

Księgozbiór  
 Józefa Banaszaka

УДК 595.799

Ю. А. Песенко и А. А. Ситдииков

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ  
 РОДОВ ТРИБЫ EUCERINI (HYMENOPTERA, ANTHOPHORIDAE)  
 С ДВУМЯ СУБМАРИНАЛЬНЫМИ ЯЧЕЙКАМИ

[Yu. A. PESENKO and A. A. SITDIKOV. CLASSIFICATION  
 AND PHYLOGENETIC RELATIONS OF THE GENERA OF THE TRIBE EUCERINI  
 (HYMENOPTERA, ANTHOPHORIDAE) WITH TWO SUBMARGINAL CELLS]

Триба *Eucerini* Latreille, 1802 принадлежит к подсем. *Anthophorinae* и включает не менее 550 описанных видов из 38 родов. Ее подробный диагноз дан Мишнером (Michener, 1944 : 270—271, 281—282; Michener, Mouge, 1957 : 400—401). Триба имеет почти всесветное распространение (кроме Австралии), но наиболее разнообразно представлена в Новом Свете, где отмечено 30 родов (29 из них эндемичные). В Старом Свете к настоящему времени известно лишь 9 родов. Из них широко распространенный и богатый видами *Tetralonia* Spinola — единственный род трибы Старого Света, представленный также и в Неарктике рядом видов, которые в некоторых публикациях (например, Hurd, 1979) без достаточных на то оснований (см.: Michener, 1944; LaBerge, 1957; Tkalčič, 1984b) выводятся в отдельный род *Synhalonia* Patton. Другие 5 родов относительно небольшие, специализированные и узкораспространенные: *Eucera* Friese (афротропический, около 10 видов), *Melissina* Cockerell (1 вид из Пакистана и 1 вид из Средней Азии), *Notolonia* Popov (1 вид из Туркмении), *Thygatina* Cockerell (1 вид из Шри-Ланки), *Tetraloniella* Ashmead (несколько видов из южной Европы, Средней Азии, Судана и Индии; возможный синоним неарктического *Xenoglossodes* Ashmead). Оставшиеся три рода (*Eucera* Scopoli, *Cubitalia* Freise, *Pseudeucera* Tkalčič), подробная характеристика которых будет дана ниже, единственные в трибе *Eucerini* с 2 субмаргинальными ячейками на передних крыльях. Все прочие эуцерини (в том числе и все роды Нового Света) имеют 3 субмаргинальные ячейки.

Значительны различия и в степени изученности *Eucerini* Нового и Старого Света. По американской фауне выполнен ряд важных сравнительно-морфологических исследований и современных ревизий на родовом и подродовом уровнях (Michener, LaBerge, Mouge, 1955; Mouge, Michener, 1955; LaBerge, 1957, 1970; и др.), а также монографических работ по крупным родам (LaBerge, 1956a, 1956b, 1961; Hurd, Linsley, 1970) и многим мелким. В Старом Свете после монографии Фризе (Friese, 1896), где все *Eucerini* рассматривались в составе рода *Eucera*, ревизии и сводки (кроме некоторых региональных, например: Dusmet, 1926; Mócsár, 1954; Iuga, 1958) по трибе фактически отсутствуют, хотя с тех пор описано много новых видов и несколько родов (см. выше). Лишь в самое последнее время усилиями чешского энтомолога-любителя Б. Ткальцо начаты исследования по систематике *Eucerini* Старого Света на современном уровне. Помимо переисследования типов многих форм, выявления синонимов и описания новых видов им сделаны следующие важные шаги: проведена ревизия рода *Cubitalia* (Tkalčič, 1984a), начата классификация обширного рода *Eucera* (Tkalčič, 1978, 1984b).

Филогенетические отношения между родами *Eucerini* ранее не рассматривались. Направление эволюции некоторых признаков в пределах рода *Melissodes*

Latr. обсуждается Лабержем (LaBerge, 1961). Известен лишь один ископаемый вид трибы *Eucerini* (Zeuner, Manning, 1976) — *Tetralonia berlandi* Théobald, 1937, описанный из олигоцена. Другой ископаемый вид, описанный как *Eucera mortua* Meunier, 1920, в действительности относится к роду *Anthidium* Latr. (см.: Salt, 1934).

Хотя по гнездованию *Eucerini* опубликовано более сотни работ (см. обзоры: Linsley, MacSwain, Smith, 1955; Michener, Lange, 1958; Miliczky, 1985), они касаются не более 1—1.5 % всех видов трибы. Немногие исследованные личинки разных родов *Eucerini* оказались очень сходными (Rozen, 1965). Среди эуцерин имеются виды с самыми разнообразными типами трофических связей, но большинство видов трибы с известной трофикой и в том числе большинство представителей крупных родов (*Tetralonia*, *Eucera*, *Melissodes*) являются политрофами. Некоторые достаточно обильные виды эуцерин играют существенную роль в опылении энтомофильных культур, например, одним из главнейших опылителей посевной люцерны в Евразии отмечен олиготроф на бобовых *Eucera clypeata* Erichson.

Настоящая статья посвящена классификации и выяснению филогенетических отношений родов *Eucerini* с 2 субмаргинальными ячейками, которые рассматриваются нами в качестве монофилетической группы (обсуждение см. ниже). Работа связана с выполнением одним из авторов (А. А. Ситдиковым) таксономической ревизии рода *Eucera* и близких родов в объеме фауны СССР и сопредельных стран. Непосредственным поводом к сравнительно-морфологическому исследованию, результаты которого изложены в статье, послужило обнаружение самца, не соответствующего диагнозам ни одного из известных родов *Eucerini*. Основной работы послужила обработка обширных материалов коллекции Зоологического института АН СССР (более 10 тыс. экземпляров рода *Eucera* и 20 экз. родов *Cubitalia* и *Pseudeucera*). Исследован также типовой и сравнительный материал из Зоологического музея МГУ (Москва) и из 6 зарубежных музеев. Всего изучены типы 32 номинальных видов. В статью входят следующие разделы: 1) определительная таблица 4 родов (включая диагноз *Opacula* gen. n.) по самцам с привлечением основных признаков, общих для обоих полов [таблица для различения самок *Eucera*, *Cubitalia* и *Pseudeucera* приведена Ткальцо (Ткалсѹ, 1978), а род *Opacula* известен пока только по самцу]; 2) аннотированный список родов; 3) установление направления эволюции диагностических признаков родов; 4) реконструкция филогенетических отношений между родами; 5) описание *Opacula donatica* sp. n. В статье используется морфологическая терминология, разработанная в томе «Фауны СССР» по трибе *Nomioidini* (Песенко, 1983).

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ ПО САМЦАМ

- 1 (2). Максиллярные щупики 6-члениковые (очень редко 5-члениковые) (рис. 9). 1-я субмаргинальная ячейка переднего крыла меньше 2-й, и соответственно 2-й отрезок медиальной жилки длиннее 4-го (рис. 14). 1-й членик жгутика антенн короткий, отношение его длины к максимальной ширине составляет 0.9—2.5, а отношение длины 2-го членика к 1-му — 1.7—5 (рис. 12). Градулус 6-го стернума дуговидный (рис. 30). Медиальная область 7-го стернума метасомы более или менее плоская (рис. 35, 36).  
1. *Eucera* Scopoli.
- 2 (1). Максиллярные щупики 3—4-члениковые (рис. 7, 8). 1-я субмаргинальная ячейка переднего крыла равна 2-й, 2-й отрезок медиальной жилки равен 4-му (рис. 15). 1-й членик жгутика антенн длинный, отношение его длины к максимальной ширине составляет 3.3—4, а отношение длины 2-го членика к 1-му — 0.7—1.2 (рис. 10, 11). Градулус 6-го стернума на латеральных ветвях искривлен назад с образованием отчетливого угла, у *Cubitalia* иногда сглаженного (рис. 29). Медиальная область 7-го стернума метасомы сзади килевидно выпуклая вниз (рис. 31—34).
- 3 (4). Постградулярное поле 5-го стернума с 2 пучками жестких щетинистых волосков, направленных латерально. Пробазитарзус изогнутый, нормальной длины: отношение его длины к длине трех следующих члеников

