

*На правах рукописи*

**АСТАФУРОВА**  
**Юлия Вячеславовна**

**ПЧЕЛЫ-ГАЛИКТИДЫ ПОДСЕМЕЙСТВ**  
**RORHITINAE И NOMIINAE**  
**(HYMENOPTERA, APOIDEA, HALICTIDAE)**  
**РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН**

Специальность: 03.00.09 – энтомология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук  
Зоологическом институте РАН

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
**Белокобыльский Сергей Александрович**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор  
**Кипятков Владилен Евгеньевич**

кандидат биологических наук  
**Антропов Александр Валентинович**

Ведущая организация:

**Биолого-почвенный институт  
Дальневосточного отделения РАН**

Защита диссертации состоится «24» ноября 2009 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 при Учреждении Российской академии наук Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1. E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ЗИН РАН

Автореферат разослан «        » октября 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

Овчинникова О.Г.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Введение

Настоящая работа посвящена изучению пчел галиктид подсемейств Rophitinae и Nomiinae (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) фауны России и сопредельных территорий (т.е. стран бывшего СССР, Финляндии, Монголии, северного и северо-восточного Китая, Кореи и Японии). Подсем. Rophitinae и Nomiinae относятся к сем. Halictidae, в состав которого входят еще 2 подсемейства – Nomioidinae и Halictinae. Подсем. Rophitinae – преимущественно голарктическая группа, включающая более 250 видов из 16 родов; в основном это редкие горные степные виды. Подсем. Nomiinae – главным образом палеотропическая группа и в мировой фауне известно более 500 видов из 15 родов. Представители этого подсемейства встречаются преимущественно в аридных и семиаридных стациях.

**Актуальность исследования.** На фоне ревизованной и достаточно хорошо изученной за последние полвека фауны пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae Западной Палеарктики назрела закономерная необходимость аналогичного исследования фауны этих подсемейств для Центральной и Восточной Палеарктики и обобщения имеющихся сведений по систематике, распространению, экологии и трофическим связям рофитин и номиин фауны Палеарктики в целом. Такая работа стала возможной благодаря накопленному за последние десятилетия богатому коллекционному материалу из различных регионов России, Украины, Кавказа, Казахстана, Средней Азии, Монголии и Китая. Актуальность изучения пчел-галиктид определяется также важной ролью этих насекомых как опылителей, причем немало видов данных подсемейств имеют большое хозяйственное значение в качестве основных опылителей различных сельскохозяйственных культур.

**Цели и задачи.** Главная цель настоящей работы состояла в комплексном изучении пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae фауны России и сопредельных стран, в связи с чем были поставлены следующие основные задачи:

1. Выяснить видовой состав пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae фауны России и сопредельных стран, описать новые таксоны.
2. Выявить основные морфологические особенности и уточнить классификацию изученных подсемейств.
3. Подготовить оригинальные определительные таблицы родов и видов пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae изученного региона.
4. Обобщить литературные сведения по биологии и строению преимагинальных стадий рофитин и номиин.
5. Составить аннотированный список видов с данными по их распространению, фенологии, трофическим связям и особенностям гнездования.
6. Провести анализ географического распространения пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae в Палеарктике и составить карты ареалов видов, обитающих в России и сопредельных странах.

**Научная новизна.** Впервые составлен полный список пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae фауны России и сопредельных стран (70 видов). Описаны 3 новых для науки вида и 1 подвид. Установлены 2 новых синонима, обозначены лектотипы 13 таксонов видовой группы, для 1 вида дано замещающее название. Уточнена классификация подсемейств и выявлены филогенетические связи группы родов подсем. Nomiinae с увеличенными тегулами. Расширены известные ареалы многих видов, в том числе 6 видов впервые указываются для Азербайджана, 4 – для Казахстана, по 3 вида – для России и Монголии, по 2 – для Грузии, Армении, Киргизии, Ирана и Вьетнама, по 1 – для Болгарии, Литвы, Узбекистана, Таджикистана и Северной Кореи. Впервые для

изученной территории подготовлены оригинальные иллюстрированные определительные таблицы 12 родов и 90 видов пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae. Предложена оригинальная классификация типов волосков у пчел подсем. Nomiinae. Проведен зоогеографический анализ видов подсем. Rophitinae и Nomiinae Палеарктики; на основании исследованного материала и литературных данных для большинства видов составлены карты ареалов. Уточнены данные о числе видов изученных подсемейств как для мировой фауны, так и для каждого из зоогеографических царств. Суммированы все сведения по фенологии большинства видов и проведен анализ трофических связей рофитин и номиин в Палеарктике.

**Теоретическая и практическая ценность работы.** Приведенный в работе полный аннотированный фаунистический список пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae России и сопредельных стран с подробными данными по их распространению и картами ареалов, а также зоогеографический анализ Палеарктической фауны подсемейств могут быть использованы в исследованиях, посвященных биоразнообразию животного мира. Исследование морфологических особенностей имаго послужит основой для дальнейшего выяснения филогенетических связей как внутри семейства галиктид, так и всех пчел, а также для уточнения классификации надвидовых таксонов. Большую практическую ценность представляют подготовленные иллюстрированные определительные таблицы родов и видов, в том числе опубликованные в «Определителе насекомых Дальнего Востока России». Сведения по трофическим связям и фенологии рофитин и номиин могут использоваться в исследованиях, посвященных опылителям растений и в первую очередь многих сельскохозяйственных культур.

**Публикации и апробация работы.** По теме диссертации опубликованы 8 работ, в том числе 2 – в ведущих рецензируемых научных журналах, а также 1 монография и 2 раздела в коллективной монографии «Определитель насекомых Дальнего Востока России». Результаты работы по теме диссертации докладывались на отчетной сессии ЗИН РАН (6 апреля 2005 г.) и на семинаре Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН (15 сентября 2009 г.).

**Структура и объем работы.** Работа состоит из введения, 7 глав, выводов и 3 приложений и изложена на 343 страницах, из которых основная часть включает 177 страниц. Список литературы состоит из 388 названий, 308 из них – на иностранных языках.

**Благодарности.** Диссертация подготовлена под руководством С.А. Белокобыльского, которому автор выражает искреннюю признательность. Автор особенно благодарен своему учителю, ныне покойному Ю.А. Песенко за развитие интереса к изучению пчел и большой вклад в формирование моего научного опыта. Автор выражает сердечную признательность В.И. Тобиасу, Д.Р. Каспаряну, С.Ю. Синеву и А.Ф. Емельянову за консультации, ценные советы и содействие в работе. Я глубоко благодарна М.Ю. Прощалыкину (Владивосток), А.В. Антропову и Т.В. Левченко (Москва), М. Шварцу (Австрия, Линц) и О. Тадаучи (Япония, Фукуока) за предоставленные для изучения материалы и типовые экземпляры. Особая признательность А.С. Ильинской за помощь в подготовке и оформлении рукописи диссертации.

## **Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЧЕЛ ПОДСЕМ. ROPHITINAE И NOMIINAE**

**1.1. Подсем. Rophitinae.** Хотя первый ныне относящийся к подсемейству вид был описан еще в конце XVIII века (Scopoli, 1770), изучение фауны рофитин до конца XIX века (по сравнению с другими группами пчел) шло более медленно и ограничивалось преимущественно лишь Западной Палеарктикой. Основу изучения фауны рофитин Европы, Средней Азии и Китая в этот период заложил Моравиц (Моравиц,

1875; Morawitz, 1865, 1867, 1872a, 1972b, 1880, 1889, 1893a и др.). Особенно заметный вклад в познание рофитин Старого Света в первой половине XX века внес Фризе (Friese, 1900, 1901, 1902, 1911, 1914, 1923 и др.), а начало исследованиям рофитин Северной Америки положили Кокерелл (Cockerell, 1897, 1902, 1911, 1924, 1931, 1941 и др.) и Крофорд (Crawford, 1907).

В XIX – начале XX века основная часть авторов включала большинство родов рофитин в Panurgidae или Panurginae. Робертсон (Robertson, 1904) впервые рассматривает рофитин как отдельный таксон – сем. Dufoureidae, однако Бёрнер (Börner, 1919) помещает их уже в сем. Halictidae. Такое их положение впоследствии поддерживает Миченер (Michener, 1944), который также рассматривает рофитин в семействе галиктид в статусе подсем. Dufoureninae (= Rophitinae); в настоящее время его точка зрения принята большинством авторов и используется в современной систематике.

Большая часть видов рофитин была описана во второй половине XX века. С 40-х годов XX века благодаря работе ряда американских энтомологов велось интенсивное изучение неарктических рофитин (Bohart, 1942, 1948a, 1948b, 1949, 1965, 1969, 1980; Bohart, Griswold, 1987, 1997; Michener, 1965b; Rosen, 1986, 1993, 1997; Rozen, Özbek, 2008; Timberlake, 1939, 1941, 1955, 1961). Активное исследование фауны и ревизия рофитин Старого Света начались с середины прошлого века. Большой вклад в изучение систематики и фауны рофитин Западной Палеарктики внесли Варнке (Warncke, 1977, 1979a, 1979b, 1980a, 1980b, 1988, 1992), Шваммбергер (Shwammberger, 1971, 1975a, 1975b, 1976) и Эмбер (Ebmer, более 20 публикаций с 1976 по 2008). Фауну Кавказа, Центральной и Восточной Азии исследовал Попов (1957, 1958, 1959, 1960, 1967b), а Китая – У Янь-жу (Wu, 1982a, 1983b, 1987, 1990). Статья Песенко, посвященная видам рода *Dufourea* Палеарктики (1998), положила начало ревизии рофитин фауны России и сопредельных стран, продолженной позднее в публикациях по рофитинам Восточной Палеарктики (Pesenko, Astafurova, 2006; Песенко, Астафурова, 2007).

