

**EVOLUTION AND SYSTEMATICS:
Lamarck and Darwin
in modern studies**

Edited by
A.V. Sviridov
and A.I. Shatalkin

KMK Scientific Press Ltd.
Moscow ❖ 2009

**ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА:
Ламарк и Дарвин
в современных исследованиях**

Под редакцией
А.В. Свиридова
и А.И. Шаталкина

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2009

CONTENTS

Preface	7
A.I. Shatalkin. Lamarck and Darwin. Towards a synthesis	13
I.Ya. Pavlinov. Mastering of the evolutionary idea by systematics in XIX century	67
G.Yu. Lyubarsky. The current understanding of the theory of evolution	117
A.V. Martynov. From ontogeny to evolution: an expectation for changing current systematic paradigm	145
Ark.A. Schileyko. The process of segment formation in Chilopoda and its evolutionary significance	231
A.V. Antropov. Body size diminution and the ways of evolution of wing venation in aculeate hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera: Aculeata: Apoidea). An attempt of functional interpretation	247
E.A. Dunayev. Systematics and paleogeography: conceptual synthesis by the example of <i>Phrynocephalus</i> (superspecies <i>guttatus</i>) (Reptilia: Agamidae)	275
A.A. Mosalov, E.A. Koblik. Ecological and geographical trends of raptor coloration (Aves: Falconiformes) as an effect of their evolutionary biogeography	299
O.G. Nanova. A succession between forms of variation of the skull traits in three carnivorous species (Mammalia: Canidae)	323
E.G. Potapova. Intraspecific variation of the cranial morpho-functional systems in relation to the problem of adaptations at the initial stages of taxonomic differentiation	337

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	7
А.И. Шаталкин. Ламарк и Дарвин. На пути к синтезу	13
И.Я. Павлинов. Освоение систематики эволюционной идеи в XIX столетии	67
Г.Ю. Любарский. Как сегодня понимают теорию эволюции	117
А.В. Мартынов. От онтогенеза к эволюции: систематика в ожидании смены парадигмы	145
Арк.А. Шилейко. Процесс образования сегментов у губоногих многоножек (Chilopoda) и его эволюционное значение	231
А.В. Антропов. Минимизация размеров тела и направления эволюции жилкования крыльев у жалящих перепончатокрылых насекомых (Insecta: Hymenoptera: Aculeata: Apoidea) (Опыт функциональной интерпретации)	247
Е.А. Дунаев. Систематика и палеогеография: концептуальный синтез на примере <i>Phrynocephalus</i> (superspecies <i>guttatus</i>) (Reptilia: Agamidae)	275
А.А. Мосалов, Е.А. Коблик. Эколого-географические тренды окраски оперения хищных птиц (Aves: Falconiformes) как отражение их эволюционной биогеографии	299
О.Г. Нанова. Преемственность между формами изменчивости морфометрических признаков псовых (Mammalia: Canidae) ...	323
Е.Г. Потапова. Внутривидовая изменчивость морфофункцио- нальных систем черепа в связи с вопросом о роли адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации	337

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
том L

ARCHIVES OF THE ZOOLOGICAL MUSEUM
OF MOSCOW STATE UNIVERSITY
vol. L

Главный редактор: **М.В. Калякин**
Editor-in-Chief: **M.V. Kalyakin**

Редакторы тома: **А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин**
Editors of this volume: **A.V. Sviridov, A.I. Shatalkin**

Настоящее издание посвящено 200-летию выхода в свет книги Ламарка «Философия зоологии», 200-летию со дня рождения Дарвина и 150-летию юбилею публикации его книги «Происхождение видов путем естественного отбора». Материалы книги вносят принципиально новых оценок в понимание эволюционных взглядов Ламарка и Дарвина. Рассмотрен также ряд актуальных проблем систематики и зоогеографии. Проанализированы процессы поли- и олигомеризации в эволюции губоногих многоножек и пути эволюции крыла в разных группах Aculeata, связанные с уменьшением размеров тела насекомого. На примере голожаберных моллюсков дорид и иглокожих из класса офиур рассмотрена проблема соотношения онтогенеза и эволюции. Выявлены особенности дивергенции ящериц в аридных областях палеарктической Азии, а также эколого-географические тренды в окраске хищных птиц. По результатам анализа межвидовой и внутривидовой изменчивости черепа и его отдельных элементов в модельных группах млекопитающих выяснена роль адаптаций на начальных этапах морфологической дифференциации; изучены также различные внутривидовые формы изменчивости и их соотношение и преемственность у псовых.

The present book is dedicated to 200-year anniversary of publication of Lamarck's *Philosophie zoologique*, the 200-year anniversary of Darwin, and the 150-year anniversary of Darwin's *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Materials of the book present a number of essentially new views on understanding of evolutionary concepts of Lamarck and Darwin. A number of urgent problems of systematics and zoogeography are also considered. Problems of relationship between ontogenesis and evolution on the example of Doridacea sea slugs and Ophiuroidea echinoderms, as well as processes of poly- vs. oligomerisation in evolution of Chilopoda are analysed. Ways of wing evolution in different groups of Aculeata at reduction of the body size are reconstructed. Differentiation of lizards of the *Phrynocephalus guttatus* complex in desert areas of Palaearctic Asia and ecologo-geographical trends in coloration of birds of prey are described. The results of analysis of interspecific and intraspecific variability of skull and its elements in model groups of mammals allowed to reveal the role of adaptations at the initial stages of morphological differentiation. Various intraspecific forms of variability and their relationship and succession in Canidae are studied.

На обложке изображена первая дарвиновская схема эволюционного дерева
(*First Notebook on Transmutation of Species*, 1837)

ISSN 0134-8647 © Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2009
ISBN 978-5-87317-617-5 © Зоологический музей МГУ, 2009
© Т-во научных изданий КМК, издание, 2009

Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин
в современных исследованиях. Сборник трудов
Зоологического музея МГУ. Том 50. 2009. С. 247–274.

**МИНИМИЗАЦИЯ РАЗМЕРОВ ТЕЛА И
НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЛКОВАНИЯ
КРЫЛЬЕВ У ЖАЛЯЩИХ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(INSECTA: HYMENOPTERA: ACULEATA:
APOIDEA) (ОПЫТ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ
ИНТЕРПРЕТАЦИИ)**

А.В. Антропов

Зоологический музей МГУ, Большая Никитская ул., 6,
Москва, 125009, Россия.
e-mail: antropov@zmmu.msu.ru

**BODY SIZE DIMINUTION AND THE WAYS OF
EVOLUTION OF WING VENATION IN ACULEATE
HYMENOPTEROUS INSECTS (INSECTA:
HYMENOPTERA: ACULEATA: APOIDEA).
AN ATTEMPT OF FUNCTIONAL INTERPRETATION**

A.V. Antropov

Zoological Museum, Moscow State University,
Bol'shaya Nikitskaya str. 6, Moscow, 125009, Russia.

The ways of evolution of wing venation in various groups of actively flying aculeate hymenopterous insects (Hymenoptera, Apoidea) caused by the extreme body size diminution demonstrate convergent relationship with physical properties of the environment, first of all with the density and relative air humidity. Evolution of different subfamilies and genera of Crabronidae and Apidae in boreal, subtropical and tropical conditions with relatively high air humidity is always accompanied by conservation of the forewing marginal cell. This is connected with the necessity of strengthening of distal part of the forewing membrane by longitudinal veins in order to avoid its transverse breaking. At the same time, this requirement to the forew-

ing rigidity in the case of taxa evolving in arid conditions with low air humidity loses its critical importance, and reduction of wing venation is often accompanied by the total proximal removal of the remaining veins and cells and formation of a comparatively longer veins-free distal part of the forewing membrane.

Одним из основных направлений эволюции насекомых является адаптивное уменьшение линейных размеров тела. Перепончатокрылые не являются исключением и на этом пути достигают нижней границы, лимитированной морфологией насекомых. Некоторые паразитические перепончатокрылые, в частности Trichogrammatidae и Mymaridae (Chalcidoidea), не превышают 0,15–0,18 мм в длину, являясь, таким образом, самыми миниатюрными из насекомых в целом. Очевидно, минимизация дает видам оправданные преимущества, позволяя в значительной степени увеличить общую численность популяций за счет использования меньшего количества пищевых ресурсов, освоения альтернативных источников развития, а также экологических ниш, недоступных более крупным формам.

В то же время, с точки зрения успешности выживания вида, минимизация имеет не только плюсы, но и минусы. В частности, она сопряжена с уменьшением абсолютного объема крыловой мускулатуры и в значительной степени, с необходимостью преодоления увеличивающегося сопротивления воздушной среды. В результате, минимизация зачастую сопряжена с ограничением способности к активному полету. Так для многих мелких паразитических Chalcidoidea полет в основном несет вспомогательную функцию, дополняя перемещение прыжками или ползание, так как хозяева этих насекомых обычно неподвижны (яйца, коконы, куколки, прикрепленные имаго Homoptera и т.п.) или малоподвижны в сравнении с паразитами (личинки, нимфы и имаго ряда Homoptera, Coleoptera и пр.). Некоторые из наиболее мелких Chalcidoidea, в частности, уже упомянутые Mymaridae, используют псевдоактивный тип полета, в котором сравнительно слабая работа крылового аппарата дополняется переносом воздушными потоками. Для других перепончатокрылых полет имеет лишь периодическое значение во время роения, как, например, у муравьев (Formicidae), или не имеет его вовсе, как у самок (или обоих полов) ряда паразитических групп (например, Chrysididae, Mutillidae, Tiphiidae), в которых даже при сравнительно крупных размерах тела нередки случаи брахиптерии или полной редукции крыльев. В то же время, для перепончатокрылых насекомых, использующих активный

полет как основное средство передвижения, лимитирующие факторы внешней среды оказываются наиболее существенными.

Предлагаемая работа посвящена рассмотрению направлений редукции жилкования крыльев у перепончатокрылых насекомых, для которых основным средством передвижения является активный машущий полет. Основное внимание в ней уделено выявлению корреляций между уменьшением размеров тела насекомых и характером изменений в жилковании крыльев, а также объяснению причин разных направлений этих изменений.

