

Материалы к биогеографии антофорин (Hymenoptera, Anthophorinae) Средней Азии и Казахстана

Т.П. Мариковская

Институт зоологии, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан.

В статье рассматриваются особенности биогеографии гнездостроящих представителей подсемейства Anthophorinae, а также предположения относительно истории формирования фауны антофорин Казахстана и Средней Азии, генетически неразрывно связанных друг с другом. Использовались оригинальные материалы по распространению группы в Казахстане и литературные данные.

В фауне Казахстана и Средней Азии представлены четыре непаразитические трибы подсемейства Anthophorinae: Ancylini, Pararhophitini, Eucerini, Anthophorini и Nabropodini. Первые две из них относятся к раннетретичным, тропическим, допалеарктическим элементам фауны Средней Азии. Ареал Ancylini охватывает всё южное и юго-восточное Средиземноморье (род *Ancyla*) и Среднюю Азию (род *Tarsalia*). Последний род, единственный из всего подсемейства субэндемик Средней Азии, приурочен к пустыням с лёссовыми почвами и посещает цветки сложноцветных (Попов, 1949). Триба Pararhophitini включает один род *Pararhophites*, распространенный в Средиземноморье и Средней Азии. Из трёх видов, входящих в него, один — южно-средиземноморский, второй — южно-туранский, вероятно эндемик, третий — ирано-туранский, монотроф на *Peganum harmala* L., что свидетельствует о его исконной связи с аридными ландшафтами.

Триба Eucerini имеет почти всеевропейское (кроме Австралии) распространение, но наиболее разнообразно представлена в Новом Свете - из 30 родов здесь 29 эндемичные. В Старом Свете из эвцерин с тремя субмаргинальными ячейками на передних крыльях наиболее широко распространенный - *Tetralonia* Spin., единственный род Старого Света, имеющийся также вNearктике.

Из эвцерин с двумя субмаргинальными ячейками на передних крыльях в Казахстане и Средней Азии распространён только один род - *Eucera* Scopoli, исключая монотипичный *Opacula* Pes. et Sitt., описанный по одному самцу из западной Киргизии. Часть видов этого рода, тяготеющего к Средиземноморью - туранские эндемики, остальные имеют древнесредиземский ареал: широко-древнесредиземский, исключая Центральную Азию; занимающий центральную и восточную части Сахаро-Гобийской области (со средиземноморско-туранским и южноевропейско-туранскими разрывами). В основной массе эвцерины политрофны, посещают цветки различных эфемероидов, парнолистниковых, в том числе, эдификаторов различных типов пустынных сообществ, кустарничковых бобовых, отдавая предпочтение последним.

Из видов рода *Tetralonia*, отмеченных в Средней Азии, около трети - туранские эндемики с максимум обилия в Средней Азии; остальные имеют древнесредиземский ареал, в том числе, широкодревнесредиземский; из них у двух видов - разрывы ареалов: Малая Азия, северная Африка - южный Туран и Кавказско-туранский; ареалы ещё двух видов включают в себя центральную и юго-восточную части древнего Средиземья.

Ареал трибы Anthophorini простирается через всю Евразию и Северную Америку, охватывая лесную, лесостепную, степную и пустынную зоны. Два близких между собой рода - *Clisodon* Patton s.l. и *Anthomegilla* Marik, распространены в лесной и лесостепной зонах и имеют оторванные южные части ареала в горах и на равнинах Средней Азии. Остальные роды: *Anthophora* Latr.s.str., *Paramegilla* Friese, *Heliophila* Klug., *Solamegilla* Marik. в Евразии приурочены к аридным и семиаридным ландшафтам. Вышеупомянутые таксоны рассматриваются в нашем понимании (Мариковская, 1976, 1976а, 1979, 1980, 1985) в отличие от классификации Брукса (Brooks, 1988).

