ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ, XXXVII, 3, 1958
REVUE d'ENTOMOLOGIE de l'URSS

В. В. Попов

ОСОБЕННОСТИ СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ MACROPIS, EPEOLOIDES (HYMENOPTERA, APOIDEA) И LYSIMACHIA (PRIMULACEAE)

[V. B. POPOV. PECULIAR FEATURES OF CORRELATED EVOLUTION OF TWO GENERA OF BEES — MACROPIS AND EPEOLOIDES (HYMENOPTERA, APOIDEA) — AND A PLANT GENUS LYSIMACHIA (PRIMULACEAE)]

I

Общеизвестна взаимосвязанность эволюции мелиттофильных (энтомофильных) цветковых растений и их пчелиных опылителей. Положение это давно общепризнано, бесспорно и не требует новых доказательств. Исследование процессов взаимного приспособления растений к опылению цветков с помощью насекомых и насекомых к переносу пыльцы растений давно уже является одной из наиболее ярких и классических страниц дарвинизма.

Однако очень многие детали этой, очень сложной и очень длительной эволюции, пути сопряженного развития большинства эволюционных ветвей покрытосеменных растений и их опылителей изучены еще очень плохо или вообще не изучены, требуют всестороннего и тщательного исследования.

Как бы ни были изумительно сложны и тонки эти взаимные приспособления у растения и насекомого, в подавляющем большинстве случаев — в полном соответствии с сущностью дарвинизма — приспособления эти преимущественно относительны и несовершенны. Взаимосвязанной эволюции каждой группы цветковых и их опылителей предшествовало еще более раннее независимое развитие предков тех и других или их соответственные связи с другими группами растений или с другими группами опылителей. Эта относительность взаимных приспособлений и несовершенство связей позволяют в известной мере восстановить пути предшествующей эволюции, хотя расшифровка ее сильно затруднена и, вероятно, не всегда полностью возможна.

Общеизвестна и другая особенность эволюции пчелиных: многократное и независимое становление паразитических форм на своем же или близко родственном и экологически сходном виде. Это положение также бесспорно, хотя ему как бы противоречат многие случаи паразитирования пчелиных в гнездах не родственных им групп. Эти случаи свидетельствуют лишь о сложности и длительности эволюции этих филогенетических ветвей как паразитов, расшифровка начальных этапов паразитизма которых иногда сильно затруднена, если вообще возможна.

В связи с этими основными особенностями эволюции пчелиных и цветковых растений приобретают особый интерес случаи облигатного опыления видами гнездостроящего рода пчелиных цветков определенного рода

растения и паразитирования в его гнездах определенного рода пчелиного, не родственного своему хозяину. Расшифровка путей возникновения подобных, предельно четких тройных связей может служить иллюстрацией сложности, длительности и специфичности сопряженной эволюции отдельных групп цветковых растений, их опылителей и паразитов последних.

В предлагаемой статье делается предварительная и очень грубая попытка изучения эволюции олиготрофных пчелиных рода *Macropis*, опыляющихся ими цветковых рода Lysimachia (Primulaceae) и паразитирующих в гнездах *Macropis* пчелиных рода *Epeoloides*.

Одновременно эта статья является попыткой извлечь предельно возможные эволюционные сведения из очень скромных обычных коллекционных материалов (находящихся в Зоологическом институте Академии наук СССР, Зоологическом музее Московского университета и Институте энтомологии Академии наук Китайской Народной Республики), первичных фаунистических и экологических литературных данных и столь же скромных собственных полевых исследований.

II

Семейство *Melittidae*, к которому принадлежат виды рода *Macropis*, второе по малочисленности видов семейство из всех семи в современной системе, предложенной Миченером. Только одно реликтовое, недавно восстановленное семейство *Fideliidae*, насчитывающее всего несколько видов, еще малочисленнее. Мелиттиды насчитывают только около 120 видов из 12 родов, относимых к 4 резко обособленным подсемействам. Каждое из этих подсемейств образует особую и древнюю эволюционную ветвь, в большинстве своем насчитывающую в современную эпоху лишь действительно немногие формы. Характерной особенностью эволюции семейства является полное отсутствие паразитических видов; почти нет также специфических паразитических пчелиных, паразитирующих на представителях мелиттид (Попов, 1955, 1957).

Подсемейство *Macropidinae* наиболее близко к подсемейству *Ctenoplectrinae*. Последнее включает только один род *Ctenoplectra* с приблизительно 30 видами, распространенными в тропиках и субтропиках Старого Света, а также в Австралии; один вид известен из южной части Уссурийского края. Связи ктеноплектрин с цветковой растительностью еще плохо изучены, но, по-видимому, пчелы этого рода посещают преимущественно цветки тыквенных (Попов, 1956а). Виды подсемейств *Melittinae* и *Dasypodinae* преимущественно политрофны.

Подсемейство *Macropidinae* включает только один род *Macropis* с подродом *Paramacropis*; всего известно 14 видов, распространенных в Голарктической области.

Фауна Северной Америки включает 6 видов; распространение и кормовые связи их исследованы достаточно хорошо. *M. ciliata* Patton отмечена для Квебека, Мэна, Массачузетса, Коннектикута, Пенсильвании, Нью-Йорка, Мэриленда, Виргинии, Северной Каролины, Мичигана, Висконсина и Иллинойса. *M. clypeata* Swenck — из Небраски. *M. longilinguis* Prov. — из Квебека; есть предположение, что это синоним одного из двух упомянутых видов. *M. morsei* Rob. известна из Нью-Брауншвейга, Новой Шотландии, Онтарио, Мэна, Массачузетса, Нью-Йорка, Мичигана, Висконсина, Иллинойса, Северной Дакоты, Монтаны, Колорадо. *M. patellata* Patton отмечена для Коннектикута, Нью-Йорка, Пенсильвании, Мэриленда, Виргинии, Северной Каролины, Айовы, Небраски. *M. steironematis* Rob. известен из Северной Каролины, Иллинойса, Айовы, Монтаны, Канзаса; subsp. *opaca* Mich. — из Вашингтона, Все виды посещают цветы вербейника (Michener, 1951).

Распространение палеарктических видов, особенно в восточной части ареала, изучено недостаточно.

1. **M. labiata** (F.) — тип рода, распространена от южной Англии, Норвегии, Швеции и Финляндии до Пиренеев, северной Италии и Балканского полуострова. В пределах СССР вид был известен из Калининградской области (Alfken, 1912), Прибалтики (Kawall, 1856; Sagemehl, 1882; Bischoff, 1925; Adolph, 1934), областей Ленинградской (Morawitz, 1870), Могилевской (Арнольд, 1902), Львовской (Noskiewicz, 1922), Киевской (Лебедев, 1933; Кришталь, 1947, 1949, 1956), Харьковской (Ярошевский, 1881), Курской (Malyshev, 1929), Московской (Мосолов, 1905), Сталинградской (Becker, 1880), Татарской республики и Оренбургской области (Eversmann, 1852), областей Западно-Казахстанской (Попов, 1952, 1954, 1956б), Кокчетавской (Попов, 1934) и Уссурийского края (Gussakovskij, 1932); впрочем, В. Гуссаковский оценил уссурийские экземпляры «как не очень типичные».

Новые материалы: Ленинградская обл. — Лигово (Г. Якобсон), Поповка (Л. Вольман), Лебяжье (В. Бианки), Ст. Петергоф (В. Гуссаковский), Толмачево (А. Штакельберг), Кайгополово (А. Бируля), Горская (А. Бируля), Островки на Неве (Г. Якобсон); Псковская обл. — Покровское, Акулово, Тройкино, Кривошеино близ Новоржева (Н. Кузнецов); Калининская обл. — Ржев (В. Бианки); Ярославская обл. — Бердицино (А. Яковлев), Спасское (А. Журавский); Костромская обл. — Затишье (В. Гуссаковский); Московская обл. — Петровско-Разумовское (Е. Миллер), Мытищи (Ю. Костылев), оз. Глубокое (Воронков), Суханово Подольского р-на (А. Дацкевич и К. Тиле); Кировская обл. — Уржум (Л. Круликовский); Рязанская обл. — Гремячка и Козачий близ Раненбурга (А. Семенов-Тян-Шанский); Полтавская обл. — Яреськи близ Миргорода (М. Бельговский, И. Фабри); Башкирская республика — Бирск (Л. Коссаковский); Оренбургская обл. — Иргизла (Г. Якобсон и Р. Шмидт); Кабардино-Балкарская республика — Нальчик (Д. Глазунов); Грузинская республика — Коджори (П. Андриевский). Всего 19 ♀ и 43 ♂.

Таким образом, если откинуть указание В. Гуссаковского, то *M. labiata* неизвестна восточнее Кокчетавской области. Замечание Ф. Моравица (1888), что вид распространен по всей Сибири, неверно. Несомненно ошибочно также указание М. Расулева (1956) о нахождении этого вида в Пост-Даргомском районе Самаркандской области.

2. **M. dimidiata** Yasumatsu et Hirashima. Описан из Японии, отмечен на цветках Lysimachia davurica (Yasumatsu a. Hirashima, 1956).

3. **M. fulvipes** (F.). Ареал этого вида расположен несколько южнее ареала *M. labiata*, но во многом совпадает с ним. Вид известен от Бельгии, Голландии, Германии и южной Финляндии до северной Италии и Балкан. В пределах СССР вид был известен из Прибалтики (Adolph, 1934), областей Ленинградской (Morawitz, 1870; Pulkkinen, 1932), Могилевской (Арнольд, 1902), Смоленской (Зубарев, 1935), Московской (Мосолов, 1905), Курской (Malyshev, 1929), Киевской (Лебедев, 1933; Кришталь, 1947, 1949, 1956), Львовской (Wiezjejski, 1874; Noskiewicz, 1922). Кроме того, как показало переисследование материала, к этому виду следует причислить указания о нахождении *M. labiata* в Лагодехах в Закавказье (Morawitz, 1880), в с.-з. Монголии (Morawitz, 1880) и частично для Казани (Eversmann, 1852) и Кокчетавской области (Попов, 1934).