**1.2. Подсем. Nomiinae.** Первый вид из подсем. Nomiinae был описан в XVIII веке Палласом (Pallas, 1773) как *Apis* (= *Nomiapis*) *femoralis*. В 1804 году Латрейль выделяет род *Nomia* (Latreille, 1804), в котором в дальнейшем (вплоть до 90-х годов XX века) описывалось большинство видов номиин. Во второй половине XIX века особенно активно изучается фауна номиин Старого Света, а наибольший вклад в ее исследование внес Смит (Smith, 12 публикаций с 1853 по 1879). Работа Сосюра (Saussure, 1890) положила основу изучения фауны Мадагаскара, а фауну номиин Кавказа и Средней Азии исследовали Моравиц (Morawitz, 1867, 1876, 1877, 1880, 1893b, 1894) и Радошковский (Radoszkowski, 1867, 1886, 1893). Этот этап завершился первой ревизией номиин Палеарктики, предпринятой Фризе (Friese, 1897). Первая половина XX века – период наиболее интенсивного исследования мировой фауны номиин, причем в это время были описаны почти 2/3 всех известных видов. основополагающий вклад в изучение номиин на этом этапе принадлежит Кокереллу и Фризе, которыми были описаны в общей сложности более 270 видов (Cockerell, более 60 публикаций с 1898 по 1947; Friese, более 20 публикации с 1897 по 1930). Заметный вклад в изучение фауны номиин Африки и Индо-Малайского региона внесли Штранд (Strand, 16 публикаций с 1911 по 1926), Вахал (Vachal, 1897b, 1903, 1910) и Кэймерон (Cameron, более 10 публикаций с 1897 по 1916).

Номиины, почти все виды которых рассматривались в составе рода *Nomia*, в XIX в. большинством авторов включались в единую таксономическую группу с родом *Andrena*. Робертсон (Robertson, 1904) впервые объединяет номиин в единый таксон в ранге установленного им сем. Nomiidae, а Бёрнер (Börner, 1919) помещает *Nomia* (s.l.) в трибу Nomiini сем. Halictidae. Значительный шаг в становлении современной клас-

сификации пчел был сделан Миченером (Michener, 1944), который в частности рассматривает номиин в ранге подсем. *Nomiinae* сем. *Halictidae* и делит их на 6 родов.

Современный этап в изучении номиин начинается с 60-х годов XX века и сопровождается ревизиями подсемейства в различных регионах и постепенным разделением рода *Nomia* на ряд самостоятельных родов. ВNearктике такими ревизиями стали исследования Кросса (Cross, 1958) и Риббле (Ribble, 1965). Большой вклад в изучение фауны номиин Средней Азии и Казахстана внесли Попов (1935, 1949, 1951, 1952a, 1952b, 1952c, 1967a, 1967b) и Пономарева (1959, 1960), а частичная ревизия номиин фауны Китая была предпринята У Янь-жу (Wu, 1982b, 1983a, 1985, 1988; He, Wu, 1985, 1990). Важное значение имели исследования японской и ориентальной фауны номиин Хирасимой (Hirashima, 1956, 1961, 1966, 1967, 1978) и западнопалеарктической фауны – Варнке (Warncke, 1976, 1979c, 1980b), а также ревизия Бэйкера (Baker, 2002) ориентальных и палеарктических видов *Nomiapis* и *Pseudapis*. Огромный вклад в исследование фауны номиин Африки и Мадагаскара сделал Поли. Среди его публикаций по номиинам (Pauly, 1984a, 1984b, 1991, 1997, 1999, 2000, 2003 и др.), особо следует отметить фундаментальную монографию «Classification des *Nomiinae* africains (Hymenoptera Apoidea Halictidae)» (Pauly, 1990). В ней он не только ревизовал более 250 африканских и мадагаскарских видов подсемейства, но и заложил основы новейшей классификации номиин, которую в дальнейшем взял за основу Миченер (Michener, 2000, 2007). Недавно нами начата ревизия видов номиин фауны России и сопредельных стран (Астафурова, 2004, 2008; Астафурова, Песенко, 2006, 2007; Astafurova, Pesenko, 2005).

## Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основой для проделанной работы послужила коллекция Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Дополнительно были использованы материалы (в том числе типовые) Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток), Зоологического музея Московского государственного университета, Музея Верхней Австрии (Линц), Института систематики и эволюции животных ПАН (Краков, Польша), Университета Кюсю (Фукуока, Япония), личных коллекций М. Шварца (M. Schwarz, Австрия, Линц) и А. Поли (A. Pauly, Бельгия, Гембл), а также материалы, собранные автором в северо-западной части России (2004-2008 гг.). Всего было исследовано более 14 тыс. экземпляров пчел, а также изучены типы 55 таксонов видового ранга. Типы всех новых видов хранятся в коллекции Зоологического института РАН.

Для изучения скрытых частей тела фрагменты сухих экземпляров кипятились в 5-10% растворе КОН в течение 3–5 минут. После препарирования необходимые части промывались дистиллированной водой и помещались в 96% этиловый спирт для дальнейших исследований. Автором было выполнено более 300 оригинальных рисунков деталей строения рофитин и номиин.

Для составления карт ареалов видов пчел использовался электронный географический атлас «Microsoft Encarta Premium 2006». Степень фаунистического сходства зоогеографических выделов оценивалась с помощью коэффициента Жаккара:  $K_j = C / (A+B-C)$ , где А и В – число видов, обитающих в соответствующих выделах, а С – число общих видов для обоих выделов.

**Терминология.** При характеристике морфологических особенностей имаго и в определительных таблицах использована терминология, разработанная в томе «Фауны СССР» для трибы *Nomioidini* (Песенко, 1983) и во введении к галиктидам «Определителя насекомых Дальнего Востока России» (Песенко, 2007). Для обозначения метасомальных стернумов и тергумов использованы следующие сокращения: S – метасомальный стернум; T – метасомальный тергум.

### Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИМАГО

Раздел подготовлен на основе исследования автором 116 видов из 11 родов *Nomiinae* и 90 видов из 8 родов *Rophitinae*. Также были использованы следующие обобщающие и специальные работы: Bohart, Griswold, 1987, 1997; Cross, 1958; Ebmer, 1984b, 1993b; Hirashima, 1967; Michener, 1965a, 1965b, 2000; Patiny, Michez, 2006; Pauly, 1990; Rosen, 1997; Snelling, Stage, 1995.

**3.1. Подсем. *Rophitinae*.** Рофитины – пчелы с длиной тела от 3 до 14 мм и с умеренно коренастой ее формой, однако у самцов тело обычно более стройное. Большинство представителей подсемейства имеют преимущественно черную окраску, хотя иногда метасома самок бывает красноватой, а для многих (в основном горных) *Dufourea* характерна окраска тела с металлическим синим или зеленым отливом. Скульптура поверхности тела (особенно пунктировка) рофитин разнообразна и несет много важных диагностических отличий. Не менее важна для этих целей и специфика опушения тела рофитин, в которой преобладают перистые и ветвистые волоски различной длины. Простые волоски встречаются реже, преимущественно на ротовых частях и ногах (в том числе скопе самки).

Форма головы рофитин варьирует от заметно поперечно-овальной до отчетливо продольно-овальной, при этом отношение ширины головы к ее длине часто используется в диагностике видов. Клипеус короткий, короче или равен лабруму, сильно выпуклый и выступает вперед относительно супраклипеального поля. Лабрум самки на дистальном крае закругленный и без отростка. У самок *Rophites* лоб снабжен видоизмененными волосками, образующими острые длинные шипы; число и расположение таких шипов используется в диагностике видов этого рода (рис. 1, 1). В отличие от других галиктид антеннальные впадины рофитин смещены на нижнюю половину лица и обычно расположены в его нижней трети (рис. 1, 1). Верхний конец субантеннальных швов направлен к нижнему краю антеннальных впадин. Тенториальные ямки у большинства рофитин расположены сразу над эпистомальным швом, но у видов *Penapis* и *Goeletapis* они находятся непосредственно под антеннальными впадинами, а у *Systropha* занимают промежуточное положение между этими впадинами и эпистомальным швом.

Антенны самки имеют более или менее сходное строение: они слабо булавовидные и с почти одинаковыми по форме члениками жгутика. Однако антенны самцов значительно более разнообразны, бывают нитевидными, слабо булавовидными, четко булавовидными или ланцетовидными, а длина и форма члеников жгутика часто имеют важное таксономическое значение. У самцов *Systropha* последние 5 члеников усиков спирально скручены. Многие виды *Dufourea* на нижней поверхности члеников жгутика снабжены ринарием – сенсорным углублением, покрытым очень густыми и короткими щетинками; степень его развития широко используется в определении самцов рода.

Мандибулы рофитин чаще всего двузубые, за исключением видов *Ceblurgus* с трехзубыми и *Goeletapis* с однозубыми мандибулами. В систематике группы широко используются форма и относительная длина члеников лабиального и максиллярного щупиков. Максиллярные щупики обычно 6-члениковые, за исключением *Ceblurgus* и *Goeletapis*, обладающих короткими 4-члениковыми щупиками. Лабиальные щупики всегда 4-члениковые и очень разнообразны по форме и длине их члеников. В исходном состоянии эти щупики короткие (короче максиллярных) и с более или менее одинаковыми по форме цилиндрическими члениками (рис. 1, 2), а их морфологические преобразования выражаются в удлинении и уплощении члеников (рис. 1, 3).