Наиболее показательны эти корреляции в таксонах, входящих в состав жалящих перепончатокрылых насекомых надсемейства Apoidea. Практически все его представители являются активно летающими насекомыми, которые для выкармливания своего потомства либо охотятся на личинок или имаго других насекомых, а также пауков (роющие осы в широком смысле), либо собирают пыльцу и нектар цветковых растений (пчелы — Apidae). Диапазон размеров тела в обеих группах достаточно велик. В частности, у пчел он составляет от 2,5 до 25–30 мм, а у роющих ос и того более — от 2 до почти 50 мм в длину. Соответственно, именно в этой группе перепончатокрылых наблюдаются самые значительные вариации редукции жилкования крыльев, представляющие определенный интерес для установления филогенетических связей между подчиненными таксонами.

Прежде всего следует уточнить, что генерализованным типом жилкования передних крыльев Apoidea, очевидно, следует считать наличие заостренной на вершине маргинальной (R), трех слабо модифицированных субмаргинальных (Sc+R, 1RS, 2RS), двух дискоидальных (RS+M, 1M), базальной (M), а также суббазальной (M+Cu) и субдискоидальной (1Cu) ячеек (рис. 1). При этом 1-я (1m-cu) и 2-я (2m-cu) возвратные жилки соединены со 2-й и 3-й субмаргинальными ячейками соответственно (Bohart, Menke, 1976). В генерализованном типе жилкования задних крыльев сохраняются две полностью ограниченные жилками ячейки (M, M+Cu), причем жилка RS ясно удлиненная и подходит к переднему краю крыла под острым наружным углом, в результате чего медиальная ячейка в значительной степени вытянута.

Общим направлением редукции жилкования передних крыльев у жалящих перепончатокрылых Apoidea при уменьшении линейных размеров тела является проксимальное смещение и редукция (вплоть до полной) дискоидальных, субмаргинальных и, реже, маргинальной

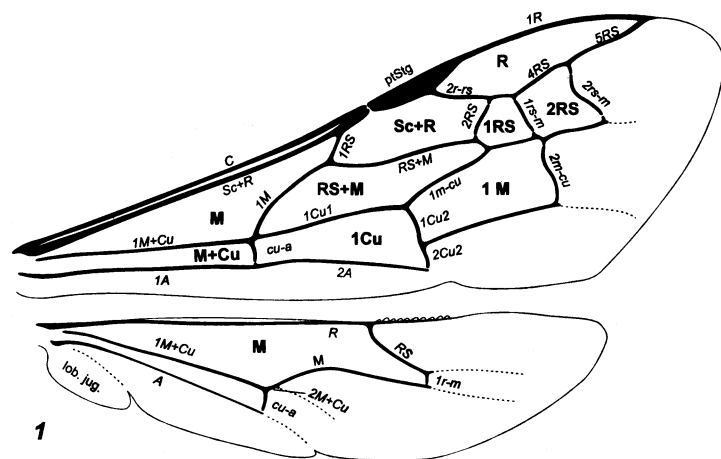


Рис. 1. Генерализованный тип жилкования крыльев Crabronidae на примере *Pluto annulipes* (Cameron, 1891) (Pemphredoninae, Psenini) (по: Bohart, Menke, 1976 с дополнениями).

Fig. 1. Generalized type of wing venation in Crabronidae on the example of *Pluto annulipes* (Cameron, 1891) (Pemphredoninae, Psenini) (from Bohart, Menke, 1976, with supplements).

ячеек. Однако характер этих изменений имеет специфические черты в разных группах надсемейства.

I. Среди роющих ос наиболее характерна редукция жилкования в семействе Crabronidae, в частности, в трибах Crabronini, Oxybelini, Trypoxylini, Miscophini и Pemphredonini. При этом если в двух первых трибах жилкование принципиально однотипно практически для всех известных родов, то представители трех последних демонстрируют полные или почти полные ряды его редукции. В то же время, несмотря на то что в трех первых трибах известны лишь единичные представители с экстремально мелкими размерами тела, крайне редуцированное жилкование передних крыльев и принципиальная необратимость редукции жилкования у Apoidea несомненно свидетельствуют в пользу того, что в своей истории эти группы прошли этап экстремальной минимизации (Расницын, 1980). Таким образом, их совре-

менные размеры — до 10–12 мм у Oxybelini, до почти 20 мм у Crabronini и до 25–30 мм у Trypoxylini, следует признать вторичными. В этих трибах при вторичном увеличении размеров тела жилкование передних крыльев, оставаясь крайне редуцированным, претерпевает обратный костализации процесс, при котором медиальная и маргинальная ячейки увеличиваются в длину, как бы растягиваясь вдоль костального края переднего крыла.

1. Триба Pemphredonini представляет собой наиболее специализированную группу в подсемействе Pemphredoninae. И если для всего подсемейства исходным является полный набор жилок и ячеек (в трибах Entomosericini, Odontosphecini и Psenini) (рис. 1), то в трибе Pemphredonini, в которой прослеживается тенденция к уменьшению размеров тела, сохраняются лишь две субмаргинальные ячейки, хотя пути их образования в разных подтрибах различны.

1.1. В подтрибе Pemphredonina (рис. 2) пара субмаргинальных ячеек образована за счет слияния двух проксимальных (1-й и 2-й), о чем свидетельствует сильно удлиненная результирующая проксимальная субмаргинальная ячейка и длинный 1-й отрезок жилки, соединяющий ее вершину с птеростигмой ($2r-rs + 3RS$). К тому же, здесь сохраняется 2-я дискоидальная ячейка, а маргинальная ячейка имеет исходный для всего подсемейства тип строения — ее острая вершина лежит на переднем крае крыла.

Жилкование задних крыльев Pemphredonini исходного типа, с не укороченной жилкой RS , подходящей к краю крыла под острым углом.

Напротив, в жилковании переднего крыла представителей наиболее специализированных подтриб Stigmina, Spilomenina и Ammoplantina, к которым относятся одни их самых мелких роющих ос, прослеживается первоначальная редукция 3-й субмаргинальной ячейки, и лишь впоследствии в некоторых случаях имеет место слияние 1-й и 2-й субмаргинальных ячеек. Во всех родах этих подтриб также значительно увеличена птеростигма и отсутствует 2-я дискоидальная ячейка.

1.2. Для родов подтриб Stigmina и Spilomenina характерно исходное наличие удлиненной маргинальной ячейки, вершина которой лежит на переднем крае крыла вблизи его вершины, двух субмаргинальных и одной дискоидальной ячеек. У Stigmina 2-я субмаргинальная ячейка сохраняется во всех родах (рис. 3). Но у Spilomenina, исходно также имевших две субмаргинальные ячейки (*Spilomena* Shuckard,

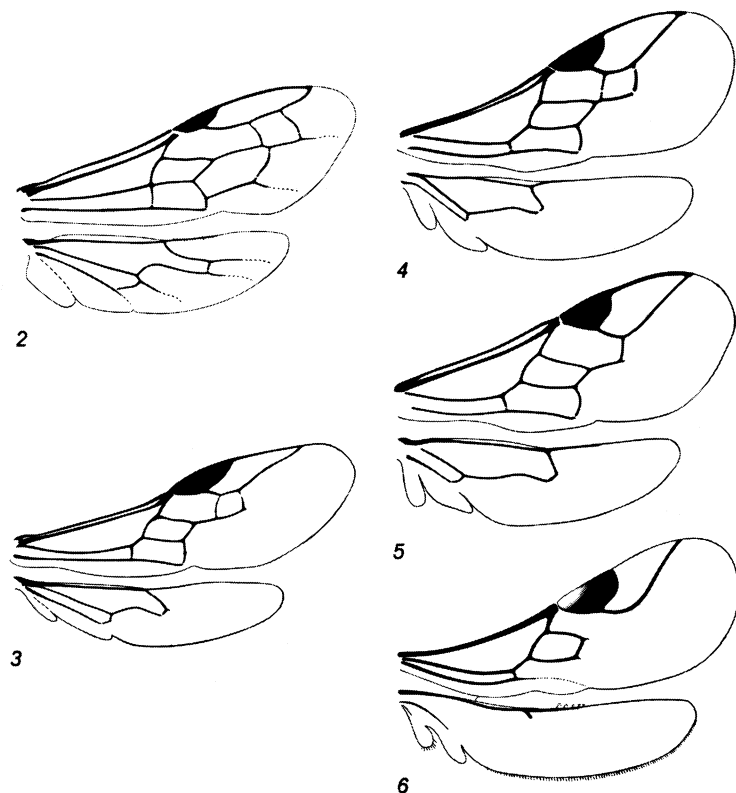


Рис. 2–6. Жилкования крыльев Pemphredonini. Pemphredonina: 2 — *Pemphredon confertim* W. Fox, 1892; Stigmata: 3 — *Stigmus inordinatus* W. Fox, 1892; Spilomenina: 4 — *Spilomena troglodytes* (Vander Linden, 1829); 5 — *Microstigmus theridii* Duce, 1907; 6 — *Xysma panamense* Antropov et Cambra, 2003 (по: Bohart, Menke, 1976 и Antropov, Cambra, 2003).

Figs. 2–6. Wing venation in Pemphredonini. Pemphredonina: 2 — *Pemphredon confertim* W. Fox, 1892; Stigmata: 3 — *Stigmus inordinatus* W. Fox, 1892; Spilomenina: 4 — *Spilomena troglodytes* (Vander Linden, 1829); 5 — *Microstigmus theridii* Duce, 1907; 6 — *Xysma panamense* Antropov et Cambra, 2003 (from Bohart, Menke, 1976 and Antropov, Cambra, 2003).

1838) (рис. 4), сначала наблюдается редукция 2-й субмаргинальной ячейки (*Microstigmus* Duce, 1907) (рис. 5), а впоследствии, у самых мелких представителей подтрибы, едва превышающих длиной тела 2 мм, редукции подвергаются наружные замыкающие жилки маргинальной (1R), субмаргинальной (2RS) и субдискоидальной (1Cu2, 2Cu2, 2A) ячеек (*Xysma* Pate, 1937) (рис. 6).

