

УДК 595.799:591.521

РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ПЧЕЛ-МЕГАХИЛИД (HYMENOPTERA: MEGACHILIDAE) НА ОСНОВЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО СЦЕНАРИЯ РАЗВИТИЯ ИХ ГНЕЗДОСТРОИТЕЛЬНЫХ ИНСТИНКТОВ

Иванов С.П.

На основе эволюционного сценария с использованием 12 меронов и 195 признаков строения гнезд, поведения пчел и их личинок проведена реконструкция филогенетических отношений пчел-мегахилид. Установлен характер филогенетических отношений отдельных таксонов в пределах триб *Megachilini* и *Osmiini*, показана неоднозначность положения *Fideliinae* по отношению к *Megachilidae*.

Ключевые слова: *Megachilidae*, признаки строения гнезд, филогения.

ВВЕДЕНИЕ

Эволюционная история пчел всегда привлекала внимание апидологов. К настоящему времени сформулировано несколько гипотез становления гнездостроительных инстинктов пчел, общим для которых является, пожалуй, лишь одно – происхождение пчел от роющих ос [1 – 7]. Наиболее аргументированной представляется версия эволюционного развития пчел, разработанная В.Г. Радченко и Ю.А. Песенко [8] и поддержанная в дальнейшем Ч. Миченером [7]. Однако многие детали начальных этапов эволюции пчел и пути развития их гнездостроительных инстинктов в пределах отдельных семейств остаются неясными. Результаты проведенных исследований, в частности, не позволяют однозначно оценить ни положение отдельных семейств пчел относительно друг друга, ни, тем более, филогенетические связи пчел в пределах отдельных триб и родов. Очевидно, что такое положение будет сохраняться и в дальнейшем, если не будет реализована возможность привлечения для филогенетического анализа более широкого круга признаков. В настоящее время большинство известных схем филогенетических отношений насекомых, и в частности пчел, построено с использованием главным образом морфологических признаков [7, 9 – 12]. Количество таких признаков приближается к двумстам и, видимо, близко к исчерпанию. Не случайно некоторые исследователи считали необходимым использовать в своих филогенетических реконструкциях в дополнение к морфологическим признакам отдельные признаки строения гнезд, хлебцев и коконов [13, 14]. Такие признаки в отличие от морфологических, по сути, являются этологическими, поскольку за каждым из них стоит поведение пчел или личинок.

Привлечение таких признаков для построения филогенетических схем вполне оправданно, прежде всего, в силу их наследственной обусловленности. Такие признаки вполне можно рассматриваться как этологические фены и соответственно использовать в качестве идентификаторов таксонов пчел разного ранга наравне с морфологическими признаками. Положительные результаты осуществления такого подхода уже получены при реконструкции филогении складчатокрылых ос [15] и, это дает основания надеяться, что его применение будет не менее успешным и для других групп перепончатокрылых со сложным гнездостроительным поведением.

Еще одним резервом расширения круга признаков, казалось бы, могли стать признаки, выявляемые на молекулярном уровне. Однако молекулярная филогения пчел, основанная на признаках строения нуклеиновых кислот [16 – 18] или белков [12], пока не оправдала больших ожиданий. Возможно, это связано с подавляющим преобладанием общих и минимальным числом видоспецифичных генов, что характерно не только для насекомых.

К сожалению, ограничены и возможности привлечения для разработки вопросов филогении пчел палеонтологических данных в силу эволюционной молодости пчел, их относительно невысокой плотности в природе и специфическим условиям обитания.

Таким образом, очевидно, что основным резервом существенного пополнения арсенала кладистических признаков, способных обеспечить дальнейший прогресс в области филогенетических исследований пчел, остаются признаки, полученные в ходе изучения поведения имаго и личинок пчел, а также строения гнезд и их отдельных деталей.

Цель настоящих исследований – составление реестра этологических признаков пчел и реконструкция филогенетических отношений пчел-мегахилид на основе эволюционного сценария их развития.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ филогенетических отношений пчел-мегахилид с использованием этологических признаков проведен в рамках гипотетико-дедуктивной схемы аргументации [20]. В основу филогенетической реконструкции был положен эволюционный сценарий развития гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид [21]. В соответствии с этим сценарием определялась полярность признаков, выстраивалась семогенетическая и анагенетическая составляющая филогенеза. Филогенетическая реконструкция осуществлялась в следующей последовательности: выделение групп разного уровня общности признаков, определение полярности признаков, выделение синапоморфий, перевод признаковых деревьев в таксон-признаковые с последующим объединением их в общую кладограмму [20]. Параллельно с анализом признаков по приведенной схеме на каждом этапе ее реализации проводилось согласование паттерна и направления ветвления филогенетических линий с эволюционной моделью развития гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Филогенетическому анализу на основе этологических признаков пчел-мегахилид предшествовал процесс детального изучения строения гнезд 33 видов из 20 родов и подродов, обитающих в Крыму, Украине и на прилегающих территориях, а также анализ информации из многих литературных источников о гнездовании пчел, принадлежащих к 100 родам и под родам пчел-мегахилид мировой фауны. В ходе этого изучения нами выявлено 195 признаков строения гнезд и поведения пчел при их строительстве и провиантировании (табл. 1). Двадцать пять признаков выявлены и охарактеризованы впервые, а большинству из известных ранее даны более точные формулировки.

Таблица 1.

Мероны и признаки строения гнезд, поведения самок при их строительстве и провиантировании, поведения личинок пчел в ходе питания и плетения кокона

Форма, положение и состав хлебца	
1)	1.0. Хлебец лепной
2)	1.1. Хлебец формовой, частично повторяет форму ячейки
3)	1.2. Хлебец формовой, полностью повторяет форму ячейки
4)	1.3. Хлебец расположен в дальнем конце ячейки и не касается ее стенок
5)	1.4. Хлебец в виде порций провизии, сложенных одна на другую
6)	1.5. Хлебец ложнолепной
7)	1.6. Хлебец «фиделийский»
8)	1.7. Хлебец «литургийский»
9)	1.8. Хлебец «металлинельский»
10)	1.9. Хлебец «неофиделийский» в виде многослойной обмазки стенок ячейки
11)	1.10. В составе хлебца преобладает пыльца
12)	1.11. В составе хлебца преобладает нектар
Положение яйца	
13)	2.1. Яйцо располагается в замкнутой камере внутри хлебца
14)	2.2. Яйцо располагается в гротообразной полости хлебца
15)	2.3. Яйцо помещается в небольшом углублении хлебца
16)	2.4. Яйцо воткнуто в хлебец вертикально
17)	2.5. Яйцо воткнуто в хлебец под наклоном
18)	2.6. Яйцо лежит на хлебце
19)	2.7. Яйцо не закреплено на хлебце (лежит свободно)
Поведение личинки	
20)	3.1. Личинка в ходе питания объедает хлебец со всех сторон
21)	3.2. Личинка в ходе питания объедает хлебец вокруг себя
22)	3.3. Личинка в коконе свернута в полукольцо
23)	3.4. Личинка в коконе лежит свободно
24)	3.5. Выделение экскрементов в период питания
25)	3.6. Выделение экскрементов после питания до начала строительства кокона
26)	3.7. Выделение экскрементов продолжается в ходе строительства кокона
27)	3.8. Экскременты используются для обмазки (обкладки) стенок ячейки
28)	3.9. Экскременты входят в состав кокона
29)	3.10. Экскременты не выделяются личинкой ни на одной стадии развития
30)	3.11. Экскременты в виде отдельных гранул
31)	3.12. Экскременты используются для строительства ложного кокона
Строение кокона	
32)	4.1. Кокон ребристый
33)	4.2. Кокон гладкий
34)	4.3. Кокон плотный