Новые материалы: Ленинградская обл. — Поповка (Л. Вольман), Сергиевка (Л. Буракова), Ст. Петергоф (В. Гуссаковский), Ломоносов (В. Гуссаковский), Толмачево (Б. Родендорф, А. Штакельберг), Луга (С. Сольский), Кингисепп (В. Баровский), Сережино (В. Бианки), Кайгополово (А. Бируля), Горская (А. Бируля), Удельная (Б. Княжецкий), Шувалово (Г. Якобсон); Новгородская обл. — р. Тигода (А. Семенов-Тян-Шанский); Псковская обл. — Псков (Н. Кузнецов), Покровское и Кривошеино близ Новоржева (Н. Кузнецов); Костромская обл. — Нагорьево (В. Гуссаковский); Кировская обл. — Уржум (Л. Круликовский); Минская обл. — Прилуки (А. Шестаков); Ивановская обл. — Иваново (Е. Миллер); Владимирская обл. — Владимир (Н. Казанский); Московская обл. — Петровско-Разумовское (Е. Миллер), Измайлово (Г. Кожевников), Мытищи (Ю. Костылев), Моново (Г. Кожевников), Болшево, Озерки—Белые Колодцы (Г. Кожевников), Торбушево, Кременье-Торбушево (Г. Кожевников), Мытники (Ю. Зограф), окр. Подольска (В. Юркан-ский); Рязанская обл. — Гремячка близ Раненбурга (А. Семенов-Тян-Шанский); Башкирская республика — Бирск (Л. Коссаковский); Полтавская обл. — Яреськи близ Миргорода (М. Бельговский, И. Фабри); Херсонская обл. — Б. Александровка (Л. Зимин); Харьковская обл. — Куряж (В. Ярошевский); Луганская обл. — Луганск (В. Талицкий); Куйбышевская обл. — Куйбышевский р-н (В. Бостанжогло); Сталинградская обл. — Сарепта (А. Беккер); Саратовская обл. — Саратов (А. Семенов-Тян-Шанский); Омская обл. — Омск (Агентова); Алтайский край — Барнаул (колл. В. Гуссаковского). Кроме того, вид широко распространен по Предкавказью и Кавказу: Краснодарский край — Красная Поляна (А. Яковлев); Кабардино-Балкарская республика — Старогладковская (А. Кириченко); Грузинская республика — Теберда (Е. Аренс), Боржоми (П. Мищенко); Азербайджанская республика — Кировабад (Н. Бабаджаниди). Всего 51 ♀ и 42 ♂.

Таким образом, по современным представлениям, восточная граница типичной формы не выходит за пределы с.-з. Монголии. В бассейне Амура и в Уссурийском крае обитает особый подвид. Вероятно, к нему следует отнести уссурийские экземпляры, определенные Гуссаковским (Gussakovskij, 1932) как *M. labiata*.

Subsp. **amurensis** Popov, subsp. n.

♂. Длина 8—8.5 мм. Подобен типичной форме, включая строение копулятивного органа и прилегающих к нему стернитов. Глаза сильнее сближены кпереди, налобник и наличник заметно у́же. Пунктировка наличника нежнее и едва реже, местами промежутки между точками часто превышают несколько их диаметров (у типичной формы промежутки между точками обычно меньше их диаметра и лишь как исключение иногда больше его). Членики жгутика усиков, начиная с 4-го, почти вдвое длиннее своей ширины, светло-красновато-желтые, несколько затемненные сверху (у типичной формы эти членики приблизительно в полтора раза длиннее своей ширины, темнее). Передние бедра на вершине и членики посередине с желтоватым пятном. Внутренний край задней голени на дистальном конце сильно выемчатый, образуя симметричное округло выдающееся образование, посередине которого расположена передняя шпора.

Р. Кульке, Нижне-Тамбовское, Хабаровский край, 28 VII 1911, 1 ♂ (В. Солдатов); Виноградовка, Приморский край, 28 VII 1929, 1 ♂ (А. Кириченко).

4. **M. nigrita** Hed. Вид был описан по двум самцам из Закавказья: Джелал-Оглы и Мис-Хана (Hedicke, 1938). Новые местонахождения: Краснодарский край — Лазаревское, на цветах Lysimachia (В. Рудольф); Грузинская республика — Теберда (Е. Аренс). Всего 3 ♀.

Вид очень близок к *M. fulvipes* и, возможно, представляет собой меланизованный подвид последнего.

5. **M. frivaldskyi** Mocs. Описан из Венгрии (Mocsáry, 1878), откуда известен из ряда мест; известен также из Югославии и Чехословакии. Новые местонахождения: Крым — Терке, Яйла (колл. Н. Кокуева); Актюбинская обл. — Берчогур, Мугоджары (Н. Андросов); Акмолинская обл. — близ Спасского, р. Муялды (М. Балыклейский); Красноярский край — Красноярск (Л. Коссаковский). Всего 4 ♀.

Ареал приобретает определенные широтные очертания, и восточные связи вида становятся очевидными. Обычно посещают цветки вербейника (Graeffe, 1902).

6. **M. hedini** Alfk. Описан по одной самке без точного местонахождения из с.-з. Сычуани (Alfken, 1936).

♂. Длина 10 мм. Голова (рис. 1, *а*) заметно у́же туловища, едва длиннее своей ширины, округлая, плоская. Глаза узкие, втрое длиннее своей ширины; внутренний край округлый, слабо выемчатый в верхней половине. Виски равны половине ширины глаз. Глазки большие, расположенные очень широким треугольником. Мандибулы длинные и тонкие, 2-зубые, нижний зубец более длинный. Верхняя губа широкая и короткая. Нижнечелюстные щупики 6-члениковые, довольно длинные, членики почти равны друг другу. Нижнегубные щупики 4-члениковые, едва короче нижнечелюстных, членики заметно утончаются к вершине, почти равной длины. Наличник слабо выпуклый, трапециевидный, с прямым передним краем, заметно шире своей длины. Налобник почти квадратный. Киль между основанием усиков короткий, не сильно приподнятый, острый. Усики длинные, доходящие до щитика; рукоять почти прямая, толстая; 2-й членик жгутика почти равный своей ширине на вершине, 3-й втрое короче своей ширины, 4—11-й почти вдвое длиннее своей ширины, последний — более чем вдвое. Переднеспинка заметно выпуклая; боковые лопасти большие. Среднеспинка слабо выпуклая. Парапсиды и нотаули довольно длинные, тонкие, заметные; срединная борозда едва заметная. Щитик большой, слабо выпуклый, заднеспинка вдвое короче щитика. Горизонтальная часть промежуточного сегмента неясно отграниченная, сильно наклонная. Первый членик средней лапки (рис. 1, *б*) расширенный, плоский, втрое длиннее своей ширины, округлый на свободной вершине, 2—4-й тонкие, вытянутые, значительно длиннее соответствующих члеников других лапок. Задние бедра (рис. 1, *в*) сильно утолщенные, плоские снизу; задние голени сильно округло расширенные, заметно суженные на вершине, уплощенные, заметно вдавленные снизу посередине; 1-й членик задней лапки широкий, угловатый, плоский, едва выпуклый на внешней стороне, приблизительно в 1½ раза длиннее своей наибольшей ширины. Пигидий тергита 7-го широкий, неясно отграниченный. Стернит 6-й (рис. 2, *а*) посередине переднего края вытянут в длинную острую вершину. Стернит 7-й (рис. 2, *в*, *г*) с довольно длинными и узкими базальными лопастями; вершинная часть тергита почти прямоугольная, едва шире своей длины, сильно хитинизированная и почти обособленная от базальных лопастей, на базальных углах вытянутая в острые пальцеобразные лопасти; вершинный край широкий, неглубоко угловатовыемчатый и утолщенный; боковые лопасти сложного строения, включающие округлые пластинки, расположенные почти перпендикулярно к плоскости стернита и несущие щетку из густых, довольно коротких волосков, а вершинные ресницы из более длинных и толстых волосков. Стернит 8-й (рис. 2, *б*) длинный, с прямоугольным основанием, небольшими базальными лопастями и узкой, длинной сложной вершиной,

частью несколько оттянутой книзу и несущей на свободных концах овальные лопасти, покрытые короткими волосками. Гонобаза копулятивного органа

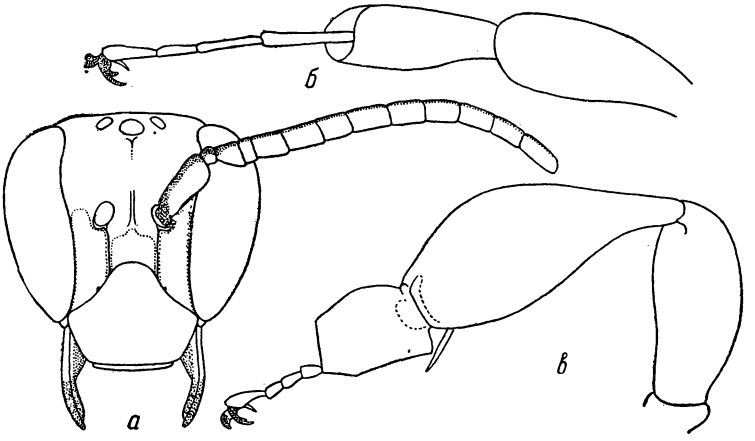

Рис. 1. *Macropis hedini* Alfk. ♂.

а — голова спереди; *б* — членики лапки средней ноги; *в* — бедро, голень и членики лапки задней ноги.