Род *Clisodon* Patton включает в себя две группы. Ареал первой - голарктический, простирается от средней и южной частей Северной Америки по всей Евразии от Тихого до Атлантического океана, охватывая лесную и лесостепную зоны, южная граница проходит через юг Европы, Казахстан, Туву, Северную Монголию, Приморье. Оторванные местонахождения - в Малой Азии, на Кавказе, Средней Азии и сопредельных районах Северной Африки. Ареал группы образует как американско-восточноевропейский, так и европейско-американский разрывы,

датируемые третичным периодом вплоть до плиоцена. Попов (1951) рассматривает бореальный *C. terminalis* Cress., как третичный палеоарктический элемент, тесно связанный с Тургайской флорой. *C. furcatus* Panz. он относит к числу фаунистических элементов, которые попали в Европу в миоцене вместе с основным потоком тургайской флоры. По-видимому, тогда же виды группы проникли и в Средиземноморье, образуя дизъюнктивные ареалы, свидетельствующие о ее неогеновом возрасте.

Можно предположить, что проникновение *C. furcatus* в горы Средней Азии происходило в ледниково-пльвиальную эпоху четвертичного периода. С наступлением ксеротермической эпохи вид отступил на север, оставив оторванные участки ареала, в которых обособился подвид *C. furcatus caucasicus* Fr. Очевидно, *C. borealis* (F. Mor.) или его предок, являющийся так же предком *C. meridionalis* (Fedt.), попал в Среднюю Азию и Казахстан в тот же период, что и *C. furcatus*, сохранился там в горах и предгорьях, и более того, в условиях продолжавшейся дифференциации климатов и дальнейшего вертикального расчленения страны, подвергся автохтонному формообразованию и дал начало *C. meridionalis* - целиком среднеазиатскому виду, приуроченному к пустыням различного типа.

Ареал второй группы охватывает бореальный пояс Евразии от Забайкалья до центральной Европы. Оторванные реликтовые части ареала находятся в горах, предгорьях и на равнинах Средней Азии, на Кавказе, в Закавказье, юге Европы и севере Африки. По-видимому, виды второй группы в своем распространении также связаны с третичной умеренной флорой, вместе с ней попали в Европу и Средиземноморье, где оставили впоследствии отделенные части ареала (*C. Parietinus* (Fedt.), *C. nigripes* (F. Mor.), *C. orientalis* (F. Mor.)). Среднеазиатские и закавказские разрывы носят, очевидно, ледниковый характер. Вероятно, в это же время попал в горы Средней Азии *C. vulpinus* (Panz.) и тогда же образовались от своих бореальных предков *C. muscarius* (Fedt.), *C. hortensis* (F. Mor.) и *C. gracilipes* (F. Mor.), адаптировавшиеся к новым условиям. Таким образом, *Clisodon* s.l. представляет собой древнюю третичную группу, первоначально общую для Евразии и Северной Америки, распространившуюся вместе с Тургайской флорой в Средиземноморье и образовавшую там, а также в Средней Азии, отдельные виды.

Род *Anthomegilla* включает в себя два вида, один распространен в Сибири и горах Средней Азии (*A. arctica* F. Mor.), второй - только в горах (*A. latigena* (F. Mor.) и связан в своём происхождении с формами, близкими к *A. arctica*. Этот род, также как и предыдущий, принадлежит к числу бореальных групп, которые проникли в горы Средней Азии во время ледниково-пльвиального периода.

Род *Anthophora* Friese s.l. включает в себя комплекс родственных таксонов и распространен по всему свету. Ареал *Anthophora* s.str. охватывает юг Европы, Сибири, Центральную Азию, Казахстан, Среднюю Азию, частично Малую Азию и северную Африку, занимая почти полностью пустынно-степную зону Палеарктики, и, по-видимому, в своём генезисе тесно связан с ней. На севере своего ареала виды рода заходят в лесостепь, они обычны также в предгорных аридных ландшафтах, в горах редки. В своём большинстве они политрофны, хотя и обнаруживают явное предпочтение к растениям с глубоким специализированным цветком.

