

В. В. Попов

ГИНАНДРОМОРФ *MEGACHILE SAUSSUREI* RAD. (HYMENOPTERA
MEGACHILIDAE)

Количество отмеченных и в том числе достаточно хорошо описанных гинандроморфов среди пчелиных значительно; гинандроморфизм известен для ряда родов, включая и многие виды рода *Megachile*. Тем не менее, гинандроморфы среди пчелиных редки, как и среди других насекомых и остальных раздельнополых членистоногих. Поэтому каждый новый гинандроморф заслуживает регистрации и описания, особенно тот, который может дать материал для суждения о гомологизации отдельных частей женского и мужского копулятивных органов или, наоборот, затруднить подобную гомологизацию.

Известно, что у дрозофилы (*Drosophila melanogaster* Meig.), по указанию одних авторов, один гинандроморф встречается в среднем среди 2200 мух этого вида, по указанию других — среди 5500 мух. У чешуекрылых один гинандроморф встречается на 30 000 особей. Как отмечено Е. Н. Павловским (1939), к шести известным до этого времени гинандроморфам у иксодовых клещей им прибавлено еще четыре в результате просмотра «нескольких десятков тысяч» клещей. Следовательно, редкость гинандроморфизма у иксодовых клещей приближается, повидимому, к его редкости у чешуекрылых.

Во время многолетних исследований автора настоящей заметки в Средней Азии и Казахстане им и его сотрудниками было собрано свыше 60 000 пчелиных. Среди них оказалось лишь пять гинандроморфов, все принадлежащие к роду *Megachile*. Два гинандроморфа были пойманы одновременно 9 VI 1934 в Молла-Кара и один — 16 VIII 1934 в Гувен-Дере в ю. Туркмении среди 4700 пчелиных, собранных за период работы; все три гинандроморфа принадлежали к одному виду и не представляли значительного морфологического интереса. Четвертый гинандроморф был собран в Сталинабаде в 1943 г. среди 10 061 пчелиного. Пятый гинандроморф, описание которого приводится здесь, пойман в Ферганской долине в 1938 г. среди 11 395 пчелиных. Таким образом, среди пчелиных один гинандроморф встречается на 10 000—11 000 нормальных особей.

Гинандроморфизм среди мегахилид, повидимому, более част, чем среди других семейств пчелиных. Возможно, что это находится в известной связи с прогрессивным характером этого семейства, а нарушения нормального строения копулятивного органа — в связи с крайними процессами редукции его отдельных частей, столь характерными для мегахилид. Единственный среди пчелиных гинандроморфоподобный род *Androgynella* также принадлежит к мегахилидам.

Случаи одновременного появления значительного количества гинандроморфов отмечены, например, у домашней пчелы (Mehling, 1915).

Экспериментально удавалось получать значительные серии гинандроморфов у иксодовых клещей путем скрещивания близких подвидов, а также у некоторых чешуекрылых. Ренш получал гинандроморфов домашней пчелы, воздействуя пониженными положительными температурами на недавно отложенные яички; это же удавалось ряду авторов и с некоторыми чешуекрылыми. Подобный же эффект давало облучение рентгеновскими лучами или даже механические повреждения.

Гинандроморф *Megachile saussurei* Rad. (*M. multispinosa* F. Mor.) собран в Курган-Тюбе, близ Андижана, 10 VI 1938 (А. Флягина). Особь, несомненно, является самцом с некоторыми, внешне слабо выраженными признаками самки.

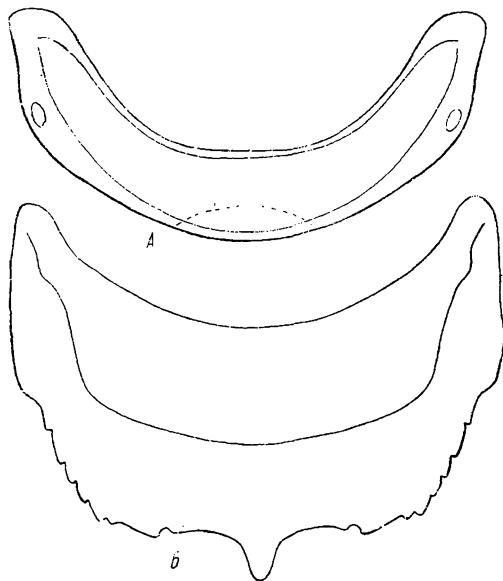


Рис. 1. *Megachile saussurei* Rad. Тергит 7 гинандроморфа (А) и нормального самца (В).