Жилкование задних крыльев у Stigmata близко к исходному типу. У Spilomenina при уменьшении размеров тела наблюдается заметное укорочение жилки RS, а в роде *Xysma* остается лишь ее передний рудимент, примыкающий к радиальной жилке, и укороченная анальная жилка.

1.3. Одни из самых миниатюрных роющих ос, длина тела которых едва достигает 3 мм, относятся к подтрибе Ammoplanina, и жилкование их крыльев представляет особый интерес.

Не вызывает сомнений, что в переднем крыле предковой для Ammoplanina формы присутствовали не укороченная, замкнутая и острая на вершине маргинальная ячейка с острой вершиной, касающейся переднего края крыла, увеличенная птеростигма, две субмаргинальные ячейки (при этом 2-я субмаргинальная ячейка заметно суженная спереди), одна дискоидальная ячейка, а также медиальная и замкнутые субмедиальная и субдискоидальная ячейки (de Melo, 1999). Для заднего крыла характерно сохранение двух замкнутых ячеек. При этом медиальная ячейка наиболее близка к исходной для крабронид форме, где жилка RS подходит к переднему краю крыла под острым углом, будучи направленной к основанию крыла, замыкающая медиальную ячейку сзади жилка (2M+Cu + M) вогнута внутрь ячейки, а поперечная жилка cu-a имеет постфуркальное положение. Однако ни один из современных представителей подтрибы не сохранил исходное жилкование полностью.

Эволюция жилкования крыльев родов подтрибы Ammoplanina от предковой формы шла, на мой взгляд, по трем направлениям.

1.3.1. Для первой ветви Ammoplanina характерна едва укороченная, замкнутая маргинальная ячейка с острой вершиной, касающейся переднего края крыла, удлиненная и острая на вершине птеростигма, слабо изогнутая медиальная жилка (1M). В то же время, синапоморфными состояниями являются либо сохраняющийся рудимент 2-й поперечной радиомедиальной жилки (1rs-m) (*Pulverro* Pate, 1937) (рис. 7), либо ее полная редукция и исчезновение также исходно стебельчатой спереди 2-й субмаргинальной ячейки (*Ammoplanops* Gussakovskij, 1931) (рис. 8). В обоих случаях это подтверждается положением пе-

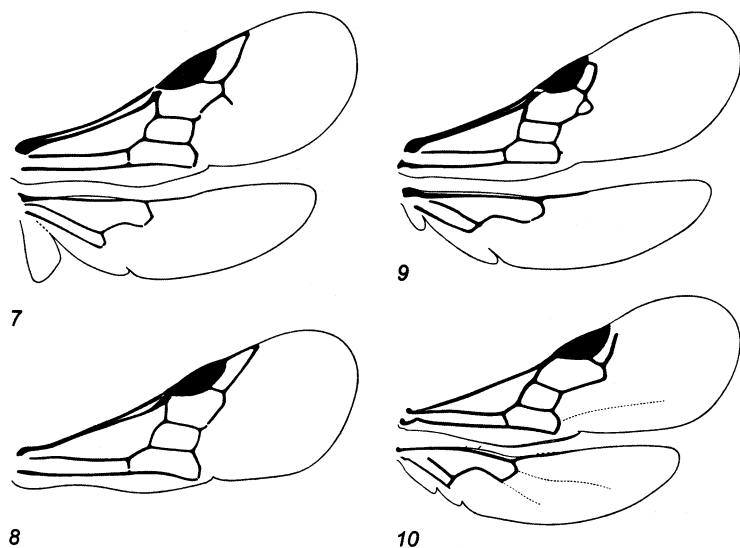


Рис. 7–10. Жилкования крыльев Ammoplanina: 7 — *Pulverro costano* Pate, 1937; 8 — *Ammoplanops cockerelli* (Ashmead, 1903); 9 — *Protostigmus sinaiticus* (Mochi, 1940); 10 — Ammoplanina gen.n. (по: Bohart, Menke, 1976 и ориг.).

Figs. 7–10. Wing venation in Ammoplanina: 7 — *Pulverro costano* Pate, 1937; 8 — *Ammoplanops cockerelli* (Ashmead, 1903); 9 — *Protostigmus sinaiticus* (Mochi, 1940); 10 — Ammoplanina gen. n. (from Bohart, Menke, 1976 and original).

реднего конца 1-й возвратной жилки (*1m-cu*) вблизи заднего внешнего угла 1-й субмаргинальной ячейки. Жилкование задних крыльев в обоих родах исходного типа, полное, с постфуркальной поперечной жилкой *cu-a*, но с явно укороченной жилкой *RS*.

1.3.2. Для второй ветви Ammoplanina, которая сходна с первой формой птеростигмы и медиальной жилки, синапоморфными состояниями является отрыв от переднего края крыла и сильное укорочение маргинальной ячейки, либо замкнутой на конце птеростигмы (*Protostigmus* Turner, 1918) (рис. 9), либо открытой спереди (недавно обнаруженный новый род из юго-западной Индии) (рис. 10), а также интерстициальное положение поперечной жилки *cu-a* заднего крыла.

В первом случае, у разных видов *Protostigmus* присутствует трапециевидная, треугольная или стебельчатая спереди 2-я субмаргинальная ячейка, а во втором она редуцирована, судя по прямому свободному углу единственной оставшейся субмаргинальной ячейки, в результате постепенного уменьшения стебельчатого варианта. Жилкование задних крыльев в обоих родах также исходного типа, полное, хотя жилка *RS* еще короче, чем в первой группе.

1.3.3. Наконец, третья ветвь Ammoplanina включает два рода (*Timberlakena* Pate, 1939 и *Ammoplanus* Giraud, 1869), для которых синапоморфными состояниями являются закругленная на вершине птеростигма, сильно выгнутая в сторону основания крыла медиальная жилка, а также выпуклая медиальная ячейка и антефуркальное положение жилки *cu-a* заднего крыла.

Очевидно, исходными для этой ветви является сравнительно удлиненная маргинальная ячейка и две субмаргинальные ячейки. Почти в таком виде они представлены в роде *Timberlakena* (рис. 11а). В то же время, аутопоморфиями этого рода следует признать всегда не замкнутую вершину маргинальной ячейки, а также тенденцию к постепенной редукции внешней замыкающей жилки *1R*. В этом же роде исходно присутствует трапециевидная 2-я субмаргинальная ячейка. Впоследствии изменение жилкования передних крыльев в роде *Timberlakena* демонстрирует синхронную редукцию обеих поперечных радиомедиальных жилок (*2RS* и *1rs-m*), в результате которой 2-я субмаргинальная ячейка исчезает полностью, а 1-я становится открытой снаружи (рис. 11б,в). Одновременно редуцируется рудимент *1R* и укорачивается *4-5RS*, в результате чего маргинальная ячейка становится даже более широко открытой, чем в подроде *Ammoplanellus* Gusakovskij, 1931. Наконец, жилкование заднего крыла, исключая жилки *R* и основания *1M+Cu* и *A*, полностью редуцировано, и его состояние можно оценить лишь по едва различимым следам остальных жилок.

В свою очередь, род *Ammoplanus* определяется аутопоморфиями в виде значительно укороченной маргинальной ячейки и острого, ясно выходящего за вершину птеростигмы свободного угла единственной, заметно удлиненной субмаргинальной ячейки. Последняя, очевидно, является результатом редукции 1-й поперечной радиомедиальной жилки и слияния 1-й субмаргинальной ячейки со 2-й, которая, судя по короткой жилке *2r-rs*, исходно была треугольной. Для номинативного подрода характерна замкнутая маргинальная ячейка (рис. 12а), а для подрода *Ammoplanellus* — большая или меньшая степень редукции *1R* и отрыв укороченной жилки *4-5RS* от переднего края крыла, в ре-

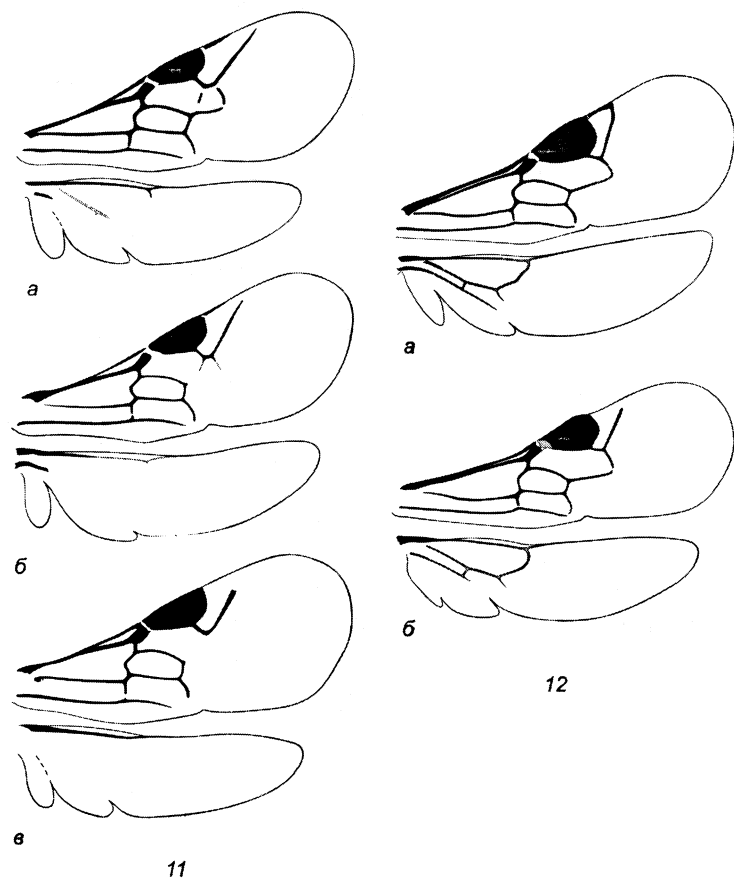


Рис. 11–12. Жилкования крыльев Ammoplanina: 11 — варианты жилкования в роде *Timberlakena* Pate, 1939 (а — *T. cahuilla* Pate, 1939; б — *T. yucaipa* Pate, 1939; в — *T. nolcha* Pate, 1939); 12 — варианты жилкования в роде *Ammoplanus* Giraud, 1869 (а — *A. (Ammoplanus) loti* Pate, 1943; б — *A. (Ammoplanellus) apache* Pate, 1937) (по: Bohart, Menke, 1976).