Здесь рассматриваются ареалы около 50 видов, разделённых на группы. Группа *A. monacha* Eg. включает в себя два эндемичных для Средней Азии вида, остальные имеют широкосредиземский ареал; в группе *A. nigriceps* F. Mor. преобладают эндемики Средней Азии, 1 вид имеет ирано-южнотуранский ареал, 2- дизъюнктивный ареал средиземноморско-среднеазиатского типа. Группа *A. vernalis* F. Mor. включает виды, ареалы которых охватывают все Древнее Средиземье, распространенных в Туране, или имеющих южноевропейско-туранский и средиземноморско-туранский разрывы. В группу *A. nigrocincta* Lep. входят виды: широкосредиземские, туранские и южнотуранские. Группа *A. acervorum* L. включает транспалеарктические виды и одного эндемика Средней Азии. Оставшиеся виды имеют в основном туранские и южнотуранские ареалы, у двух - дизъюнктивные ареалы: кавказско-южнотуранского и сибирско-северотуранского типов.

Ареал *Paramegilla* s.l. охватывает Центральную Азию, Среднюю Азию (с эндемиками в этом районе), юг Сибири, Казахстан, юг Европы, Средиземноморье. Род распространен в степях и пустынях, заходит в предгорья и горы по аридным биотомам. Представители рода политрофны, но оказывают предпочтение бобовым и губоцветным, встречаются среди них и монотрофы на этих семействах. Виды, обитающие в пустынях, обычны на цветках верблюжьей колочки и солянок. Род включает 5 групп видов. В группе *P. ireos* Pall. три вида - туранские эндемики, один - иранотуранский, один имеет ареал, охватывающий центральную и восточную части

Сахаро-гобийской области. Группа *P. vestita* (F. Mog.) включает эндемиков Иранотуранской подобласти: два вида имеют иранотуранский ареал, остальные - эндемики Средней Азии. В группу *P. fulvipes* (Eversm.) также входят эндемик Средней Азии, один вид имеет южноевропейско-кавказский ареал, один известен из Монголии. В группе *P. sagemehli* (F. Mog.) из пяти видов в пустынях Средней Азии отмечен только один, остальные распространены в горах Ирана, Средиземноморье, в степной зоне Палеарктики (оторванным местонахождением на Памире у одного вида). В группе *P. simplex* (F. Mog.) три вида известно из Средней Азии (два из них в горах) и один - из Центральной Европы (Альпы).

Ареал рода *Heliophila* охватывает Средиземноморье, среднюю и южную Европу, Закавказье и Среднюю Азию. В Европе представители рода придерживаются песчаных почв, в Средней Азии - лессовых, встречаются в предгорьях и поднимаются в горы до 3600 м над ур. моря. Очевидна приуроченность к сложноцветным. Из 6 рассматриваемых видов 4 - эндемики Средней Азии, один широко распространен в южной и средней частях Палеарктики (разрывы ареала: Средиземноморье, южная и средняя Европа - Средняя Азия), один - на Кавказе и в Средней Азии.

Ареал рода *Solamegilla* охватывает зону степей и пустынь Палеарктики от средней и южной Европы через Закавказье, Среднюю Азию и Казахстан до Центральной Азии, включая ее северо-запад. 4 вида рода - эндемики Средней Азии, 2 имеют ирано-туранский ареал, один распространен в Туране и заходит в Центральную Азию, еще два известны из Европы и Закавказья или Казахстана.

Род *Amegilla* распространен только в восточном полушарии. Северная граница его ареала проходит значительно южнее таковой *Anthophora*. К югу количество видов быстро возрастает, достигая максимума в Эфиопской области, где виды рода наиболее обильны и "примитивны". Большинство из рассматриваемых видов ограничено Тураном, другие имеют широкодревнесредиземский и древнесредиземский ареалы. Они отмечены во всех типах пустынь, некоторые в предгорьях вплоть до среднего пояса гор. Все виды, по трофизму которых имеются достаточные данные, широко политрофны и включают в себя преимущественно летне-осенние формы.