Усики, как у самки, 12-члениковые, но с типичным строением их, как у самца, но более короткие, — на длину одного отсутствующего членика и более уплощенными, чем у нормального самца. Голени задней пары ног едва более утолщенные, чем у нормального самца; голени самки заметно массивнее и тоньше. Зубцы по краю тергита 6 почти совершенно не выражены и заметны лишь в виде слабых бугорков. У нормального самца эти зубцы, в количестве 15—16, являющиеся одним из характернейших признаков вида, довольно крупные, плоские и равномерные. Тергит 7 (рис. 1, А) довольно короткий, приблизительно в шесть раз короче своей ширины, слабо хитинизованный, плоский, почти невидимый снаружи; стигмы нормально

развиты и расположены латерально на расстоянии от основания базальных выростов, равно приблизительно их ширине. У нормального самца (рис. 1, В) тергит 7 длинный, приблизительно втрое короче своей ширины, сильно хитинизованный и утолщенный по вершинному краю, неправильно зазубренному и несущему посередине довольно крупный и сильный зубец; нормально значительная часть тергита, почти половина, видна снаружи.

Стернит 6 (6+7) (рис. 2, А) широкий, вдвое шире своей длины, широкоокруглый на переднем крае, слабо выемчатом по бокам, широко округло треугольным основанием и сильными косо вытянутыми базальными лопастями. Только базальная половина средней части стернита несет довольно многочисленные чешуйчатые лепестковидные волоски; волоски средней части вершинной половины, так же как и несколько волосков по наружному краю базальной части, простые и довольно короткие; волоски вершинной части длиннее и гуще; средняя продольная полоса, лишенная волосков, извилистая, узкая, неправильная. У нормального самца стернит 6 (6+7) (рис. 2, В) более сложный. Стернит более чем вдвое шире своей длины, с фигурно вырезанным передним краем, округлым на боках, трапециевидно выдающимся посередине и несущем в глубокой треугольной предлатеральной выемке треугольную лопасть,

которая, в свою очередь, несет длинные краевые чешуйки; между этими лопастями и срединной трапециевидной лопастью лежат сильно хитинизованные, неправильно округлые склериты стернита 7, сильно выдающиеся за срединную трапециевидную часть вершинного края стернита; основание стернита округло треугольное, узкое и сильно выдающееся;

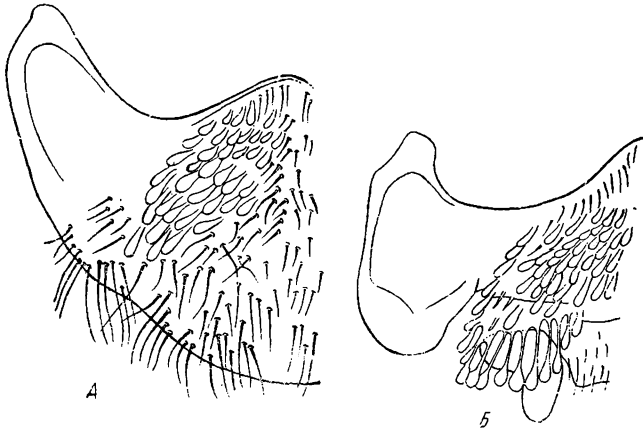


Рис. 2. *Megachile saussurei* Rad. Правая половина стернита 6 гинандроморфа (А) и нормального самца (Б).