Figs. 11–12. Wing venation in Ammoplanina: 11 — variants of wing venation in the genus *Timberlakena* Pate, 1939 (a — *T. cahuilla* Pate, 1939; б — *T. yucaipa* Pate, 1939; в — *T. nolcha* Pate, 1939); 12 — variants of wing venation in the genus *Ammoplanus* Giraud, 1869 (a — *A. (Ammoplanus) loti* Pate, 1943; б — *A. (Ammoplanellus) apache* Pate, 1937) (from Bohart, Menke, 1976).

зультате чего маргинальная ячейка становится открытой (рис. 126). Жилкование задних крыльев *Ammoplanus* полное, со значительно укороченной и практически перпендикулярной к переднему краю крыла жилкой *RS*, а также выпуклой наружу медиальной жилкой. Кроме того, большинство жилок заднего крыла, исключая *R*, и основания *1M+Cu* и *A* в значительной степени обесцвечены.

2. Триба *Miscophini*, на мой взгляд, занимает особое положение в подсемействе *Crabroninae*, являясь предковым таксоном для таких триб, как рассмотренные ниже *Oxybelini*, *Crabronini* и *Trypoxylini*. Эволюция жилкования крыльев у *Miscophini* демонстрирует весь ряд переходов от полного генерализованного типа — с длинной и заостренной на вершине маргинальной, тремя радиомедиальными и двумя дискоидальными ячейками переднего крыла и исходным типом жилкования заднего крыла (*Aga* Menke, 1977, *Lyroda* Say, 1837, *Sericophorus* F. Smith, 1851, *Larissus* Menke, 1967) (рис. 13), к наиболее редуцированному среди роющих ос в целом типу — с полной редукцией субмаргинальных и дискоидальных ячеек переднего крыла (*Miscophoidellus* Menke, 1976) или ячеек заднего крыла (*Nitela* Latreille, 1809). Сравнительный анализ этих изменений показывает, что и в этом случае редукция жилкования непосредственно связана с минимизацией размеров тела. Собственно первым шагом на этом пути становится образование переднего стебелька у 2-й субмаргинальной ячейки у еще не минимизированных представителей трибы (*Paranysson* Guérin-Méneville, 1844, *Sphodrotes* Kohl, 1889, *Solierella* Spinola, 1851) (рис. 14). Далее, первой пропадает 3-я субмаргинальная ячейка, которая либо сливается со 2-й субмаргинальной ячейкой (*Solierella*), либо исчезает в результате редукции своих дистальных жилок (*Miscophus* Jurine, 1807).

С точки зрения представляемых вариантов жилкования переднего крыла, род *Miscophus* является наиболее варибельным в трибе. Исходно в его переднем крыле имеется заостренная на вершине маргинальная ячейка, две субмаргинальные ячейки, из которых 2-я стебельчатая, и две дискоидальные ячейки (рис. 15а–в). Однако в разных группах видов рода при минимизации размеров тела прослеживаются разные варианты укорочения маргинальной ячейки, а также редукции 2-й субмаргинальной и 2-й дискоидальной ячеек. В большинстве случаев первой редуцируется 2-я дискоидальная ячейка (рис. 15г). Однако она может и сохраняться при резком уменьшении или редукции 2-й субмаргинальной ячейки (рис. 15д) и даже сливаться с 1-й

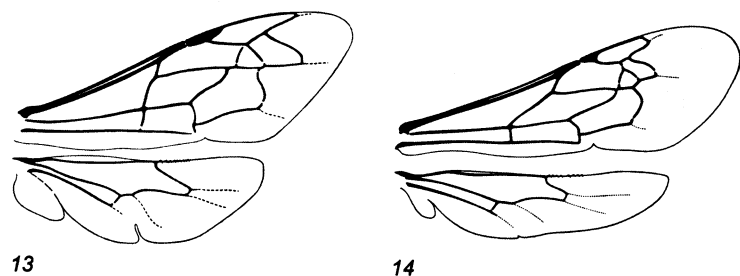


Рис. 13–14. Генерализованные типы жилкования крыльев Miscophini: 13 — *Sericophorus chalybeus* F. Smith, 1851; 14 — *Solierella miscophoides* Spinola, 1851 (по: Bohart, Menke, 1976).

Figs. 13–14. Generalized types of wing venation in Miscophini: 13 — *Sericophorus chalybeus* F. Smith, 1851; 14 — *Solierella miscophoides* Spinola, 1851 (from Bohart, Menke, 1976).

дискоидальной при полной редукции 2-й субмаргинальной. У наиболее миниатюрных видов и вовсе сохраняются лишь укороченная и усеченная на вершине маргинальная ячейка и по одной субмаргинальной и дискоидальной ячейке (рис. 15е).

Жилкование задних крыльев в роде *Miscophus* также претерпевает существенные изменения в соответствии с размерами тела. Если у сравнительно крупных видов оно полное и практически типичного исходного типа, то по мере уменьшения размеров тела жилка RS укорачивается и становится почти перпендикулярной переднему краю крыла (рис. 15в).

Дальнейшая эволюция жилкования крыльев в трибе Miscophini распадается на две линии родов с исходно единственными субмаргинальной и дискоидальной ячейками.

2.1. Для первой линии характерно сохранение более или менее длинной маргинальной ячейки со слегка закругленной вершиной. Редукция исходно стебельчатой 2-й субмаргинальной ячейки происходит либо при исчезновении ее наружных жилок (*Irs-m*), в результате чего наружные жилки маргинальной, субмаргинальной и дискоидальной ячеек оказываются лежащими почти на одной линии (*Nitela*) (рис. 16), либо при постепенном уменьшении всей ячейки при сохранении выступающего наружу прямого свободного угла субмаргинальной ячейки (*Auchenophorus* R. Turner, 1) (рис. 17). Кроме того, для *Nitela*

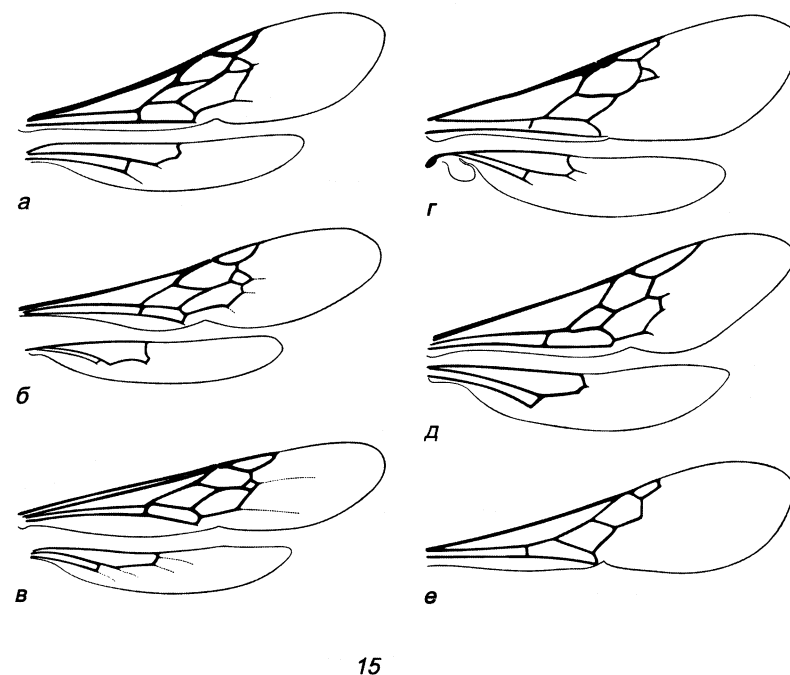


Рис. 15. Варианты жилкования крыльев *Miscophus* Jurine, 1807: а — *M. botswanaensis* Lomholdt, 1985; б — *M. ichneumonoides* Arnold, 1929; в — *M. spinifer* Lomholdt, 1985; г — *M. laticeps* (Ashmead, 1898); д — *M. deserticolus* R. Turner, 1929; е — *M. soikai* de Beaumont, 1952 (по: Bohart, Menke, 1976 и Lomholdt, 1985).

Fig. 15. Variants of wing venation in the genus *Miscophus* Jurine, 1807: а — *M. botswanaensis* Lomholdt, 1985; б — *M. ichneumonoides* Arnold, 1929; в — *M. spinifer* Lomholdt, 1985; г — *M. laticeps* (Ashmead, 1898); д — *M. deserticolus* R. Turner, 1929; е — *M. soikai* de Beaumont, 1952 (from Bohart, Menke, 1976, and Lomholdt, 1985).

характерна утрата задней жилки субдискоидальной ячейки (2A) переднего крыла и полная редукция замкнутых ячеек заднего крыла, сохраняющего югальную лопасть (*lob.jug.*), в то время как у *Auchenophorus* жилка 2A переднего крыла и жилкование заднего крыла сохраняются, но при этом жилка RS перпендикулярна переднему краю крыла, а югальная лопасть утрачивается.

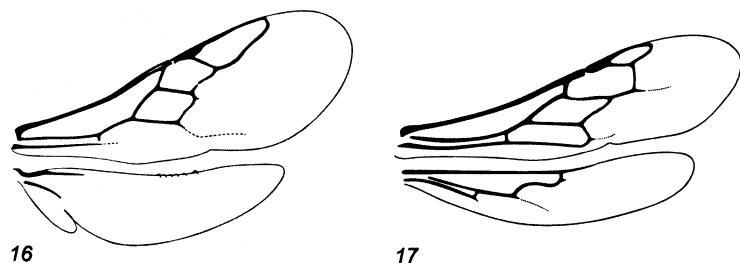


Рис. 16–17. Специализированные типы жилкования крыльев Miscophini: 16 — *Nitela williamsi* Menke, 1968; 17 — *Auchenophorus* R. Turner, 1907 (по: Bohart, Menke, 1976).

Figs. 16–17. Specialized types of wing venation in Miscophini: 16 — *Nitela williamsi* Menke, 1968; 17 — *Auchenophorus* R. Turner, 1907 (from Bohart, Menke, 1976).