35)	4.4. Кокон тонкий
36)	4.5. Кокон полностью повторяет форму ячейки
37)	4.6. Кокон частично повторяет форму ячейки
38)	4.7. Кокон имеет утолщение на одном конце
39)	4.8. Кокон имеет утолщение на двух противоположных концах
40)	4.9. Кокон не имеет утолщений
41)	4.10. Кокон веретенообразный
42)	4.11. Кокон яйцевидный
43)	4.12. Кокон эллипсоидный
44)	4.13. Кокон с «пяточком»
45)	4.14. Кокон с «бугорком»
46)	4.15. Кокон с «соской»
47)	4.16. Кокон с «крышкой»
Диапауза	
48)	5.1. Диапауза происходит в фазе предкуколки
49)	5.2. Диапауза происходит в фазе куколки
50)	5.3. Диапауза происходит в фазе имаго
Строение и параметры ячейки, способ ее изготовления, способ оценки количества провизии	
51)	6.1. Ячейки коммунальные
52)	6.2. Ячейки индивидуальные
53)	6.3. Ячейки виртуальные
54)	6.4. Ячейки эквиобъемные
55)	6.5. Ячейки эквилинейные
56)	6.6. Ячейки неопределенные по длине
57)	6.7. Ячейки первично неполнокомпонентные
58)	6.8. Ячейки вторично неполнокомпонентные
59)	6.9. Ячейки полнокомпонентные
60)	6.10. Ячейки псевдополнокомпонентные
61)	6.11. Ячейки располагаются в готовой полости ей соразмерной
62)	6.12. Ячейки выгрызаются
63)	6.13. Ячейки выстраиваются с использованием разных материалов
64)	6.14. Ячейки гомоморфные
65)	6.15. Ячейки заимствованные
66)	6.16. Пробка ячейки в виде завала
67)	6.17. Пробка ячейки лепная или выстраивается
68)	6.18. Строительный материал скрепляется секреторным веществом
69)	6.19. Стенки ячейки скрепляются частицами переработанного субстрата
70)	6.20. Перегородки между ячейками обычной толщины
71)	6.21. Перегородки между ячейками предельно тонкие
72)	6.22. Полость ячейки цилиндрическая
73)	6.23. Полость ячейки эллипсоидная
74)	6.24. Количество провизии в ячейках оценивается по затратам труда или времени
75)	6.25. Количество провизии в ячейках оценивается по степени их заполненности
76)	6.26. Ячейки используются один раз
77)	6.27. Ячейки используются многократно
78)	6.28. Порог в виде горловины ячейки с ровными краями (гомолог горловины)
79)	6.29. Порог в виде возвышения с неровными краями (гомолог дна)
80)	6.30. Порог отсутствует
81)	6.31. Перегородки одинарные
82)	6.32. Перегородки двойные
83)	6.33. Перегородки дублируются
Положение ячеек относительно субстрата, гнездового канала и друг-друга; особенности гнездового канала	
84)	7.1. Ячейки располагаются на субстрате

85)	7.2. Ячейки располагаются в субстрате
86)	7.3. Ячейки располагаются одиночно
87)	7.4. Ячейки располагаются группами, мозаично
88)	7.5. Ячейки располагаются группами, в одной плоскости
89)	7.6. Ячейки располагаются линейно, их продольные оси совпадают
90)	7.7. Ячейки располагаются линейно, их продольные оси могут не совпадать
91)	7.8. Ячейки располагаются одиночно в ответвлениях общего хода
92)	7.9. Ячейки располагаются в ответвлениях общего хода по две–три в ряд
93)	7.10. Ячейки перевернуты, располагаются горловиной вниз
94)	7.11. Ячейки располагаются в полостях разного диаметра без предпочтения
95)	7.12. Ячейки располагаются только в полостях определенного диаметра
96)	7.13. Ячейки располагаются в предельно узких полостях
97)	7.14. Ячейки располагаются только в широких полостях
98)	7.15. Ячейки располагаются в конических полостях раковин моллюсков
99)	7.16. В гнезде имеется «вестибюль»
100)	7.17. В гнезде нет «вестибюля»
101)	7.18. Ячейки в гнездовом канале образуют непрерывный ряд
102)	7.19. Ячейки в гнездовом канале прерываются свободным пространством
103)	7.20. Гнездовой канал выгрызается
104)	7.21. Гнездовой канал заимствуется
Субстрат гнездования	
105)	8.1. Субстрат гнездования – песок рыхлый
106)	8.2. Субстрат гнездования – песок плотный
107)	8.3. Субстрат гнездования – глина
108)	8.4. Субстрат гнездования – древесина
109)	8.5. Субстрат гнездования – земля
110)	8.6. Субстрат гнездования – сухой навоз
111)	8.7. Субстрат гнездования – между листьев
112)	8.8. Субстрат гнездования – в плотных куртинах злаков
113)	8.9. Субстрат гнездования – между камней
114)	8.10. Субстрат гнездования – под корой
115)	8.11. Субстрат гнездования – отверстия в древесине
116)	8.12. Субстрат гнездования – щели в древесине
117)	8.13. Субстрат гнездования – полости внутри стеблей растений
118)	8.14. Субстрат гнездования – стебли с мягкой сердцевинной
119)	8.15. Субстрат гнездования – галлы
120)	8.16. Субстрат гнездования – раковины моллюсков
121)	8.17. Субстрат гнездования – термитники
122)	8.18. Субстрат гнездования – любые полости
Строительный материал и поведение пчел при строительстве гнезд	
123)	9.1. Строительный материал приносится извне
124)	9.2. Строительный материал добывается при выгрызании гнездового хода
125)	9.3. Строительный материал перерабатывается внутри ячейки
126)	9.4. Строительный материал укладывается в ячейку без переработки
127)	9.5. Строительный материал нескольких видов
128)	9.6. Строительный материал одного вида
129)	9.7. Строительный материал добывается вырезанием
130)	9.8. Строительный материал добывается соскобом
131)	9.9. Строительный материал добывается выгрызанием
132)	9.10. Строительный материал представляет собой вырезки неправильной формы
133)	9.11. Строительный материал представляет собой вырезки правильной формы
134)	9.12. Строительный материал переносится к гнезду в жвалах
135)	9.13. Строительный материал переносится с помощью ног
136)	9.14. Строительный материал переносится с помощью ног и жвал
137)	9.15. Строительный материал – вырезки листьев одной формы