базальные лопасти прямые, довольно короткие и довольно сильно хитинизованные. Вся средняя часть стернита, за исключением треугольного срединного пространства, покрыта чешуйчатыми лепестковидными волосками; волоски по переднему краю предлатеральных лопастей очень узкие,

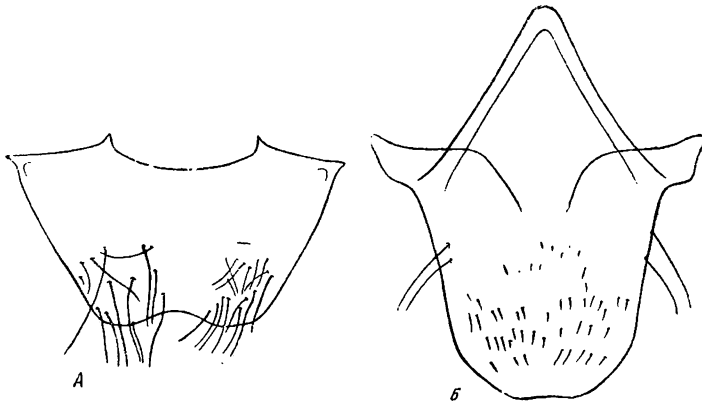


Рис. 3. *Megachile saussurei* Rad. Стернит 8 гинандроморфа (А) и нормального самца (Б).

на вершине — широкие, ложковидно расширенные; волоски по наружному краю базальной части, так же как и волоски вершинной трапециевидной части, простые и довольно короткие.

Стернит 8 (рис. 3, А) неправильно трапециевидный, почти вдвое шире своей длины, слабо суживающийся к широкой и слабо выемчатой вершине, слабо и широко выемчатым посередине базальным краем и очень слабыми прямыми базальными лопастями и двумя небольшими добавочными лопастями по базальному краю, расположенными по бокам от его срединной

выемки; вершинная половина тергита несет по бокам более хитинизованные участки, покрытые довольно редкими и длинными (различными по длине с правой и левой сторон) неправильно направленными волосками. У нормального самца стернит 8 (рис. 3, Б) неправильно округло ромбический, почти вдвое длиннее своей наибольшей ширины, почти несуженный на широко округлой вершине, с сильно треугольно выдающимся базальным краем и довольно большими неправильно треугольными и выдающимися базальными лопастями; вершинная половина стер-

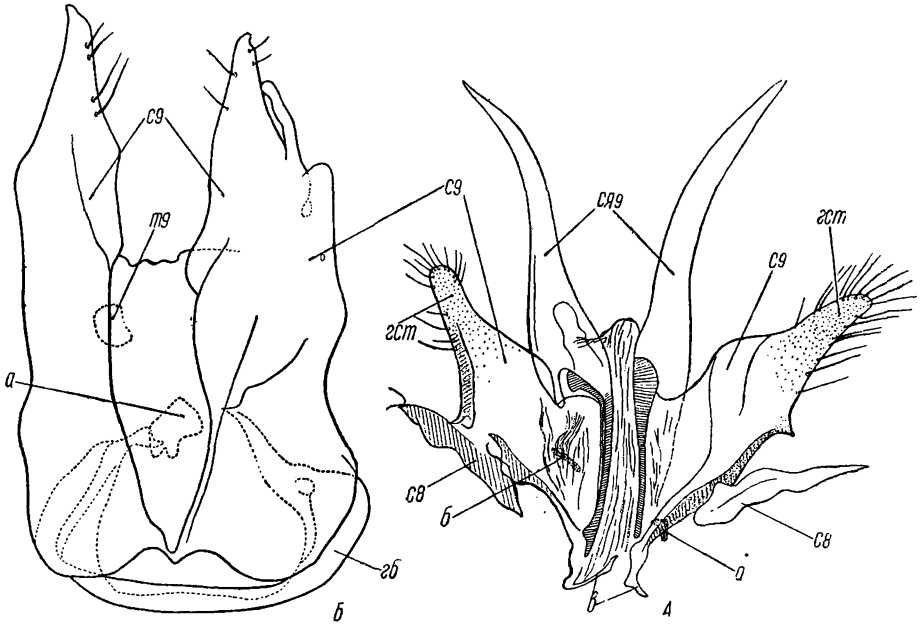


Рис. 4. Гинандроморф *Megachile saussurei* Rad. Элементы жалоносного (А) и копулятивного (Б) аппаратов.

Элементы копулятивного аппарата были расположены дорсально над жалоносным аппаратом самки и ориентированы приблизительно на 15° вправо; обе части были связаны соединительной перепонкой, протянувшейся от того участка, где должно было находиться основание сагитт и их базальные выросты в копулятивном аппарате и основание стилетов жала в жалоносном аппарате.