лапки, вместе взятых, составляет 1.8 (рис. 16, 17). Гоностиль с заостренным пластинчатым вентральным отростком, на вершине резко изогнутый медиально. Клипеус (при взгляде сбоку) в нижней части направлен вниз

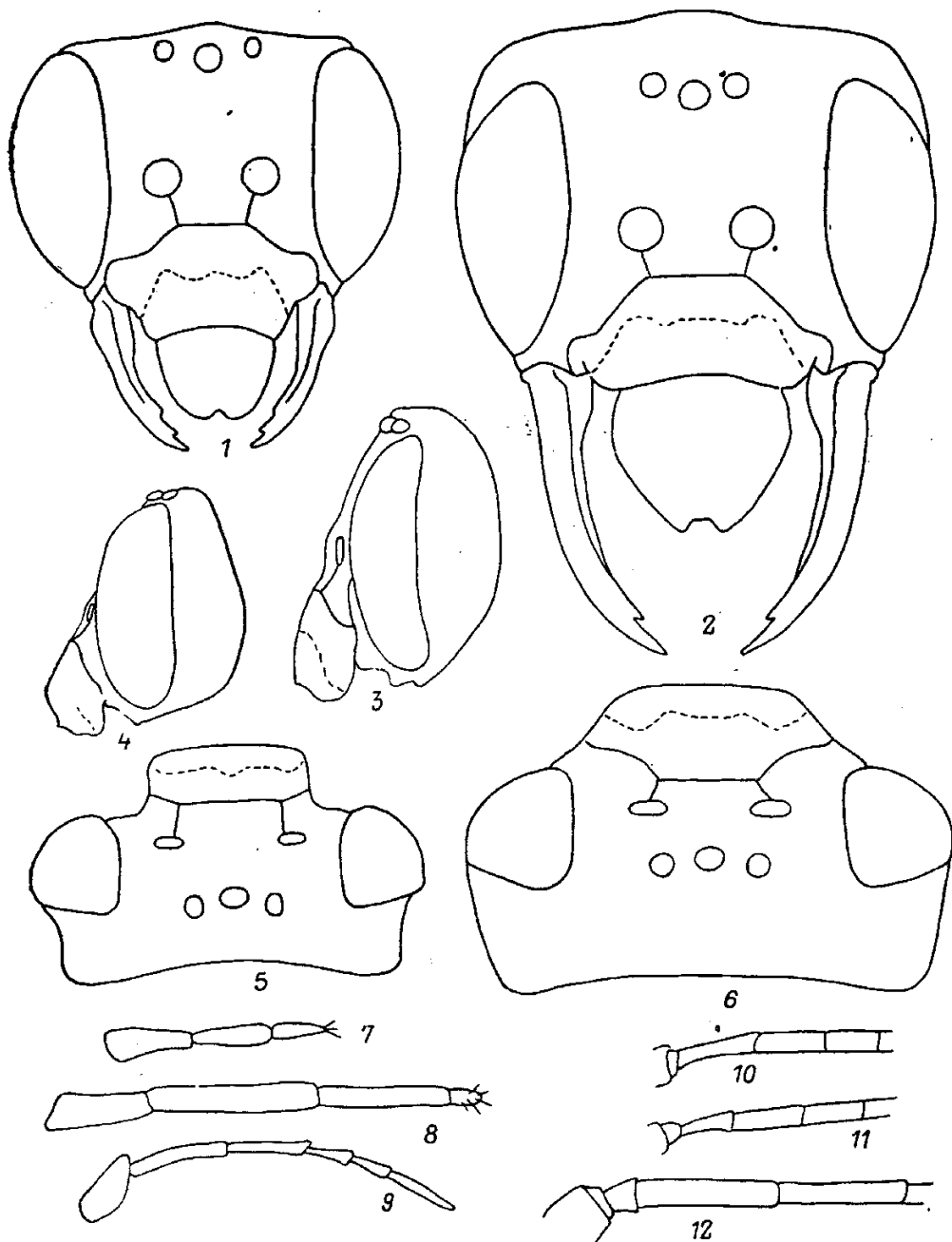


Рис. 1—12. Голова самцов и ее придатки *Opacula donatica* (1, 3, 5, 7, 10), *Pseudeucera parvicornis* (4, 11), *Cubitalia tristis* (2, 6), *C. morio* (8), *Eucera caspica* (9) и *E. nigrescens* (12). 1, 2 — голова спереди; 3, 4 — голова сбоку; 5, 6 — голова сверху; 7—9 — максиллярный щупик; 10—12 — первые членики антенны.

(рис. 3). Голени средних ног изогнутые (рис. 20) . . . . . 4. *Opacula* Pesenko et Sitdikov, gen. n.  
 4 (3). Постградулярное поле 5-го стернума более или менее равномерно опущенное. Пробазитарзус прямой, укороченный: отношение его длины к длине трех следующих члеников лапки, вместе взятых, составляет 1.2—1.5 (рис. 18). Гоностиль без такого отростка, на вершине расширен-

- ный (рис. 40, 41). Клипеус в нижней части загибается назад (рис. 4). Голеи средних ног неизогнутые (рис. 21).
- 5 (6). Крупнее: 16—18 мм. Мандибулы очень длинные, сильно изогнутые; их внутренний передний киль не образует субапикального уступа (рис. 2). Внутренние орбиты глаз расходятся книзу (рис. 2). Антенны укороченные: достигают лишь пропodeума. Передний край мезобазитарзуса и метабазитарзуса с вырезкой (рис. 21, 23). 7-й стернум снизу с большими поперечными пузыревидными вздутиями, расположенными по бокам медиального кля (рис. 33, 34) . . . . . 3. *Cubitalia* Friese.
- 6 (5). Мельче: 11—14 мм. Мандибулы средней длины, слабо изогнутые; их внутренний передний киль образует субапикальный уступ (как на рис. 1). Внутренние орбиты глаз параллельные. Антенны длинные: заходят на метасому. Передний край мезобазитарзуса и метабазитарзуса прямой (рис. 24). 7-й стернум без вздутий . . . . . 2. *Pseudeucera* Tkalcù.

#### 1. Род EUCERA Scopoli, 1770

Scopoli, 1770 : 8; Lepelletier, 1841 : 114; Friese, 1896 : 102, 185 (*Eucera* subg.); Dusmet, 1926 : 83; Schmiedeknecht, 1930 : 792; Alfken, 1936 : 1; Осычнюк, Панфилов, Пономарева, 1978 : 488; Tkalcù, 1978 : 156; 1984b : 1.

Типовой вид *Apis longicornis* Linné, 1758, по последующему обозначению (Latreille, 1810 : 439; см.: Sandhouse, 1943 : 549).

К настоящему времени включает 130 видов, из которых пока лишь 35 распределены по 6 выделенным под родам (*Eucera* s. str., *Hetereucera*, *Pareucera*, *Stilbeucera* — Tkalcù, 1978; *Atopeucera*, *Pteneucera* — Tkalcù, 1984b), также 8 видов отнесено к группе видов *E. atricornis* F. (Tkalcù, 1978). Ареал рода охватывает всю Палеарктику (кроме ее крайнего севера), но и не выходит за ее пределы. В целом род может быть охарактеризован как аридный и семиаридный. В лесных провинциях Евразии отмечено лишь 7 видов (5.4 %). Наиболее богато род представлен в Средиземноморской подобласти (121 вид, из них 108 найдено в одноименной провинции).

#### 2. Род PSEUDEUCERA Tkalcù, 1978

Tkalcù, 1978 : 157, 158.

Типовой вид *Eucera parvicornis* Mocsáry, 1878, по первоначальному обозначению и монотипии.

Включает один вид, известный из Венгрии (Mocsáry, 1878; Mócsár, 1954), Греции (Friese, 1896), Румынии (Iuga, 1958) и юго-западной Украины (Одесская и Херсонская области; Осычнюк, 1957). Политрофный вид, зарегистрированный на цветках растений из 5 семейств. Гнездование неизвестно.