138)	9.16. Строительный материал – вырезки листьев разной формы
139)	9.17. Строительный материал – земля
140)	9.18. Строительный материал – пережеванная растительная масса
141)	9.19. Строительный материал – древесные опилки
142)	9.20. Строительный материал – растительная вата
143)	9.21. Строительный материал – смола
144)	9.22. Строительный материал – камешки, мелкая галька
145)	9.23. Строительный материал – песок
146)	9.24. Строительный материал – лепестки цветков
147)	9.25. Строительный материал – листья
148)	9.27. Строительный материал – кора
149)	9.28. Строительный материал – пленка березовой коры или другие подобные части растений
150)	9.29. Строительный материал – всякий мусор
151)	9.30. Строительный материал сухой
152)	9.31. Строительный материал влажный
153)	9.32. Строительный материал сухой, но увлажняется самкой в ходе приготовления
	Строение и состав гнезда
154)	10.1. Гнездо имеет общую пробку
155)	10.2. Гнездо не имеет общей пробки
156)	10.3. Пробка гнезда аналогична пробки ячейки
157)	10.4. Пробка гнезда отличается от пробки ячейки
158)	10.5. Задняя пробка гнезда имеется
159)	10.6. Задняя пробка гнезда отсутствует
160)	10.7. Гнездо закрывается завалом
161)	10.8. Гнездо имеет общее покрытие
162)	10.9. Гнездо (ячейка) открывается и закрывается при каждом посещении
163)	10.10. Гнезда содержат ячейки с потомством одного пола
164)	10.11. Гнезда содержат ячейки с потомством обоих полов
165)	10.12. В гнезде наблюдается порядок в размещении полов
166)	10.13. В гнезде не наблюдается порядка в размещении полов
167)	10.14. Самцы располагаются в дальних (от входа) ячейках
168)	10.15. Самцы располагаются в ближних (от входа) ячейках
169)	10.16. Соотношение полов зависит от кормовой базы
170)	10.17. Соотношение полов не зависит от кормовой базы
171)	10.18. При смене пола потомства в ряду ячеек наблюдается перепад массы хлебца
172)	10.19. При смене пола потомства в ряду ячеек не наблюдается перепада массы хлебца
173)	10.20. Масса перегородок увеличивается в последовательном ряду ячеек гнезда
174)	10.21. Масса перегородок уменьшается в последовательном ряду ячеек гнезда
175)	10.22. Масса перегородок в последовательном ряду ячеек гнезда сначала уменьшается, а затем увеличивается
176)	10.23. Масса перегородок не меняется в последовательном ряду ячеек гнезда
177)	10.24. Средняя масса самок больше средней массы самцов
178)	10.25. Средняя масса самок меньше средней массы самцов
179)	10.26. Дифференциации полов по массе не наблюдается
	Отрождение имаго
180)	11.1. Протерогиния
181)	11.2. Протерандрия
182)	11.3. Сроки отрождения коррелируют с массой особи
183)	11.4. Сроки отрождения коррелируют с полом
184)	11.5. При выходе потомства наблюдается определенный порядок
185)	11.6. При выходе потомства не наблюдается порядка
186)	11.7. Порядок выхода из гнезд молодых пчел определяет механизм реверсного отрождения
187)	11.8. Порядок выхода из гнезд молодых пчел определяет механизм опережающего развития
188)	11.9. Первый вылет из гнезда не сопровождается ориентационным облетом
189)	11.10. Первый вылет из гнезда сопровождается разворотом в сторону места вылета

190)	11.11. Ориентационный облет в виде нескольких круговых облетов места вылета
191)	11.12. Ориентационный облет «сканирующий»
192)	11.13. Поиск места для гнезда осуществляется в местах отрождения
Трофические связи	
193)	12.1. Монолектизм
194)	12.2. Олиголектизм
195)	12.3. Полилектизм

В соответствии с современной версией типологии [22, 23] выделенные признаки объединены в 12 меронов: форма и состав хлебца; положение яйца; поведение личинок в ходе питания и плетения кокона; строение и положение кокона; фаза в период диапаузы; строение и параметры ячейки, способ ее изготовления и способ оценки количества провизии; положение ячеек относительно субстрата, гнездового канала и друг друга, особенности строения гнездового канала; субстрат гнездования; строительный материал и поведение пчел при строительстве гнезд; строение и состав гнезда; отрождение имаго; трофические связи.

Результаты реконструкции филогенетических отношений пчел-мегахилид на основе анализа собственно этологических признаков и признаков строения гнезд представляют кладограммы на рисунках 1 – 3. Нумерация признаков на рисунках 2 и 3 соответствует нумерации в таблице 1. На интернодах кладограммы на рисунке 2 указаны признаки характерные для типовых родов. Прежде чем приступить к анализу полученных кладограмм, необходимо сделать несколько общих замечаний.

Как отмечалось выше, этологические признаки пчел в силу их наследственной обусловленности могут рассматриваться как фены и выступать в качестве идентификаторов таксонов пчел разного ранга наравне с морфологическими признаками. Отдельные структуры гнезд являются калькой поведения пчел, что позволяет использовать их как идентификаторы таксонов. В нашем случае лишь иногда установление однозначной связи элементов строения гнезд с определенными таксонами потребовало учета характера поведения пчел при их возведении. В частности, принадлежность хлебцев к группе *лепных* (их имеют большинство короткохоботных пчел) или *ложнолепных* (свойственны части пчел-мегахилид) может быть установлена только с учетом поведения пчел при их формировании. Использование для строительства ячейки только определенным образом вырезанных и доставленных в гнездо вырезок листьев отличает пчел *Megachile* s. str. от *Anthocopa*. Сочетание некоторых этологических признаков послужило основанием для заключений об их связи с определенным этапом или направлением развития гнездостроительных инстинктов пчел. Так, например, сочетание протерандрии, расположения самцов в последних ячейках гнезда и их меньшие размеры по сравнению с самками имеет место у большинства Megachilini и Osmiini. У значительной части Anthidiini наблюдается протерогиния, противоположное размещение полов в гнездах и меньшие размеры самок по сравнению с самцами. Такое распределение признаков, учитывая их функциональную связь, дает основания предположить, что формирование различий в сроках выхода пчел из гнезд произошло на относительно раннем этапе развития Megachilidae, но после разделения этого семейства на соответствующие трибы.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ

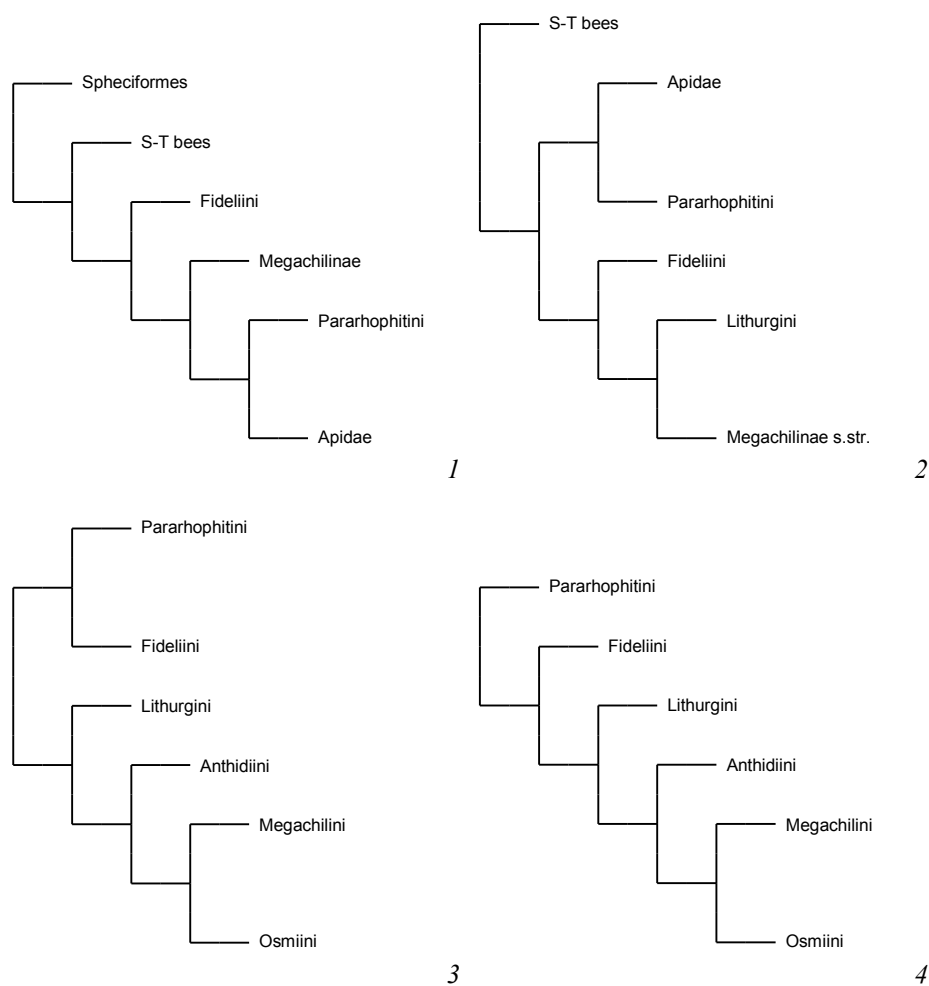


Рис. 1. Кладограммы филогенетических отношений пчел, построенные по поведенческим признакам.

Необходимо отметить, что в большинстве случаев степень проработанности отдельных эпизодов эволюционного сценария позволяла однозначно определить паттерн распределения признаков и последовательность кладистических событий в соответствующих фрагментах кладограмм. В отдельных случаях в качестве дополнительной аргументации привлекались морфологические признаки, уже интерпретированные в указанном смысле [7, 24 – 29 и др.]. Так, например однозначная трактовка морфологических признаков пчел-фиделиин как примитивных послужила основанием для придания статуса плезиоморфных целому ряду признаков строения их гнезд.

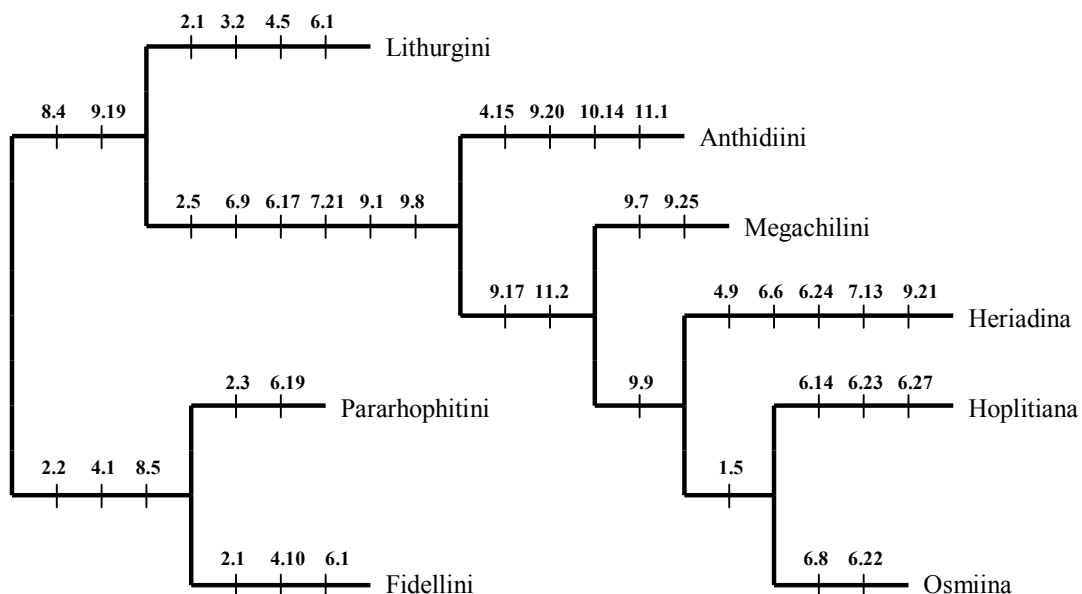


Рис. 2. Кладограмма филогенетических отношений между трибами и подтрибами семейства Megachilidae, построенная по поведенческим признакам.

Взвешивание признаков проводилось нами, исходя из анализа характера их изменчивости в ходе эволюции гнездостроительных инстинктов, четкости функциональной интерпретации и адаптивного значения. На основании этих и некоторых других критериев соответствующую оценку получили не только отдельные признаки, но и их сочетания, а также отдельные мероны. Значимость меронов отражена в таблице 1, в которой они представлены в порядке ее убывания. Наибольший вес имеют признаки, характеризующие форму хлебца и положения яйца. Большой вес этих меронов определяется, прежде всего, относительной консервативностью признаков его составляющих и свойством, которое можно определить как аккумуляционная емкость. Не случайно четыре типа хлебцев в составе первого мерона «именные», и все остальные признаки также имеют четкую привязку к тем или иным систематическим подразделениям пчел-мегахилид. Изменение признаков строения хлебца в ходе эволюции гнездования пчел происходило редко, и всегда было связано с существенными изменениями в биологии гнездования пчел – сменой трофических приоритетов, субстрата гнездования или строительного материала. Консервативность признаков строения хлебца также связана с его высокой энергетической емкостью, важностью его сохранности, как в период формирования, так и в достаточно продолжительный период питания личинки.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ

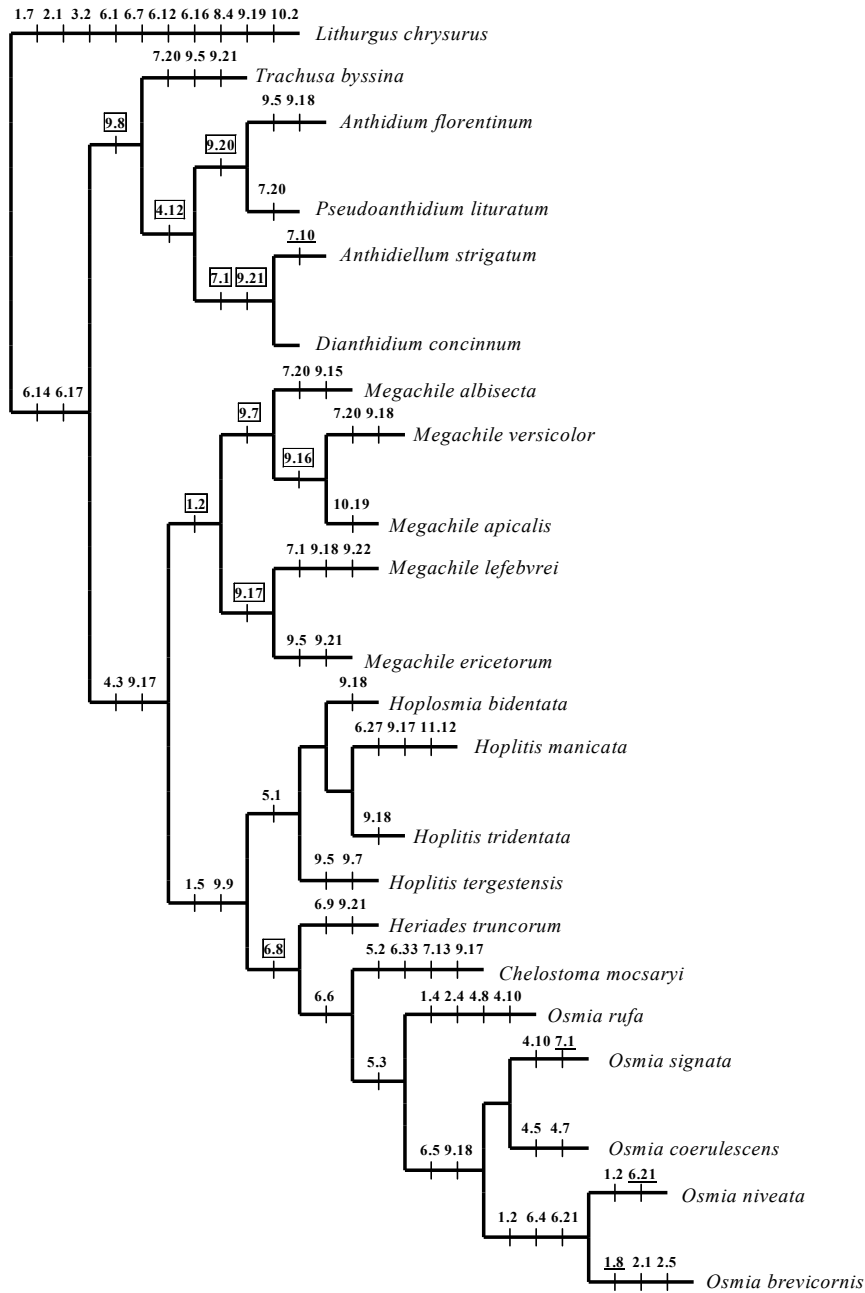


Рис. 3. Синапоморфограмма филогенетических отношений между отдельными видами подсемейства Megachilinae, построенная по поведенческим признакам.

Не меньшее значение имеет сохранность яйца. Особую опасность представляет период времени от откладки яйца, до запечатывания ячейки. Кроме того, откладка яйца требует от самки особенной аккуратности действий. Важность этого акта

отражается в поведении самок, которые всегда испытывают заметное возбуждение до тех пор, пока ячейка с только что отложенным яйцом не будет запечатана. Состояние пчелы в эти моменты сравнимы, пожалуй, только с возбуждением при встрече с половым партнером.

Форма хлебца и положение яйца не только тесно связаны между собой, но и аккумулируют многие признаки других меронов. Уникальный «литургийский» хлебец возник по двум причинам – как компенсация больших затрат времени на выгрызание ячеек в твердой древесине и невозможности *Lithurgus* перейти к изготовлению прочной лепной пробки ячейки. Появление ложнолепного хлебца открыло путь к строительству ячеек принципиально нового типа, а «металлибельского» – сопровождалось перестройкой не только модуса поведения пчел, но и личинок.

Кладограммы, отражающие начальные этапы развития Megachilidae (рис. 1), в целом соответствуют аналогичным деревьям, построенным по морфологическим признакам [7, 9, 11, 24 и др.]. Исключение составляет только кладограмма, представленная на рисунке 1, 1, где Fideiini занимает сестринское положение по отношению ко всем длиннохоботным пчелам. Хотя на возможность такого варианта филогенетических связей указывает Ч. Миченер [7], основываясь на морфологических признаках пчел и их личинок. В нашем случае такое положение Fideiini основано на уникальности многих признаков строения ячейки и их общности с признаками строения ячейки первопчелы. Признаком, по которому произошло разделение филогенетических линий, поставивших Fideiini в соответствующее положение, является сохранение хлебца с гротообразной полостью для яйца у Fideiini и потеря этой полости у предка всех остальных длиннохоботных пчел-мегахилид. Следующая кладистическая группа (Pararhophitini + Apidae) образована на основании расхождения по признакам «стенки ячейки обрабатываются» – «стенки ячеек остаются без обработки». Обработка стенок ячейки у Pararhophitini носит своеобразный характер [30], но, учитывая персистентность этих пчел и плезиоморфное состояние многих других их признаков, можно допустить, что именно такая обработка была первым этапом развития обработки ячеек у пчел вообще.

Рисунки 2 и 3 представляют более полную версию результатов анализа филогенетических отношений пчел подсемейства Megachilinae. Признаки, обозначенные на кладограмме цифрами, выбраны, исходя из необходимости представить основные тенденции филогенеза пчел, показать апоморфии (большинство приведенных признаков), синапоморфии (взяты в рамку), плезиоморфии, некоторые из симплезиоморфий и аутапоморфий (подчеркнуты), а также параллелизмы.

Прежде всего, обращает на себя внимание большое количество параллелизмов (гомоплазий). Из приведенных на рисунке 67 признаков 7 возникли независимо в разных ветвях развития гнездостроительных инстинктов пчел, при этом один из них (признак 6.27) отмечен в 5 линиях развития. Как известно, большое количество гомоплазий снижает значимость соответствующих признаков и существенно затрудняет построение филогенетических деревьев. С другой стороны, наличие

параллелизм является одним из проявлений направленного характера эволюции и может рассматриваться как аргумент в пользу монофилии той или иной группы [31]. В нашем случае каждый из параллелизмов нашел свое объяснение в ходе анализа условий гнездования соответствующих пчел. В частности вторичное использование ячеек (признак 6.27) во всех случаях сопровождается (сочетается) с особой прочностью их стенок и большими затратами времени на выгрызание (*Lithurgus*) или строительство (*Hoplitis*) ячеек. Гнезда *Heriades*, хотя и устраиваются в заимствованных каналах, так же, как правило, располагаются в ходах прогрызенных личинками жуков в твердой древесине, а использованная для строительства перегородок смола может использоваться многократно (наблюдения автора).