(рис. 2, *д*) широкая, равная приблизительно половине длины гонококсита, образующая полукруглую сплюснутую дорзовентральную чашу, глубоко рассеченную узким

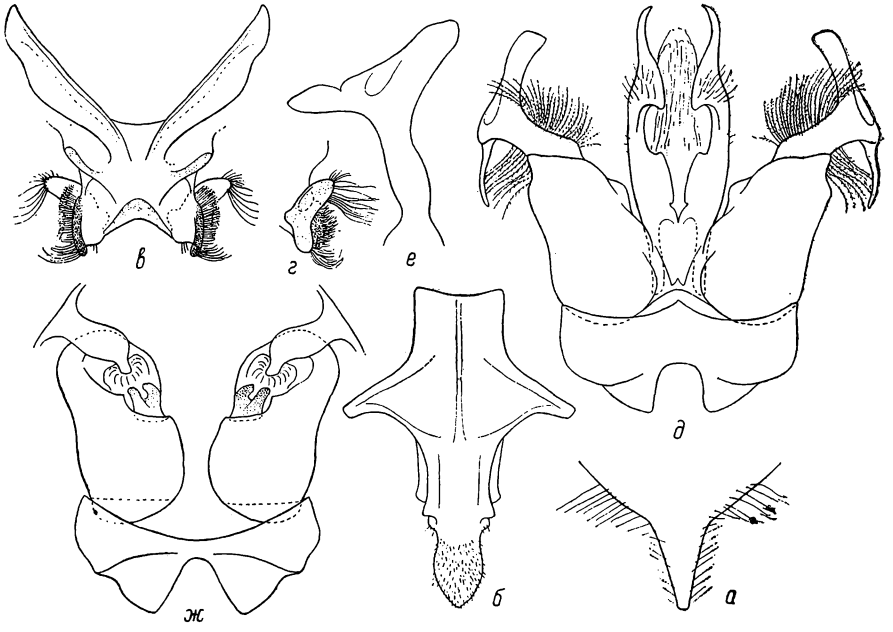

Рис. 2. *Macropis hedini* Alfk. ♂.

а — стернит 6-й; *б* — стернит 8-й; *в* — стернит 7-й; *г* — концевые лопасти стернита 7-го, вид сбоку; *д* — копулятивный орган, дорзально; *е* — гоностиль, вид сбоку; *ж* — гонобаза, гонококситы и волселлы копулятивного органа, вентрально.

фораменом. Гонококситы довольно узкие, почти вдвое длиннее своей ширины дорзально и почти равны ей вентрально, с едва заметными латеральными лопастями и широкоокруглой вершиной, оттянутой дорзально в небольшой выступ. Гоностили боль-

шие, утолщенные, довольно узкие в основной половине, где они несут по краям ресницы из длинных перистых волосков; вершинная часть гоностилей сильно неправильно треугольно расширена, широко округловыемчата по дистальному краю, а в его нижней части к тому же несет небольшой узловатый вырез (рис. 2, *е*). Волселлы (рис. 2, *ж*) довольно большие, округлодвухветвистые, слитые в основании друг с другом, сильно хитинизованные. Сагитты (рис. 2, *д*) узкие и длинные, овальновыемчатые дорзально посередине, с узкой длинной, слегка S-образно изогнутой острой вершинной частью, более широкое основание которой несет пятно из редких и довольно длинных волосков; базальные лопасти довольно короткие и тонкие.

Черный. Желтые: верхняя губа, основная половина мандибул, наличник, налобник, боковые части лица до основания усиков, внешняя сторона рукояти усика, 1-го и 2-го члеников жгутика, почти полностью бедра, членики и лапки передних и средних ног, небольшое пятно на вершине бедра, полосы по переднему краю голеней и передней половине 1-го членика лапок задних ног. Шпоры также светло-желтые. Светло-красноватые: жгутик усика, снизу, начиная с 3-го членика, часть ног всех трех пар, а также широкие вершинные перевязи и боковые части тергитов 1—5-го и частично стерниты. Крылья слабо желтоватые, равномерно покрытые очень короткими волосками; жилки красновато-коричневые, субкоста более темная.

Блестящий. Наличник, налобник и боковые части лица в очень редких и нежных точках, промежутки между которыми равны нескольким их диаметрам. Пунктировка лба и темени более грубая и густая, промежутки между точками иногда менее их диаметра; около глазков большие непунктированные, сильно блестящие участки. Среднеспинка, щитик, заднеспинка и частично горизонтальная часть промежуточного сегмента довольно грубо и густо пунктированные, промежутки между точками равны ½—2 их диаметрам. Бока туловища сильно блестящие в редких и нежных волосконесущих точках. Тергиты в базальных половинах густо и равномерно пунктированы, промежутки между точками равны ½—1 их диаметрам; пунктировка вершинных частей более редкая, особенно на более светлых вершинных перевязях; пунктировка стернитов редкая и очень неравномерная, основные части нежно шагренированные, посередине 2-го и 3-го стернитов блестящие. Пунктировка ног слабая, редкая.

Лоб, темя, туловище и вертикальная часть тергита 1-го в довольно густых и длинных серовато-желтых волосках, более коротких и прилегающих на тергите 2-м и ногах, где они все же заметно длиннее и образуют длинные бахромки на голенях и первых члениках лапок частично из седых волосков. Волоски тергитов 3—6-го черные, очень короткие и густые; волоски вершинных перевязей серебристо-желтоватые. Вершина задних голеней внутри с бахромкой из густых и длинных серебристых волосков; волоски внутренней стороны 1-го членика задней лапки светло-золотистые.

Хребет Тяньмушань, пров. Чжэцзян, Китай, 31 V 1937 (О. Пиль), 1 ♂ в коллекции Института энтомологии Академии наук Китая.

Описанный самец достаточно близок по местонахождению к сычуанской самке, едва крупнее ее и, как она, характеризуется светлыми желтоватыми и красноватыми ногами, частично первыми тергитами, общим характером пунктировки и т. д.

По строению копулятивного органа *M. hedini* является типичной *Macropis*, по величине и общему облику напоминая *M.* (*Paramacropis*) *ussuriana*, резко отличаясь, однако, строением копулятивного органа, стернита 8-го, 1-го членика задней лапки и многими другими признаками. Описанный самец сближается также с уссурийским видом отношением длины кубито-ваннальной жилки (cu-v) к длине отрезка медиально-кубитальной жилки (M+Cu), которое у этих видов равно 1 : 3, у всех остальных палеарктических видов 1 : 2—2.5.

7. **M. tibialis** Yasumatsu et Hirashima. Описан из Японии, отмечен на цветках Reynoutria и Aster (Yasumatsu a. Hirashima, 1956).

8. **M. (Paramacropis) ussuriana** (Popov). Вид был описан по 1 ♂ из Супутинского заповедника (Popov, 1936). Новые материалы. Уссурийский край: бухта Золотой Рог близ Владивостока (Б. Рыдзевский и В. Кузнецов), Виноградовка (А. Дьяконов и Н. Филипьев). Всего 4 ♂.

Следовательно, в Палеарктике виды *Macropis* занимают огромный ареал от южной Англии и южной Скандинавии на западе до Амурской области, Уссури и Японии на востоке и на юг до Пиренеев, северной Италии, Балкан, Крыма, Закавказья, северного Казахстана и среднего Китая. В Неарктике виды этого рода распространены на севере от Вашингтона, Монтаны, Северной Дакоты до Онтарио, Квебека, Мэна, Новой Шотландии и на юге от Колорадо и Канзаса до Виргинии, Северной Каролины. Род приурочен к зоне южной тайги, лиственных лесов, лесостепи и, частично, степи. Виды *Macropis* связаны с более мезофильными стациями — лесными, луговыми, берегами ручьев, рек, озер. И как бы ни были разнообразны эти стации, для них обязательно присутствие вер-

бейника, хотя далеко не везде, где встречается вербейник, встречаются *Macropis*.

Во многих частях ареала *Macropis* — широко распространенные и обычные насекомые. Это отмечено для некоторых районов южной Англии (Phipps, 1948), Германии (Buddberg, 1895; Müller, 1944; Friese, 1949), Швейцарии (Frey-Gessener, 1899—1912), южной Финляндии (Forsius u. Nordström, 1921), Прибалтики (Alfken, 1912), Ленинградской (Morawitz, 1870) и Западно-Казахстанской областей (Попов, 1952, 1954, 1956б).

Гнездование в земле, обычно невдалеке от кормовых растений (Bouwmann, 1921; Malyshev, 1929; Phipps, 1948). Гнезда *M. fulvipes* отмечались: в Курской области — в лесной лощине, заросшей, Lysimachia, Geum, Fragaria, Scrophularia, мхом и другими растениями, в откосе почвы тенистой канавы вспаханного поля; в Киевской области — на безлесных террасах Днепра (Кришталь, 1956); в Англии — на склоне, покрытом мхом у небольшого ручья, и т. д.

M. fulvipes — колониальна; колонии небольшие, не более 6 гнезд, однако предполагается, что эти колонии могут быть и бóльшими (Malyshev, 1929). Входное отверстие на небольшом холмике выброшенной земли. Отверстие несет часто следы желтой пыльцы, оседающей на стенках при прохождении нагруженной пчелы. Ход вначале почти горизонтальный, затем отклоняется вниз иногда вертикально. Гнездо неглубокое, линейноветвистого типа. В каждом ходе две ячейки, разделенные массивной пробкой. Количество ячеек невелико, но точно не установлено. Ячейки несут восковую смазку. Хлебец продолговатый, лежащий в расширенной части ячейки. Яйцо откладывается сверху на хлебец. Морфология личинок не исследована. Полновозрастная личинка несет характерные выросты и образует плотный кокон по форме полости. Зимует личинка; окукление в начале лета. Продолжительность фазы куколки — три недели.

Гнездование *M. labiata*, по-видимому, сходно с гнездованием предыдущего вида. Количество ячеек в гнезде, по-видимому, невелико. Установлено, что личинка появляется из яйца на третий день.

Лётный период *Macropis* непродолжителен и обычно не превышает 1½ месяцев и, по-видимому, сходен и одновременен у всех палеарктических видов. *M. labiata* в Англии и Германии летает с конца июня по август, иногда самцы регистрировались в начале сентября. Южнее, в Швейцарии, южной Франции, в Киевской области, вид отмечался в середине июня, а на юге Франции даже частично в мае. *M. fulvipes* летает в июле—августе, в южных частях ареала иногда в половине июня; subsp. *amurensis* nov. также отмечен во второй половине июля. Лёт *M. nigrita* и японских видов также в июле—августе. *M. frivaldskyi* регистрировалась в половине июня—июле. Самец *M. hedini* пойман в конце мая и, наконец, *M. ussuriana* в июле.