#### 3. Род CUBITALIA Friese, 1911

Friese, 1911 : 136 (*Eucera* subg.); Tkalcù, 1978 : 157, 158; 1984a : 1.

Типовой вид *Eucera (Cubitalia) breviceps* Friese, 1911, по монотипии.

Включает 4 вида, встречающиеся в северо-восточном Средиземноморье: *C. breviceps* Friese (Турция), *C. boyadjani* Vachal (Турция), *C. tristis* (Morawitz) (Турция, Кавказ: Боржом) и *C. morio* Friese (Югославия, Болгария, Греция, Турция). Впервые отмечается для СССР *C. morio*: Крым: Керчь (Кириченко), 1 ♂; Симферополь. 16 IV 1924, 1 ♀; Краснодарский край: Анапа, 11 V 1918 (Скориков), 1 ♂. Новые материалы по *C. tristis*: Краснодарский край: Анапа, 1 ♂ и 4 ♀; Новоросийск, 1 ♀. Трофические связи и гнездование видов рода неизвестны.

#### 4. Род OPACULA Pesenko et Sitdikov, gen. n.

Типовой вид *Opacula donatica* Sitdikov, sp. n.

Монотипичный род. Единственный вид описывается в конце настоящей статьи по 1 самцу из западной Киргизии. Название рода образовано от лат. *орасус* — матовый, темный; грам. род — женский. Диагноз рода дан в определительной таблице, полная характеристика по 26 признакам может быть извлечена из табл. 1.

#### НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ПРИЗНАКОВ

Полный набор признаков (всего 27), по которым различаются рассматриваемые 4 рода *Eucerini*, представлен в табл. 1. Из них 10 признаков (см. признаки 1, 4, 8, 14, 16, 18, 20, 21, 22 и 25) варьируют внутри обширного рода *Eucera*, но включены в анализ для реконструкции филогенетических отношений между тремя остальными родами. Кроме собственно диагностических на родовом уровне (и отчасти на подродовом — для *Eucera*) признаков, помещенных в табл. 1 (основные их состояния иллюстрируются на рис. 1—41), в рассмотре-

ние включены также следующие три признака, с изменением которых, как оказалось, сопряжены ранние этапы эволюции анализируемой группы эуцерин (см. схему на рис. 42): а) наличие—отсутствие поперечной жилки *1 r-m* передних крыльев, б) строение волосков (ветвистые—неветвистые) собирательного аппарата (скопы) на задних голених самки, с) характер (неспециализированный—специализированный) опушения на внутренней поверхности задних голених самки. Все анализируемые признаки относятся к морфологии имаго, так как биология и преимагинальные стадии 3 родов из 4 (кроме отчасти *Eucera*) совершенно не изучены.

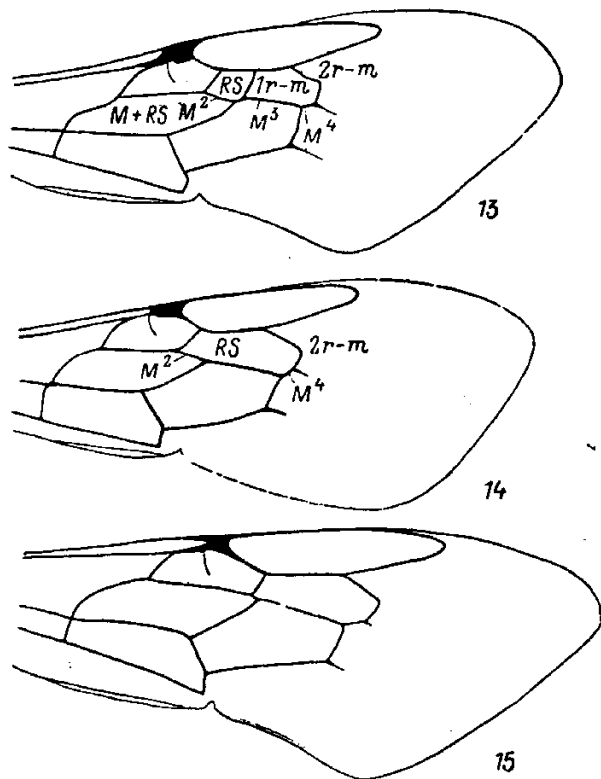


Рис. 13—15. Переднее крыло *Tetralonia velutina* (13), *Eucera caspica* (14) и *Opacula donatica* (15).

Анализ признаков проводился одновременно (и параллельно) с выдвиганием и проверкой различных филогенетических гипотез (о сестринских группах, ближайших гипотетических предках и т. п.), поэтому обсуждение направления эволюции признаков (т. е. их полярности) в отдельном разделе в некоторой степени искусственно и диктуется лишь логическим построением статьи. Палеонтологические данные по трибе, как указывалось выше, практически отсутствуют. Поэтому основным критерием выяснения полярности признаков послужил функционально-структурный (сравнительно-морфологический), основанный на выявлении специализации, олигомеризации, необратимой редукции и на других известных закономерностях эволюции морфологических структур. Он подкреплялся логическим критерием, исходящим из принципа экономности (минимальной эволюции) и опирающимся на сравнение с «внешней группой» (*out-group comparison*). В качестве таких «внешних» (по отношению к анализируемым родам) групп взяты, во-первых, род *Tetralonia*, во-вторых, все роды трибы *Eucerini* (включая *Tetralonia*) с 3 субмаргинальными ячейками. Применение этих критериев приводит к весьма определенным выводам об апо-

морфном характере изменений следующих признаков, определяющих основные узлы (т. е. являющихся синапоморфиями) в филогенетической схеме рассматриваемых родов.

*«Исчезновение» одной субмаргинальной ячейки за счет редукции жилки 1 r-m* (см. рис. 13—15 и признак а на рис. 42). Служит основным диагностическим признаком всей группы из 4 обсуждаемых родов. Происходит независимо во многих семействах и подсемействах *Apoidea* (Michener, 1944) и часто характеризует подсемейства, трибы или группы родов, хотя иногда наблюдается редукция этой жилки у отдельных особей вида типично с 3 субмаргинальными ячейками.

*Перемещение жилки RS к дистальному краю передних крыльев* (признак 5). Оно направлено на укрепление субмаргинальной области крыльев, ослабленной после редукции жилки 1 r-m (ср. рис. 13 и 14, на которых жилкование крыльев *Tetralonia* и *Eucera* отличается лишь присутствием или отсутствием жилки 1 r-m), и приводит в родах *Pseudeucera*, *Cubitalia* и *Opacula* к выравниванию размеров оставшихся двух субмаргинальных ячеек и относительному удлинению 4-го отрезка жилки M (за счет 2-го; ср. рис. 14 и 15).

*Уменьшение числа члеников максиллярных щупиков от 6 до 3—4* (признак 3 в табл. 1). У некоторых *Eucera*, которым в целом свойствен исходный тип (рис. 9), соответствующий 6-членному телоподиту 1-й максиллы ракообразных, максиллярные щупики становятся 5-членными (относительно часто у *E. clypeata* Erichson; см.: Tkalců, 1978) вследствие срастания 3-го и 4-го члеников. У родов (из рассматриваемой группы с 2 субмаргинальными ячейками) с 3—4-членными щупиками 4-й членик (когда он есть) имеет рудиментарный вид (рис. 8). Вопреки указанию Ткальцо (Tkalců, 1978), среди *Cubitalia* иногда встречаются экземпляры с 3-членными щупиками, а среди *Pseudeucera* — с 4-членными. Эволюция всей трибы *Eucerini*, по-видимому, была сопряжена с редукцией максиллярных щупиков. Фактически, помимо *Eucera*, 6-членными щупиками обладают лишь *Tetralonia* (+*Synhalonia*) и часть видов из 3 родов Нового Света. У большинства родов трибы щупики 5-членные, у некоторых 4- или 3-членные. Крайнее выражение эта тенденция находит в роде *Melissoptila*, часть видов которого имеет 2-членные щупики.