Также во всех линиях развития пчел-мегахилид независимо возникали свободные гнезда (признак 7.1): в пределах Anthidiini – как минимум 7 раз на родовом и подродовом уровнях (*Anthidiellum*, *Aspidosmia*, *Dianthidium*, *Epanthidium*, *Hypanthidium*, *Icteranthidium*, *Pachyanthidium*). Хотя возможно, что некоторые из приведенных родов имеют общего предка, уже строившего свободные ячейки. Среди Anthidiini хорошо прослеживается путь перехода от строительства ячеек в полостях к свободным ячейкам через гнездование в щелевидных и просторных полостях (*Hypanthidium*, *Icteranthidium* и др.). У Megachilini свободные ячейки возникли два раза – все виды *Chalicodoma* и единичные виды *Eutricharaea*. Как минимум четыре раза возникли свободные ячейки у Osmiini (*Hoplitis*, *Helicosmia*, *Melanosmia*, *Megaloheriades*). Меньшее количество видов, представляющих такие гнезда у Megachilini и Osmiini, имеет свое объяснение. В первом случае причина заключается в специфичности строительного материала у большинства представителей Megachilini, которые строят ячейки из вырезок листьев. Очевидно, что базовой группой в этой трибе являются халикодомоформные [по 7] виды, размещающие ячейки из земляной замазки в различных полостях (например, *Pseudomegachile*). Вырезание пластинок из листьев растений возникло позже. Промежуточную форму представляют *Chrysosarus*, строящие оригинальные ячейки, перегородки между которыми вылепливаются из грязи, а боковые стенки представлены вырезками из листьев. Причина небольшого числа видов, строящих свободные ячейки, у Osmiini состоит в характере строения гнезд у большинства видов этой трибы, имеющих неполнокомпонентные ячейки без боковых стенок.

В каждой из триб пчел-мегахилид отмечается развитие гнездостроительных инстинктов в направлении возврата к выгрызанию гнездовой полости в субстрате.

Употребление земли для строительства ячеек присутствует во всех трибах и подтрибах пчел-мегахилид кроме Anthidiini и Heriagina (признак 9.17). В трибе Megachilini земля является основным строительным материалом у всех халикодомоформных пчел. В подтрибе Osmiina земля часто используется гоуплитиформными пчелами, строящими полнокомпонентные ячейки. Перегородки из земли строят пчелы наиболее генерализованного подрода *Osmia* s. str., а также все *Chelostoma*. Перешли на замазку из пережеванных листьев только относительно продвинутые *Helicosmia*, *Pyrosmia* и др. Это обстоятельство позволяет заключить, что строительный материал в виде земли, который добывался выгрызанием, стал использоваться ближайшим предком Megachilini как альтернатива пуху и смоле.

Эти материалы добывались соскабливанием ближайшим предком Anthidiini. Смола также используется многими пчелами из разных групп, но очевидно, что этот признак (признак 9.21) возник в каждой из них независимо и может рассматриваться как гомоплазия или же ложная синапоморфия.

Согласно представленному варианту филогенетических отношений пчел-мегахилин способность вырезать и использовать при строительстве ячейки кусочки листьев (признак 9.7), как отмечено выше, развилась у пчел-листорезов (*Megachile* s. str.) уже после разделения пчел на трибы Megachilini и Osmiini в момент отделения подрода *Chalicodoma*. В подрode *Anthocopa* (Osmiini) этот признак возник самостоятельно. Способность использовать растительную замазку (признак 9.18), наиболее распространенная у Osmiini, как уже отмечалось, сформировалась относительно поздно. Таким образом, известные случаи использования растительной замазки некоторыми Anthidiini и Megachilini следует рассматривать так же, как признак, возникший независимо.

Интерес представляет положение подтрибы Osmiina и трибы Osmiini в целом по отношению к другим трибам подсемейства Megachilinae. Позднее возникновение Osmiina определяется характером сегогенеза признаков строения ячейки в соответствии с эволюционной моделью. Вторично неполнокомпонентные ячейки *Osmia* возникли из полнокомпонентных, появлению которых также предшествовала длительная эволюция [21]. Принципиальное отличие вторично неполнокомпонентных ячеек от первично неполнокомпонентных состоит в том, что строящие их пчелы должны обладать особой способностью – оценивать объем ячейки вне зависимости от ее формы. Именно приобретение этой способности ближайшим предком пчел подтрибы Osmiina позволило ему освоить новую адаптивную зону – заселение гнездовых полостей в широком диапазоне диаметров.

Иерархия отношений между трибами Anthidiini, Megachilini и Osmiini вытекает также из положения синапоморфий на кладограмме, достаточно надежных на наш взгляд. В частности, даже наличие самцов, превышающих размерами самок, у некоторых видов *Chelostoma* не смогло исключить протерандрию, обычно несовместимую с этим признаком.

Сравнение эффективности гнездостроительной деятельности *Osmia* и пчел других родов свидетельствуют, что эти пчелы, отказавшись от строительства перегородок, достигли существенной экономии времени. Поскольку возникновение менее эффективных структур из более эффективных представляется маловероятным, эти факты также можно считать аргументом в пользу правильности выявленной иерархии таксонов.

Последним в ряду аргументов (но не последним по значению), в пользу более позднего происхождения трибы Osmiini являются данные сравнительного анализа распространения пчел-мегахилид [7]. Osmiini полностью отсутствуют в Австралии и Южной Америке при значительном представительстве в Палеарктике с центром видового разнообразия в Средиземноморье. С учетом широкого распространения представителей других триб пчел-мегахилид по всем континентам, можно предположить, что Osmiini произошли относительно недавно на территории Средиземноморья, вероятно в позднем мелу, уже после отделения Австралии и

распада Гондваны, а их проникновение в Северную Америку произошло по одному из мостов между континентами возникших в Неогене.

Полученные нами данные позволяют определенным образом классифицировать разнообразие гнезд пчел-мегахилид, сгруппировав их (по аналогии с разделением пчел на тринадцать морфотипов [7]) в семь морфотипов: фиделиформные, антидиформные, мегахилеформные, гериадеформные, гоплителиформные, осмиформные и халикодомоформные гнезда. Часть наиболее характерных признаков шести морфотипов гнезд проставлены на соответствующих интернодах кладограммы, представленной на рисунке 2. Основные признаки халикодомоформных гнезд представлены на рисунке 3 – ветвь *Chelostoma mocsaryi*. К морфотипу фиделиаформных гнезд отнесены гнезда пчел триб Pararthrophitini, Fideliini и Liturgini. Каждый из остальных морфотипов включает гнезда пчел, принадлежащих к таксонам соответствующего звучания наиболее высокого ранга. На рисунке 4 представлены семь видов пчел-мегахилид, гнезда которых представляют выделенные нами морфотипы гнезд. Обращает на себя внимание достаточно очевидное морфологическое своеобразие пчел, представляющих отдельные морфотипы гнезд.