Строение мезосомы однообразно в пределах подсемейства, только варианты ее пунктировки имеют большое значение в диагностике видов. Передние крылья с 2 или 3 субмаргинальными ячейками, форма и размер которых могут заметно различаться среди родов и видов группы. Базальная жилка переднего крыла рофитин прямая или едва изогнутая (рис. 1, 4, 5), и только у *Xeralictus* и отдельных видов *Dufourea* она (как у многих других галиктид) выпукло изогнута к основанию крыла. В родах *Systropha* и *Trilia* обнаружена сильная внутривидовая изменчивость жилкования.

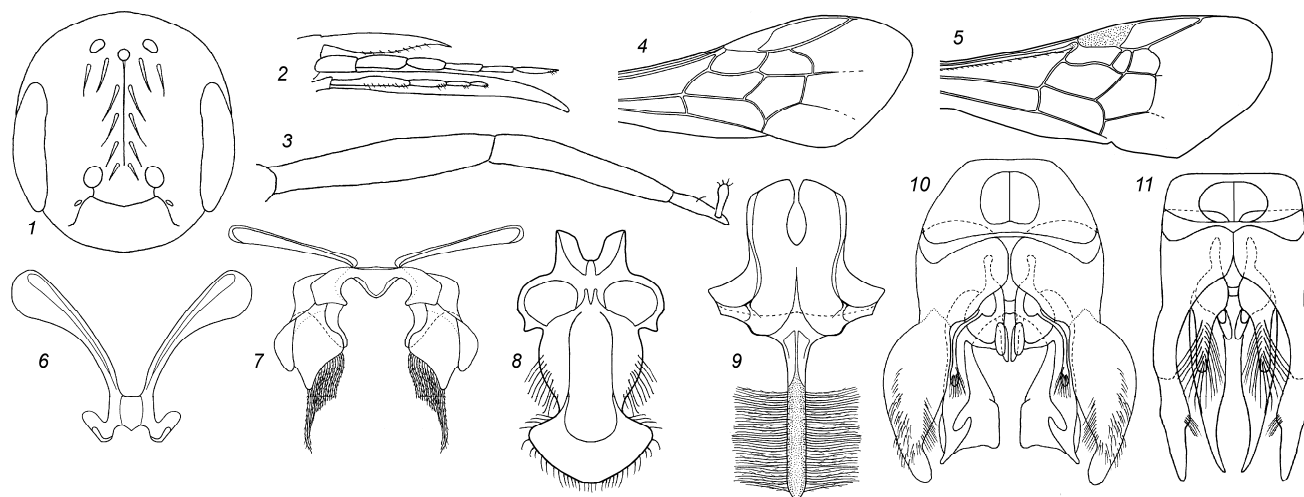


Рис. 1. Некоторые морфологические особенности строения пчел подсем. Rophitinae. 1 – голова спереди; 2 – дистальная часть лабио-максиллярного комплекса сбоку; 3 – лабиальный щупик; 4, 5 – переднее крыло; 6, 7 – S7 самца снизу; 8, 9 – S8 самца снизу; 10, 11 – генитальная капсула снизу. 1 – *Rophites caucasicus*; 2, 5, 11 – *Trilia kerzhneri*; 3 – *Rophites quinquespinosus*; 4 – *Dufourea carinata*; 6 – *D. cypria*; 7 – *Rhophitoides canus*; 8 – *Systropha planidens*; 9 – *Dufourea paradoxa sibirica*; 10 – *D. spiniventris*.

Большинство рофитин обладают стройными, тонкими или слаборасширенными ногами. Однако утолщенные средние и задние бедра характерны для *Protodufourea* и *Dufourea* (*Cephalictoides*), а передние и средние – для некоторых *Systropha*. Отличия в строении ног (которые используются в диагностике прежде всего самцов) состоят в форме и толщине бедер и голеней, а также в форме и сравнительной длине члеников лапок. Метабазитарзус самок *Morawitzia*, *Systropha*, *Rophites*, *Rhophitoides*, *Xeralictus* и некоторых *Dufourea* обладает хорошо развитым дистальным отростком, но у других рофитин метабазитарзус самки на дистальном конце со слабым отростком или совсем без него. Задние ноги самок рофитин обычно с хорошо развитой (особенно на голенях) скопой, но волоски опушения скопы у большинства этих пчел простые. Метабазитарзус рофитин в отличие от других галиктид без пенициллуса (пучка густых волосков).

Метасома самок рофитин более или менее равномерно эллиптическая или овально-яйцевидная, но у самцов она всегда более узкая, продолговато-овальная или (реже) удлинено-яйцевидная. Задние поля метасомальных тергумов вдавленные и у большинства видов занимают 1/6–1/3 поверхности тергума, хотя иногда у *Systropha* и некоторых *Dufourea* – до 1/2–2/3. Характер опушения метасомальных тергумов варьирует в родах подсемейства, и тергумы часто с перевязями из густых волосков на задних (*Rophites*, *Flavodufourea*, *Rhophitoides*) или передних (*Trilia*) полях. T5 самки всегда с хорошо развитой препигидиальной бахромкой, которая (в отличие от Halictinae) не разделена голой продольной полосой; если изредка (у *Xeralictus* и некоторых



*Dufourea*) она разделена, то эта полоска узкая. Пигидиальная пластинка самки (на T6) в отличие от других галиктид узкая и заостренная на вершине. У самцов *Conanthalictus*, *Morawitzia*, *Morawitzella*, *Rophites*, *Rhophitoides* и *Penapis* пигидиальная пластинка на T7 развита, удлинненно-овальной или (*Ceblurgus*) почти линейной формы.

Строение метасомальных стернумов самцов рофитин (особенно S6-S8) очень разнообразно и часто имеет решающее значение в диагностике видов. Виды рода *Systropha* отличаются развитием у самцов на передних стернумах разнообразных по форме и направленных вниз выростов. S6 имеет сложное строение у большинства видов рофитин, различаясь по их форме, наличию дополнительных структур и особенностям опушения. S7 обычно спереди с 2 длинными аподемами, а по заднему краю – с 2 лопастями или отростками различной формы (рис. 1, 6, 7). S8 на заднем крае имеет длинный и разнообразной формы срединный отросток (рис. 1, 8, 9); варианты модификации S8 являются родовыми характеристиками рофитин.

Строение генитальной капсулы в подсем. Rophitinae очень разнообразно и надежно используется в диагностике родов, подродов и видов (рис. 1, 10, 11). Гоностили (нижние гоностили отсутствуют) неподвижно слиты с гонококситам, но обычно четко обособлены от последних своей иной формой и характером опушения. Вальвы в своем исходном состоянии узкие, параллельносторонние или сужающиеся к вершине, а их гребень слабо обособлен от остальной части вальв, на вершине заострен и вентрально слегка изогнут. Морфологические преобразования вальв, характерные для многих рофитин, могут выражаться в их расширении, усложнении формы и отчетливом обособлении гребня.

**3.2. Подсем. Nomiinae.** Представители подсемейства имеют длину тела от 4 до 23 мм и с ее формой от умеренно до сильно коренастой или (реже, у некоторых *Lipotriches*) – стройной и удлиненной. Большинство представителей подсемейства имеют черную окраску тела и лишь иногда с темно-красными участками. Полностью красная или рыжеватая метасома характерна для некоторых видов *Pseudapis*, *Lipotriches* (*Lipotriches*) и *Spatunomia*, а коричневой или кирпичной окраской обладают представители австралийского рода *Reepenia*. Металлическая окраска тела обычно встречается у некоторых ориентальных и австралийских видов *Mellitidia* и *Lipotriches* (*Austronomia*), а большинство видов *Nomia* характеризуются различными оттенками яркой эмалевидной окраской задних полей метасомальных тергумов.

Для номиин характерно большое разнообразие типов волосков. Волоски, образующие опушение отдельных участков тела, могут быть как одного типа, так и образовывать смешанные варианты. Как правило, опушение каждого вида состоит не менее чем из 3–4 выделенных нами ниже основных типов или подтипов волосков:

1. Простые (неветвистые) волоски и щетинки. **а).** Крепкие волоски (щетинки) встречаются на клипеусе, ротовых частях и крыльях всех номиин и не образуют сплошного опушения. **б).** Спирально утолщенные (в форме винта), толстые и более тонкие волоски образуют густое опушение ног (преимущественно внутренней поверхности базитарзусов самок), но иногда могут встречаться и на других частях тела; они отмечены у всех исследованных нами номиин. **в).** Тонкие и длинные простые волоски образуют густое, отстоящее и полуприлегающее опушение метасомальных стернумов самок *Mellitidia* и отдельных видов *Nomia* и прилегающее опушение перевязей тергумов у видов *Lipotriches* (*Austronomia*). **г).** Различной длины простые волоски, встречающиеся на разных частях тела всегда в сочетании с ветвистыми волосками; вероятно, они являются производными последних, но с неразвитыми боковыми ответвлениями.

2. Перистые волоски (волоски 2-го порядка расположены в одной плоскости и с двух сторон основного ствола). Встречаются у всех видов номиин на различных частях

тела. В зависимости от длины и густоты волосков 2-го порядка этот тип (так же как и следующий) может быть только условно разделен на подтипы, поскольку существуют различные их переходные варианты. **а).** Короткие и средней длины, прилегающие и полуприлегающие, реже отстоящие перистые волоски с очень густо расположенными волосками 2-го порядка (рис. 2, 1). Образуют сплошное войлочное опушение различных частей тела. **б).** Длинные, отстоящие, реже – полуприлегающие и прилегающие перистые волоски с относительно редкими (по сравнению с предыдущим подтипом) волосками 2-го порядка (рис. 2, 2). Образуют густое (но не сплошное) или сравнительно редкое опушение различных частей тела.