Macropis протерандричны, самцы вылетают раньше самок. Так, в Бердицино Ярославской обл., судя по сборам А. Яковлева в 1907 г., и в Поповке Ленинградской области в 1901 г., судя по сборам Л. Вольмана, разница составляла 7 дней. При изучении фауны пчелиных Январцева Западно-Казахстанской обл. разницы в появлении полов обнаружить не удалось, но зато продолжительность лётного периода была различной. В 1949 г. самцы отмечались на цветках вербейника с 23 по 28 VII (5 ♂), самки — с 21 VII по 15 VIII (108 ♀), а самки, несущие пыльцу, — с 27 VII по 15 VIII (96 ♀). В 1950 г. самцы отмечались на вербейнике вместе с самками весь период лёта — с 11 VII по 15 VIII (68 ♂, 433 ♀), а самки с пыльцой — с 17 VII по 15 VIII (367 ♀).

Связь видов *Macropis* с цветками вербейника очевидна. Широко распространенное в специальной литературе положение об олиготрофизме

видов *Macropis* справедливо (Alfken, 1935). Оно подтверждается более точным изучением распределения локальной фауны пчелиных по цветковой растительности. Так, в Январцеве из общего числа 544 собранных самок *M. labiata* только 3 самки без пыльцы были пойманы на цветках Rubus caesius, а все остальные, в том числе 463 ♀ с пыльцой, — на цветках вербейника.

Однако *M. labiata* и *M. fulvipes* посещают и многие другие растения. В табл. 1 сведены воедино все соответствующие доступные автору литературные сведения. Как ни подходить критически ко многим из них, не имеющим точного указания на характер посещения растения и пол пчелиного, можно считать бесспорно доказанным, что виды *Macropis* собирают иногда пыльцу с цветков Caryophyllaceae, Leguminosae, Convolvulaceae, Labiatae, Scrophulariaceae и Compositae. Следует также отметить обилие указаний на посещение цветков Rosaceae и Lythraceae. При этом не следует забывать о неравноценности сведенного в табл. 1 материала. При указании на посещение того или иного вида цветковых наблюдатель регистрирует обычно единичное посещение, при указании на посещение цветков вербейника — массовую приуроченность опылителя.

Особенности поведения *Macropis* на цветках вербейника подчеркивают характер связей с этим растением. Хотя самцы ради питания посещают цветки многих видов растений, наиболее часто и постоянно они посещают цветки вербейника, обычно летают вокруг них, садятся на них и поджидают самок. При этом самцы часто не питаются нектаром. Было показано (Kullenberg, 1956), что самцы возбуждаются запахом, оставленным на цветках самками; было выяснено, что этот запах сохраняется на цветках и на следующий день после посещения. Еще чаще самцы стремительно летают вокруг растений в поисках самок. Кулленберг высказал также предположение, что цветки вербейника выделяют специальный запах, привлекающий самцов *Macropis*. Биологическое, эволюционное значение этого приспособления сложно, но возникновение его теоретически допустимо и было бы в известной мере аналогично приспособлениям орхидного Ophrys к привлечению самцов перепончатокрылых — опылителей этого растения. Подобные приспособления свидетельствовали бы о давних и изначальных связях опылителя и растения. Однако опыты Кулленберга не дали ясного результата. Что же касается запаха, выделяемого самками, то он наиболее точно имитируется смесью indecalactone + farnesol.

Самки при посещении цветков вербейника ведут себя своеобразно. Пчела, обследуя цветки, подлетает каждый раз к цветку, а не переползает с цветка на цветок. Посещаются и не совсем открытые и даже едва открытые цветки. В подобных случаях пчела прежде всего натыкается на пестик. Только в совершенно открытые, более старые цветки пчела залезает всеми ножками, включая заднюю пару. Наблюдая за такой пчелой, нельзя отрешиться от впечатления, что насекомому «очень неудобно» (Попов, 1956). Но, как правило, почти всегда пчела, залезая в цветок и собирая там пыльцу и нектар, держит задние ноги поднятыми кверху, над цветком. Это уже отмечалось рядом авторов (Friese, 1949; Lieftinck, 1957), причем Лифтинк считает, что манера поднимать задние ножки над цветком служит самке для привлечения самца. Черные волоски первого членика задней лапки хорошо контрастируют с серебристо-белыми волосками голеней и хорошо заметны. Предполагалось также, что пчела, выставляющая ножки над цветком, не собирает пыльцы, а лишь высасывает нектар.

Вообще пчела несколько велика для цветка Lysimachia vulgaris и, посещая его, обычно покрывает его полностью, упираясь головой в один из лепестков, а концом брюшка — в противоположные. Таким образом,

Таблица 1

Мелиттофильные растения, посещаемые *Macropis labiata* (F.) и *M. fulvipes* (F.)[1]

Растение	*M. labiata* (F.)	*M. fulvipes* (F.)	Пол насекомого и характер посещения	Место наблюдения	Автор
1	2	3	4	5	6
Salicaceae					
Salix caprea L. . .	—	×	—	Смоленская обл.	Зубарев (1935).
Caryophyllaceae					
Malachium aquaticum L.	—	×	Пыльца	Курская обл.	Malyshev (1929).
	×	—	♀	Киевская обл.	Лебедев (1933).
Stellaria graminea L.	—	×	♀	Киевская обл.	Лебедев (1933).
Ranunculaceae					
Ranunculus sp. . .	—	×	♂	Могилевская обл.	Арнольд (1902).
Rosaceae					
Rubus sp.	×	—	—	ю.-з. Франция.	Pérez (1890).
	×	—	—	Германия.	Friese (1922—1923), Blüthgen (1925).
	—	×	—	Бельгия.	Crévecoeur et Maréchal (1937).
Rubus caesius L. . .	—	×	—	Германия.	Schenck (1859).
	×	—	♀	Западно-Казахстанская обл.	Попов (1956).
Rubus plicatus W. et N.	×	×	—	Германия.	Rapp (1938).
Rubus fruticosus L.	×	—	♂	Германия.	H. Müller (1873), Loew (1890).
	×	—	♀♂	Германия.	Alfken (1891), E. Stoeckhert (1933), F. K. Stoeckhert (1933).
Rubus idaeus L. . .	—	×	♀	Московская обл.	Е. Миллер (оригинальные наблюдения).
Spiraea sp.	×	—	—	Швейцария.	Frey-Gessener (1912).
Leguminosae					
Melilotus albus Desr.	×	—	♀	Германия.	Loew (1890).
Lotus uliginosus Schkuhr.	—	×	—	Бельгия.	Crévecoeur et Marèchal (1935).
Lathyrus pratensis L.	—	×	—	Бельгия.	Crévecoeur et Marèchal (1935).
Vicia cracca L. . .	×	—	Пыльца и нектар	Швеция.	Kullenberg (1956).
Geraniaceae					
Geranium palustre L.	×	—	♂	Германия.	H. Müller (1944).
	—	×		Могилевская обл.	Арнольд (1902).

[1] Авторы, упоминаемые в таблицах, в списке литературы не приводятся.

Таблица 1 *(продолжение)*

Растение	*M. labiata* (F.)	*M. fulvipes* (F.)	Пол насекомого и характер посещения	Место наблюдения	Автор
1	2	3	4	5	6
Geranium pratense L.	×	—	♂	Могилевская обл.	Арнольд (1902).
	×	—	♀♂	Московская обл.	Е. Миллер (оригинальные наблюдения).
R h a m n a c e a e					
Rhamnus frangula L.	×	—	♂	Германия.	H. Müller (1873).
	—	×	—	Германия.	E. Stoeckhert (1933), F. K. Stoeckhert (1933), Rapp (1938).
M a l v a c e a e					
Malva moschata L. .	—	×	—	Бельгия.	Crévecoeur et Marèchal (1935).
L y t h r a c e a e					
Lythrum salicaria L.	×	×	—	Германия.	Wustnei (1899), Buddeberg (1895), Friese (1922—1923), E. Stoeckhert (1933), F. K. Stoeckhert (1933), Rapp (1938), H. Müller (1944).
Lythrum sp.	—	×	—	Германия.	Friese (1922—1923).
O n a g r a c e a e					
Chamaenerium angustifolium L. . . .	×	×	♀♂	Германия.	Alfken (188)9, Baer (1904).
U m b e l l i f e r a e					
Angelica silvestris L.	×	—	♀	Германия.	H. Müller (1944).
Heracleum sp. . . .	×	—	♂	Германия.	Friese (1922—1923).
Oenanthe fistulosa L.	×	—	♂	Германия.	H. Müller (1873).
P r i m u l a c e a e					
Lysimachia sp. . . .	×	—	—	ю.-з. Франция, Грузия.	Pérez (1890), Morawitz (1879).
Lysimachia vulgaris L.	×	—	—	Англия.	Phipps (1943), Varrow (1954).
				Франция.	De Gaulle (1908).
	×	×	♀♂	Бельгия.	Crèvecoeur et Maréchal (1931, 1932, 1935, 1937, 1944).
	×	—	♀♂	Голландия.	Ritsema (1881), Bouwman (1921), Lieftinck (1957).
	×	—	♀♂	Германия.	H. Müller (1873), Friese (1893), Buddeberg (1895), Höppner (1900, 1901), Baer (1904), M. Müller (1918), Blüthgen (1925), E. Stoe-

Таблица 1 (*продолжение*)