В целом полученные нами данные свидетельствуют, что пчелы в эволюционном плане являются относительно молодой группой. На это указывает целый ряд особенностей кладограмм и, прежде всего, отмеченное выше обилие параллелизмов, симплезиоморфий и ложных синапоморфий. Эти данные находятся в соответствии с результатами исследований в области палеомелиттологии. В палеонтологической летописи пчелы-мегахилиды пока представлены только 31 ископаемым видом [32]. Наиболее древние из них (10 видов) описаны по экземплярам, зафиксированным в кусках янтаря эоценового возраста. Девять видов описаны из балтийского янтаря и один вид (*Ctenoplectrella zherikhini* Engel et Perkovsky) – из ровенского янтаря, добытого на территории Украины. К этим видам относятся представители четырех родов из трех вымерших триб: Protolithurgini, Glyptapini и Ctenoplectrellini. Вид – *Megachile glaesaria* Engel – единственный известный представитель вымершего подрода *Chalicodomopsis* – описан из доминиканского янтаря (ранний миоцен). Остальные 20 видов ископаемых мегахилид описаны по отпечаткам в отложениях позднеэоценового, олигоценового и миоценового возрастов, и, хотя формально они и относятся к рецентным родам, точная идентификация большинства из них затруднительна. Наиболее примитивной ископаемой мегахилидой является *Protolithurgus ditomeus* Engel. Пчелы наиболее генерализованного подсемейства Fideliinae отсутствуют в палеонтологической летописи, что, очевидно, связано со своеобразием экологической ниши пчел этого подсемейства – ксерофитные, полупустынные станции. Особый интерес представляют ископаемые вырезки листьев пчел-листорезов (конец палеоцена – начало эоцена), являющиеся дополнительным свидетельством раннего разделения базального ствола Megachilinae на несколько ветвей, в каждой из которых пчелы использовали разные строительные материалы.

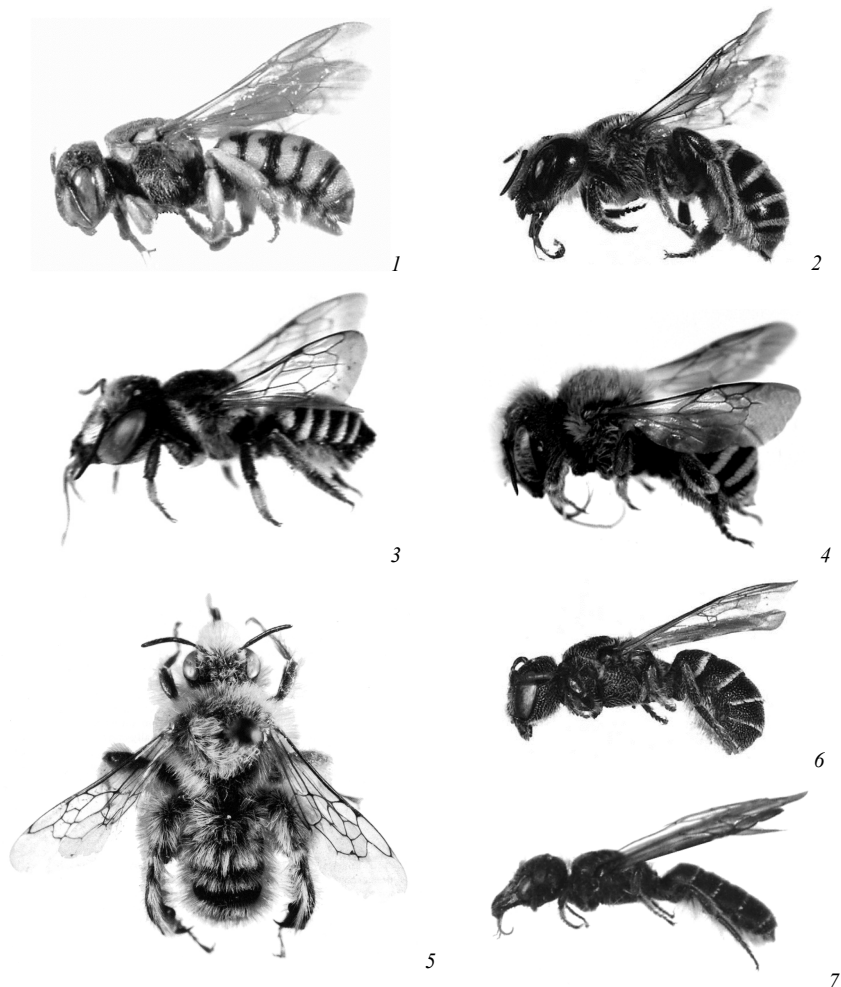


Рис. 4. Пчелы, гнезда которых представляют семь морфотипов гнезд пчел-мегахилид.
 1 – *Dianthidium ulkei* (anthidiiform nest); 2 – *Hoplitis biscutellae* (hoplitiform nest); 3 – *Megachile apicalis* (megachiliform nest); 4 – *Osmia signata* (osmiiform nest); 5 – *Neofidelia profuga* (fideliform nest); 6 – *Heriades carinata* (heriadiform nest); 7 – *Chelostoma florissomme* (chelostomiform nest). 1; 2; 6 – по [7]; 5 – по [29]; 3; 4; 7 – ориг.

ВЫВОД

Изучение тонких деталей строения гнезд, отдельных деталей строения ячеек, коконов, закономерностей размерных соотношений ячеек, особенностей поведения имаго пчел и личинок пчел-мегахилид позволило выявить большое количество оригинальных признаков, по своему объему не уступающих совокупности морфологических признаков, которые традиционно используется в филогенетических построениях.

Филогенетическая реконструкция эволюционного пути пчел-мегахилид, построенная по признакам строения гнезд на основе эволюционного сценария, в

целом соответствует систематической дифференциации этого семейства и новейшим филогенетическим реконструкциям, построенным по морфологическим признакам. В тоже время использование этологических признаков позволило более определенно очертить филогенетические связи между отдельными трибами *Megachilinae*, что до сих пор не удавалось сделать на основе анализа морфологических признаков. С принятием предложенной филогенетической схемы развития гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилин становится очевидным более позднее происхождение *Osmiini* по отношению к остальным трибам *Megachilinae* и возможность выделения новой подтрибы *Hoplitiana*. Кроме того, получено подтверждение отмеченной ранее неоднозначности положения *Fideliinae* по отношению к *Megachilidae*.

Характер распределения признаков по синапоморфогамме свидетельствует об эволюционной молодости пчел-мегахилид, что находится в соответствии с данными последних исследований в области палеомелиттологии.

В процессе эволюционного становления гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид нашло свое отражение большинство явлений, которые составляют суть морфогенеза: дивергентное и конвергентное развитие, преадаптации, анаболии, смена функций, преодоление лимитирующих факторов с выходом в новую адаптивную зону и так далее. Это свидетельствует об общности законов эволюционных преобразований морфологических и этологических признаков, отражением которых являются элементы строения гнезд, соотношения размерных параметров ячеек, строение хлебцев и коконов и перспективности использования признаков такого рода для реконструкции эволюционного пути насекомых со сложным гнездовым поведением.

Благодарности. Автор выражает благодарность А.В. Фатерыге за компьютерное оформление работы.

Список литературы

1. Гутбир А. О классификации и развитии гнезд ос и пчел / А. Гутбир // Тр. Русск. энтомол. об-ва. – 1916. – Т. 41, № 7. – С. 1–57.
2. Nielsen E.T. Quelques procedes ameliores a employer a l'etude de nids des hyménoptères solitaires / E.T. Nielsen // Entomol. Medd. – 1931. – Bd. 17, N. 5. – P. 312–318.
3. Малышев С.И. Пути и условия возникновения инстинктов пчел (Hymenoptera, Apoidea) в процессе эволюции / С.И. Малышев // Тр. Всес. энтомол. об-ва. – 1951. – Т. 43. – С. 83–114.
4. Малышев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции / С.И. Малышев. – М.–Л.: Наука, 1966. – 326 с.
5. Eickwort G.C. Observations on the nesting behavior of *Megachile rubi* and *M. texana* with a discussion of the significance of soil nesting in the evolution of megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae) / G.C. Eickwort, R.W. Matthews, J.M. Carpenter // J. Kansas entomol. Soc. – 1981. – Vol. 54, N 3. – P. 557–570.
6. Engel M.S. *Megachile glaesaria*, the first megachilid bee fossil from amber (Hymenoptera: Megachilidae) // Amer. Mus. Novit. – 1999. – N 3276. – 13 p.
7. Michener C.D. The bees of the World / C.D. Michener. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 953 p.
8. Радченко В.Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В.Г. Радченко, Ю.А. Песенко. – СПб., 1994. – 350 с.