А — жалоносный аппарат, дорсально. c8 — угольная пластинка (стернит сегмента 8); c9 — стернит сегмента 9; gcm — гоностили сегмента 9; c99 — створки яйцеклада (сегмент 9); а и б — ? элементы дужки створок яйцеклада (сегмент 8), лежащие снизу в соединительной ткани; а — дужка створок яйцеклада (сегмент 9).

Б — копулятивный аппарат, вентрально; сильно хитинизован, gb — гонобаза (гонококсит сегмента 9); c9 — гонококситы; а — ? остаток сагитты; m9 — остаток волосцелла (ноксоподит).

нита покрыта короткими волосками, расположенными частично более или менее правильными рядами; на боках стернит несет по два длинных волоска.

Таким образом, изменения в строении тергитов и стернитов гинандроморфа по сравнению с нормальным самцом носят ярко выраженный характер признаков самки, хотя и неполно и ненормально выраженных. Таковы сильная редукция тергита 7, общая форма стернита 8, столь отличная от стернита 8 самца и почти столь же далекая от стернита нормальной самки. Подобные же резкие изменения, иногда столь же далекие от строения нормальных тергитов 8 и 9 и стернита 8, наблюдались, например, у гинандроморфов *Apis mellifera* L. (Краепелин, 1873; табл. XVI,

фиг. XXIV), *Halictus eurygnathus* Blüthgen (Попов, 1937; 487, фиг. 1 и 2) и *Ashmeadiella rhodognatha* Ckll. (Michener, 1943 : 38, фиг. 11 и 12).

Жалоносный (копулятивный) аппарат гинандроморфа включает в себя элементы двусторонне развитого жалоносного аппарата самки и копулятивного аппарата самца (рис. 4, А и Б). Элементы копулятивного аппарата

самца расположены дорзально над жалоносным аппаратом и ориентированы приблизительно на 15° вправо; элементы жалоносного аппарата лежат вентрально. Обе части были связаны друг с

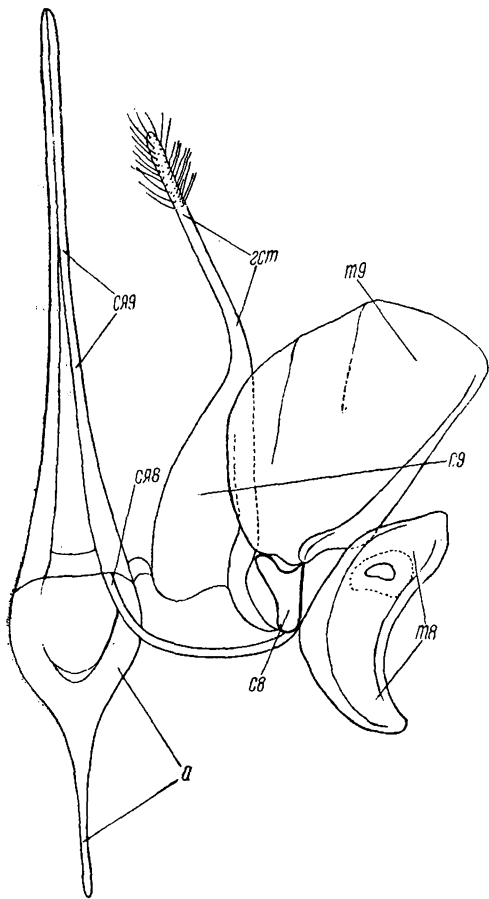


Рис. 5. *Megachile saussurei* Rad. ♀. Жалоносный аппарат, правая половина, дорзально.

m3 – квадратная пластинка (тергит сегмента 8);
m4 – угловая пластина (стернит сегмента 8);
m9 – продолговатая пластина (тергит сегмента 9);
c9 – стернит сегмента 9; **ast** – гоностили (стернит 9); **s4-8** – створки яйцеклада (сегмент 8);
sa9 – створки яйцеклада (сегмент 9); **a** – дужки створок яйцеклада (сегмент 9), основание их отогнуто в плоскость рисунка.