Растение	*M. labiata* (F.)	*M. fulvipes* (F.)	Пол насекомого и характер посещения	Место наблюдения	Автор
1	2	3	4	5	6
Lysimachia vulgaris L.	×	—	♀♂	Германия.	ckhert (1933), F. K. Stoeckhert (1933), Alfken (1935, 1939), Rapp (1938), Friese (1941, 1949), H. Müller (1944).
	×	×	—	Дания.	Jörgensen (1921).
	×	—	—	Швеция.	Lundblad (1954), Kullenberg (1956).
	×	—	—	Швейцария.	Frey-Gessener (1912).
	—	×	—	Чехословакия.	Snoflak (1944).
	×	—	—	Италия (Триест).	Graeffe (1902).
	×	—	—	Венгрия.	Friese (1893).
	×	—	—	Калининградская обл.	Alfken (1912).
	×	×	—	Могилевская обл.	Арнольд (1902).
	×	—	♀♂	Ленинградская обл.	Morawitz (1870).
	—	×	♀♂	Московская обл.	Е. Миллер (оригинальные наблюдения).
	×	—	♀♂	Западно-Казахстанская обл.	Попов (1952, 1954, 1956).
Lysimachia numullaria L.	—	×	—	Бельгия.	Crèvecoeur et Maréchal (1935).
	×	×	♀♂	Киевская обл.	Лебедев (1933).
				Курская обл.	Malyshev (1929).
Lysimachia punctata L. (cult.)	—	×	—	Бельгия.	Crèvecoeur et Maréchal (1937).
Convolvulaceae					
Calystegia sepium L.	×	—	Пыльца и нектар	Швеция.	Kullenberg (1956).
Boraginaceae					
Myosotis sp.	—	×	—	Бельгия.	Crèvecoeur et Maréchal (1937).
Labiatae					
	×	—	Пыльца и нектар	Швеция.	Kullenberg (1956).
Mentha sp.	×	—	—	Бельгия.	Crèvecoeur et Maréchal (1937).
	—	×	♂	Могилевская обл.	Арнольд (1902).
Phlomis tuberosa L.	×	—	—	Кокчетавская обл.	Попов (1934).
Lycopus europaeus L.	×	—	—	Англия.	Phipps (1948).
	×	—	—	Дания.	Jörgensen (1921).
	×	×	—	Германия.	E. Stoeckhert (1933), F. K. Stoeckhert (1933), Rapp (1938).
	×	—	♂	Киевская обл.	Лебедев (1933).
Thymus serpyllum L.	×	—	♀	Киевская обл.	Лебедев (1933).

Таблица 1 (*продолжение*)

Растение	*M. labiata* (F.)	*M. fulvipes* (F.)	Пол насекомого и характер посещения	Место наблюдения	Автор
1	2	3	4	5	6
Scrophulariaceae					
Veronica sp.	—	×	♂	Киевская обл.	Лебедев (1933).
Veronica longifolia L.	×	—	♀♂	Литва.	Adolph (1934).
Veronica spicata L.	×	—		Кокчетавская обл.	Попов (1934).
Scrophularia nodosa L.	—	×	Пыльца	Курская обл.	Malyshev (1929).
Dipsacaceae					
Knautia arvensis L.	×	—	—	Германия.	Loew (1890).
Cucurbitaceae					
Bryonia alba L. . .	×	×	—	Дания.	Jörgensen (1921).
Compositae					
Aster sp.	×	—	Пыльца и нектар	Швеция.	Kullenberg (1956).
Solidago sp.	×	—	—	Швейцария.	Frey-Gessener (1 912).
			Пыльца и нектар	Швеция.	Kullenberg (1956).
Inula britannica L.	×	—	♂	Западно-Казахстанская обл.	Попов (1956).
Matricaria inodora L.	×	—	♂	Германия.	H. Müller (1 944).
	×	—	♀♂	Германия.	H. Müller (1873), Buddeberg (1895), Baer (1904), E. Stoeckhert (1933), F. K. Stoeckhert (1933), Rapp (1938), H. Müller (1944).
Cirsium arvense Scop.	×	×	—	Дания.	Jörgensen, (1921).
			♂	Могилевская губ.	Арнольд (1902).
Cirsium palustre Scop.	×	—	—	Германия.	H. Müller (1944).
Cirsium sp.	×	—	—	ю.-з. Франция.	Pérez (1890).
Leontodon autumnalis L.	—	×	♀♂	Германия, Литва.	Friese (1922—1923), Adolph (1934).
Picris hieracioides L.	×	—	—	Германия.	Schenck (1859).
Cichorium sp. . . .	—	×	♂	Московская обл.	Е. Миллер (оригинальные наблюдения).
Alismaceae					
Alisma plantago aquatica L. . . .	—	×	♀	Германия.	Höppner (1900).
	×	—	♂	Западно-Казахстанская обл.	Попов (1956).
Alisma sp.	×	—	—	ю.-з. Франция.	Pérez (1890).
Sagittaria sagittifolia L.	×	—	♀	Германия.	H. Müller (1944).

пчела обязательно покрывает собой пестик и все тычинки цветка, получив на низ тела новую порцию пыльцы и посадив, в свою очередь, на рыльце порцию пыльцы с ранее посещенного цветка.

Пыльца обычно покрывает все лапки, особенно коксы передних ног, грудь, нижнюю поверхность брюшка, причем пыльца здесь локализуется на концевых бахромках стернитов. Пыльца активно счищается на задние голени и первый членик лапки. Подобный способ транспортировки пыльцы характерен для мелиттид (Friese, 1949). При таком способе транспортировки пыльцы и недостаточной величине цветка очевидно, что собранная пыльца будет лучше сохраняться (при последующем посещении цветков) на вытянутых задних ножках, выставляющихся над цветком.

Итак, все неарктические виды *Macropis* посещают цветки вербейника. Это же известно для палеарктических *M. labiata*, *M. dimidiata*, *M. fulvipes*, *M. nigrita*, *M. frivaldskyi* и, очевидно, будет известно и для других видов. Присутствие вербейника является необходимым условием мест гнездования, его цветение — условием появления пчелиного. Несмотря на посещение двумя палеарктическими видами многих видов растений, специальная приуроченность к вербейнику очевидна. Ряд особенностей в поведении самцов и самок на цветках вербейника подтверждают это. Можно считать доказанным, что связи с вербейником у *Macropis* носят родовой характер, являются давними связями и, вероятно, восходят к моменту становления рода. Справедливо ли это и для рода Lysimachia?

III

Род Lysimachia включает свыше 160 видов, распространенных по всем материкам (Ray, 1956). Представители рода найдены почти по всей умеренной и субтропической зонах Земли и в горных районах тропиков. Секцию Naumburgia советские ботаники рассматривают как самостоятельный род, поэтому в дальнейшем распространение его не учитывается. Ареал Lysimachia охватывает всю Северную Америку к югу приблизительно от 60° с. ш., Центральную Америку, горную западную часть Южной Америки, почти до южной ее оконечности. В Старом Свете северная граница тянется через северную часть Скандинавии, Финляндии и далее на восток значительно севернее 60° с. ш. Южная граница проходит через Алжир, Переднюю Азию, затем, по-видимому, обходя Аравию, тянется через западную границу горной зоны восточной Африки на юг до Капской провинции. Восточнее она захватывает Мадагаскар, о-в Маврикия, Цейлон, Индонезию, юго-восточную Австралию, многие острова западной части Тихого океана, а также Гавайские о-ва.

Эволюция рода была очень сложной. Род включает несколько подродов и около 20 секций. Центром современного разнообразия обширного подрода Lysimachia являются восточная Индия, северная Бирма, южный Китай. Большинство секций подрода представлено здесь или имеет ощутимые связи с этим районом. Секция Apodanthera представлена в тропиках Цейлона, Явы, Суматры, Филиппинских островов, а также на Тайване, в Японии. Секция Lerouxia, хорошо представленная в Китае, известна также из европейской части СССР (Приднестровье), западной Европы и Алжира. Три широко разбросанные вида входят в секцию Lysimachia. Обычная L. vulgaris распространена от центрального и восточного Китая, Дунбея и Японии через всю Сибирь до Скандинавии, Великобритании и Испании; в пределах Средней Азии вид этот известен из Арало-Каспия, Прибалхашья, Сыр-Дарьинского округа, Памиро-Алая, Тянь-Шаня (Штейнберг, 1952). L. salicifolia эндемична для юго-восточной Австралии, в то время как L. fraseri распространена в Аппалачском районе северной Алабамы до Северной Каролины. На Дальнем Востоке и в восточной Сибири известен еще один вид подрода Lysimachia — L. davurica.

Кроме того, ряд видов этого подрода известен из восточной части Северной Америки. Виды подрода Numullaria широко распространены на востоке от Японии и северной Индии на юг до Борнео и Цейлона. В Европе, в том числе по всей европейской части СССР и по Предкавказью, этот подрод представлен видом L. nummularia, а в Малой Азии и южной Европе — L. punctata. Эти виды завезены случайно в восточную часть Соединенных Штатов и Канаду, и последний из них распространился до Тихоокеанского побережья. Подрод Selencia эндемичен для Северной Америки. Четыре вида подрода Theorυxis распространены в Мексике, Центральной и Южной Америке. Один из них эндемичен для центральной Мексики, второй — для Сиерра-Мадре в Гватемале, где растет на высоте 2400—3800 м, третий — для гор Эквадора, с высоты 3000—3800 м, четвертый известен из южного и центрального Чили, где произрастает иногда на уровне моря.

Центром видового разнообразия подрода Palladia являются Индия, Бирма и Китай. Пять из его секций распространены в северной Индии, Бирме, Индокитае, Китае (включая Дунбей), Японии, восточной Сибири. Другие секции имеют разорванные ареалы, например секция Lubinia: южная Япония, Гавайские о-ва, Новая Каледония, о-в Маврикия. Монотипическая секция Ephemerum эндемична для Пиренейского полуострова.

Во флоре СССР известно 11 видов вербейника. Вербейники широко распространены по всей европейской части, Кавказу, Закавказью, южной Сибири, Дальнему Востоку. В Средней Азии известны два вида: широко распространенная L. vulgaris, ареал которой был охарактеризован ранее, и L. dubia, распространенная на Памиро-Алае и в западном Тянь-Шане.