9. Roig-Alsina A. Studies of the phylogeny and classification of the long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea) / A. Roig-Alsina, C.D. Michener // Univ. Kansas. Sci. Bull. – 1993. – Vol. 55, N 4/5. – P. 124–162.
10. Alexander B.A. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea) / B.A. Alexander, C.D. Michener // Univ. Kansas Sci. Bull. – 1995. – Vol. 55, N 11. – P. 377–424.
11. Engel M.S. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera) / M.S. Engel // Bull. Amer. Mus. natur. Hist. – 2001. – Vol 259. – P. 1–192.
12. Engel M.S. Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea) / M.S. Engel // Amer. Mus. Novit. – 2005. – N 3476. – 33 p.
13. Kitamura K. On the notes of leaf-cutting behavior in some Japanese megachilid bees (Hymenoptera, Megachilidae) / K. Kitamura, Y. Maeta, K. Minagi // New Entomol. – 2000. – Vol. 49, N 3–4. – P. 29–32.
14. Bosch J. A phylogenetic analysis of nesting behavior in the genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) / J. Bosch, Y. Maeta, R. Rust // Ann. entomol. Soc. Amer. – 2001. – Vol. 94, N 4. – P. 617–627.
15. Carpenter J.M. Phylogenetic relationships among yellowjackets and the evolution of social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae) / J.M. Carpenter, E.P. Perera // Amer. Mus. Novit. – 2006. – N 3507. – 19 p.
16. Cameron S.A. The application of nucleotide sequence data to phylogeny of the Hymenoptera: a review / S.A. Cameron, J.N. Derr, A.D. Austin et al. // J. Hym. Res. – 1992. – Vol. 1, N 1. – P. 63–79.
17. Collins A.M. Partial cytochrome b sequences for six Hymenoptera of the eastern United States / A.M. Collins, L.M. Gardner // J. Heredity. – 2001. – Vol. 92, N 6. – P. 519–521.
18. Kwon Y.J. Phylogenetic relationship of *Osmia* spp. in Korea based on mitochondrial COI gene sequence (Hymenoptera: Megachilidae) / Y.J. Kwon, M.L. Lee, S.E. Suh // J. Asia-Pacific Entomol. – 2003. – Vol. 6, N 1. – P. 7–14.
19. Ascher J.S. Phylogenetic utility of the major opsin in bees (Hymenoptera: Apoidea): a reassessment / J.S. Ascher, B.N. Danfort, S. Ji // Mol. Phylogenetics Evol. – 2001. – Vol. 19, N 1. – P. 76–93.
20. Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект) / И.Я. Павлинов. – М.: КМК, 2005. – 391 с.
21. Иванов С.П. Возникновение и эволюционное развитие гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид (Apoidea: Megachilidae) / С.П. Иванов // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. – Симферополь: ТНУ, 2000. – № 2. – С. 42–56.
22. Мейен С.В. Мериномия и таксономия // Вопросы методологии в геологических науках / С.В. Мейен. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 25–33.
23. Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике / Г.Ю. Любарский. – М.: КМК, 1996. – 436 с.
24. Michener C.D. Comparative external morphology, and a classification of the bees (Hymenoptera) / C.D. Michener // Bull. Amer. Mus. natur. Hist. – 1944. – Vol. 82, art. 6. – P. 151–326.
25. Попов В.В. Об эволюции пчелиных родов *Protosmia* Ducke и *Chelostomopsis* Ckll. (Hymenoptera, Megachilidae) / В.В. Попов // Зоол. журнал. – 1961. – Т. 15, вып. 3. – С. 359–371.
26. Michener C.D. Evolution of the nests of bees / C.D. Michener // Amer. Zool. – 1964. – Vol. 4, N 2. – P. 227–239.
27. Rozen J.G. Biology, immature stages, and phylogenetic relationships of Fideliine bees, with the description of a new species of *Neofidelia* (Hymenoptera, Apoidea) / J.G. Rozen // Amer. Mus. Novit. – 1970. – N 2427. – 25 p.
28. Rozen J.G. Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fideliidae) / J.G. Rozen // Amer. Mus. Novit. – 1973. – N 2519. – 14 p.
29. Engel M.S. Fideliine phylogeny and classification revisited (Hymenoptera: Megachilidae) / M.S. Engel // J. Kansas entomol. Soc. – 2004. – Vol. 77, N 4. – P. 821–836.
30. McGinley R.J., Rozen J.G. Nesting biology, immature stages, and phylogenetic placement of the Palaearctic bee *Pararhophites* (Hymenoptera: Apoidea) / R.J. McGinley, J.G. Rozen // Amer. Mus. Novit. – 1987. – N 2903. – 39 p.
31. Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики / А.П. Расницын // Тр. Русск. энтомол. об-ва. – 2002. – Т. 73. – 108 с.
32. Engel M.S., Perkovsky E.E. An Eocene bee in Rovno amber, Ukraine (Hymenoptera, Megachilidae) / M.S. Engel // Amer. Mus. Novit. – 2006. – N 3506. – 12 p

Іванов С.П. Реконструкція філогенетичних відносин бджіл-мегахілід (Hymenoptera: Megachilidae) на основі еволюційного сценарію розвитку їх гніздобудівельних інстинктів // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2009. – Т.22 (61). – № 2. – С. 40-57.

На основі еволюційного сценарію з використанням 12 меронів і 195 ознак будови гнізд, поведінки бджіл і їхніх личинок проведена реконструкція філогенетичних відносин бджіл-мегахілід. Установлено характер філогенетичних відносин окремих таксонів у межах триб Megachilini і Osmiini, показана неоднозначність положення Fideiinae стосовно Megachilidae.

Ключові слова: Megachilidae, ознаки будови гнізд, філогенія.

Ivanov S.P. Reconstruction of the phylogenetic relations of megachilid-bees (Hymenoptera: Megachilidae) on the basis of the evolutionary scenario of its nest-building instincts development // Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry». – 2009. – V.22 (61). – № 2. – P.40-57.

It was carried out a reconstruction of the phylogenetic relations of megachilid-bees on the basis of the evolutionary scenario with usage of 12 maerons and 195 characters of nests construction and behavior of bees and their larvae. It was ascertained the disposition of phylogenetic relations of separate taxa within tribes Megachilini and Osmiini and showed an ambiguity of the place of Fideiinae relative to Megachilidae.

Keywords: Megachilidae, nests construction characters, phylogeny.

Поступила в редакцію 3.06.2009 г.