2.2. Вторая линия эволюции жилкования крыльев в трибе Miscophini охватывает наиболее мелкие формы, для которых исходным является сильно укороченная и усеченная на вершине маргинальная ячейка и редукция 2-й субмаргинальной ячейки за счет ее постепенного уменьшения (*Salioestethus* Brauns, 1897) (рис. 18а,б).

В дальнейшем, подобно некоторым Ammoplanina, замыкающие жилки маргинальной ячейки (1R и 4-5RS) утрачивают связь между собой, и ее вершина становится открытой (*Salioestethus*, *Namiscophus* Lomholdt, 1985) (рис. 18в, 19). Следующим шагом является редукция наружной жилки радиомедиальной ячейки (1rs-m), в результате чего она также становится открытой (*Salioestethoides* Arnold, 1924, *Miscophoides* Brauns, 1897) (рис. 20, 21а). Далее редуцируется 1-я возвратная жилка (1m-cu), и дискоидальная ячейка также становится открытой (*Miscophoides*) (рис. 21б). Последним же шагом редукции жилкования переднего крыла Miscophini является полная утрата не только

б — *S. xanthomaculatus* Lomholdt, 1985; в — *S. minor* Lomholdt, 1985); 19 — *Namiscophus namaquensis* Lomholdt, 1985; 20 — *Salioestethoides saltator* Arnold, 1924; 21 — *Miscophoides* Brauns, 1897 (а — *M. discoidalis* Lomholdt, 1985; б — *M. handlirschi* Brauns, 1897); 22 — *Miscophoidellus* Menke, 1976 (а — *M. minutus* (Arnold, 1952); б — *M. formosus* (Arnold, 1924)) (from Lomholdt, 1985).

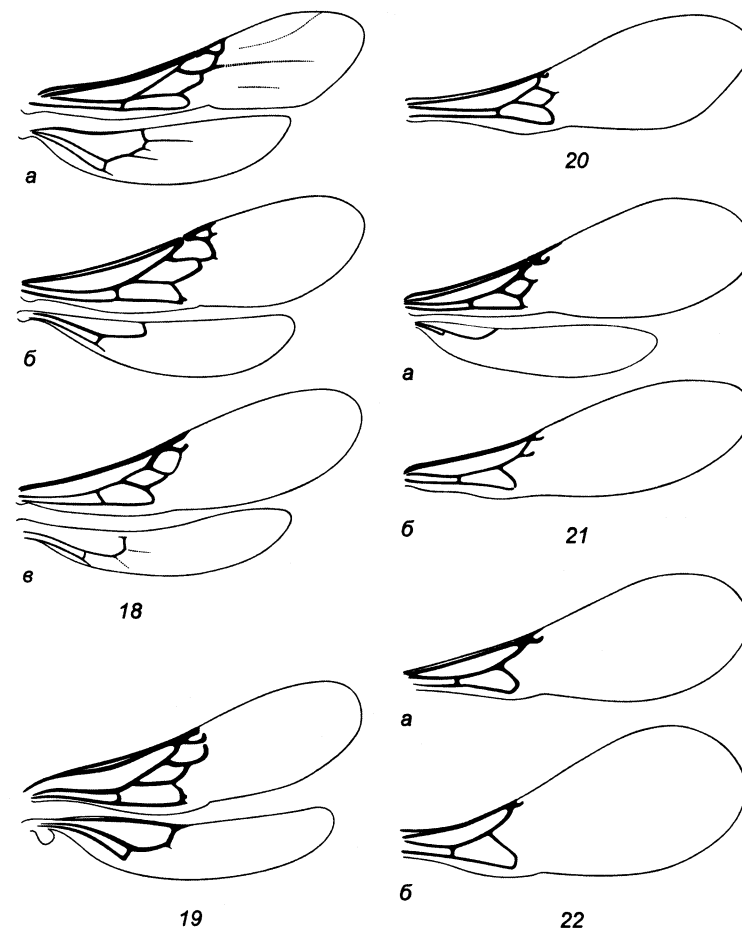


Рис. 18–22. Варианты редукции жилкования крыльев в трибе Miscophini: 18 — *Salioestethus* Brauns, 1897 (а — *S. flavomaculatus* Lomholdt, 1985; б — *S. xanthomaculatus* Lomholdt, 1985; в — *S. minor* Lomholdt, 1985); 19 — *Namiscophus namaquensis* Lomholdt, 1985; 20 — *Salioestethoides saltator* Arnold, 1924; 21 — *Miscophoides* Brauns, 1897 (а — *M. discoidalis* Lomholdt, 1985; б — *M. handlirschi* Brauns, 1897); 22 — *Miscophoidellus* Menke, 1976 (а — *M. minutus* (Arnold, 1952); б — *M. formosus* (Arnold, 1924)) (no: Lomholdt, 1985).

Figs. 18–22. Variants of reduction of wing venation in the tribe Miscophini: 18 — *Salioestethus* Brauns, 1897 (а — *S. flavomaculatus* Lomholdt, 1985;

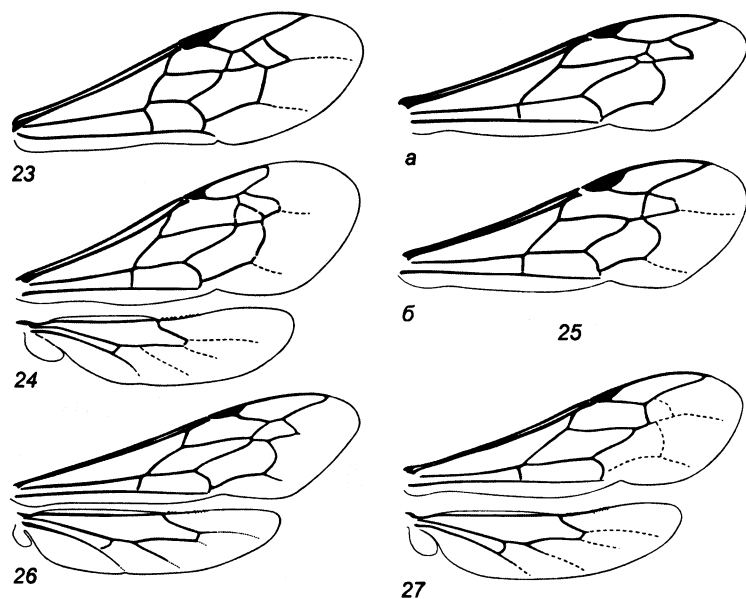


Рис. 23–27. Варианты редукции жилкования крыльев в трибе Trypoxylini: 23 — *Eopison menieri* Nel, 2005; 24 — *Pisonopsis clypeata* Brauns, 1897; 25 — род *Pison* Jurine, 1808 (a — *P. cressoni* Rohwer, 1911; б — *P. koreense* (Radoszkowski, 1887)); 26 — *Aulacophilus jansoni* Turner, 1916; 27 — *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758) (по: Bohart, Menke, 1976 и Nel, 2005).

Figs. 23–27. Variants of reduction of wing venation in the tribe Trypoxylini: 23 — *Eopison menieri* Nel, 2005; 24 — *Pisonopsis clypeata* Brauns, 1897; 25 — the genus *Pison* Jurine, 1808 (a — *P. cressoni* Rohwer, 1911; б — *P. koreense* (Radoszkowski, 1887)); 26 — *Aulacophilus jansoni* Turner, 1916; 27 — *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758) (from Bohart, Menke, 1976 and Nel, 2005).

наружных поперечных, но и продольных жилок, связанных с субмаргинальной и дискоидальной ячейками (*Miscophoidellus*) (рис. 22а,б).

Помимо постепенной редукции субмаргинальной и дискоидальной ячеек для этой линии характерно значительное смещение остатков жилкования к основанию крыла, в результате чего длина свободная от армирующих жилок наружной части крыловой мембраны мо-

жет составлять от 1/3 (*Miscophus*) до 1/2 (*Saliostethus*, *Namiscophus* и *Saliostethoides*) и даже до 2/3 и более (*Miscophoides*, *Miscophoidellus*) от общей длины крыла.

Жилкование заднего крыла в этой линии всегда модифицировано, с почти перпендикулярной переднему краю крыла жилкой RS, а у части родов с наиболее мелкими (2–2,5 мм) представителями (*Saliostethoides*, *Miscophoides*, *Miscophoidellus*) утрачивается также и югальная лопасть.

3. Представители трибы Trypoxylini демонстрируют весь диапазон постепенной редукции жилкования передних крыльев от генерализованного полного у *Eopison* Nel, 2005 (рис. 23) через постепенную редукцию 2-й субмаргинальной ячейки (*Pisonopsis* W. Fox, 1893, *Pison* Jurine, 1808, *Aulacophilinus* Lomholdt, *Aulacophilus* F. Smith, 1869) (рис. 24–26) к острой на вершине маргинальной ячейке и единственным субмаргинальной и дискоидальной ячейкам (*Pisoxylon* Menke, 1968, *Trypoxylon* Latreille, 1796) (рис. 27). В последнем случае маргинальная ячейка бывает нередко удлинена почти до вершины крыла. Минимальные размеры тела современных Trypoxylini в большинстве случаев превышают 7–8 мм и лишь изредка приближаются к 4–5 мм (*Trypoxylon*).

Жилкование заднего крыла всегда исходного типа, с длинной жилкой RS, направленной к основанию крыла.

4. Для родов трибы Охубелини характерно наличие длинной, заостренной или коротко усеченной на вершине маргинальной ячейки, а также редукция жилки 1(RS+M), разделяющей единственные радиомедиальную и дискоидальную ячейки (рис. 28). Стебельчатая 2-я субмаргинальная ячейка сохраняется только в роде *Wojus* Антропов, 1999 (рис. 29). Во всех остальных случаях она сливается с 1-й субмаргинальной в результате редукции 1-й поперечной радиомедиальной жилки (2RS), о чем свидетельствует острый наружный угол объединенной ячейки. Лишь у наиболее мелких представителей родов *Guichardus* Антропов, 2007 (2,5–3,2 мм) (рис. 30), *Belomicrinus* Антропов, 2000 (2,2–3,3 мм) (рис. 31) и *Minimicroides* Антропов, 2000 (2,1 мм) (рис. 32) этот угол почти прямой в результате костализации средних жилок крыла.