Едва ли большая часть эволюции антофорин происходила в то время, когда суша имела очертания, близкие к современным (Brooks, 1988). По-видимому, наиболее "примитивные" пчелиные п/сем. Anthophorinae - раннетретичные, тропические, допалеарктические элементы фауны Средней Азии. Об этом свидетельствует морфологическая близость Ancylini и Pararhophitini к неарктическим и неотропическим представителям трибы Ecomalopsini, а также особенности биологии, имеющие наряду со следами специализации, признаки несомненной примитивности, в частности, наличие псевдококона из фекалий, представляющего исходный для подсемейства тип строения, известного у триб Ecomalopsini и Emphorini и отмеченного также у *Pararhophitoides orbinus* F. Mog. (Мариковская, 1989).

Дальнейшая эволюция группы происходила, по-видимому, во взаимодействии с раннетретичной (возможно верхнемеловой) флорой Древнего Средиземья. О связях с третичной аридной флорой свидетельствует приуроченность рода *Pararhophitoides* к Zygothylaceae. Более высоко организованные представители трибы Ancylini дали позднее (род *Tarsalia*) эндемиков и субэндемиков Среднеазиатских пустынь, ареал рода *Ancyla* образовал североафриканско-южноевропейско-среднеазиатские разрывы, что предполагает воздействие плиоценовой тектонической деятельности, а позднее - плейстоценового оледенения. Североафриканско-среднеазиатский разрыв имеет также и ареал рода *Pararhophitoides*.

Ареалы остальных триб подсемейства образуют Американско-евразийские разрывы: Nabropodini (род *Nabropoda* - евроазиатский, остальные три рода - неотропические и неарктические), имеющая третичное субтропическое происхождение Eucerini, образовавшая многочисленных дериватов с центрами видо- и родообразования в Новом Свете и всеветно распространенная Anthophorini. Это свидетельствует о зарождении подсемейства в верхнем мелу, когда существовала материковая связь между Америкой, Евразией и Африкой. Возникновение пчелиных в мелу, начиная со среднего, и связь их с аридными областями постулировалось Миченером (Michener, 1979).

Дальнейшая эволюция подсемейства в Старом Свете лишь отчасти происходила в тропиках, где Средиземноморская флора видоизменилась, подвергаясь ксерофитизации и внедрению умеренных элементов, в результате чего к концу третичного периода гигрофитная флора почти полностью исчезла, частично сохранившись в Западном Закавказье и Талыше. В эоцене на

территории Средней Азии, освободившейся от вод Тетиса, сформировался ландшафт саванн, окаймленных с юга ксерофитизированной тропической (Полтавской) флорой, а с севера - умеренной листопадной (Тургайской), из представителей которых, происходило, с преобладанием автохтонных процессов, формирование в миоцене флоры степей и, позднее (в плиоцене) - пустынь (Ильин, 1946; Лавренко, 1962; Сеницын, 1965).

Можно предположить, что развитие трибы Anthophorini в Старом Свете происходило в саваннах внутренних областей Азии в палеогене. Длительное преемственное существование здесь аридных условий способствовало автохтонному образованию ксерофильных групп. В течение миоцена и плиоцена роды *Anthophora*, *Heliophila*, *Solamegilla* и *Paramegilla* развивались в аридных и семиаридных условиях и распространились в пустынях, степях и, отчасти, лесостепях Евразии. Тогда же, вероятно, возникли автохтонно такие эндемики Средней Азии, как виды группы *P. vestita* (F. Mor.) рода *Paramegilla* и эндемичные виды, присутствующие в каждом из вышеперечисленных родов.