*Удлинение 1-го членика жгутика антенн самца* (признак 13). Почти все роды трибы, включая генерализованные *Tetralonia* и *Eucera* (рис. 12), имеют сильно укороченный 1-й членик жгутика (в 4—8 раз короче 2-го), кроме очень небольших и специализированных родов, таких как *Syntrichalonia*, *Xenoglossa* и *Martinapis*, и некоторых видов из других родов (например, *Peronapis*). Поэтому его удлинение, характерное для *Pseudeucera* (рис. 11), *Cubitalia* и *Opacula* (рис. 10), следует рассматривать как вторичную гомонимизацию антенн. Такую же точку зрения высказывает Лаберж (LaBerge, 1961) на значительно более слабую тенденцию относительного увеличения 1-го членика (до 0.4 длины 2-го) у некоторых подродов рода *Melissodes*, но там она связана с относительным укорочением антенн.

*Искажение назад латеральных ветвей градулуса 6-го стернума самца с образованием отчетливого угла* (признак 23). Уникальный признак в трибе *Eucerini* свойствен лишь родам *Pseudeucera*, *Cubitalia* и *Opacula* (рис. 29). С очевидностью представляет собой модификацию исходной (П-образной или дуговидной, рис. 30) формы градулуса у пчел.

*Модификация 7-го стернума в задней части медиальной области* (признак 24). 7-й стернум *Tetralonia* и *Eucera* (рис. 35, 36) в этой части более или менее плоский, обычно с развитыми парными задними внутренними отростками, направленными назад или назад-вниз. У *Pseudeucera*, *Opacula* (рис. 31, 32) и *Cubitalia* он становится килевидно выпуклым снизу, а у последнего рода, кроме того, образует большие поперечные пузыревидные вздутия по бокам кия (рис. 33, 34). Вообще же у *Eucerini* строение 7-го стернума в задней части исключительно сложно (имеются внутренние и наружные отростки разнообразной формы, вдавления, выпуклости и т. п.) и в пределах трибы подвержено сильной модификации, основные тенденции которой еще требуют специального исследования.

*Усиление выпуклости клипеуса* (признак 9). Клипеус *Cubitalia* и *Pseudeucera* (рис. 4) в нижней части загибается назад, что отличает их как от *Eucera* и *Op-*

*cula* (рис. 3), так и от рода *Tetralonia* (выступающего в качестве «внешней группы»), которые характеризуются относительно слабо выпуклым клипеусом, в нижней части направленным вниз или немного вперед. Такое же распределение состояний имеет и признак 15, трактуемый поэтому как укорочение пробазитарзуса (ср. рис. 17 и 18).

Редукция вентрального отростка гоностиля (признак 25; рис. 38—41). Именно на такое направление эволюции признака указывает наличие вентрального отростка или его рудимента у большинства *Eucerini* с генерализованным гоностилем (коленообразно изогнутым) и его полное отсутствие у групп с выпрямленным гоностилем.

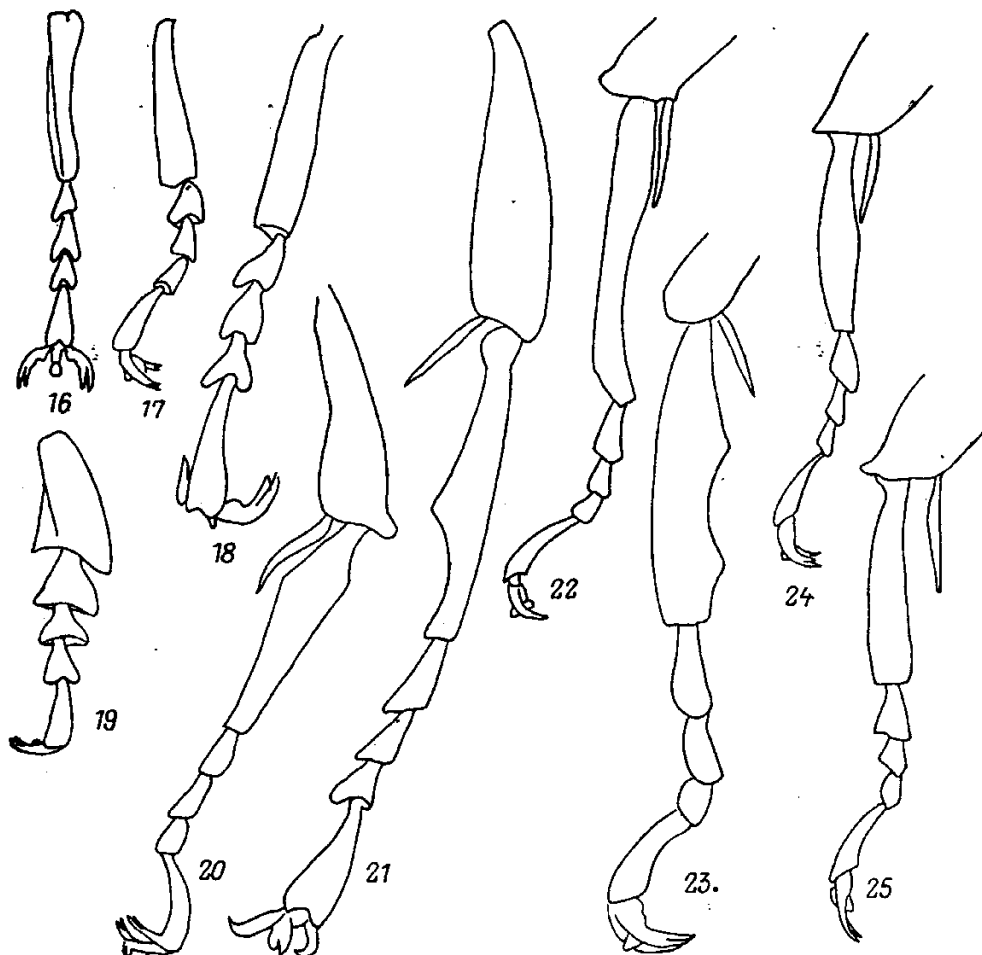


Рис. 16—25. Ноги самцов *Opacula donatica* (16, 17, 20, 22), *Cubitalia morio* (18, 21, 23), *Pseudeucera parvicornis* (24), *Eucera longicornis*, (25) и самки *Pseudeucera parvicornis* (19). 16—19 — передняя лапка (16 — вид спереди, 17—19 — вид сбоку); 20—21 — средняя голевая и лапка; 22—25 — конец задней голени и лапка.

Особо следует оговорить признаки, характеризующие скопу самок. Их изменение происходит в пределах рода *Eucera* (см. признаки *b* и *c* на рис. 42). Хотя самка *Opacula* неизвестна, можно с полным основанием считать, что по этим признакам она сходна с самками близких родов *Pseudeucera* и *Cubitalia*, дифференциации которых от *Opacula* предшествовал длительный путь эволюции их общего предка. Каждый из указанных признаков представлен в рассматриваемой группе родов двумя состояниями, а именно: признак *b* — наружные волоски задних голеней ветвистые (только в подроде *Pteneucera* из рода *Eucera*) или неветвистые (простые; иногда за исключением немногих ветвистых волосков по краю скопы); признак *c* — опушение внутренней задней поверхности задних голеней из простых удлиненных волосков (за исключением не-

большой узкой треугольной площадки) (у всех *Eucera*, кроме номинативного подрода) или почти полностью из специализированных волосков (очень коротких, с плоским и резким расширением на вершине). Эти состояния обоих признаков широко распространены в различных родах и подродах трибы *Eucerini*. Однако определение их эволюции как утеря ветвистости волосков скопы (признак *b*) и специализация опушения на внутренней поверхности задних го-