Жилкование заднего крыла исходно модифицированное (укороченная RS направлена перпендикулярно или под тупым наружным углом к переднему краю крыла), но у некоторых экстремально мел-

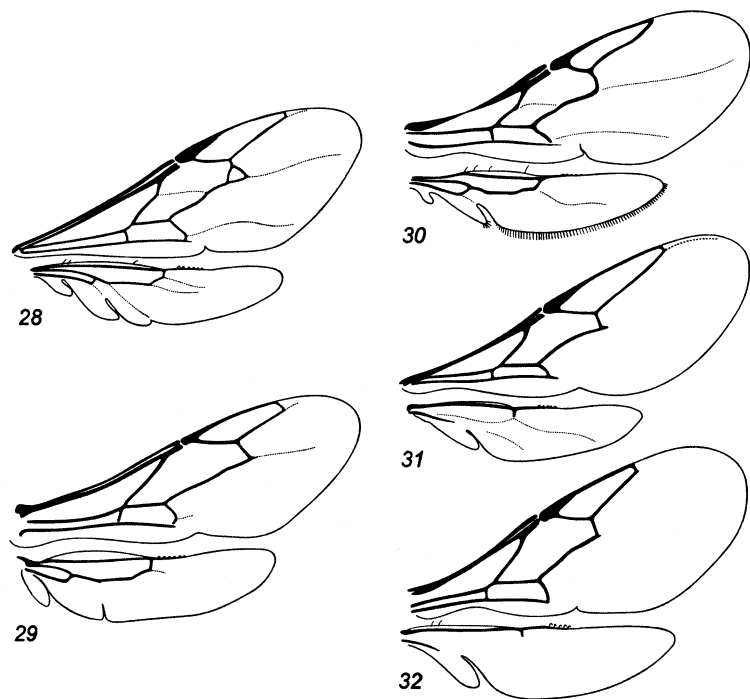


Рис. 28–32. Варианты редукции жилкования крыльев в трибе Oxybelini: 28 — *Wojus inopinatus* Antropov, 1999; 29 — *Oxybelus abdominalis* C. Baker, 1896; 30 — *Gichardus dromedarius* (Guichard, 1991); 31 — *Belomicrinus luteosquamatus* Antropov, 2000; 32 — *Minimicroides perexiguus* Antropov, 2000 (по: Bohart, Menke, 1976 и Антропов, 1999, 2000, 2007).
Figs. 28–32. Variants of reduction of wing venation in the tribe Oxybelini: 28 — *Wojus inopinatus* Antropov, 1999; 29 — *Oxybelus abdominalis* C. Baker, 1896; 30 — *Gichardus dromedarius* (Guichard, 1991); 31 — *Belomicrinus luteosquamatus* Antropov, 2000; 32 — *Minimicroides perexiguus* Antropov, 2000 (from Bohart, Menke, 1976 and Antropov, 1999, 2000, 2007).

ких форм (*Belomicrinus*, *Minimicroides*) имеет место практически полная редукция жилкования заднего крыла, а также югальной лопасти (рис. 31–32).

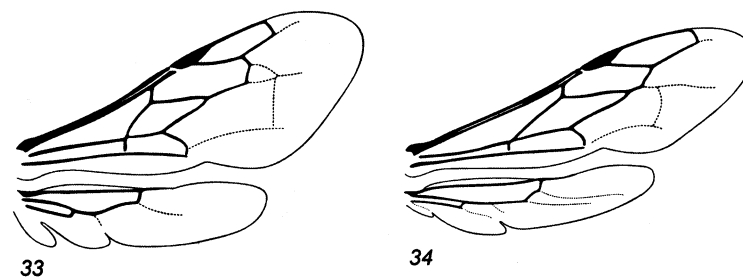


Рис. 33–34. Жилкование крыльев в трибе Crabronini: 33 — *Encopognathus pectinatus* Pate, 1936; 34 — *Ectemnius continuus* (Fabricius, 1804) (по: Bohart, Menke, 1976).

Figs. 33–34. Wing venation in the tribe Crabronini: 33 — *Encopognathus pectinatus* Pate, 1936; 34 — *Ectemnius continuus* (Fabricius, 1804) (from Bohart, Menke, 1976).

5. Для родов трибы Crabronini характерно присутствие более или менее длинной и всегда усеченной на вершине маргинальной ячейки, а также по одной субмаргинальной и дискоидальной ячейке. В отличие от Oxybelini эволюция жилкования передних крыльев Crabronini была связана с редукцией внешних жилок (*Irs-m*) сильно суженной или стебельчатой спереди 2-й субмаргинальной ячейки, о чем свидетельствует ее остаточный след в наиболее архаичном роде трибы *Encopognathus* Kohl, 1897 (рис. 33), а также преимущественно тупой наружный угол 1-й субмаргинальной ячейки (рис. 34). Среди представителей Crabronini крайне редки формы с размерами тела менее 3 мм (*Odontocrabro* Tsuneki, 1971, *Crossocerus* Lepeletier de Saint Fargeau et Brullé, 1835).

Жилкование заднего крыла всегда модифицированное, с жилкой *RS*, подходящей к костальному краю крыла под тупым наружным углом, а примеры редукции его жилок или югальной лопасти неизвестны.

II. Сходная картина редукции жилкования прослеживается и в некоторых подсемействах пчел мелких размеров.

В частности, в подсемействе Andreninae для мелких представителей (*Perditini*) характерно укорочение маргинальной ячейки и отрыв ее вершины от переднего края крыла. В переднем крыле исходно имеются по две субмаргинальные и дискоидальные ячейки (рис. 35а), хотя

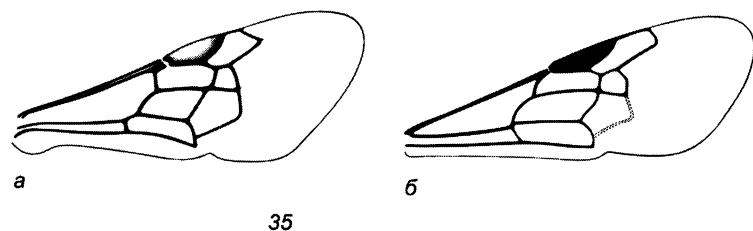


Рис. 35. Варианты редукции жилкования крыльев в трибе Perditiini: а — *Perdita (Perdita) stathamae* Timberlake, 1964; б — *P. (Xerophasma) bequaeriana* Cockerell, 1951 (по: Michener, 2000).

Fig. 35. Variants of reduction of wing venation in the tribe Perditiini: а — *Perdita (Perdita) stathamae* Timberlake, 1964; б — *P. (Xerophasma) bequaeriana* Cockerell, 1951 (from Michener, 2000).

в ряде случаев 2-я дискоидальная ячейка может редуцироваться (*Macrotera* Smith, 1853, *Perdita* Smith, 1853) (рис. 35б). В родах с наиболее мелкими видами (*Perdita*) птеростигма заметно увеличена.

В подсемействе Colletinae у многих родов переднее крыло имеет лишь две субмаргинальные ячейки (Xeromelissini, Hylaeini, Euryglossini). При этом подобно Pemphredonini, для них характерно увеличение птеростигмы. У наиболее мелких представителей этого подсемейства также имеют место как слияние части ячеек (2-й субмаргинальной и 2-й дискоидальной у *Hylaeus* Fabricius, 1793 (рис. 36) или 1-й и 2-й дискоидальных у *Brachyhesma* Michener, 1965) (рис. 37)), так и последовательная редукция 2-й дискоидальной, 2-й субмаргинальной, а также 1-й дискоидальной и даже субдискоидальной ячеек (*Euryglossina* Cockerell, 1910) (рис. 38а–в).

В подсемействе Halictinae также можно проследить появление двух субмаргинальных ячеек за счет либо слияния 2-й и 3-й субмаргинальных ячеек (*Lasioglossum* Curtis, 1833) (рис. 39), либо редукции 3-й субмаргинальной и 2-й дискоидальной ячеек (*Homalictus* Cockerell, 1919) (рис. 40).

Сходное жилкование переднего крыла имеют и некоторые представители подсемейства Apinae, для которых типичны по две субмаргинальные и дискоидальные ячейки, но в некоторых случаях (Xylocopini, Allodapina) наблюдается редукция 2-й дискоидальной ячейки (*Exoneura* Smith, 1854, *Exoneurella* Michener, 1963, *Compsomelissa* Alfken, 1924, *Eucondylops* Brauns, 1902) (рис. 41). Следует заметить,

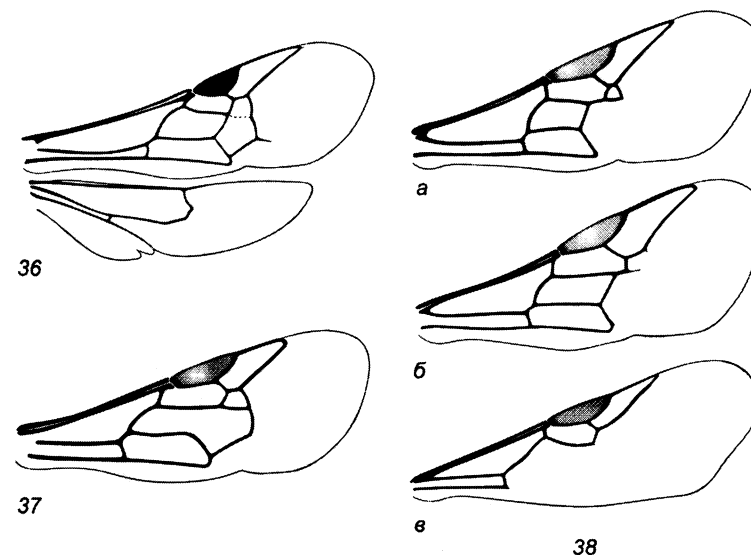


Рис. 36–38. Варианты редукции жилкования крыльев в трибах Hylaeini и Euryglossini: 36 — *Hylaeus (Heterapoides) extensus* (Cockerell, 1916); 37 — *Brachyhesma (Microhesma) incompleta* Michener, 1965; 38 — род *Euryglossina* Cockerell, 1910 (а — *E. (Microdontura) mellea* (Cockerell, 1929); б — *E. (Turnerela) nothula* (Cockerell, 1922); в — *E. (Quasihesma) moonbiensis* (Exley, 1968)) (по: Michener, 2000).