Места обитания этих видов различны, но почти все они тяготеют к более влажным стациям и заливным лугам, к берегам озер, рек, ручьям, осоко-гипновым болотам (L. davurica), сырым опушкам, сырым зарослям кустарников, лесным полянам, лесам. Однако некоторые виды могут обитать на сухих лугах, на сухих луговых склонах (L. clethroides) (Штейнберг, 1952). Почти все американские виды имеют тенденцию к гидрофилизму, но немногие виды приурочены к более мезофитным стациям. L. tonsa обитает только на сухих скалистых участках и в сухих лесах; в открытых лесах встречаются иногда и L. quadrifolia.

Эти краткие замечания достаточно обрисовывают ареал рода и ряд особенностей его эволюции, сопровождавшейся появлением самоопыляющихся форм и видов, возникновением гетеростилии и т. д. Все исследователи единодушны в утверждении, что центром современного подродового, секционного и видового разнообразия рода является юго-восточная Азия. Действительно, в мировой сводке Кнута (Knuth, 1905) приводится 110 видов (16 секций); 60 из них известны для Китая, в том числе 32 вида — для Юньнани.

Таким образом, современный ареал *Macropis* оказывается значительно меньшим, чем ареал вербейника. И именно в центре современного видового и секционного разнообразия Lysimachia — в юго-восточной Азии, а также по всей остальной тропической и субтропической частям ареала вербейника виды *Macropis* отсутствуют.

Автор имел возможность совместно с рядом китайских и советских энтомологов в течение сухих периодов 1955 и 1956 гг. исследовать фауну пчелиных в различных частях южной Юньнани. Были обследованы многие тысячи цветков вербейника, образующих крупные цветущие пятна в более влажных местах, по склонам холмов с остатками муссонного леса. Были найдены лишь единичные особи пчелиных *Hylaeus*, *Halictus* и *Apis florea* F.

В Январцеве Западно-Казахстанской области в 1949 и 1950 гг. состав пчелиных опылителей и посетителей цветов Lysimachia был таков: *Hylaeus*

1 ♀, 1 ♂, *Andrena* 2 ♂, *Halictus* 18 ♀ (17 п), 1 ♂, *Melitta* 1 ♂, *Macropis labiata* 544 ♀ (463 п), 75 ♂, *Megachile* 1 ♂, *Epeoloides coecutiens* Gir. 1 ♀. Кроме *Macropis*, здесь опылителем являлись также *Halictus*.

Можно допустить, что существует известное расхождение в сроках цветения вербейника и временем появления его опылителей в Юньнани, вызываемое задержкой начала периода дождей. Но тогда можно было бы предполагать, что в коллекциях Института энтомологии Китайской Академии наук или в других коллекциях пчелиных, которые имел возможность просмотреть автор в различных местах Китая, будут обнаружены экземпляры *Macropis*. Но не были обнаружены они и среди больших сборов пчелиных из Сычуани, проведенных китайскими энтомологами в 1955 г. До настоящего времени из пределов Китая (с его 60 видами вербейника!) известны только 1 ♀ и 1 ♂ рода *Macropis*, собранные в различных провинциях Китая через 7 лет и принадлежащие к одному и тому же виду (*M. hedini*).

Опылителями перекрестноопыляющихся видов вербейника в центральном и южном Китае и в большинстве других субтропических и тропических частях ареала вербейника должны быть другие роды пчелиных. Возможно, что среди них будут преобладать виды самого обширного и всесветно распространенного древнего рода пчелиных — *Halictus*.

Можно считать весьма вероятным, что для рода Lysimachia в целом пчелиные рода *Macropis* не являются основными, первоначальными или очень давними его опылителями. Появление вербейника и его начальная эволюция восходят к более раннему времени, чем становление рода *Macropis*. Анализируя остальные роды семейства Primulaceae, ботаники приходят к выводу, что вербейник является одним из наиболее примитивных (Ray, 1956) или даже самым примитивным и наиболее древним родом семейства (Вульф, 1944). По морфологии цветка род этот наиболее приближается к более примитивному тропическому семейству Myrsinaceae. Что касается древности семейства *Melittidae* и по крайней мере его подсемейств *Ctenoplectrinae* и *Macropidinae*, то оно оценивается как раннепалеогеновое (Попов, 1955).

То, к чему так привыкли европейские и североамериканские биологи и что определяет в современную эпоху само существование рода *Macropis*, — его облигатные связи с цветками вербейника, — для эволюции этого рода цветковых является лишь сравнительно недавним и местным эпизодом.

IV

Паразитирующие в гнездах видов *Macropis* пчелиные рода *Epeoloides* Gir. (*Viereckella* Swenk) образуют особую трибу семейства *Apidae* (в смысле Миченера), близкую к трибе *Protepeolini*. Эта последняя включает три рода: неотропический *Isepeolus*, сонорский *Protepeolus* и, возможно, неотропический *Leiopodus*; хозяева их не известны. По Миченеру (Michener, 1944), обе трибы — *Epeoloidini* и *Protepeolini* — являются производными предков трибы *Epeolini*, включающей голарктический род *Epeolus* (паразит *Colletes*), *Triepeolus* (паразит *Melissodes* и, возможно, других *Eucerini*), а также неотропических *Thalestria*, *Doeringiella*, *Trochocleptria* и других; Миченер считает трибу первично неотропической. Позднее Миченер (Michener, 1954) включил представителей триб *Osirini* и *Epeolini* в трибу *Nomadini*.

Миченер охарактеризовал трибу *Epeoloidini*, показал ее сходство и отличие от других близких триб. В числе признаков, характеризующих эту трибу, было упомянуто и строение копулятивных органов. Копулятивные органы и прилегающие к ним стерниты самца *Epeoloides coecutiens* очень характерны (рис. 3). Ряд весьма существенных особенностей

резко отличают их от копулятивных органов представителей триб *Epeolini* и *Protepeolini*. Эти особенности полностью исключают предположение о непосредственных филогенетических связях между этими трибами. Такова короткая и широкая форма тергита 8-го, хорошо развитая длинная гонобаза и, наконец, базальный соединительный склерит между левым и правым гонококситами — все три особенности, характерные для многих низших *Apidae*. Наоборот, характерная удлиненная форма тергитов 7-го и 8-го, сильно укороченная гонобаза, отдифференцированные гоностили (слитые с гонококситами или редуцированные у *Epeoloides*), отсутствие базального склерита между гонококситами — все это свиде-

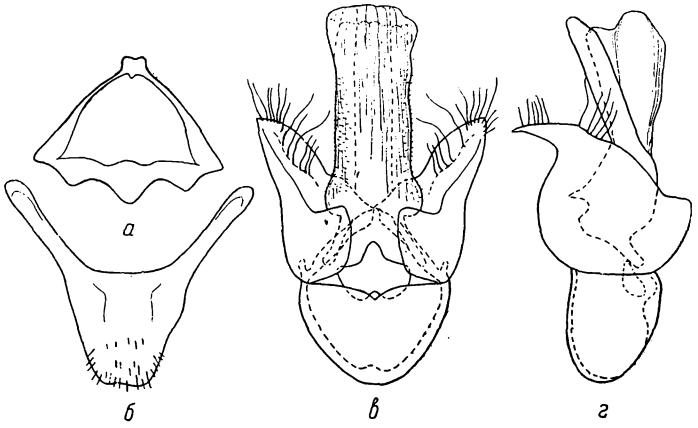

Рис. 3. *Epeoloides coecutiens* (F.) ♂.
а — стернит 8-й; *б* — стернит 7-й; *в* — копулятивный орган, дорзально; *г* — копулятивный орган, вид сбоку.

тельствует о том, что более специализированные по ряду признаков *Epeolus* ни коим образом не могли быть особенно близки к родоначальникам трибы *Epeoloidini*.

Известно только три вида *Epeoloides*: *E. obscura* (Swenk.) из Небраски, *E. pilosola* (Cress.) из северо-восточных штатов Северной Америки до Висконсина и Северной Дакоты (Linsley, 1951) и палеарктический *E. coecutiens* (F.), распространенный в западной Европе от Франции, Голландии, северной Германии, Финляндии до Швейцарии, Тироля, Югославии, Чехословакии, Польши. В пределах СССР этот вид был известен из Калининградской области (Alfken, 1912), Прибалтики (Adolph, 1934), областей Ленинградской (Morawitz, 1870; Баровский, 1929; Aubert, 1954), Минской (Radoszkowski, 1868, 1872), Станиславской (Kuntze i Noskiewicz, 1938), Львовской (Noskiewicz, 1922), Полтавской и Курской (Лебедев, 1933), из Татарской республики (Eversmann, 1852; Radoszkowski, 1872), Западно-Казахстанской области (Попов, 1952, 1954).

Новые материалы: Новгородская обл. — д. Ужин Валдайского р-на (Е. Кузнецова); Ярославская обл. — Бердицино (А. Яковлев); Орловская обл. — Репешки (Михалева); Хмельницкая обл. — окр. Каменец-Подольска (И. Якубовский); Николаевская обл. — Корсунский монастырь (С. Медведев); Харьковская обл. — Харьков и Куряж (коллекция Ф. Моравица; В. Ярошевский); Луганская обл. — Луганск (В. Талицкий); Дагестанская республика — Дербент (Г. Христоф). Всего 4 ♀, 7 ♂.

Таким образом, ареал рода, как он известен в настоящее время, ограничен восточной частью Неарктической области и западной частью Палеарктической. В Палеарктике вид едва проникает за Урал и даже в пределах этой части, так же как и Неарктике, не покрывает полностью ареала

хозяина. Особый интерес представляет большая восточная часть ареала хозяина, свободная от паразита.

Представители рода очень редки. За *E. coecutiens* установилась даже репутация самой редкой пчелы в Европе; почти все ее местонахождения известны наперечет (Aubert, 1954), и численность паразита всегда низка. Так, в Январцеве Западно-Казахстанской области за два года было собрано только 2 ♀ этого вида или 0.3% от численности хозяина.