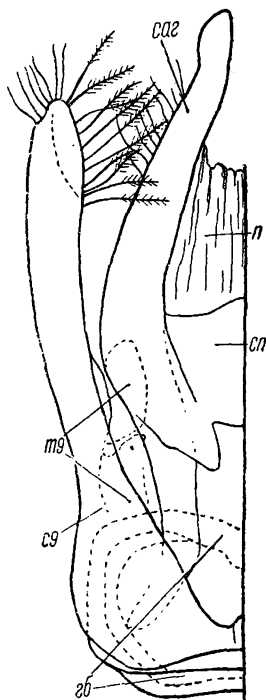


Рис. 6. *Megachile saussurei* Rad. ♂. Копулятивный орган, правая половина, дорзально.

аб — гонобаза; с9 — гоноксит (гонофорселс); m9 — волселла; са2 — сагитта (параципителие выросты); сп — соединительная пластинка сагитт; п — пенис.

другом соединительной перепонкой, протянувшейся от того участка копулятивного аппарата, где должны быть расположены основание сагитт и их базальные выросты и основные части стилетов жала. Правая часть копулятивного аппарата развита заметнее левой, правая часть жалоносного аппарата — так же.

В жалоносном аппарате гинандроморфа налицо только часть его элементов. Прежде всего отсутствуют квадратная (*m8*) и продолговатая (*m9*) пластинки, сильно развитые у нормальной самки (рис. 5). Угольные

пластинки (*c8*) сильно изменены, увеличены, несимметричны, вытянутой неправильной формы; левая в средней части слита с пластинкой стернита 9 (*c9*). Пластинки стернита 9 также несимметричны, и правая из них, вероятно, более нормальна; вершинный дорзальный угол правой пластинки хорошо развит, острый и вытянутый, левый — короткий; придатки (гоностили — *gst*) хорошо развитые, широкие, сильно волосистые. Элементы стилетов жала (створок яйцеклада) сегмента 8 можно видеть в неправильных, частично разорванных, хитинизованных образованиях, являющихся как бы базальными выростами стилетов 9-го сегмента, если основываться отчасти на их местоположении, отчасти на их форме; в небольшом отходящем от левого стилета тонком отростке (*e*) есть основание видеть остатки дужки стилетов 9-го сегмента. Стилеты 9-го сегмента (*с_я9*) хорошо развиты, широкие, не симметричны друг другу; левый более широкий в основании и тонкий на изогнутой вершине; оба стилета не сближены, а разделены при основании соединительной перепонкой. Функционирование жалоносного аппарата (независимо от степени развития ядовитых желез и репродуктивных органов) исключено.

Среди элементов мужского копулятивного органа гинандроморфа (рис. 4, Б) отсутствует непарный осевой орган — пенис и его латеральные выросты — сагитты (*m9*). Гонобаза (*gb*) развита почти нормально, но латерально справа значительно утолщена, а вентрально разорвана. Гонококситы (*c9*) развиты неравномерно — правый значительно сильнее — и заметно уклоняются от нормы. Нормально гонококситы (рис. 6) имеют короткое и широкое основание и длинную (1 : 3) узкую, саблевидно изогнутую вершину (неотдифференцированные гоностили), округлую и расширенную на свободном конце и усаженную рядом длинных и по внутреннему краю перистых волосков; оба гонококсита соединены довольно широкой прямой перемышкой. У гинандроморфа базальная часть гонококсита почти без сужения переходит в длинную и столь же широкую вершинную часть; у левого гонококсита вершинная часть угловато расширена на внешней стороне и оттянута в неправильный, слабо изогнутый свободный конец, несущий два перистых (на рисунке не отмечено) и два простых волоска с внутренней стороны; у правого гонококсита предвершинный внешний выступ сильно развит и обособлен, а вершинная часть несколько короче и прямее и снабжена только единичными простыми волосками; с внешней стороны вершинная часть несет неправильный добавочный пальцевидный вырост, почти достигающий $\frac{2}{3}$ длины вершины; вряд ли можно видеть в этом пальцевидном выросте элементы гоностилия. Волселлы, развитые нормально в виде высоких и довольно узких пластинок, равных приблизительно $\frac{1}{4}$ длины вершинной части гонококситов, у гинандроморфа не выражены; можно предполагать с известной долей вероятия, что небольшой овальный склерит (*m9*), лежащий конутри от левого гонококсита, есть остаток правой волселлы, если основываться на его местоположении. Значительное увеличение гонококситов гинандроморфа заставляет предполагать, что в них могут быть включены элементы сагитт (*сag*) и, возможно, волселл (*m9*).