В миоцене, с отступлением тропического минимума температур, антофорины проникли в Малую Азию и северную Африку. Позднее, под воздействием орогенетических процессов в плиоцене и плейстоценовых оледенений, образовались биполярные североафриканско-средиземноморские, африканско-малоазиатские дизъюнктивные ареалы, а также разрывы в ареалах между этими областями и Средней Азией.

По-видимому, в олигоцене, когда Северная Америка вновь соединялась с Евразией, формировалась общая третичная голарктическая фауна антофорин. Представители антофорин в олигоцене при соприкосновении с Тургайской флорой проникли вместе с ней в леса Европы, Сибири и Северную Америку, образовав общие бореальные элементы фауны. В частности, такова, вероятно, была история распространения двух родов антофорин - *Anthomegilla* и *Clisodon* s.l.

В плейстоцене в течение плювиальной эпохи эти бореальные группы проникли в Среднюю Азию, Закавказье, Средиземноморье, Северную Африку; с наступлением ксеротермического периода они отступили, оставив оторванные части ареалов, в Средней Азии, большей частью в горах, где начался процесс автохтонного видообразования, приведшего к тому, что часть видов спустилось на равнину, заселив пустыни.

Эндемики родового ранга в Средней Азии отсутствуют, не считая *Tarsalia*, рода, распространенного также в Закавказье.

Наиболее высокий процент видового эндемизма в подсемействе (около 70) отмечается в трибах, ближайших к гипотетическим предкам антофорин - Pararhophitini и Ancylini.

Среди представителей трибы Eucerini на рассматриваемой территории количество видовых эндемиков как в *Eucera*, так и в *Tetralonia* составляет около 40%. В трибе Anthophorini наименьшее количество эндемичных видов (около 15%) отмечено в роде *Clisodon*, в приуроченном к аридным ландшафтам Палеарктики *Anthophora* s.str. это количество возрастает (50-60%), так же, как и в родах *Amegilla* и *Paramegilla*.

Большая часть эндемиков связана с лёссовыми и каменистыми пустынями, иногда - с предгорьями и интразональными биотопами. Некоторые распространены во всех типах пустынь, но для гнездования выбирают большей частью участки, где песок смешан с лёссом - лёссово-песчаные обрывы или отдельные участки лёссово-каменистой почвы, мозаично встречающиеся в песчаной пустыне (например, *Paramegilla vestita* (F. Mor.) и *P. fedtschenkoi* (Rad.)). К песчаным стациям приурочен только один род антофорин *Pararhophithoides*, из трех видов которого - два туранские эндемики.

Низкий уровень эндемизма пчелиных является следствием высокой способности к расселению и широкого политрофизма, что позволяет им использовать в различных зонах в качестве источника питания преобладающие в местных сообществах цветковые растения.

Олиготрофизм на *Zygophyllacea* отмечен только для вышеупомянутого специализированно-пустынного рода *Pararhophithoides*, один вид которого монотрофен на *Peganum harmala*, связанного в своем происхождении с аридными ландшафтами.

Для видов, обитающих в аридных ландшафтах, характерен светлый пустынный тип окраски хитина и опушения (пустынные представители родов *Ancyla*, *Tarsalia*, *Pararhophithoides*, *Eucera*, *Tetralonia*, *Amegilla*, *Anthophora*, *Heliophila*, *Solamegilla*, *Paramegilla*). Виды, имеющие широкие ареалы и отмеченные в зоне пустынь Турана, заселяют обычно все встречающиеся здесь ландшафтные зоны, вплоть до высокогорий.