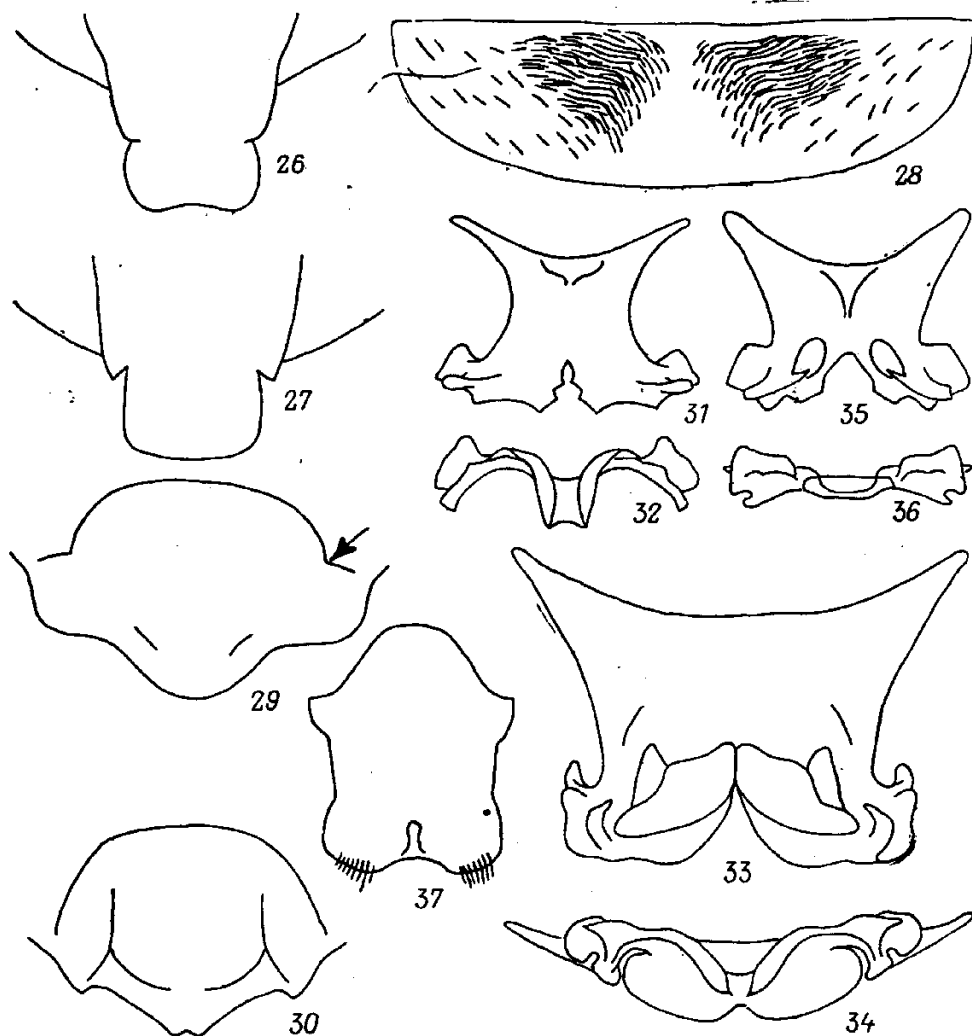


Рис. 26—37. Задние тергумы и стернуы самцов *Opacula donatica* (26, 28, 29, 31, 32, 37), *Eucera longicornis* (27, 30, 35, 36) и *Subitalia morio* (33, 34).

26, 27 — задняя часть 7-го тергума с пигидием; 28 — 5-й стернум; 29, 30 — постградулярное поле 6-го стернума; 31—36 — 7-й стернум (31, 33, 35 — вид снизу; 32, 34, 36 — вид сзади); 37 — 8-й стернум (вид снизу).

леней самки (*c*) выглядит вполне убедительным. В частности, на такое же направление эволюции волосков скопы (по признаку *b*) в пределах рода *Melissodes* указывает и Лаберж (LaBerge, 1961).

Полярность остальных 18 признаков из табл. 1, продвинутое состояние которых определяют аутапоморфии *Pseudeucera*, *Opacula* и особенно многочисленные у *Subitalia*, основана на том, что их состояние в одном из этих родов или уникально среди всех *Eucerini*, или является более или менее явной специализацией (по крайней мере в пределах трибы), или связана с редукциями.



## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РОДАМИ

Одна из ключевых проблем реконструкции филогении родов *Eucerini* с 2 субмаргинальными ячейками связана с установлением монофилии этой группы. Отличающая их от других родов трибы редукция жилки *I r-m* передних крыльев в принципе могла происходить независимо и неоднократно (по крайней мере в рамках обширного и генерализованного рода *Tetralonia*). Других потенциальных синапоморфий *Eucera* с продвинутыми и безусловно близкородственными *Pseudeucera*, *Cubitalia* и *Opacula* найти пока не удалось. Однако нет никаких прямых или косвенных данных и в пользу их полифилетического происхождения. Принятая гипотеза о монофилии *Eucera*, а следовательно,

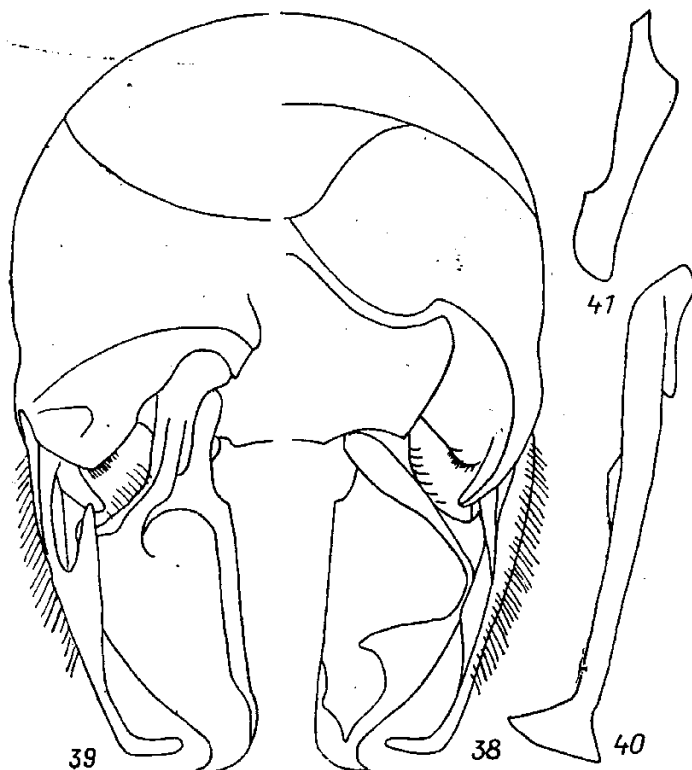


Рис. 38—41. Гениталии самцов *Opacula donatica* (38, 39), *Cubitalia morio* (40) и *Pseudeucera parvicornis* (41).

38, 39 — генитальная капсула (38 — вид сверху, 39 — вид снизу); 40, 41 — гоностиль (вид сверху).

и всей группы из 4 родов не только «экономна» (однократная редукция вместо многократной), но и позволяет сохранить в целостности род *Eucera*, принимаемый всеми систематиками (в работах прошлого века в качестве подрода).

Более убедительное обоснование монофилии (или, что менее вероятно, полифилии) *Eucera* будет возможно лишь после реконструкции филогенетических отношений между родами и подродами всей трибы *Eucerini* или по крайней мере в наиболее генерализованном роде *Tetralonia* (+ *Synhalonia*). Отметим также, что при рассмотрении *Eucera* как полифилетической группы основные связи между другими 3 родами и их отношение к подроду *Eucera s. str.* как к сестринской группе не изменяется (рис. 42).

Анализ распределения 27 диагностических (родовых) признаков (табл. 1) по родам с учетом их вероятной эволюции (см. предыдущий раздел), а также 29 признаков, различающих подроды и группы видов *Eucera*, не выявил ни одной синапоморфии, характеризующей всех представителей последнего. Таким образом, род *Eucera* оказался парафилетической группой (рис. 42). Филогенетические отношения между подродами *Eucera* будут подробно проанализи-

рованы в отдельной работе авторов, где также будет дана и его новая подро-  
вая классификация, основанная на таксономической ревизии рода. Сейчас от-  
метим лишь, что если подрод *Pteneucera* характеризуется несколькими явными  
синапоморфиями, то другие две ветви внутри *Eucera*, отходящие от основного  
ствола (с изменением признаков *b* и *c*; их обсуждение см. в предыдущем разделе),  
«обеспечены» ими значительно беднее: в основном редукцией вентрального от-  
ростка гоностиля, которая происходит также в линии, ведущей к *Cubitalia*+  
+*Pseudeucera* (признак 25).