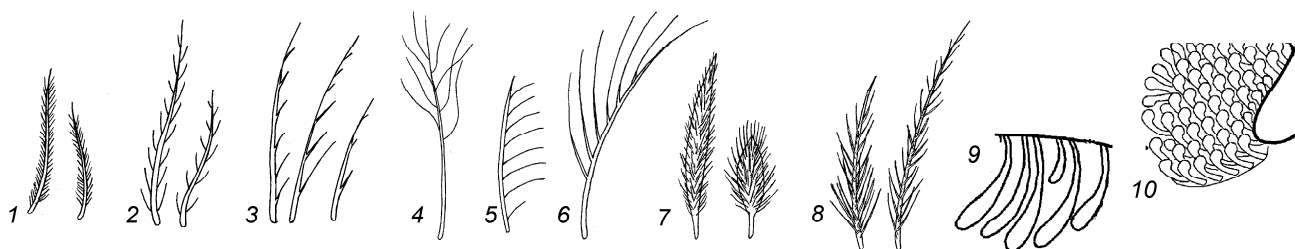


Рис. 2. Волоски в опушении тела подсем. *Nomiinae*.

1, 2, 3, 7, 8 – волоски мезоскутума; 4–6 – волоски скопы задних ног самки; 9 – волоски заднего бедра самца; 10 – волоски внутренней поверхности гонококситы самца. 1, 6, 10 – *Nomiapis*; 2, 4 – *Lipotriches* (*Austronomia*); 3 – *Nomia* (*Hoplonomia*); 5 – *Halictonomia*; 7 – *Lipotriches* (*Macronomia*); 8, 9 – *Pseudapis*.

3. Ветвистые отстоящие волоски с волосками 2-го порядка, расположенными только с одной стороны основного ствола. Выделяется их 2 варианта **а).** Различной длины волоски с относительно короткими волосками 2-го порядка (рис. 2, 3). Волоски такого типа, встречающиеся на теле одной особи, могут иметь от 1 до нескольких волосков 2-го порядка. Они образуют редкое опушение (часто в сочетании с другими типами волосков) на голове, мезосоме и метасомальных тергумах, но более густое – на ногах (в том числе на скопе задних ног самки). Этот тип характерен для многих видов *Halictonomia*, *Lipotriches*, *Nomia* и *Pachynomia*. **б).** Длинные и тонкие волоски с длинными волосками 2-го порядка (рис. 2, 5, 6). Они образуют опушение скопы заднего бедра и голени самки у большинства видов номиин.

4. Длинные, тонкие, ветвистые волоски с волосками 2-го порядка, радиально расходящимися от верхней половины основного ствола (рис. 2, 4). Формируют скопу заднего бедра и голени в под родах *Austronomia* и *Clavinomia* рода *Lipotriches*.

5. Ветвистые волоски с очень густо и в разных плоскостях расположенными волосками 2-го порядка (рис. 2, 8). Такие волоски образуют густое войлочное опушение различных частей тела *Nomiapis*, *Pseudapis*, *Pachynomia*, *Stictonomia*, *Steganomus*, некоторых *Lipotriches* и *Nomia*.

6. Сходные с предыдущим типом волоски, но их основной ствол плоский и листовидно расширен (рис. 2, 7). Они образуют очень плотное чешуйчатое опушение различных частей тела. Такой тип волосков характерен для видов рода *Pseudapis* и некоторых самцов *Nomiapis*.

7. Плоские, расширенные в форме лепестка волоски (чешуйки). Они образуют опушение ног (в основном передней поверхности задних бедер) и нижней поверхности мезэпистернумов большинства самцов родов *Pseudapis* и *Nomiapis* (рис. 2, 9).

8. Модифицированные щетинки, которые на вершине шаровидно расширенные и обычно крючковидно изогнутые. Они образуют плотное покрытие внутренней поверхности гонокситов и верхних гоностилей самцов многих видов номиин (рис. 2, 10).

9. Различные другие варианты модификации волосков, образующих опушение последних стернумов самцов и генитальной капсулы.

Голова номиин обычно заметно поперечно-овальная, реже – округлая или слабо поперечно-овальная. Клипеус всегда длиннее лабрума, не выступает вперед относительно супраклипеального поля, а его латеральные части у самки (в отличие от большинства других галиктид) не изогнуты назад. Антеннальные впадины расположены посередине или в верхней половине лица; верхний конец субантеннальных швов направлен к внутреннему краю антеннальных впадин. Темя равномерно выпуклое, иногда по заднему краю с острым кантом; длина темени служит важным диагностическим признаком для многих видов группы. Преокципитальный киль в большинстве родов развит, за исключением *Lipotriches*, *Nomia* и *Steganomus*. Антенны номиин чаще всего обычного строения и со слабой дифференциацией члеников жгутика. Однако у самцов *Spatunomia* и *Lipotriches (Clavinomia)* последний членик жгутика стебельчатый, а у самцов *Steganomus* последние 2 членика расширены и уплощены. Мандибулы самок номиин чаще всего двузубые, реже – трехзубые [*Mellitidia* и *Lipotriches (Nubenomia)*] или однозубые [*Spatunomia* и *Lipotriches (Clavinomia)*]. В свою очередь мандибулы самцов обычно однозубые, но у большинства видов *Lipotriches (Nubenomia)* и отдельных видов подродов *Lipotriches* и *Macronomia*, а также самца *Nomia (Acunomia) thoracica* они двузубые.

Строение мезосомы номиин разнообразно, а ее скульптура, пунктировка и опушение широко применяется в диагностике родов, подродов и видов. Пронотум перед мезоскутумом может образовывать высокий поперечный киль в виде полупрозрачной пластинки; он бывает посередине прерванным [*Sphegocephala* и *Lipotriches* (подроды *Austronomia* и *Clavinomia*)] или полным [*Lipotriches (Lipotriches)*]. У *Nomiapis*, *Pachynomia*, *Pseudapis*, *Ruginomia*, *Stictonomia* и *Steganomus* пронотум по бокам с хорошо развитыми крыловидными пластинчатыми выростами (рис. 3, 1), а у *Mellitidia* он со срединным бугорком или выступом. Для родов *Nomiapis*, *Pachynomia*, *Pseudapis*, *Steganomus*, *Stictonomia* и *Ruginomia* характерны необычно увеличенные тегулы, вытянутые кзади до мезоскутоскутеллярной борозды (рис. 3, 1). Разнообразно у номиин и строение скутеллума. Можно выделить следующие варианты его модификаций: **1)** скутеллум обычный, более или менее плоский или посередине слабо продольно вогнутый, без выростов или зубчиков (многие номиины); **2)** с 2 латеральными бугорками (самцы *Reepenia* и некоторые *Lipotriches* из подродов *Lipotriches* и *Nubenomia*); **3)** с латеральными уплощенными и направленными назад выростами [*Nomia (Crociaspidia)*]; **4)** с небольшими латеральными зубчиками на заднем крае [некоторые самцы *Nomia (Hoplonomia)*]; **5)** с 2 длинными, шиповидными, треугольными или серповидными латеральными зубцами на его заднем крае (самцы *Stictonomia*, *Pachynomia*, большинство самцов *Nomiapis* и *Pseudapis*). Преэпистернальная борозда мезэпистернума ниже скобальной ямки у номиин отсутствует. Метанотум у большинства номиин слабовыпуклый и без дополнительных структур, однако у видов *Nomia* из подродов *Crociaspidia* и *Hoplonomia* он с 2 длинными пластинчатыми отростками, которые иногда соединены в основании. У большинства *Mellitidia* метанотум посередине с большим бугорком, а у видов *Ptilonomia* он сильно выпуклый и медиально слегка сдавленный. Строение метапостнотума сильно варьирует и у разных родов и видов *Nomiinae* он различается размерами, формой, скульптурой и положением

относительно плоскости задней вертикальной поверхности проподоума; эти признаки широко используются в диагностике родов и видов.

Передние крылья с 3 субмаргинальными ячейками (рис. 3, 2) кроме рода *Steganomus*, у которого их только 2. 1-я субмаргинальная ячейка по величине равна или немного короче 3-й; 2-я субмаргинальная ячейка самая короткая, в 2 или более раза короче 1-й. Базальная жилка передних крыльев всегда сильно изогнутая.