Время лёта *E. coecutiens*, естественно, совпадает со временем лёта его хозяев (*M. labiata* и *M. fulvipes*). Вид отмечался в западной Европе преимущественно в июле, реже в августе, в СССР — в июле и в августе, а в южных частях ареала (Хмельницкая, Харьковская, Луганская и Западно-Казахстанская области) — со второй половины июня.

E. coecutiens отмечался на цветках ряда растений. Все известные автору сведения суммированы в табл. 2. Наиболее часто посещаемым растением называется не вербейник, к опылению цветков которого приурочен хозяин, а дербенник (Lythrum), на котором этот вид встречается «почти всегда» (Friese, 1893) или «так же часто» (Friese, 1922—1923), как на вербейнике. На цвстках дербенника он и регистрировался наибольшим количеством наблюдателей.

Это различие в приуроченности посещения разных видов цветков олиготрофным пчелиным и его монозоидным паразитом отмечалось уже ранее (например, Bischoff, 1927). Здесь следует остановиться на возможном эволюционном значении этого. Для паразитического пчелиного, развивающегося в преимагинальных фазах на запасах пищи в гнезде хозяина, собранных на цветках Lysimachia, эта приуроченность к цветкам Lythrum может свидетельствовать о более ранних исторических связях с другими гнездостроящими пчелиными, собирающими пыльцу цветков Lythraceae.

Семейство Lythraceae широко распространено в субтропиках и тропиках и насчитывает около 450 видов. Особо богато и разнообразно это семейство представлено в Южной Америке, где, как уже отмечалось, богато представлены и ближайшие к *Epeoloidini* трибы паразитических пчелиных. Опылители европейского Lythrum salicaria и североамериканского L. alatum разнообразны, хотя и плохо изучены, но среди них значительное место занимают виды трибы *Eucerini*, опять-таки наиболее богато и разнообразно представленные в Южной Америке и частично являющиеся хозяевами соседних с трибой *Epeoloidini* триб паразитических пчелиных, достаточно близких к *Eucerini* филогенетически.

Не может ли все это свидетельствовать о том, что более ранними хозяевами предков *Epeoloides* были виды более близких к ним филогенетически родов *Eucerini*, связанных с пыльцой Lythraceae? Не объясняется ли отчасти крайняя редкость *Epeoloides* тем, что они могут развиваться в гнездах только тех *Macropis*, которые хотя бы частично собирают пыльцу с цветов дербенника?

Во всяком случае бесспорно, что триба *Epeoloidini*, единственный специфический паразит семейства *Melittidae*, не является процветающей трибой, не является первоначальным паразитом *Macropis* и в противоположность своим хозяевам имеет неотропические корни. Появление *Epeoloides* в Палеарктической области — явление более позднее. Возможно, этим и объясняется отсутствие этого рода в восточной части палеарктического ареала *Macropis*. Как известно, Lythrum salicaria распространен на восток до Сахалина и устья Янцзы (Koehne, 1903), Lysimachia vulgaris, как уже упоминалось, — до Японии и восточного Китая (Штейнберг, 1952), а *Macropis* — до Японии.

Сопоставление всех приведенных ранее скромных и первичных сведений о систематическом положении, родственных отношениях, геогра-

Таблица 2

Мелиттофильные растения, посещаемые *Epeoloides coecutiens* (F.)

Растение	Пол пчелиного	Место наблюдения	Автор
Rosaceae			
Rubus fruticosus L. . . .	—	Германия.	Aerts (1949).
Leguminosae			
Trifolium arvense L. . .	♀	Германия.	Höppner (1901).
Trifolium repens L. . . .	♀	Германия.	Höppner (1901).
Vicia sp.	—	Германия.	Aerts (1949).
Guttiferae			
Hypericum perforatum L.	—	Германия.	Aerts (1949).
Lythraceae			
Lythrum sp.	♀♂	Германия.	Friese (1893), Friese (1922—1923), F. K. Stoeckhert (1933).
Lythrum salicaria L. .	♂♀	Германия.	H. Müller (1921, 1944).
	♂♀	Швейцария.	Frey-Gessener (1887—1912), Aubert (1954), F. K. Stoeckhert (1954).
	♂	Могилевская губ.	Арнольд (1902).
Lythrum virgatum L. . .	♀	Словакия.	Zavadil (1951).
Onagraceae			
Chamaenerium angustifolium L.	—	Германия.	Torka (1925).
Primulaceae			
Lysimachia vulgaris L.	—	Германия.	F. K. Stoeckhert (1933).
	♀	Западно-Казахстанская обл.	В. Рудольф (оригинальные наблюдения).
Labiatae			
Ballota nigra L.	♂	Германия.	Schenck (1871).
Scrophulariaceae			
Veronica sp.	—	Германия.	F. K. Stoeckhert (1954).
Veronica officinalis L. . .	♂♀	Германия.	F. K. Stoeckhert (1954).
Veronica longifolia L. . .	♂	Могилевская губ.	Арнольд (1902).
Dipsacaceae			
Knautia arvensis L. . .	♀	Германия.	H. Müller (1944).
	♀	Франция.	Aubert (1954).
Compositae			
Cirsium arvense Scop. . .	♂	Германия.	Baer (1904).
Cirsium palustre Scop. . .	♀♂	Германия.	Baer (1904), H. Müller (1944), F. K. Stoeckhert (1954).
Lappa minor Hill. . . .	—	Германия.	Aerts (1949).

фическому распространению (рис. 4), стациальному распределению и другим особенностям *Macropis*, *Epeoloides* и Lysimachia позволило наметить некоторые основные черты их сопряженной эволюции и более ранних этапов независимого существования их и их предков. Следы прошлой истории всегда богаты и разнообразны. Степень достоверности расшифровки этих следов различна, но всегда в какой-то мере обоснована сопоставлением ряда фактов или групп фактов.

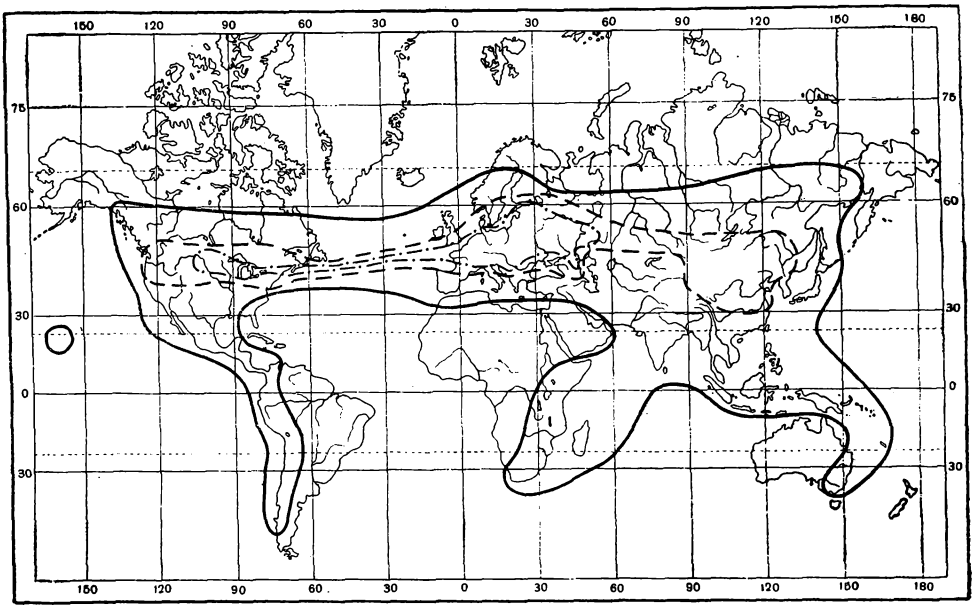

Рис. 4. Географическое распространение (схематически) видов рода Lysimachia (Primulaceae), его опылителя *Macropis* (*Melittidae*) и паразита последнего *Epeoloides* (*Apidae*). Lysimachia — сплошная линия; *Macropis* — прерывистая линия (в ареал следует включить и о-в Хоккайдо); *Epeoloides* — прерывистая линия с точками.

Как бы ни были точно «пригнаны» друг к другу паразитические *Epeoloides* и гнездостроящие *Macropis* и эти последние — к опылению цветов Lysimachia, как бы ни зависело само существование их в современную эпоху друг от друга, связи между ними относительно недавни и вторичны. В эволюции Lysimachia опыление его цветков пчелиными рода *Macropis* — явление вторичное и местное, а паразитирование *Epeoloides* в гнездах *Macropis* — явление недавнее и новое в эволюции паразитических групп низших антофорин. Так же как и связи семейства *Melittidae* и Primulaceae, они восходят лишь к раннетретичному времени.

Следует остановиться еще на одной особенности, характерной для эволюции подавляющего числа олиготрофных пчелиных. Автор уже имел возможность отмечать, что дивергенция между близкими видами не затрагивает их трофических связей, особенно у видов олиготрофных и монотрофных (Попов, 1951). Как бы полностью ни зависела эволюция *Macropis* от эволюции вербейника, видовая дивергенция *Macropis* идет независимо от дивергенции Lysimachia. Ярким доказательством этого являются обычные палеарктические виды — *Macropis labiata* и *M. fulvipes*, ареалы которых значительно совмещены географически и полностью совмещены стациально (оба вида очень часто сосуществуют совместно). Кроме того, оба вида, по-видимому, не отличимы ни в привязанности к цветкам вербейника, ни в встречаемости на других цветковых.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольд Н. 1902. Каталог насекомых Могилевской губернии. СПб. : 1—150.

Баровский В. В. 1929. К познанию энтомофауны Озерной области. II. Русск. энтом. обозр., XXIII, 1—2 : 143—151.

Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. Изд. АН СССР, М.—Л. : XIX+545.

Зубарев К. Р. 1935. Материалы к познанию фауны пчелиных (Apoidea) Западной области. Матер. по изуч. прир. Западн. обл., 2 : 149—200.