Figs. 36–38. Variants of reduction of wing venation in the tribes Hylaeini and Euryglossini: 36 — *Hylaeus (Heterapoides) extensus* (Cockerell, 1916); 37 — *Brachyhesma (Microhesma) incompleta* Michener, 1965; 38 — the genus *Euryglossina* Cockerell, 1910 (а — *E. (Microdontura) mellea* (Cockerell, 1929); б — *E. (Turnerela) nothula* (Cockerell, 1922); в — *E. (Quasihesma) moonbiensis* (Exley, 1968)) (from Michener, 2000).

что во всех этих случаях сохраняются неукороченная маргинальная ячейка, касающаяся острой вершиной переднего края крыла, и жилкование задних крыльев исходного типа.

Особого внимания заслуживает жилкование крыльев общественных пчел-мелипонин (Apinae: Apini: Meliponina). Исходно в этой группе жилкование переднего крыла существенно редуцировано до удлинненной, но едва замкнутой на острой вершине маргинальной ячейки,

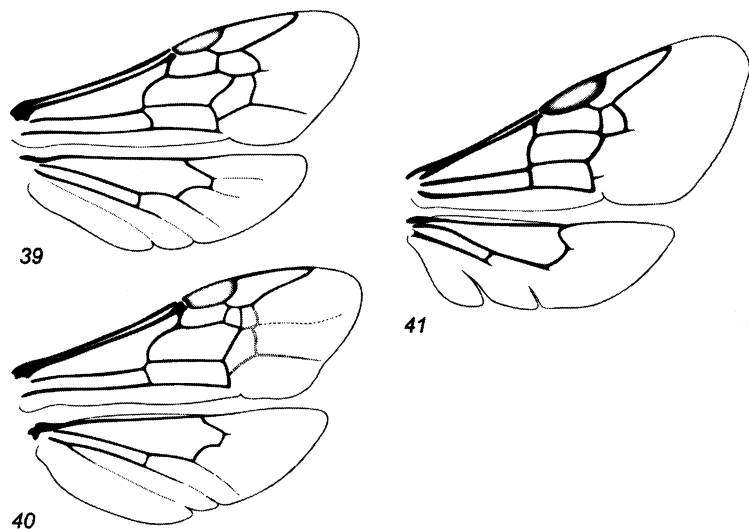


Рис. 39–41. Варианты редукции жилкования крыльев в трибах Halictini и Xylocopini: 39 — *Lasioglossum (Hemihalictus) lustrans* (Cockerell, 1897); 40 — *Homalictus (Homalictus) dampieri* (Cockerell, 1905); 41 — *Compsomelissa stigmoides* (Michener, 1971) (по: Michener, 2000).

Figs. 39–41. Variants of reduction of wing venation in the tribes Halictini and Xylocopini: 39 — *Lasioglossum (Hemihalictus) lustrans* (Cockerell, 1897); 40 — *Homalictus (Homalictus) dampieri* (Cockerell, 1905); 41 — *Compsomelissa stigmoides* (Michener, 1971) (from Michener, 2000).

слабо ограниченной 1-й субмаргинальной ячейки с едва заметным следом 2-й поперечной радиомедиальной жилки (*Irs-m*), и единственной дискоидальной ячейки (*Melipona* Illiger, 1806) (рис. 42). Впоследствии наблюдается редукция и 1-й поперечной радиомедиальной жилки (2RS) (*Meliponula* Cockerell, 1934) (рис. 43) и 1-й возвратной жилки (*Im-cu*), замыкающей снаружи дискоидальную ячейку (*Dactylurina* Cockerell, 1934) (рис. 44). При этом у перечисленных, сравнительно крупных по размеру (4–6 мм) форм птеростигма сравнительно небольшая, а задние крылья сохраняют полное жилкование исходного типа. У более крупных представителей рода *Plebeia* Schwarz, 1938 дискоидальная ячейка замкнутая (рис. 45), а у наиболее мелких видов рода *Friesella* Moure, 1946 редуцируются не только она, но и субдис-

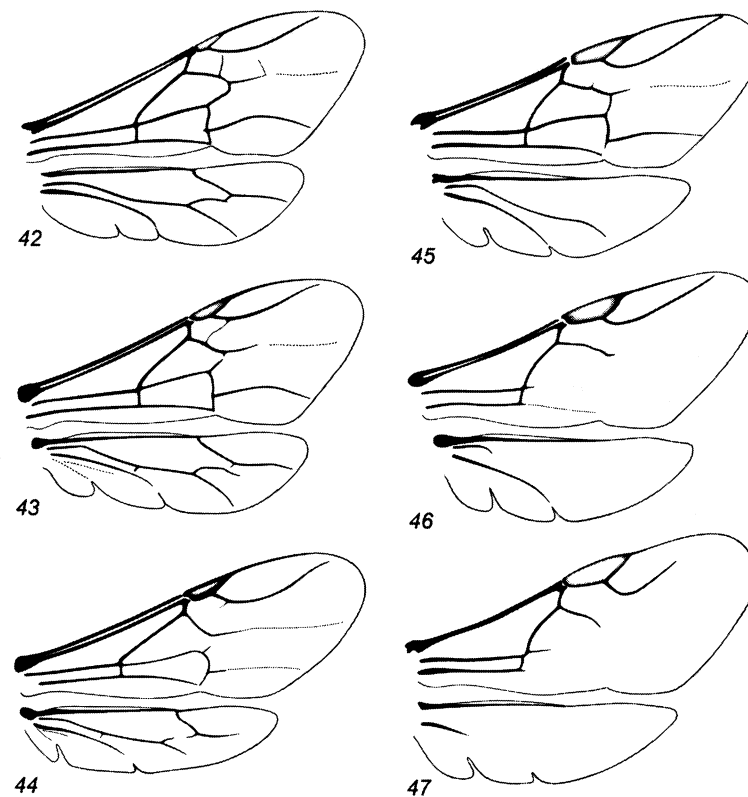


Рис. 42–47. Варианты редукции жилкования крыльев в подтрибе Meliponina: 42 — *Melipona fasciata* Latreille, 1811; 43 — *Meliponula (Meliponula) bocandei* (Spinola, 1853); 44 — *Dactylurina schmidtii* (Stadelmann, 1895); 45 — *Plebeia (Plebeia) frontalis* (Fries, 1911); 46 — *Friesella schrottkyi* (Fries, 1900); 47 — *Trigonsca buyssoni* (Fries, 1902) (по: Michener, 2000).

Figs. 42–47. Variants of reduction of wing venation in the subtribe Meliponina: 42 — *Melipona fasciata* Latreille, 1811; 43 — *Meliponula (Meliponula) bocandei* (Spinola, 1853); 44 — *Dactylurina schmidtii* (Stadelmann, 1895); 45 — *Plebeia (Plebeia) frontalis* (Fries, 1911); 46 — *Friesella schrottkyi* (Fries, 1900); 47 — *Trigonsca buyssoni* (Fries, 1902) (from Michener, 2000).

коидальная ячейка, сохраняющая только след 2-й анальной жилки (2A), а также все поперечные жилки заднего крыла (рис. 46). Птеростигма в этих родах заметно увеличена, но маргинальная ячейка все еще длинная и практически замкнутая на вершине. Наиболее редуцированным представляется жилкование крыльев у самых миниатюрных мелипониин рода *Trigonisca* Moure, 1950, у которых птеростигма достигает наибольших размеров, маргинальная ячейка широко открыта на вершине, наружная маргинальная (1R) и 2-я анальная жилки практически исчезают, а на заднем крыле остается лишь короткий рудимент анальной жилки (рис. 47).

Наконец в подсемействе Аринае встречается и очень редкий для пчел сдвиг жилкования в базальную половину крыла в роде *Neolarra* Ashmead, 1890 (Nomadini, Neolarrina), в котором у сравнительно крупных (4–7 мм) видов номинативного подрода происходит резкое укорочение маргинальной, 2-й субмаргинальной и 2-й дискоидальной ячеек (рис. 48а), а для экстремально минимизированных видов подрода *Phileremulus* Cockerell, 1895 (2–3,5 мм) характерна редукция 2-й субмаргинальной и 2-й дискоидальной ячеек (рис. 48б), в результате чего крыло становится похожим на крыло описанных выше *Saliostethus* (Crabronidae, Miscophini). Эта же группа представляет крайне редкий для пчел случай модификации жилкования заднего крыла, где RS практически перпендикулярна его переднему краю.

Таким образом, перечисленные выше примеры показывают, что прогрессивное уменьшение размеров тела перепончатокрылых насекомых, обладающих активным машущим полетом, закономерно сопровождается большей или меньшей степенью редукции генерализованного типа жилкования крыльев, в большинстве случаев сопровождающейся костализацией, то есть смещением жилок к основанию и/или к костальному краю крыла.

В то же время, сравнительный анализ степени редукции жилкования крыльев Apoidea показывает, что критическим порогом, приводящим к утрате значительного числа жилок крыла, является длина тела около 3–3,5 мм. Виды более крупного размера обычно сохраняют исходный тип жилкования или, по крайней мере, большую часть армирующих мембрану жилок, тогда как приближение размеров тела к пороговому значению ведет к значительной редукции жилкования.

Каковы же причины, приводящие, несомненно независимо, разные группы активно летающих жалящих перепончатокрылых насе-

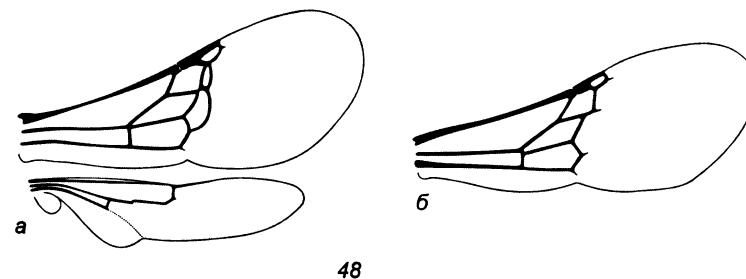


Рис. 48. Варианты редукции жилкования крыльев в подтрибе Neolarrina: а — *Neolarra* (*Neolarra*) *verbesinae* (Cockerell, 1895); б — *N. (Phileremulus)* *vigilans* (Cockerell, 1895) (по: Michener, 2000).