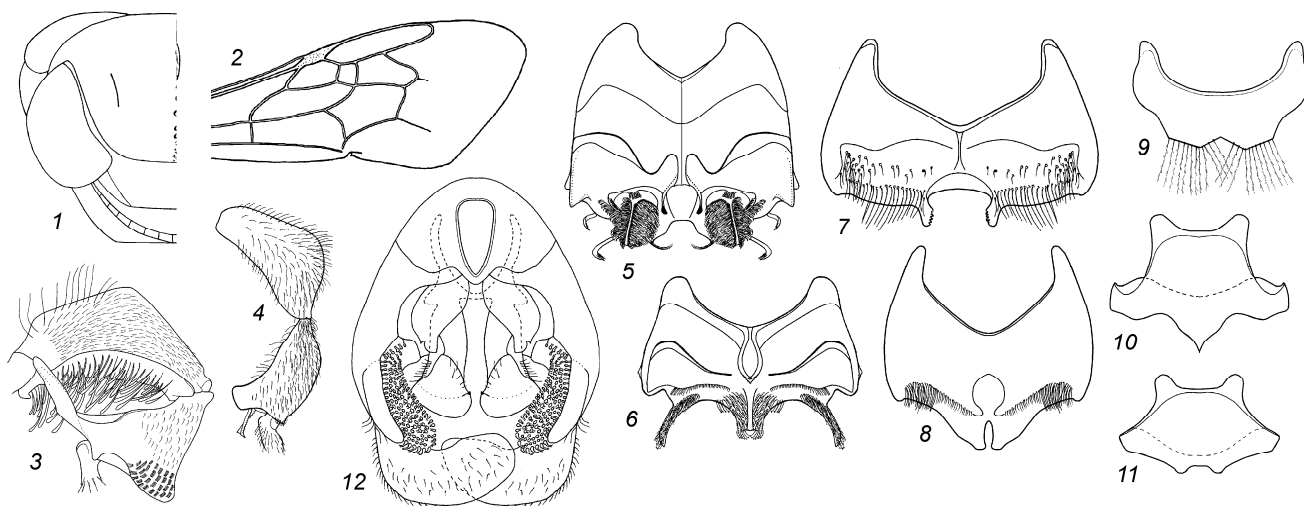


Рис. 3. Некоторые морфологические особенности строения пчел подсем. Nomiinae. 1 – мезосома сверху (левая половина); 2 – переднее крыло; 3, 4 – бедро и голень задней ноги самца; 5, 6 – S5 самца снизу; 7, 8 – S6 самца снизу; 9 – S7 самца снизу; 10, 11 – S8 самца снизу; 12 – генитальная капсула снизу. 1, 9, 11 – *Pseudapis tobiasi*; 2 – *Nomiapis diversipes*; 3 – *N. equestris*; 4, 6 – *Nomia punctulata*; 5 – *N. chalybeata*; 7 – *Nomiapis femoralis*; 8, 10 – *Pseudapis rufescens*; 12 – *Nomiapis bispinosa*.

Ноги самок номиин сравнительно однообразны, однако среди признаков, имеющих важное диагностическое значение, следует отметить модификацию строения шпор средней или задней голеней. Другая особенность ног самки номиин связана со строением метабазитибиальной пластинки, которая варьирует среди родов и подродов как по форме, так и степени развития ограничивающего ее кия. Задние ноги самки всегда с хорошо развитой скопой (особенно на голенях и бедрах), а метабазитарзус – с пенициллусом. Ноги большинства видов самцов подсемейства характеризуются различными преобразованиями их частей и отличаются формой, размерами, наличием отростков, зубцов и др. Эти признаки играют важную и часто решающую роль в диагностике видов. Задняя голень у большинства самцов номиин с дистальным отростком различных форм и размеров (рис. 3, 3, 4). Как правило, их задние голени с 2, реже (у *Pseudapis* и некоторых видов *Spatunomia*) – 1 шпорами, но они полностью отсутствуют у *Halictonomia*, *Nomiapis*, *Ruginomia* и некоторых *Stictonomia*.

Общая форма метасомы варьирует у номиин от более или менее округлой, овальной или овально-яйцевидной до узкой, удлинненно-овальной и обратно-ланцетовидной или даже почти стебельчатой (некоторые самцы *Lipotriches*); метасома самцов всегда уже, чем у самок. T5 самки всегда с хорошо развитой препигидиальной бахромкой, которая (как и у Rophitinae) не разделена голой продольной полосой. Пигидиальная пластинка самки (на T6) более или менее широкая и округленная на вершине. T6 самца иногда посередине заднего края с плоским выступом, соответствующим пигидиальной пластинке [*Sphegocephala*, *Nomia* (*Nomia*) и некоторые виды

*Lipotriches* из подродов *Macronomia* и *Austronomia*]. Форма T7 самцов часто является характерным видовым признаком номиин, но поскольку этот тергум целиком скрыт под T6, применение его для диагностики возможно только при препарировании. Метасомальные тергумы обычно (по крайней мере частично на одном из тергумов) с перевязями из густых волосков на их задних (*Dieunomia*, *Pachynomia*, *Pseudapis*, *Stictonomia*, *Steganomus* и большинство *Lipotriches*) и/или передних (*Nomiapis*, *Steganomus*, *Pachynomia*, *Pseudapis* и *Sphegocephala*) полях; их наличие и степень развития являются важными диагностическими признаками. Большое значение для определения видов имеет строение последних метасомальных стернумов самца. S4–S6 многих видов имеют по заднему краю различные отростки, зубчики, кили, вдавления, выемки, а также характерное опушение и другие специфические особенности (рис. 3, 5–8). S7 самца мембранозный, поперечный, обычно по заднему краю с 2 или (реже) 4 небольшими выростами и бахромой из длинных перистых волосков (рис. 3, 9). S8 самца небольшой, склеротизованный, обычно трапециевидный, часто с выростом различной формы посередине заднего края и обычно с прямоугольными или трапециевидными аподемами (рис. 3, 10, 11).

Строение генитальной капсулы самцов в подсем. *Nomiinae* очень разнообразно и широко применяется в диагностике родов, подродов и видов. Гоностиль номиин двойной (кроме рода *Reepenia*, у которого нижний гоностиль отсутствует), но верхний гоностиль часто неразличимо слит с гонококситом. Самцы родов *Halictonomia* и *Ptilonomia* обладают узким, немного расширенным на вершине и направленным назад верхним гоностилем; у *Nomia* и у некоторых *Lipotriches* он обычно широкий, уплощенный, иногда неправильной формы, его вершина изогнута к вертикальной оси генитальной капсулы, а затем к ее основанию; у *Lipotriches*, *Sphegocephala*, *Spatunomia*, *Reepenia* и *Dieunomia* он, как правило, относительно узкий, обычно не расширен на вершине и направлен назад или его вершина изогнута к вертикальной оси. В родах *Nomiapis*, *Pseudapis*, *Ruginomia*, *Stictonomia* и *Steganomus* верхний гоностиль четко ограничен от гонококсита, представлен в виде полупрозрачной мембранозной пластинки, направленной к вертикальной оси генитальной капсулы (рис. 3, 12); однако у *Pachynomia* эта пластинка частично редуцирована и сливается с гонококситом по его внутреннему краю в единое целое. Нижний гоностиль обычно значительно меньше верхнего (за исключением *Halictonomia*), часто плоский, направлен назад или с изогнутой к середине генитальной капсулы вершиной. Вальвы пениса представлены в виде удлинённых структур, заостренных и вентрально изогнутых на вершине, а у многих видов *Nomia*, *Lipotriches*, *Mellitidia* и *Stictonomia* они на вентральной поверхности еще и с различными пальцевидными или иной (более сложной) формы выростами. Дорсальный гребень вальв обычно хорошо развит, по форме сильно варьирует от узкого и почти параллельностороннего до широкого и неправильной формы.

#### Глава 4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОФИТИН И НОМИИН И МОРФОЛОГИЯ ИХ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ

Глава (кроме раздела по трофическим связям) подготовлена по литературным данным. Гнездование пчел, их развитие и строение преимагинальных стадий изучены у небольшого числа видов: из более чем 250 видов рофитин гнездование известно только для 18 видов, а из более чем 500 видов номиин – всего для 22.

**4.1. Особенности биологии пчел подсем. Rophitinae.** Все изученные виды подсемейства ведут одиночный образ жизни и среди них нет клептопаразитов. Рофитины гнездятся в почве и часто создают агрегации гнезд. Гнезда состоят из единственного вертикального основного хода и коротких боковых горизонтальных

ходов. Ячейки располагаются в конце боковых ходов горизонтально или под углом по 1 или в ряд по 2-3 на коротком расстоянии одна от другой. Ячейки большинства изученных видов рофитин не имеют секреторной облицовки стенки, в связи с чем являются водопроницаемыми.

Молодые личинки способны активно передвигаться по хлебцу по мере его потребления. Постепенно удлиняясь, личинка окружает своим телом шарообразный хлебец и вероятно таким образом изолирует его от гигроскопических стенок ячеек. После окончания питания зрелая личинка плетет плотный двухслойный пергаментобразный кокон (кроме *Conanthalictus* и, вероятно, *Xeralictus*). После плетения первого более плотного наружного слоя кокона происходит дефекация, а затем плетется второй тонкий внутренний слой [кроме незимующей личинки *Sphecodosoma dicksoni*, которая плетет тонкий однослойный кокон (Rosen, 1993)]. После завершения формирования кокона личинка становится сильно С-образно изогнутой; такая личинка (предкуколка) зимует.

В Палеарктике рофитины являются моновольтинными, но в Неарктике некоторые их виды могут быть поливольтинными. В умеренной зоне Палеарктики пчелы летают с конца мая до конца августа, а некоторые – только во 2-й половине лета; в субтропиках же период лёта более растянут – с апреля по сентябрь.

**4.2. Особенности биологии пчел подсем. Nomiinae.** Хотя большинство представителей подсемейства ведут одиночный образ жизни, самки многих видов формируют коммунальные гнезда, в которых одним общим ходом одновременно пользуются несколько особей. Некоторые виды номиин даже проявляют субсоциальное поведение. Номиины гнездятся в почве, причем многие виды создают агрегации гнезд. Вокруг входа в гнездо образуется земляной холмик, сквозь который проходит основной ход. Стенки этого хода формируются из спрессованной почвы, пропитанной секреторным веществом, в результате чего образуется довольно прочная гнездовая трубка. Основной ход вертикальный или почти вертикальный, реже – почти горизонтальный. Он часто ветвится и обычно короткие боковые ходы ведут к ячейкам (одной, ряду ячеек или группе); иногда группы ячеек отходят непосредственно от основного хода. Многие виды номиин формируют гнездовые камеры (*Nomia*, *Nomiapis*, *Lipotriches*). Ячейки большинства видов ориентированы вертикально, но у многих видов *Lipotriches* они направлены более или менее горизонтально. Внутренние стенки ячеек отполированы и облицованы водонепроницаемым веществом, секретлируемым железами Дюфура. У некоторых номиин ячейки регулярно вновь используются в новом сезоне.

