fideliidae*—высоко специализованное, олиготрофное семейство пчелиных, близкое к сем. *Colletidae* (s. lato) и не имеющее прямых и непосредственных родственных связей с группой так называемых высших пчелиных, особенно *Gastreligidae*. Таким образом *Fideliidae* дают прекрасный пример независимого конвергентного развития ряда тех адаптивных признаков, на основании изучения которых до настоящего времени еще принято строить всю систему *Apoidea*, игнорируя, как правило, изучение копулятивного аппарата, дающего основание и руководящие признаки для построения естественной системы пчелиных.

Colletidae имеют всеветное распространение; сем. *Diphaglossidae* распространено, подобно *Proteaceae*, в Австралии, Юж. Африке и Юж. Америке; этим в сущности определяется геологический возраст семейства, принадлежащего ⁽⁵⁾ к примитивным пчелиным. Область распространения высокоспециализованного сем. *Fideliidae* ограничена почти одним Южно-африканским плоскогорьем Карру—царством *Proteaceae* и *Ficoideae*. Небольшой ареал и высокая степень морфологической адаптации заставляют рассматривать *Fideliidae* как достаточно древнюю группу, быть может, даже геологически немного моложе сем. *Diphaglossidae*.

Поступило
15 I 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Brauns, Verhandl. Zool. Bot. Ges., Wien, LV, 493 (1905). ² Brauns, Zool. Jahrb. Syst., 52, 202 (1926). ³ Cockerell, Proceed. Ent. Soc., Washington, 26, 84 (1924). ⁴ Cockerell, Ann. Mag. Nat. Hist. (10), 9, 355 (1932). ⁵ Cockerell a. Ireland, Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A., 19, 972 (1933). ⁶ Friese, Ann. Naturhist. Hofmus., Wien, 14, 244 (1899). ⁷ Méhely, Naturgesch. d. Urbielen, Budapest (1935). ⁸ Robertson, Canad. Entomol., XXXVI, 42(1904).