Кришталь О. П. 1947. Канівський біогеографічний заповідник. Збірн. праць Канівськ. біогеогр. заповідн., I, 1 : 1—152.

Кришталь О. П. 1949. Матеріали до вивчення ентомофауни долини Дніпра. Изд. Киевск. гос. унив., Киев : 1—249.

Кришталь О. П. 1956. Ентомофауна грунту та підстилки в долині середньої течії р. Дніпра. Изд. Киевск. гос. унив., Киев : 1—423.

Лебедев О. Г. 1933. До пізнання фауни й екології комах-запилявчив квітковых рослин. I. Бджоли Київщини. Збірн. праць сектору еколог. наземн. твар. Инст. зоолог. біол. Всеукр. Акад. наук, 1 : 13—78.

Мосолов Н. А. 1905. Перепончатокрылые (Hymenoptera). Список перепончатокрылых насекомых, собранных в Подольском уезде. Ест.-ист. колл. Шереметьевой, V : 3—23.

Попов В. В. 1934. Фауна пчел Кокчетавского района северного Казахстана. Тр. Казахст. базы Акад. наук СССР, 1 : 51—63.

Попов В. В. 1951. Географическое распространение и эволюция пчелиных рода Clisodon Patton (Hymenoptera, Anthophoridae). Зоолог. журн., XXX, 3 : 243—252.

Попов В. В. 1952. Фауна пчелиных и ее распределение в средней части трассы Государственной лесной полосы гора Вишневая—Каспийское море. Тр. Зоолог. инст. Акад. наук СССР, XI : 142—165.

Попов В. В. 1954. О фауне пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) южной части Западно-Казахстанской области. Тр. Зоолог. инст. Акад. наук СССР, XVI : 351—373.

Попов В. В. 1955. Зоогеографический характер рода Eremaphanta (Hymenoptera, Melittidae). Докл. АН СССР, 103, 3 : 569—572.

Попов В. В. 1956а. Географическое распространение и кормовые связи рода Ctenoplectra F. Sm. (Hymenoptera, Melittidae). Докл. АН СССР, 108, 5 : 969—972.

Попов В. В. 1956б. Пчелиные, их связи с цветковой растительностью и вопрос об опылении люцерны. Энтом. обозр., XXXV, 3 : 582—598.

Попов В. В. 1957. Новые виды и особенности географического распространения пчелиных рода Eremaphanta Popov (Hymenoptera, Melittidae). Зоолог. журн., XXXVI, 11 : 1704—1716.

Расулев М. 1956. Пчелиные — опылители некоторых сельскохозяйственных культур в Пост-Даргомском районе. Сборн. студ. работ Узб. гос. унив., нов. сер., 1 : 85—89.

Штейнберг Е. И. 1952. Вербейник — Lysimachia. Флора СССР, XVIII : 255—269.

Ярошевский В. А. 1881. Материалы по энтомологии Харьковской губернии. III. Список перепончатокрылых (Hymenoptera), встречающихся в Харьковской губернии. Тр. Общ. испыт. прир. Харьковск. унив., XV : 105—144.

Adolph W. 1934. Materialy do znajomosci fauny pszczol Wilenszczyzny. Prace Towar. Przyjac. Nauk Wilnie, VII, Prace Zakl. Zoolog., 27 : 1—38.

Alfken J. D. 1912. Die Bienenfauna von Ostpreussen. Schrift. Phys.-Ökon. Gesell. Königsberg, LIII : 114—182.

Alfken J. D. 1935. Die Bienen Nordwestdeutschlands als Blütenbesucher. Abh. Nat. Ver. Bremen, XXIX, 3 : 193—206.

Alfken J. D. 1936. Apidae in: Schwedisch-Chinesische Wissenschaftliche Expedition nach den Nordwestlichen Provinzen Chinas. Arkiv f. Zool., 27 A, 37 : 1—24.

Aubert J.-F. 1954. Découverte d'une nouvelle colonie d'Epeoloides coecutiens F. Bull. Soc. Ent. France, 59 : 76—78.

Becker A. 1880. Beiträge zu meinem Verzeichnissen der am Sarepta und am Bogdo vorkommenden Pflanzen und Insekten, und Beschreibung einer Mylabris—Larve. Bull. Soc. Nat. Moscou, LV : 145—146.

Bischoff H. 1925. Beiträge zur Natur- und Kulturgeschichte Lithauens. Hymenoptera (Aculeata, Ichneumonidae, Chalastogastra). Abh. Bayr. Akad. Wissensch., Suppl., 6—9 : 278—337.

Bischoff H. 1927. Biologie der Hymenopteren. Berlin : VII+598.

Bouwmann B. E. 1921. De Slobkousbij en haar nest (Macropis labiata F.). Levende Natuur, 25 : 3—9.

Buddeberg C. D. 1895. Die bei Nassau beobachteten Bienen. Jahrb. Nassau Ver. Naturk., 48 : 99—125.

Eversmann E. 1852. Fauna Hymenopterorum Volgo—Uralensis. Fam. Anthophilarum seu Apidarum. Bull. Soc. Nat. Moscou, XXV, 3 : 1—137.
Frey-Gessener E. 1899—1912. Fauna insectorum Helvetiae. Hymenoptera, Apidae. Schaffhausen, I : VII+392; II : V+319.
Forsius R. u. A. Nordström. 1921. Verzeichnis der aus Finland bisher bekannten Apiden. Notulae Ent. : 70—77.
Friese H. 1893. Die Bienenfauna von Deutschland und Ungarn. Berlin : 1—80
Friese H. 1922—1923. Due europäischen Bienen. Berlin : 1—456.
Friese H. 1949. Über das Einsammeln von Blütenstaub bei der Schenkel-Biene Macropis. Entom. Tidskrift, 70, 1—2 : 103—105.
Graeffe E. 1902. Die Apiden-Fauna des österreichischen Küstenlandes. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 52 : 113—135.
Gussakovskij V. 1932. Verzeichnis der von Herrn D-r K. Malaise im Ussuri und Kamtschatka gesammelten Aculeaten Hymenopteren. Arkiv f. Zool., 24A, 10 : 1—66.
Hedicke H. 1938. Ueber paläarktische Apiden (Hym.). I. Sitzungsb. Gesel. naturforsch. Freunde, 2 : 123—127.
Kawall H. 1856. Bienen in Kurland, mit Berücksichtigung von Livland. Korr.-bl. Naturforsch. Ver. zu Riga, IX, 6 : 1—8.
Knuth R. 1905. In: F. Pax u. R. Knuth. Primulaceae. Das Pflanzenreich, 22 : 1—386.
Koehne E. 1903. Lythraceae. Das Pflanzenreich, 12 : 1—326.
Kullenberg B. 1956. Field experiments with chemical sexual attractants on Aculeate Hymenoptera males. Zool. Bidrag Uppsala, 31 : 253—354.
Kuntze R. i J. Noskiewicz. 1938. Zarys zoogeografii Polskiego Podola. Prace Nauk. Widaw. Towar. Nauk w Lwowie, II, IV : 1—538.
Lieftinck M. A. 1957. De Slobkousbij en haar gewoonten. Levende Natuur, 60, 6 : 121—128.
Linsley E. G. 1951. Triebe Epeoloidini, in: C. F. W. Muesebeck a. K. V. Krombein. Hymenoptera of America north of Mexico. Agric. Monogr., U. S. Depart. of Agric., 2 : 1218.
Malyshev S. I. 1929. The nesting habits of Macropis Pz. (Hymen. Apoidea). Eos, V, 1 : 97—109.
Michener Ch. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 82, 6 : 151—346.
Michener Ch. D. 1951. Family Melittidae. In: C. F. W. Muesebeck a. K. V. Krombein. Hymenoptera of America north of Mexico. Agric. Monogr., U. S. Depart. of Agric., 2 : 1134—1136.
Michener Ch. D. 1954. Bees of Panama. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 104, 1 : 1—176.
Mocsáry A. 1878. Mellifera nova in collectione Musaei Nationalis Hungarici. Term. füzetek, II : 113—123.
Morawitz F. 1870. Die Bienen des Gouvernements von St.-Pétersburg. Horae Soc. Ent. Ross., VI : 27—71.
Morawitz F. 1880. Ein Beitrag zur Bienenfauna Mittel-Asiens. Bull. Acad. Sc. St.-Petersburg, XXVI : 338—389.
Müller H. 1944. Beiträge zur Bienenfauna Sachsens. Mittel. Deutsch. Ent. Ges., 13 : 65—108.
Noskiewicz J. 1922. Pszczolowate (Apidae) okolic Lwowa. Spraw. Kom. fizijogr. Ak. Um. Krakow : 157—179.
Phipps J. 1948. The nest of Macropis labiata (F.) (Hym., Apidae). Ent. Mo. Mag., 84 : 56.
Popov V. B. 1936. A new bee of the genus Ctenoplectra Sm. (Hymenoptera, Apoidea). Proc. R. Entom. Soc. London, B, 5, 4 : 78—80.
Pulkkinen A. 1932. Apiditietoja. Notulae Entom., XII : 26—27.
Radoszkowski O. 1868—1872. Supplement indispensable à l'article publié par M. Gerstaecker en 1869 sur quelques genres d'Hyménoptères. Bull. Soc. Nat. Moscou, XLV, 1 : 1—37.
Ray J. D. 1956. The genus Lysimachia in the New World. Illinois Biol. Monogr., XXIV, 3—4 : 1—100.
Sagemehl M. 1882. Verzeichnis der in Est- Liv- und Kurland bisher gefundenen Bienen. Arch. Naturkunde Liv-, Est- und Kurlands, (II), 8 : 1—20.
Wiesjejski A. 1874. Dodatek do fauny blonkowek. Spraw. Kom. fizijogr. Ak. Um. Krakow : 253—273.
Yasumatzu K. a. Y. Hirashima. 1956. Discoveries ol the genera Macropis Klug and Melitta Kirby in Japan (Hymenoptera, Melittidae). Kontyû, 24 : 247—255.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.