Личинка малоподвижная, все ее движения связаны исключительно с поеданием пыльцевого хлеба. Личинки номиин не плетут кокон, и взрослая личинка после дефекации вступает в зимующую стадию и прекращает свою активность.

В умеренном климате Палеарктики развивается одна генерация номиин, и они летают с мая до конца августа. В субтропиках и тропиках развиваются 2 и более генерации, а период лёта сильно растянут или даже пчелы активны практически в течение всего года. В субтропиках Палеарктики номиины летают с апреля до середины ноября, однако пик активности приходится на июль-август.

**4.3. Строение преимагинальных стадий. 4.3.1. Подсем. Rophitinae.** Яйцо рофитин вытянутое и в разной степени С-образно изогнутое, со светлым, часто прозрачным, гладким и блестящим хорионом. Личинка младших возрастов вытянутая, слабо изогнутая, с развитыми межсегментарными швами. Сегменты тела (кроме 9-го и 10-го) с заметными парными коническими дорсолатеральными бугорками и с парными вентролатеральными бугорками; у *Systropha punjabensis* дополнительно развиты дорсомедиальные и субспиракулярные бугорки. Уникальной особенностью личинки

рофитин является строение двух последних абдоминальных сегментов: 9-й сегмент сильно вытянут книзу, а 10-й соединен с 9-м дорсально, вытянут назад и немного вверх. Преобразованный 9-й сегмент и парные вентролатеральные бугорки других сегментов, по-видимому, способствуют движению личинки и удержанию хлебца в стороне от гигроскопической стенки ячейки. Личинка старшего возраста сильно С-образно изогнута или даже свернута в кольцо. Сегменты тела сохраняют дорсолатеральные конические бугорки, причем степень их развития у разных видов отличается, однако вентролатеральные бугорки полностью отсутствуют. Строение 9-го и 10-го абдоминальных сегментов похоже на таковое у личинки младших возрастов. Куколка. Морфология куколки рофитин изучена только для 5 видов. Куколки всех описанных видов имеют более или менее одинаковое строение и различаются в основном размерами тела и формой куколочных бугорков, а от куколок других галиктид они отличаются более вытянутыми (относительно короткой галеа) максиллярными щупиками.

**4.3.2. Подсем. *Nomiinae*.** Яйцо номиин цилиндрическое, вытянутое и слегка изогнутое, с молочно-белым и полупрозрачным хорионом. Личинка младших возрастов вытянутая и слабоизогнутая, сегменты ее тела без бугорков. Личинка старшего возраста коренастая, спереди по линии между 1-м и 2-м абдоминальными сегментами слегка или сильно вентрально изогнута, а ее задние сегменты иногда слегка изогнуты дорсально (т.е. S- или Г-образной формы). Сегменты тела с парными и более или менее поперечными дорсолатеральными бугорками, которые часто более высокие на последних грудных и первых абдоминальных сегментах; вентролатеральные бугорки отсутствуют. Куколка. В литературе приводится описание куколок 3 видов номиин, которые в целом имеют строение, подобное другим галиктидам.

**4.4. Трофические связи в Палеарктике.** Представители подсем. *Rophitinae* преимущественно олиголекты, то есть их самки собирают пыльцу с небольшого числа родов растений, принадлежащих 1 или (реже) 2 семействам. В Неарктике пчелы-рофитины собирают пыльцу растений из 17 семейств (Eikwort et al., 1986). Проведенный нами анализ трофических связей рофитин в Палеарктике на основании обширного коллекционного материала и литературных сведений показал, что в этом регионе самки собирают пыльцу только с растений 5 семейств (Табл. 1): губоцветных (*Lamiaceae*), бобовых (*Fabaceae*), сложноцветных (*Asteraceae*), колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вьюнковых (*Convolvulaceae*). Виды рода *Dufourea* являются олиголектами на сложноцветных, колокольчиковых и губоцветных. Виды *Systropha* – олиголекты на вьюнках рода *Convolvulus*, однако их отдельные виды иногда собирают пыльцу также с *Cichorium intybus* (*Asteraceae*). Пчелы рода *Rophites* известны как олиголекты на различных губоцветных, реже они собирают пыльцу и с бобовых, а виды *Rhophitoides* – олиголекты исключительно на бобовых. Однако общий круг посещаемых растений, которые используются рофитинами также для питания нектаром и укрытия, гораздо шире. Например, *Rophites quinquespinosus* посещает более 110 видов растений из 27 семейств.

В отличие от рофитин большинство представителей подсем. *Nomiinae* являются полилектами. Например, широкораспространенный в южной Палеарктике *Nomiapis diversipes* посещает более 170 видов растений из 40 семейств и собирает пыльцу по крайней мере с растений из 15 семейств. В степной зоне Палеарктики номиины, по-видимому, предпочитают собирать пыльцу на сложноцветных и бобовых, а многие палеарктические виды *Nomiapis* и *Pseudapis*, обитающие в полупустынях и пустынях, собирают пыльцу с различных маревых (*Chenopodiaceae*) и бобовых, а также на тамариксе (*Tamaricaceae*), парнолистниковых (*Zygophyllaceae*) и сухоцветов из сем. свинчатковых (*Plumbaginaceae*) (Табл. 2).

Таблица 1. Семейства растений, наиболее посещаемые широкораспространенными палеарктическими видами подсем. Rophitinae (общее число родов посещаемых растений / число родов, на которых зарегистрирован сбор пыльцы).

Семейства растений \ Виды пчел	<i>Dufourea dentiventris</i>	<i>Dufourea inermis</i>	<i>Dufourea minuta</i>	<i>Rophites hartmanni</i>	<i>Rophites quinquespinosus</i>	<i>Rhophitoides canus</i>	<i>Systropha planidens</i>
Asteraceae	3	1	19/7	1	17	10	10/1
Campanulaceae	1/1	2/2	1	–	1	1	1
Convolvulaceae	–	–	1	–	1	1	2/1
Fabaceae	1	–	2	2	9/2	8/4	4
Lamiaceae	1	–	4	7/6	16/7	7	3
Общее число посещаемых родов	11	7	41	13	73	41	34
Общее число посещаемых семейств	9	6	15	5	27	15	16

Таблица 2. Семейства растений, наиболее посещаемые широкораспространенными палеарктическими видами подсем. Nomiinae (общее число родов посещаемых растений / число родов, на которых зарегистрирован сбор пыльцы).

Семейства растений \ Виды пчел	<i>Nomiapis bispinosa</i>	<i>Nomiapis diversipes</i>	<i>Nomiapis femoralis</i>	<i>Nomiapis fugax</i>	<i>Pseudapis nilotica</i>	<i>Pseudapis edentata</i>	<i>Pseudapis elegantissima</i>
Asteraceae	11/5	21/6	6/4	1	3	–	1
Boraginaceae	3	3/1	–	–	1	1/1	–
Chenopodiaceae	3/1	5/3	–	5/2	6/6	7/4	6/2
Cucurbitaceae	2/1	2	–	–	–	1	–
Dipsacaceae	1/1	1/1	1	–	–	–	–
Fabaceae	11/4	15/6	5/3	2	4/3	5/3	–
Lamiaceae	3	10/1	3	–	1	1	–
Liliaceae	1	1/1	1/1	–	–	–	–
Malvaceae	1	1/1	–	–	–	1	–
Plumbaginaceae	2	3/1	1	–	2/2	3/1	2/1
Scrophulariaceae	–	5	2/2	–	–	–	1
Tamaricaceae	1	2	–	1/1	1/1	1/1	1
Zygophyllaceae	2/1	2/1	1	–	–	1/1	–
Общее число посещаемых родов	52	118	27	10	23	24	11
Общее число посещаемых семейств	20	40	15	4	11	13	6



**4.5. Хозяйственное значение.** Важнейшее хозяйственное значение рофитин и номиин связано прежде всего с опылением ими посевов люцерны. В Палеарктике первостепенную роль в опылении люцерны играют *Rhophitoides canus* и *Nomiapis diversipes*. Многие другие палеарктические виды номиин и рофитины из рода *Rophites* также собирают пыльцу с цветков люцерны, однако их роль в опылении этой культуры изучена недостаточно и вероятно не столь велика из-за их относительно небольшой численности. Некоторые виды номиин родов *Nomiapis* и *Pseudapis* отмечены как важные опылители хлопчатника и граната в Средней Азии, а также различных садовых и огородных культур (Атдаев, 1966, 1972; Расулов, 1963, 1966, 1985, 1988, 1989).

## **Глава. 5. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОДСЕМ. РОФИТИНАЕ И НОМИИНАЕ**

**5.1. Распределение по зоогеографическим царствам.** Подсем. Rophitinae – преимущественно голарктическая группа, включающая более 250 видов. Из 16 известных родов вне Голарктики представлено только 3, причем в Австралии рофитины не встречаются. В Палеарктике отмечена половина всех видов рофитин (126) из 8 родов. Подсем. Nomiinae в мировой фауне включает более 500 видов из 15 родов. Пчелы этого подсемейства распространены практически всемирно (кроме Южной Америки). Номиины – преимущественно палеотропическая группа, имеющая наибольшее разнообразие в Афротропике, где представлено почти 2/3 всех известных родов и около половины видов. В Палеарктике насчитывается лишь десятая часть всех видов номиин (55) из 4 родов.

**5.2. Распространение в Палеарктике.** При выделении типов ареалов и проведении анализа по зоогеографическим выделам Палеарктики были использованы терминология и деление, предложенные А.Ф. Емельяновым (1974). Поскольку на территории юго-восточного Китая южнее 35° с. ш. и Японии южнее 32° с. ш. значительно преобладают ориентальные виды подсем. Nomiinae, а видов подсем. Rophitinae здесь не обнаружено, при проведении зоогеографического анализа указанная территория в состав Палеарктики не включалась. Таким образом, при анализе в составе Ортрыйской области не рассматривались Юньнаньская и Южнокитайская провинции, а также южная часть (южнее 32° с. ш.) Южнояпонской провинции.