Монофилия группы, состоящей из *Opacula*, *Cubitalia* и *Pseudeucera*, осно-  
вана на 6 синапоморфиях, включая очень надежные по признакам 5, 13, 23 и 24.

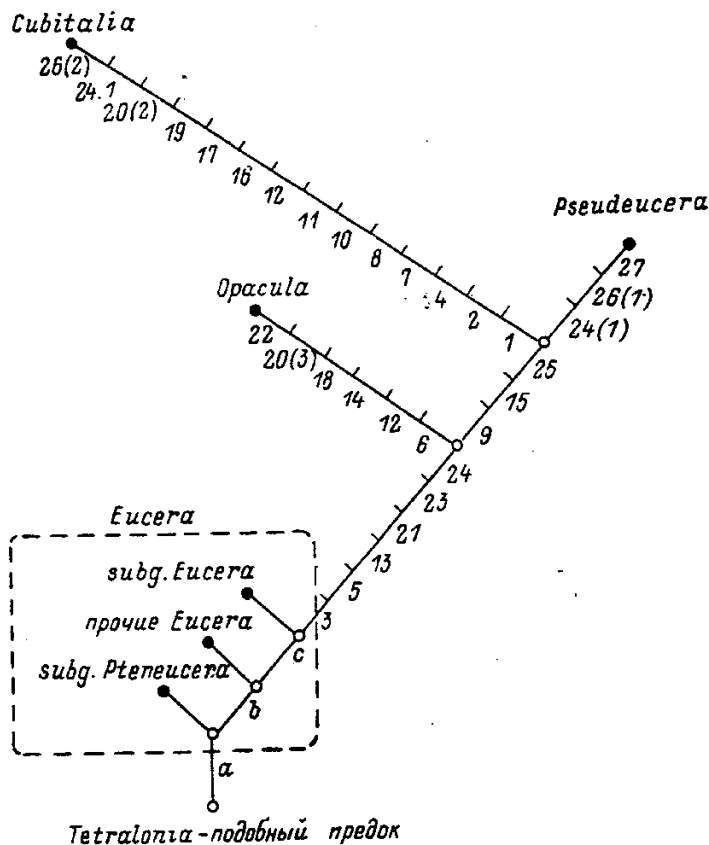


Рис. 42. Схема филогенетических отношений между родами трибы *Eucerini* с двумя суб-  
маргинальными ячейками.

Числа указывают номера признаков по табл. 1, которые претерпевают изменения на данной интерноде.

Поэтому варьирование в разных комбинациях внутри обширного рода *Eucera*  
признака 25 и 9 других (1, 4, 8, 14, 16, 18, 20, 21 и 22) может, без сомнения,  
рассматриваться как параллельная изменчивость. Несколько слабее обосно-  
вана монофилия группы *Cubitalia*+*Pseudeucera* — всего 3 синапоморфии (по  
признакам 9, 15 и 25), из которых только две первые достаточно надежны.  
Однако гипотезе об их монофилетическом происхождении противостоит только  
сходство между *Opacula* и *Cubitalia* по признаку 12 (укороченные антенны),  
которое легко может рассматриваться как параллелизм, так как укорочение  
антенн независимо происходит у некоторых *Eucera* (например, *E. interrupta*  
Vaer) и в других ветвях *Eucerini* (например, укороченные антенны имеют самцы  
*Peronapis*, *Xenoglossa*, *Pachysvastra*, некоторые *Melissoptila* и *Melissodes*).

Наиболее специализированным оказался род *Cubitalia*, имеющий 14 аута-  
поморфий. Другие 2 рода дивергировали от ближайшего общего предка в оди-  
наковой степени (по 6 признакам), хотя у *Opacula* 6 аутапоморфий, а у *Pseu-  
deucera* — только 3 (рис. 42). Различия в числе аутапоморфий этих родов

Сравнение родов трибы *Eucerini* с 2 субмаргинальными ячейками по 27 признакам

Признак	<i>Eucera</i>	<i>Pseudoeucera</i>	<i>Subitella</i>	<i>Opacula</i>
<p><i>I. Оба пола</i></p> <p>1. Величина тела (длина в мм)</p> <p>2. Мандибулы (относительная длина и общая форма); отношение длины мандибулы к расстоянию между основными мандибул (спаружи)</p> <p>3. Число членников максиллярного щупика</p> <p>4. 1-й членник максиллярного щупика (относительная длина); отношение длины 2-го членника максиллярного щупика к длине 1-го</p> <p>5. Относительная величина 1-й субмаргинальной ячейки; соотношение 2-го и 4-го отрезков медиальной жилки переднего крыла</p> <p style="text-align: center;"><i>II. Самец</i></p> <p>6. Генальные поля (вид на голову сверху)</p> <p>7. Положение глазков: расстояние от верхнего края среднего глазка до заднего края головы (в числе диаметров глазков) (вид на голову сверху)</p> <p>8. Положение внутренних орбит относительно друг друга</p> <p>9. Характер выпуклости клипеуса (вид на голову сбоку, вертикаль по заднему краю глаза)</p> <p>10. Положение нижнего края клипеуса относительно нижнего края глаза</p> <p>11. Субапикальный уступ мандибулы, образованный передним килем</p> <p>12. Антенны (относительная длина)</p>	<p>10—14 (реже 7 или 15—17)</p> <p>Средней длины, слабо изогнутые, неперекрещающиеся; 0.6—0.75</p> <p>6 (редко 5) (рис. 9)</p> <p>Длинный; 1 (иногда до 2)</p> <p>Меньше 2-й; <math>M^2 &gt; M^4</math> (рис. 14)</p> <p>Слабовыпуклые (иногда волнуктые)</p> <p>Слабое; 1.5—2</p> <p>Сближаются книзу или параллельные (редко расходятся книзу)</p> <p>Равномерно выпуклый, нижняя часть направлена вниз или немного вперед</p> <p>Обычно значительно ниже глаз (редко почти на одном уровне)</p> <p>Имеется</p> <p>Длинные: достигают местами (обычно заходит за ее середину); иногда укороченные</p>	<p>11—14</p> <p>Средней длины, слабо изогнутые, неперекрещающиеся; 0.65</p> <p>*3 (иногда 4)</p> <p>Длинный; 0.9</p> <p>*Равна 2-й; <math>M^2 &lt; M^4</math></p> <p>Слабовыпуклые</p> <p>Слабое; 1.5</p> <p>Параллельные</p> <p>*В нижней половине загнбается назад (рис. 4)</p> <p>Ниже глаз</p> <p>Имеется</p> <p>Длинные: достигают местами</p>	<p>*16—18</p> <p>*Очень длинные, сильно изогнутые, перекрещающиеся; 0.9 (рис. 2)</p> <p>*4 (иногда 3) (рис. 8)</p> <p>*Короткий; 1.7—2.2 (рис. 8)</p> <p>*Равна 2-й <math>M^2 &lt; M^4</math></p> <p>Слабовыпуклые (рис. 6)</p> <p>*Сильное; 3—4 (рис. 6)</p> <p>*Расходятся книзу (рис. 2)</p> <p>*В нижней трети резко загнбается назад</p> <p>*Почти на одном уровне (рис. 2)</p> <p>*Отсутствует (рис. 2)</p> <p>*Укороченные: достигают лишь пролодеума</p>	<p>13</p> <p>Средней длины, слабо изогнутые, неперекрещающиеся; 0.7 (рис. 1)</p> <p>*3 (рис. 7)</p> <p>Длинный; 1.1 (рис. 7)</p> <p>*Равна 2-й; <math>M^2 &lt; M^4</math> (рис. 15)</p> <p>*Вогнутые (рис. 5)</p> <p>Слабое; 1.5 (рис. 5)</p> <p>Параллельные (рис. 1)</p> <p>Равномерно выпуклый, нижняя часть направлена вниз (рис. 3)</p> <p>Ниже глаз (рис. 1)</p> <p>Имеется (рис. 1)</p> <p>*Укороченные: достигают лишь пролодеума</p>