Fig. 48. Variants of reduction of wing venation in the subtribe Neolarrina: а — *Neolarra* (*Neolarra*) *verbesinae* (Cockerell, 1895); б — *N. (Phileremulus)* *vigilans* (Cockerell, 1895) (from Michener, 2000).

комых к результатам, выражающимся в сходных направлениях редукции жилкования при минимизации размеров тела?

При уменьшении линейных размеров тела и, соответственно, объема крыловой мускулатуры активно летающие насекомые сталкиваются с необходимостью достижения определенного компромисса между мощностью мускулатуры и массой крыловой мембраны при одновременном сохранении механических свойств последней. Прежде всего это касается продольной жесткости переднего крыла, так как, оставаясь морфологически четырехкрылыми, Apoidea функционально являются как бы двукрылыми, потому что передний край значительно меньшей по размерам задней пары крыльев у них практически всегда довольно жестко сцеплен с задним краем передней пары с помощью более или менее длинного ряда крючковидных зацепок.

Очевидно, что масса крыла может быть снижена несколькими путями. Прежде всего, это уменьшение линейных размеров и толщины самого крыла, а также толщины и числа жилок, армирующих крыловую мембрану и обеспечивающих ей необходимую жесткость.

Первый показатель непосредственно связан с созданием требуемой подъемной силы и не может быть снижен безгранично, так как лимитирован необходимой площадью крыловой мембраны и максимальной частотой взмахов. Точно так же уменьшение толщины крыловой мембраны и армирующих ее жилок ограничено молекулярным строением составляющего кутикулу хитина. В конечном итоге экст-

ремальное уменьшение размеров тела активно летающих перепончатокрылых насекомых всегда тесно связано именно с редукцией жилкования крыльев.

Однако констатации этого, очевидного, на первый взгляд, факта недостаточно, так как картина редукции жилкования крыльев не единообразна, а представлена двумя основными линиями.

Для первой линии, даже при полной редукции субмаргинальных и дискоидальных ячеек, типично сохранение длинной и обычно замкнутой маргинальной ячейки, касающейся переднего края крыла своей острой, слабо закругленной (или, реже, усеченной) вершиной. Такой тип жилкования демонстрируют роющие осы *Trypoxylini*, *Oxybelini*, *Crabronini*, часть *Pemphredonini* (*Stigmata*, *Spilomenina*) и *Miscophini* (*Nitela*), а также большая часть пчел.

Для второй линии характерно последовательное укорочение маргинальной ячейки, ее размыкание на вершине, редукция наружной жилки *1R*, а также общее смещение всех жилок в сторону основания крыла, в результате чего свободная от жилок наружная часть крыловой мембраны может достигать половины и более от его общей длины. Такой тип жилкования демонстрируют прежде всего экстремально мелкие роющие осы *Pemphredonini* (*Ammoplanina*) и *Miscophini*, а среди пчел — экстремально минимизированные виды *Neolarra* (*Philemulus*) (*Apinae*: *Nomadini*: *Neolarrina*).

Разная направленность редукций и выявленное их конвергентное сходство в разных группах, на мой взгляд, связаны с биотопической приуроченностью соответствующих таксонов.

При рассмотрении с этой точки зрения оказывается, что практически все экстремально мелкие формы, эволюционировавшие в бореальных, субтропических и тропических биотопах, всегда сохраняют удлиненную маргинальную ячейку, зачастую достигающую вершины крыла. Даже у форм с максимальной редукцией жилкования и разомкнутой на вершине маргинальной ячейкой, ее внутренняя армирующая жилка (комплекс *3-5RS*) полностью (*Xysma*, *Euryglossina*) или почти (*Trigonisca*) достигает переднего края крыла. Кроме того, у таких форм никогда не отмечается общий сдвиг жилкования в сторону основания крыла, хотя нередко смещение жилкования к его переднему краю. К тому же, в этой линии свободная от жилок наружная часть мембраны не превышает 1/6–1/5 длины крыла.

В свою очередь, для минимизированных форм, эволюционировавших достаточно продолжительное время в аридных условиях, ха-

рактерна не только редукция периферийных ячеек, но также укорочение и разрыв на вершине маргинальной ячейки и общий сдвиг жилкования в сторону основания крыла (*Ammoplanina*, часть *Miscophini*, *Neolarrina*). В результате такого сдвига свободная от жилок дистальная часть мембраны переднего крыла нередко достигает 1/3–1/2 его длины, но может и превышать его половину. (Сходный сдвиг жилкования к основанию крыла характерен для довольно крупных представителей семейства *Scoliidae*. Однако в этом случае жесткость крыловой мембраны обеспечивается густыми продольно-радиальными складками, армирующими почти всю ее свободную от жилок дистальную часть.)

На мой взгляд, различающиеся направления редукции жилкования крыльев у активно летающих минимизированных форм жалящих перепончатокрылых насекомых связаны с физическими свойствами окружающей среды, прежде всего, воздуха. И основным лимитирующим фактором, скорее всего, выступает относительная влажность воздуха, не только напрямую связанная с его плотностью, но также влияющая на механические свойства хитиновой мембраны крыла и, соответственно, на его продольную жесткость.

При более высокой относительной влажности воздуха возрастает не только его плотность, но и гибкость свободной от жилок наружной части мембраны крыла, что приводит к необходимости сохранения дополнительного армирования продольными жилками для обеспечения жесткости мембраны и, соответственно, сохранения способности к машущему полету. В противном случае возрастает вероятность потери эффективности работы крылового аппарата из-за чрезмерного изгиба крыла и даже риск поперечного перелома крыла дистальнее его птеростигмы.

При низкой же относительной влажности воздуха и, соответственно, более низкой его плотности гибкость свободной от жилок наружной части крыловой мембраны также заметно ниже и, очевидно, будучи обеспеченной только механическими свойствами хитина, вполне достаточна для поддержания продольной жесткости мембраны, тогда как необходимость в ее армировании становится не столь важной и отпадает.

Последний вопрос, связанный с минимизацией размеров тела активно летающих перепончатокрылых и редукцией жилкования их крыльев, касается характерной для многих минимизированных форм

гипертрофии птеростигмы. Функция этого, порой значительного по размерам, утолщения на переднем крае крыла именно у миниатюрных перепончатокрылых до сих пор не вполне ясна. Однако весьма вероятно, что увеличенная птеростигма может служить своего рода компенсатором, снимающим избыточные и опасные вибрации при работе тонкой крыловой мембраны (подобно триммерам на кромке лопастей вертолетного винта). Кроме того, у *Stigmia* на птеростигме были обнаружены более или менее развитые сенсорные поля (Krombein, 1984) также неясного пока назначения, но, вероятнее всего, связанные именно с управлением работой крылового аппарата.

Литература

- Антропов А.В. 1999. Новый род роющих ос трибы *Oxybelini* (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae) из Южной Африки // Зоол. журн. Т. 78. № 9. С. 1132–1136.
- Антропов А.В. 2000. Два новых рода роющих ос трибы *Oxybelini* (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae) с редуцированным жилкованием задних крыльев // Зоол. журн. Т. 79. № 10. С. 1207–1215.
- Антропов А.В. 2007. *Guichardus* — новый палеарктический род роющих ос трибы *Oxybelini* (Hymenoptera, Crabronidae) // Зоол. журн. Т. 86. № 2. С. 211–220.
- Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука. 189 с.
- Antropov A.V., R.A. Cambra T. 2003. A new species of the genus *Xysma* Pate, 1937 (Hymenoptera: Crabronidae: Pemphredoninae) from Panama // Russ. Entomol. J. Vol. 12. No. 2. P. 207–209.
- Bohart R.M., Menke A.S. 1976. Sphecids Wasps of the World. A generic revision. Berkeley – Los Angeles – L.: Univ. of California Press. 695 p.
- de Melo G.A.R. 1999. Phylogenetic relationship and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps // Scientific Papers. Natural History Museum. The Univ. of Kansas. Vol. 14. P. 1–55.
- Krombein K.V. 1984. Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XIV: a revision of *Carinostigmus* Tsuneki (Hymenoptera: Sphecoidea: Pemphredonidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. No. 396. P. 1–37.
- Lomholdt O. 1985. A reclassification of the larrine tribes with a revision of the Miscophini of southern Africa and Madagascar (Hymenoptera: Sphecidae) // Entomologica Scandinavica. Supplement. Vol. 24. P. 1–183.
- Michener Ch.D. 2000. The Bees of the World. Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press. 913 p.
- Nel A. 2005. Oldest representatives of the Sphecidae: Trypoxylini in the Early Eocene French amber (Insecta: Hymenoptera) // Comptes Rendus Paleol. Vol. 4. P. 17–24.

Рекомендуемое цитирование статьи из сборника:

Шаталкин А.И. 2009. Ламарк и Дарвин. На пути к синтезу // А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин (ред.). Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М.: Т-во научн. изданий КМК. Т. 50. С. 13–66.

Научное издание

ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА:

Ламарк и Дарвин в современных исследованиях.
Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 50.

Москва: Товарищество научных изданий КМК.

2009. 366 с., вклейка 36 с.

при участии ИП Михайлова К.Г.

Главный редактор издательства К.Г. Михайлов

Вёрстка: К.Г. Михайлов

Для заявок:

123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК

эл. почта: mikhailov2000@gmail.com

http://avtor-kmk.ru

Отпечатано в ГУП ППП «Типография «Наука» АИЦ РАН
121099 Москва, Шубинский пер., 6.

Подписано в печать 25.11.2009. Заказ № 2049

Формат 60х90/16. Объем 23 + 2,5 печ. л. Гарнитура Таймс.

Бум. офсетная и мелов. Тираж 500 экз.