Почти половина видов рофитин, обитающих в Палеарктике, является горными видами (60 видов – 47.6%). Остальные виды имеют или смешанный равнинно-горный ареал или, являясь преимущественно равнинными видами, могут также проникать в горы до высоты 2600 м. Ареалы подавляющего большинства видов рофитин (98 видов, 77.7%) не выходят за пределы одной зоогеографической провинции и только 11 видов (8.7%) имеют широкие ареалы, выходящие за пределы 2 областей. В Палеарктике представители подсем. Rophitinae отсутствуют в Циркумполярной области, а Евросибирская, Европейская, Стенопейская и Скифская области представлены относительно небольшим числом (не более 14% от общего числа видов) преимущественно широкораспространенных равнинных видов и имеют наиболее сходный между собой видовой состав (коэффициент сходства Жаккара в пределах 0.15–0.50). Европейская область представлена 16 видами с межобластными ареалами и 2 эндемиками Кавказа. Наибольшим коэффициентом сходства (не менее 0.43) обладают Европейская область с Западносикифской подобластью Скифской области и Стенопейская область с Восточносикифской подобластью Скифской области. В свою очередь большая часть видов, обитающих в Европейской и Скифской областях встречается также в Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской области и Средиземноморской подобласти Гесперийской области (коэффициент сходства 0.11–0.23). В то же время Гесперийская, Сахаро-Гобийская, Ортрыйская области и их выделы имеют сильно

отличающийся видовой состав рофитин как между собой (коэффициент сходства в пределах 0–0.13), так и между остальными областями Палеарктики (0–0.23).

Наиболее богатыми по числу видов рофитин являются Гесперийская [51 вид (40.5%), из них 40 эндемичных] и Сахаро-Гобийская [67 видов (53.2%), из них 52 эндемичных] области. Интересно, что фауны рофитин Западной и Восточной провинций Средиземноморской подобласти Гесперийской области заметно различаются между собой (из 50 всего 10 общих видов). Сахаро-Аравийская подобласть Сахаро-Гобийской области представлена только 7 видами, из которых 2 – общие с Гесперийской областью, а с остальными выделами Палеарктики эта подобласть общих видов вообще не имеет. В Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской области обитает 35 видов (27.7%), из которых 24 являются её эндемиками; здесь наиболее богата видами рофитин Переднеазиатская провинция (21 вид). Не менее разнообразна фауна Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской области [29 видов (23%), из них 23 эндемичные], причем большая часть видов которой является высокогорными эндемиками Сино-Тибетских гор и Нань-Шаня. В Ортрийской области рофитины представлены только в высокогорной части Гималайской провинции, где обитают 7 эндемичных видов рода *Dufourea* и 1 подвид широкораспространенного *Dufourea paradoxa*.

Анализ ареалов родов рофитин в пределах Палеарктики показывает, что ареал рода *Dufourea* является наиболее широким среди рофитин и охватывает почти всю Палеарктику (за исключением Циркумполярной области и Японии). Роды *Rophites* и *Rhophitoides* также широко распространены в Палеарктике, но отсутствуют в Ортрийской области и Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской области (кроме *Rh. canus*), а северная граница их ареала не выходит за пределы суббореального пояса. Род *Systropha* распространен в суббореальном и субтропическом поясах Западной Палеарктики, а *Trilia* с 4 эндемичными видами имеет разорванный и сравнительно широкий ареал в пределах Сахаро-Гобийской области. Остальные роды рофитин имеют узкие ареалы: *Morawitzia* распространен в горных районах Передней Азии, *Flavodufourea* представлен 2 видами из юго-восточного Казахстана, Бурятии и центрального Китая, а единственный вид рода *Morawitzella* является эндемиком пустынных территорий Ордоса (Китай).

В отличие от рофитин, большинство палеарктических видов подсем. *Nomiinae* являются равнинными, хотя на юге Палеарктики некоторые его виды могут проникать по долинам рек в горы до высоты 2700 м. По сравнению с *Rophitinae* в подсем. *Nomiinae* доля эндемиков провинций в 2 раза меньше (18 видов, 33%), а доля видов с широким ареалом (выходящим за пределы 2 областей) – в 2 раза больше (12 видов, 22%). Подавляющее большинство эндемиков провинций обитает в Сахаро-Гобийской области (17 видов).

Северная граница ареала подсем. *Nomiinae* не выходит за пределы суббореального пояса Палеарктики. В Циркумполярной и Евросибирской таежной областях номиины отсутствуют, а Европейская область и Западноскифская подобласть Скифской области имеют идентичную фауну номиин, представленную всего 3 широкораспространенными видами, обитающими также в Средиземноморской подобласти Гесперийской области и Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской области. Восточноскифская подобласть Скифской области по составу видов является переходной между Западной и Восточной Палеарктикой. В сходных по видовому составу номиин Стенопейской области и Южнояпонской провинции Ортрийской области (коэффициент сходства 0.7) представлены виды с восточно-палеарктическим и смешанным ориентально-восточнопалеарктическим ареалами. В высокогорных районах Гималайской провинции номиины не обнаружены. Фауна Гесперийской области в основном представлена

обитающими преимущественно в ее восточной части широкораспространенными видами, что обуславливает определенное сходство средиземноморской фауны с фауной других выделов Западной Палеарктики и более всего с Ирано-Туранской. Значительно богаче в видовом отношении Сахаро-Гобийская область, в которой встречается более 3/4 всех палеарктических видов номиин (47 видов, 85%). Однако в ее Центрально-азиатской подобласти номиины представлены только в Гобийской провинции двумя широкораспространенными видами *Nomiapis*. Из 30 видов, обитающих в Сахаро-Аравийской подобласти Сахаро-Гобийской области, 10 видов проникают из соседних выделов и встречаются преимущественно в ее окраинных зонах (бассейн и дельта Нила, юго-восток Аравийского полуострова и Пакистана). Здесь же обитает и бóльшая часть остальных видов, а основная территория подобласти значительно беднее. Фауна Сахаро-Аравийской подобласти тесно связана с фауной Афротропического и Ориентального царств, поскольку половина сахаро-аравийских видов представлена на территориях этих выделов. В то же время соседствующие друг с другом Ирано-Туранская и Сахаро-Аравийская подобласти имеют значительно менее сходную между собой фауну: из 47 обитающих в них видов лишь 5 – общие.

Анализ ареалов родов номиин в пределах Палеарктики показывает, что виды рода *Pseudapis* обитают только в Западной Палеарктике, в ее Средиземноморской подобласти Гесперийской области и в Сахаро-Гобийской области. Ареалы родов *Nomia* и *Lipotriches* в Западной Палеарктике не выходят за пределы субтропического пояса (по северной границе), а в Восточной Палеарктике эти роды представлены видами с ориентально-южнопалеарктическим ареалом. Род *Nomiapis* является транспалеарктическим, причем половина его видов имеют широкие ареалы. Однако по сравнению с другими родами номиин ареал *Nomiapis* оказывается наиболее северным и в Европе заходит даже в лесную зону.

## Глава 6. КЛАССИФИКАЦИЯ ПЧЕЛ ПОДСЕМ. НОМИИНАЕ И РОПИТИНАЕ

Классификация подсемейств в диссертации принята в основном по Миченеру (Michener, 2007). Однако в отличие от нее в диссертации в качестве самостоятельных родов Rophitinae обоснованно принимаются *Flavodufourea*, *Rhophitoides* и *Trilia*, а род *Dufourea* рассмотрен в составе 7 подродов. Вслед за Поли (Pauly, 1990) и Бэйкером (Baker, 2002) в качестве самостоятельных родов Nomiinae рассматриваются также *Nomiapis*, *Pachynomia*, *Stictonomia* и *Ruginomia*. Миченер же рассматривает все вышеперечисленные роды как синонимы подрода *Pseudapis*, за исключением *Pachynomia*, который он сохраняет как подрод. В качестве аргумента для своей классификации Миченер отмечает, что существует только один признак (форма метатибиальной пластинки самки), отличающий группу *Nomiapis* + *Pseudapis* от *Stictonomia* + *Ruginomia*. Все эти роды номиин (вместе с *Steganomus*) обладают такими синапоморфиями, как сильно увеличенные тегулы, хорошо развитые крыловидные выросты пронотума и верхний гоностиль в виде полупрозрачной мембранозной пластинки, четко обособленной от гонококсита. Очевидно они относятся к одной монофилетической группе, произошедшей от общего с другими номиинами предка. Однако детальное изучение морфологических особенностей родов этой группы номиин позволило нам выделить как ряд синапоморфий для сестринских групп, так и обнаружить их аутопоморфии, а также провести филогенетический анализ (рис. 4). Как видно из рис. 4 наиболее морфологически близким к общему предку группы и сестринским по отношению к остальным родам является *Steganomus*. Род *Pachynomia* – сестринский по отношению к группе родов *Nomiapis* + *Pseudapis* и *Stictonomia* + *Ruginomia*, а группа *Stictonomia* + *Ruginomia* является сестринской к *Nomiapis* + *Pseudapis*.