13. 1-й членик жгутика антоци (относительная длина); отношение его длины к максимальной ширине; отношение длины 2-го членика к 1-му

14. Пробаитарзус (форма)

15. Пробаитарзус (относительная длина); отношение его длины к длине трех следующих члеников лапки, вместе ваятых

16. Передний край мезобаитарзуса (форма)

17. Шпора средних голеней (относительная длина); отношение длины мезобаитарзуса к длине шпоры

18. Голены средних ног (форма)

19. Шпоры задних голеней (относительная длина); отношение длины мезобаитарзуса к длине шпоры

20. Передний край мезобаитарзуса (форма)

21. Задний край пигидиальной пластинки (7-й тергум)

22. Опушение посттравулярного поля 5-го стернума

23. Градулярные латеральные углы 6-го стернума

24. Форма задней части медиальной области 7-го стернума

25. Вентральный отросток гоностегия

26. Вершина гоностегия (форма)

27. 1-3-й членики передней лапки (форма)

Примечание. Звездочкой (\*) отмечено аноморфное состояние признака. Двумя звездочками (\*\*) — наиболее аноморфное состояние для признака 24, представленного рядом из трех состояний. Звездочкой с цифрой (№1, №2, ...) — разные аноморфные состояния признаков 20 и 26, независимо происходящие от их плейзоморфных состояний.

III. Самка

Короткий; 0.9—2.5; 1.7—5 (рис. 12)	*Длинный; 3—4; 1.2 (рис. 14)	*Длинный; 3—4; 0.7—0.8 (рис. 10)	*Длинный; 3.2; 0.8 (рис. 10)
Нормальный Длинный; около 2	Нормальный *Укороченный; 1.5 (рис. 18)	Нормальный (рис. 18) *Укороченный; 1.2—1.3 (рис. 18)	*Изогнутый (рис. 16, 17) Длинный; 1.8 (рис. 16, 17)
Прямой	Прямой	*С вырезкой в дистальной половине (рис. 21) *Укороченная; (рис. 21)	Прямой (рис. 20) Длинная; 2.2 (рис. 20)
Длинная; 2—2.2	Длинная; 2	Прямые (рис. 21) *Укороченные; 3.2 (рис. 23)	*Изогнутые (рис. 20) Длинные; 2 (рис. 22)
Прямые Длинные; 2—2.1 (рис. 25)	*1 Выпуклый (рис. 24)	*2 С вырезкой посередине (рис. 23) * Вырезан посередине (погода слабо)	*3 Со слабой выемкой в дистальной части (рис. 22) * Вырезан посередине (рис. 26)
Прямой (рис. 25)	Как правило, прямой или слабо вырезанный (рис. 27)	Более или менее равномерное	* С 2 пучками жестких шпигельных волосков, направленных латерально (рис. 28)
Как правило, более или менее равномерное	Более или менее равномерное	* Имеются (иногда слабо выражены)	* Имеются (рис. 29; углы показаны стрелкой)
Отсутствуют (рис. 30)	* Имеются	* * Килевидно выпуклая, с большими поперечными пучками по бокам кля (рис. 33, 34)	* Килевидно выпуклая вниз (рис. 31, 32)
Более или менее плоская (рис. 35, 36)	* Килевидно выпуклая вниз	* Отсутствует (рис. 40)	Имеется (рис. 38, 39)
* Отсутствует (кроме <i>P. telesieta</i> )	* Отсутствует (рис. 41)	* 2 Треугольно расширенный (рис. 40)	Ключевидная (гоностель на конце резко изогнут медиально) (рис. 38, 39)
Ключевидная (гоностель на конце резко изогнут медиально) или модифицированная (у продвинутых подродов)	* 1 Продолговатая расширенная мезально (рис. 41)	Нормальные	Самка неизвестна
Нормальные	* Сильно расширенные (рис. 19)		

Число признаков, по которым различаются роды на схеме (рис. 42)

Роды	<i>Eucera</i>	<i>Opacula</i>	<i>Pseudeucera</i>	<i>Cubitalia</i>	Всего	В среднем (на 1 связь)
<i>Eucera</i>	—	13	13	24	50	16.7
<i>Opacula</i>	13	—	12	23	48	16.0
<i>Pseudeucera</i>	13	12	—	17	42	14.0
<i>Cubitalia</i>	24	23	17	—	64	21.3
Всего					204	17.0

Примечание. Подсчет расстояний от *Opacula*, *Pseudeucera* и *Cubitalia* до рода *Eucera* проводился до наиболее близкого к ним подрода *Eucera s. str.*

повлияли и на длину условных (признаки для подсчетов принимаются равными) расстояний между ними (табл. 2). Наиболее обособленным в группе 4 родов *Eucerini* с 2 субмаргинальными ячейками является род *Cubitalia* (в среднем отличается от остальных трех родов по 21.3 признака), наименее — *Pseudeucera* (14 признаков). Значение этого показателя для *Opacula* косвенно, но вполне определенно подтверждает его самостоятельность в родовом ранге.

### *Opacula donatica* Sitdikov, sp. n.

Самец (голотип). Длина тела 13 мм. Высота головы в 1.25 раза меньше ее ширины (рис. 1). Клипеус на  $\frac{1}{2}$  своей высоты расположен ниже уровня глаз, с округло вырезанным нижним краем. Мандибульный промежуток в 4.5 раза короче ширины мандибулы в основании. Отношение длины члеников максиллярного щупика составляет 1 : 0.9 : 0.7 (рис. 7). Отношение постпальпальной части галей к высоте клипеуса равняется 4.49. Антенны составляют  $\frac{1}{2}$  общей длины тела. Отношение длины 1-го, 2-го, 6-го, 10-го и 11-го члеников жгутика антенн составляет 1 : 0.9 : 0.71 : 0.67 : 0.9. Мезобазитарзус сильно расширен суббазально (рис. 20). Задние маргинальные поля 1—3-го тергумов занимают чуть более  $\frac{1}{3}$  длины их постградулярной части, слабо вдавленные. 6-й тергум с хорошо выраженными латеральными градулярными зубцами. Кили постградулярного поля 6-го стернума представлены коротким поперечным отрезком медиальной ветви (рис. 29). 7-й и 8-й стернумы представлены на рис. 31, 32, 37. Гоностиль довольно тонкий, его вершина резко изогнута медиально, изогнутая часть примерно в 7 раз короче общей длины гоностыля (рис. 38, 39).

Клипеус более или менее равномерно пунктированный округлыми точками, принимающими в его нижней части форму неправильных ямок. Посередине верхней половины клипеуса проходит довольно широкая непунктированная полоса, клиновидно уменьшающаяся к середине. Скутум довольно грубо шагреневанный, матовый, густо пунктированный очень поверхностными точками диаметром 30—40 мкм, промежутки между точками равны 0.5—1 диаметру. Дорсальная поверхность 1-го тергума шагреневанная, блестящая, густо пунктированная неглубокими точками со сглаженным задним краем, диаметром 30—40 мкм. Его маргинальное поле поверхностно шагреневанное, блестящее, менее густо пунктированное точками, уменьшающимися к заднему краю (от 40 до 20 мкм). Постградулярное поле 2-го тергума шагреневанное, блестящее, пунктированное довольно четкими поверхностными точками, которые достигают наибольшего диаметра в середине (40 мкм) и наименьшего — в области, прилегающей к тергалюму градулусу (15 мкм). Его маргинальное поле шагреневанное, блестящее, с узкой непунктированной полосой вдоль заднего края, на остальной части равномерно пунктированное разбросанными точками диаметром 25—30 мкм, промежутки между точками равны 2—4 диаметрам.

Черный. Глаза светло-коричневые. Клипеус посередине в нижней половине с большим ярко-желтым пятном (рис. 1). Лабрум светло-желтый, исключая узкие латеральные темные полосы. Мандибулы субапикально с темно-желтым пятном.