Таким образом, в жалоносном аппарате гинандроморфа нет элементов сегмента 8 (квадратная пластинка, элементы стилета жала) и 9 (эпипигий, элементы дужки стилета жала); в мужском копулятивном аппарате гинандроморфа нет гоностилий, сагитт и волселл. То есть, в жалоносном аппарате подверглись редукции не только части тергита 8 (квадратная пластинка), но и терминальные части половой ножки (телоподита); в мужском копулятивном аппарате — не только элементы гонококсита (гоностили) и телоподита (*m9*, волселла) — частей копулятивного аппарата,

из которых первый у мегахилид не отдифференцирован от гонококситов, а второй значительно редуцирован, — но также сагитты и собственно пенис.

Если, грубо говоря, плоскость деления женских и мужских частей гинандроморфа проходила через главную плоскость тела (сагиттально), то, независимо от степени редукции у мегахилид гоностилел и волселл, понятно развитие в жалоносном аппарате гинандроморфа их гомологов — влагалища жала стернита 9 (стили) и стилетов яйцеклада стернита 9 (ся9) — гонококсита и телоподита половой ножки 9-го сегмента. Интересно, что гомологичные части гонококсита половой ножки 9-го сегмента нормально (?) развиты в жалоносном аппарате (продолговатая пластинка) и избыточно в мужском копулятивном аппарате гинандроморфа (гонококситы). Если полагать, что в состав гонококситов гинандроморфа вошли части сагитт и, — что мало вероятно, — элементы волселл, то тем не менее наблюдается удвоение элементов гонококсита половой ножки 9-го сегмента.

Ранее была описана особь самки *Andrena agilissima* Scop. с нормально развитым жалоносным аппаратом и с соединенной перепонкой и дорзально расположенной над ним левой половиной мужского копулятивного аппарата (Попов, 1935). Левая половина копулятивного аппарата включала половину гонобазы, гонококсит и сагитту. Таким образом, у *A. agilissima* Scop. также наблюдался случай удвоения гонококсита половой ножки 9-го сегмента. Однако разница, по сравнению с гинандроморфом *Megachile saussurei* Rad., заключается в том, что у первого вида удвоение касается лишь правильного удвоения гонококсита левой ножки, а у второго — избыточного, добавочного развития обоих гонококситов 9-го сегмента. Кроме того, у гинандроморфа андрены нормально развита левая сагитта; у гинандроморфа мегахилы обе они не развиты. В случае гинандроморфа *Andrena agilissima* Scop. можно было говорить об удвоении гонококсита половой ножки 9-го сегмента. У гинандроморфа мегахилы вопрос этот не решается так просто, так как у него нет нормально и полно развитых элементов тергита 9 ни в жалоносном аппарате, ни в элементах мужского копулятивного органа.

Миченер в ряде работ (Michener, 1943; 1944a; 1944b) настойчиво и с достаточным основанием проводит более тщательную и подробную гомологизацию отдельных частей жалоносного аппарата самки и копулятивного органа самца пчелиных. Как на один из наиболее убедительных примеров для предположения о том, что сагитты морфологически соответствуют створкам яйцеклада (стилелам жала) 9-го сегмента, Миченер ссылается на гинандроморф *Halictus eurygnathus* Blüthgen. У гинандроморфа *Halictus* это образование рассматривалось автором настоящей заметки как состоящее из створок яйцеклада сегментов 8 и 9, «в котором, вряд ли можно видеть гомолог парапениальных выростов самца, хотя это и казалось бы вероятным, если основываться на местонахождении последних» (Попов, 1937 : 491). Беккер (1930), исследуя латеральный гинандроморф осы *Symmorphus f. scipes* H.-Sch., также отметил срастание правой стороны пениса с влагалищем левого стилета 9-го сегмента. Однако он не счел допустимой гомологизацию стенок пениса (парапениальных выростов) сагитт с влагалищем стилетов яйцеклада.