Литература

- Ильин М.М., 1946.** Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. *Мат. ист. флоры и раст. СССР, т.2, с.197-256.*
- Лавренко Е.М., 1962.** Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Америки. *Комаровские чтения, АН СССР, т.15, 168 с.*
- Крыжановский О.Л., 1965.** Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. *"Наука", М.-Л., 419 с.*
- Мариковская Т.П., 1976.** К систематике трибы Anthophorini (Hymenoptera, Apoidea). *Энтомолог. обозр., т.55, в.3, с.684-691.*
- Мариковская Т.П., 1976.** Таксономический анализ рода *Anthophora* Latr. s.l. (Hymenoptera, Anthophoridae). В кн. *"Математические методы в биологии и почвоведении"*, Алма-Ата, с.42-57.
- Мариковская Т.П., 1979.** О структуре и зоогеографии рода *Clisodon* Patton (Hymenoptera, Anthophoridae). *Изв. АН КазССР, сер. биол., N 2, с. 40-48.*
- Мариковская Т.П., 1985.** К систематике пчелиных рода *Paramegilla* Friese (Hym., Anthophoridae). *Энтомолог. обозр. т.64, в.1, с.207-219.*
- Мариковская Т.П., 1989.** Гнездование двух видов антофорин (Hym., Anthophorinae). *Изв. АН Каз ССР, сер. биол. 1989. № 4. с.67-73.*
- Попов В.В., 1949.** Триба Pararhophitini (Hym., Anthophoridae) как раннетретичный элемент современной фауны пустынь Средней Азии и Египта. *Докл. АН СССР, т.66.в.3, с.507-510.*
- Попов В.В., 1951.** Географическое распространение и эволюция пчелиных рода *Clisodon* Patton (Hymenoptera, Anthophoridae). *Зоол.журн., т. 30, № 3, с.234-251.*
- Синицын В.М., 1965.** Древние климаты Евразии. Часть 1. Палеоген и неоген. *Изд. Ленингр.универс., 167 с.*
- Brooks R.W., 1988.** Systematics and phylogeny of the Anthophorine bees Hymenoptera: Anthophoridae;Anthophorini). *Univ.of Kansas Sci. Bull.,vol.53,n 9,p.436-575.*
- Michener C.D., 1979.** Biogeography of the bees. *Ann.of Missouri Botan. Garden, vol.66, p.227-347.*

Summary

Marikovskaya. T.P. The notes to biogeography of anthophorins (Hymenoptera, Anthophorinae) of Middle Asia and Kazakhstan

Institute of Zoology, Academgorodok, Almaty, Kazakhstan, 480060

In the present paper the peculiarities of biogeography in the nest-building representatives of the Anthophorinae subfamily are considered as well as the suggestions on faunogenesis of anthophorins in Kazakhstan and Middle Asia. The published and original materials on the distribution of these bees are using.

The most primitive anthophorins - Ancylini and Pararhophitini, are apparently, the tropic, prepaleartic elements in the Middle Asian fauna. This is confirmed by their morphological affinity to the Nearctic and Neotropic Exomalopsini. As there are American-Eurasian disjunction in the areas of tribes Habropodini, Eucerini and Anthophorini, this is a probability of this subfamily arising in the upper Cretaceous when the continental connection between America, Eurasia and Africa existed.

To all appearance, the further development of the tribe Anthophorini in the Old World took place in Paleogene, in the savannas of inner areas in Asia. During the Miocene and Pliocene the anthophorins also developed in the arid and semiarid conditions and distributed in deserts, steppes and partly forest steppes of Eurasia. The origination of the Middle Asia autochthonous endemics presenting in every tribe, took place, probably, in that times. In the Miocene when there was the retreat of the tropical temperature minimum, anthophorins colonized the Asia Minor and North Africa. Later, under the

influence of orogenic processes happened in the Pliocene, and also the Pleistocene glaciations the North African-Mediterranean and African - Asia Minor disjunctive areas were formed as well as the area disjunctions between these regions and Middle Asia.

The general Tertiary holarctic fauna of anthophorins probably originated in Oligocene when the continental connection between North America and Eurasia again emerged. In that times anthophorins together with Turghai flora colonized, in particular, the European and Siberian forests and also North America having formed the general boreal faunistic elements.