Опушение головы, мезосомы и первых двух тергумов метасомы состоит преимущественно из длинных серых волосков. 3—7-й тергумы опушены коричневаточерными, умеренно длинными волосками. Постградулярное поле 5-го стернума посередине с треугольной голой площадкой, по бокам от которой расположены 2 пучка жестких, щетинистых, апикально резко изогнутых волосков, ориентированных латерально.

ЛИТЕРАТУРА

- [Осычнюк А. З.] Осычнюк А. З. Нови ддя фауни УРСР види бджіл. — Збірн. праць Зоол. музею АН УРСР, 1957, 28, с. 85—90.
- Осычнюк А. З., Папфилов Д. В., Пономарева А. А. Надсем. Apoidea — Пчелиные. — В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Ч. 1. Л., Наука, 1978, с. 279—519.
- Песенко Ю. А. Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые. XVII, 1 (Новая серия № 129). Пчелиные-галиктиды (Halictidae), подсемейство Halictinae, триба Nomioidini (в объеме фауны Палеарктики). Л., Наука, 1983. 199 с.
- Alfken J. D. Beitrag zur Kenntnis der *Eucera hispana* Lep. (Hym. Apid.). — Dtsch. Ent. Ztschr., 1936, 1/2, S. 1—13.
- Dusmet J. M., Y Alons'o. Los Ápidos de Espana VII. Géneros *Eucera* Scop. y *Tetralonia* Spin. — Mem. Soc. Espan. Hist. Natur., 1926, 13, 2, p. 83—201.
- Friese H. Die Bienen Europa's. (Apidae europaeae). . . Theil II. Solitäre Apiden. *Eucera*. Berlin: Friedländer, 1896. 216 S.
- Friese H. Neue Bienen-Arten der paläarktischen Region (Hym.). — Arch. Naturg., Abt. A, 1911a, Jg. 77, 1, 2, S. 135—143.
- Hurd P. D. Apoidea. — In: Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Vol. 2. Apocrita (Aculeata). Washington: Smiths. Inst., 1979, p. 1741—2209.
- Hurd P. D., Linsley E. G. A classification of the squash and gourd bees *Peponapis* and *Xenoglossa* (Hymenoptera: Apoidea). — Univ. Calif. Publ. Ent., 1970, 62, 39 p.
- Iuga V. G. Fauna Republicii Populare Romine. Insekta. Vol. IX, fasc. 3, Hymenoptera Apoidea. Fam. Apidae. Subfam. Anthophorinae. Bucuresti, 1958. 271 p.
- LaBerge W. E. A revision of the bees of the genus *Melissodes* in North and Central America. Part I. (Hymenoptera, Apidae). — Univ. Kansas. Sci. Bull., 1956a, 37, pt 2, 18, p. 911—1194.
- LaBerge W. E. A revision of the bees of the genus *Melissodes* in North and Central America. Part II. (Hymenoptera, Apidae). — Univ. Kansas Sci. Bull., 1956b, 38, pt 1, 8, p. 533—578.
- LaBerge W. E. The genera of bees of the tribe Eucerini in North and Central America (Hymenoptera, Apoidea). — Amer. Mus. Novit., 1957, 1837, 44 p.
- LaBerge W. E. A revision of the bees of the genus *Melissodes* in North and Central America. Part III. (Hymenoptera, Apidae). — Univ. Kansas Sci. Bull., 1961, 42, 5, p. 283—663.
- Latreille P. A. Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés . . . Paris: Schoell, 1810. XVI, 444 p.
- Lepelletier A. de. Histoire naturelle des insectes. Hyménoptères. T. 2. Paris: Roret, 1841. 680 p.
- Linsley E. G., MacSwain J. W., Smith R. F. Biological observations on *Xenoglossa fulva* Smith with some generalizations on biological character of other eucerine bees (Hymenoptera, Anthophoridae). — Bull. South. Calif. Acad. Sci., 1955, 54, 3, p. 128—141.
- Meunier F. Quelques insectes de l'Aquitaniien de Rott, Sept-Monts (Prusse rhénane). — Proc. Sect. Sci. K. Nederl. Akad. Wet., 1920, 22, p. 727—737.
- Michener C. D. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1944, 82, 6, p. 151—326.
- Michener C. D., LaBerge W. E., Moure J. S. Some American Eucerini bees. — *Dusenia*, 1955, 6, 6, p. 213—230.
- Michener C. D., Lange R. B. Observations on the ethology of neotropical anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea). — Univ. Kansas Sci. Bull., 1958, 39, 3, p. 69—96.
- Michener C. D., Moure J. S. A study of the classification of the more primitive non-parasitic anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1957, 112, 5, p. 395—452.
- Miliczky E. R. Observations on the nesting biology of *Tetralonia hamata* Bradley with a description of its mature larva (Hymenoptera: Anthophoridae). — J. Kansas Ent. Soc., 1985, 58, 4, p. 686—700.
- Mocsáry A. Espèces nouvelles du genre *Eucera* Latr. — Petites Nouv. Entomol., 1878, 2, 208, p. 277—278.
- Móczár M. Systematik, Verbreitung und Ökologie der Gattungen *Eucera* Latr. und *Tetralonia* Spin. (Hym.). — Ann. Hist.-Natur. Mus. hung., N. S., 1954, 5, S. 367—386.
- Moure J. S., Michener C. D. A contribution toward the classification of Neotropical Eucerini (Hymenoptera, Apoidea). — *Dusenia*, 1955, 6, 6, p. 239—331.
- Rozen J. G. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea). Part. 1. Introduction, Eucerini, and Centridini (Anthophorinae). — Amer. Mus. Novit., 1965, 2233, 27 p.
- Salt G. Three bees from Baltic Amber. — Bernstein-Forsch., 1931, 2, S. 136—147.
- Sandhouse G. A. The type species of the genera and subgenera of bees. — Proc. U. S. Natur. Mus., 1943, 92, 3156, p. 519—619.
- Schmiedeknecht O. Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. 2. Aufl. Jena, Fischer: 1930. 1062 S.

- Scopoli I. A. Annus IV. Historico-naturalis. Lipsiae: Hilscheri, 1770. 150 p.  
Théobald N. Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. Nancy. 473 p.  
Tkalců B. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. Melitturga Latr., Eucera Scop.,  
Apidae; Lithurge Latr, Stelis Pz., Creightonetta Cockll., Megachilidae, Apoidea, Hym. —  
Čas. Moravsk. Mus., 1978, 63, p. 153—181.  
Tkalců B. Revision der Gattung Cubitalia Friese, 1911 (Hymenoptera, Apoidea). —  
Annot. Zool. et Bot., 1984a, 161. 15 p.  
Tkalců B. Systematisches Verzeichnis der westpaläarktischen Tetralonia- und Eucera-  
Arten, deren Männchen als Blütenbesucher verschiedener Ophrys-Arten festgestellt  
wurden. Mit Beschreibung neuer Taxa (Hymenoptera: Apoidea). — Nova Acta Reg.  
Soc. Sci. Upsal. Ser. V: C, 1984b, 3, p. 57—77.  
Zeuner F. E., Manning F. J. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). —  
Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., 1976, 2, 3, p. 149—268.

Зоологический институт АН СССР,  
Ленинград,  
Удмуртский государственный университет,  
Ижевск.

Поступила 24 XII 1987.

---

#### SUMMARY

Diagnosis of a new genus *Opacula* Pesenko et Sitdikov and description of its type-species *O. donatica* Sitdikov, sp. n., are given. A group of four genera (*Eucera*, *Pseudeucera*, *Cubitalia* and *Opacula*) having two submarginal cells of forewings is considered as monophyletic. A key to males of these genera and a synoptic table including 27 characters (with indicated apomorphic and plesiomorphic states) distinguishing these genera are compiling. Polarities of the main characters which define synapomorphies of the genera are discussed. The generalized genus *Eucera* is considered as paraphyletic group. Phylogenetic relationships between these genera are reconstructed: *Pseudeucera*+*Cubitalia*+*Opacula* is a sister group of the subgenus *Eucera* s. str.; *Pseudeucera*+*Cubitalia* is a sister group of the genus *Opacula*.

---