Следует вспомнить, что еще Беккер (1930) отмечал у гинандроморфов случаи срастания негомологичных частей и допускал возможность перемещения, разрывы и смещения отдельных частей. Беккер подчеркнул, что аномальные особи, подобные описанной им у *Symmorphus*, вряд ли могут быть использованы для решения морфологических вопросов и во

всяком случае не дают уверенности в правильном их решении. Однако возможно, что наблюдающаяся повторность подобных гинандроморфов позволит положительно разрешить эту гомологизацию, как она понимается Миченером. Случаи срастания негомологичных частей, отмеченные Беккером, позволят точнее и свободнее расшифровать сложные образования, подобные сросшимся створкам яйцеклада сегментов 8 и 9 у гинандроморфа *Halictus eurygnathus* Blüthgen, рассматриваемые Миченером как створки яйцеклада одного лишь 9-го сегмента.

Миченер отметил также, что описания и изображения гинандроморфов *Tettigoniidae*, приведенные Капп-де-Байоном, позволяют провести эти же гомологии, включая гомологизацию стенок пениса и створок яйцеклада 9-го сегмента.

Кроме приведенных ранее в указанных работах (Michener, 1943, 1944a; Попов, 1937), а также в работе Митчела (Mitchell, 1929) правильных латеральных гинандроморфов известны также латеральные гинандроморфы домашней пчелы (Краепелин, 1873) и *Megachile latimanus* Say (Mitchell, 1932), морфологическая ценность которых безупречна.

Однако известен также ряд гинандроморфов, — Миченер упоминает и их, — которые как бы свидетельствуют о независимом образовании копулятивного органа самца и жалоносного аппарата самки, лишая возможности проведения гомологизации их отдельных частей. Таков, например, гинандроморф *Andrena agilissima* Scop. Таков также новоописанный гинандроморф *Megachile saussurei* Rad. Подобные выводы из изучения этих гинандроморфов противоречат всему известному колоссальному и безупречному сравнительно-морфологическому материалу и заставляют предполагать, что в дальнейшем подобные факты будут правильно поняты и объяснены в рамках этих же гомологий благодаря анализу причин происхождения отдельных гинандроморфов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер Э. 1930. К вопросу о гомологии мужского и женского наружного полового аппарата Hymenoptera. Русск. Зоол. журн., X, 4 : 18—31. — Павловский Е. Н. 1939. Уродства и ненормальности у клещей надсемейства Ixodoidea. Паразитол. сборн. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VII : 7—44. — Попов В. В. 1935. Случай тератологического гермафродитизма у пчелы *Andrena agilissima* Scop. (Hymenoptera, Apoidea). Энт. обзор., XXVI, 1—4 : 160—164. — Попов В. В. 1937. Гинандроморфизм и эффект паразитической кастрации (стилопизации) у *Halictus eurygnathus* Blüthgen (Hymenoptera, Apoidea). Изв. Акад. Наук СССР, отд. матем. и естеств. наук, 2 : 485—494. — Краепелин С. 1873. Untersuchungen über die Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der Bienenartigen Tiere. Zeitschr. wissensch. Zool., 23 : 288—330. — Mehling E. 1915. Über die gynandromorphen Bienen des Eugsterschen Stockes. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, N. F., XLIII, 5 : 171—236. — Michener C. D. 1943. Sex anomalies in the genus *Ashmeadiella* (Hymenoptera) with notes on the homologies between male and female genital appendages. Pan-Pacif. Ent., XIX, 3 : 96—100. — Michener C. D. 1944a. A comparative study of the appendages of the eighth and ninth abdominal segments of insects. Ann. Ent. Soc. Amer., XXXVII, 3 : 336—351. — Michener C. D. 1944b. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 82, 6:151—246. — Mitchell T. B. 1929. Sex anomalies in the genus *Megachile*, with description of new species (Hymenoptera, Megachilidae). Trans. Amer. Ent. Soc., LIV, 4 : 321—383. — Mitchell T. B. 1932. A gynandromorph of *Megachile latimanus* Say. Journ. Elisha Mitchell Soc., 47, 1 : 52—54.