*Синапоморфные и аутопо-морфные признаки для группы родов номиин с увеличенными тегулами* (0 – плезиоморфное состояние; 1, 2, 3 – апоморфное состояние):  
1. Преокципитальный киль: 1.0. Развiт; 1.1. Не развiт (редуцирован). 2. Последние два членика антенн самцов: 2.0. Без преобразования; 2.1. Расширены и уплощены. 3. Передняя часть мезоскутума: 3.0. Посередине плавно наклонена к вдавленному пронотуму, не образуя острый угол и киль; 3.1. Расположена на одном уровне с пронотумом; 3.2. Посередине резко наклонена к вдавленному пронотуму и образованный этим изгибом острый угол обычно с килем. 4. Отросток мезэпистернума самца: 4.0. Полностью отсутствует; 4.1. Развiт небольшой треугольный зубчик за средним тазиком; 4.2. Развiт небольшой бугорок или зубец на границе между боковой и нижней поверхностями; 4.3. Развiт плоский и длинный отросток перед мезоторакальным дискрименом. 5. Латеральные выросты скутеллума: 5.0. Не развiты;

5.1. Развiты, длинные и треугольные; 5.2. Развiты, длинные и шиповидные; 5.3. Развiты, короткие, серповидно изогнутые. 6. Субмаргинальные ячейки переднего крыла: 6.0. Три; 6.1. Две. 7. Степень ограничения килем метабазитибиальной пластинки самки: 7.0. Ограничена по всему краю; 7.1. Ограничена только с внутреннего края. 8. Метабазитибиальная пластинка самки: 8.0 Широкая; 8.1 Узкая и закругленная на вершине; 8.2. Узкая и заостренная на вершине. 9. Опушение внутренней поверхности задних бедер самца: 9.0. Опушены перистыми волосками; 9.1. Опушены плоскими, в форме лепестков волосками. 10. Отросток задней голени: 10.0. Направлен вперед; 10.1. Изогнут к внутренней поверхности; 10.2. Редуцирован. 11. Метатибиальные шпоры: 11.0. Две; 11.1. Одна или отсутствуют. 12. Последний членик лапок средних ног: 12.0. Не преобразован; 12.1. Округлый или каплевидный (у большинства видов). 13. Перевязи на задних полях тергумов: 13.0. Развiты у обоих полов; 13.1. Развiты только у самки; 13.2. Полностью редуцированы. 14. Задний край S8: 14.0. Посередине с отростком; 14.1. Посередине с небольшой округлой вырезкой. 15. Верхний гоностил: 15.0. Четко ограничен от гонококситы; 15.1. Частично редуцирован и слит с гонококситом по его внутреннему краю. 16. Чешуйчатые волоски с уплощенным основным стволем: 16.0. Не развiты; 16.1. Развiты у большинства видов (по крайней мере у самцов).

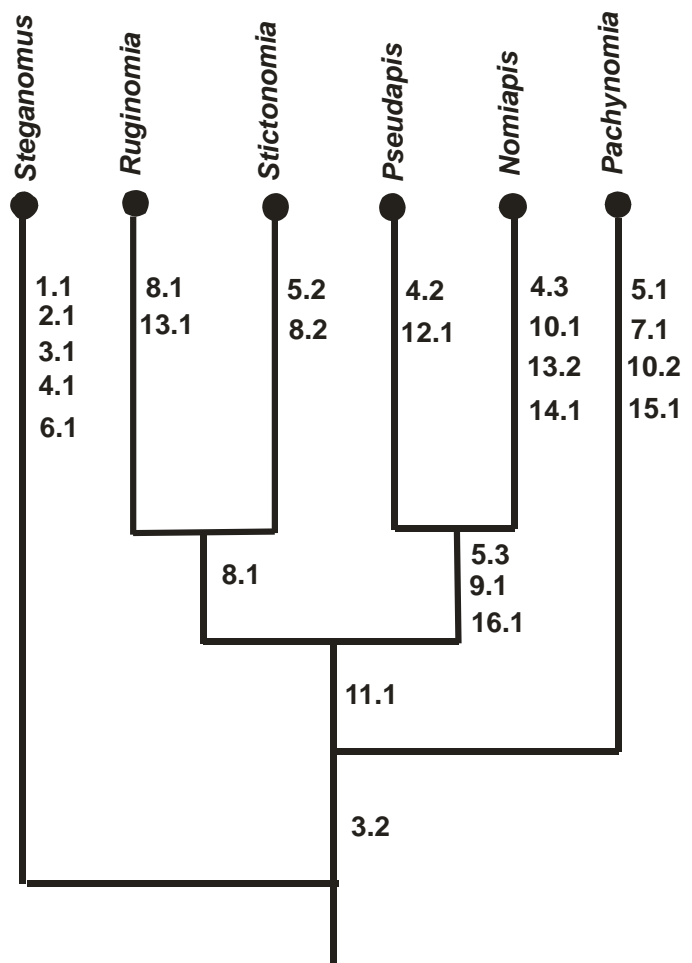


Рис. 4. Филогенетические связи между родами номиин из группы с увеличенными тегулами

16.1. Развiты у большинства видов (по крайней мере у самцов).

## Глава 7. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ РОДОВ И ВИДОВ ПОДСЕМ. ROPHITINAE И NOMIINAE ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

В главе представлены оригинальные иллюстрированные определительные таблицы 12 родов и 90 видов пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae фауны России и сопредельных стран. Эти таблицы включают также ряд видов, обнаружение которых в исследованном регионе вполне вероятно, а также все виды небольших палеарктических родов рофитин.

В фауне России и сопредельных с ней стран обнаружено 45 видов из 8 родов подсем. Rophitinae и 25 видов из 4 родов подсем. Nomiinae. Ниже приводится алфавитный список всех этих таксонов, причем звездочкой (\*) помечены виды и подвиды, встречающиеся в фауне России.

### Rophitinae:

*Dufourea (Cephalictoides) calcarata* (Mor.);  
*D. (Ceph.) clavicra* (Mor.);  
*D. (Ceph.) mandibularis* (Popov);  
*Dufourea (Ceph.) paradoxa* ssp. *atrocoerulea* (Mor.);  
\**D. (Ceph.) paradoxa* ssp. *sibirica* Pesenko;  
*D. (Ceph.) spiniventris* (Popov);  
*D. (Cyprirophites) akmolensis* Pesenko;  
\**D. (Cypr.) coeruleocephala* Mor.;  
*D. (Cypr.) versicolor* Alfken;  
*D. (Dufourea) armata* Popov;  
*D. (D.) atrata* (Warncke);  
*D. (D.) bucharica* Ebmer;  
\**D. (D.) halictula* (Nyl.);  
\**D. (D.) minuta* Lep.;  
*D. (D.) turkmenorum* Pesenko;  
\**D. (Halictoides) carinata* (Popov);  
\**D. (H.) dentiventris* (Nyl.);  
*D. (H.) flavozonata* (Wu);  
\**D. (H.) graeca* ssp. *dubiosa* (Warncke);  
\**D. (H.) inermis* (Nyl.);  
*D. (H.) mongolica* (Popov);  
*D. (H.) pontica* (Warncke);  
\**Flavodufourea flavicornis* (Friese);  
*F. ulkenkalkana* (Patiny);  
*Morawitzella nana* (Mor.);  
*Morawitzia panurgoides* Friese;  
\**Rhophitoides canus* (Eversm.);  
\**Rophites algirus* ssp. *montanus* Ebmer;  
\**Rophites algirus* ssp. *trispinosus* Pérez;  
\**R. caucasicus* Mor.;  
\**R. clypealis stepposa* ssp.n;  
*R. foveolatus* Friese;  
\**R. gruenwaldti* Ebmer;  
\**R. hartmanni* Friese;  
*R. mandibularis* Morawitz;  
\**R. quinquespinosus* Spinola;

*R. schoenitzeri* Dubitzky;  
\**Systropha curvicornis* (Scop.);  
*S. kazakhstaniensis* Patiny;  
\**S. planidens* Giraud;  
*S. popovi* Ponomareva;  
*S. ruficornis* Mor.;  
*S. tadjica* Warncke;  
*Trilia deserticola* Popov;  
*T. kerzhneri* Pesenko et Astafurova;  
*T. montana* Popov;  
*T. sola* sp. n.

### Nomiinae:

\**Lipotriches (Austronomia) fruhstorferi* (Pérez);  
*L. (Lipotriches) esakii* (Hirashima);  
*L. (L.) yasumatsui* (Hirashima);  
*Nomia (Acunomia) chalybeata* Smith;  
*N. (Hoplonomia) punctulata* Dalla Torre;  
*Nomiapis armata* (Olivier);  
\**N. bispinosa* (Brullé);  
\**N. diversipes* (Latr.);  
*N. equestris* (Gerst.);  
\**N. femoralis* (Pallas);  
\**N. fugax* (Mor.);  
\**N. mandschurica* (Hedicke);  
*N. squamata* (Mor.);  
*N. valga* (Gerst.);  
*Pseudapis anatolica* (Warncke);  
*P. bytinski* (Warncke);  
*P. edentata* (Mor.);  
\**P. elegantissima* (Popov);  
*P. inermis* (Mor.);  
*P. lobata* (Oliver);  
*P. niliotica* ssp. *latipes* (Mor.);  
*P. platula* (Warncke);  
*P. rufescens* (Mor.);  
*P. tadzhica* (Popov);  
*P. tobiasi* Astafurova.

## ВЫВОДЫ

1. В фауне России и сопредельных странах выявлено 45 видов из 8 родов подсем. Rophitinae и 25 видов из 4 родов подсем. Nomiinae, из которых 3 вида и 1 подвид описаны как новые для науки, а 26 видов впервые указываются для фаун отдельных стран; установлены 2 новых синонима, обозначены лектотипы 13 таксонов видовой группы, для 1 вида дано замещающее название.

2. Подробно обсуждено таксономическое значение основных диагностических признаков, используемых в ключах родов и видов изученных подсемейств. Предложена оригинальная классификация волосков подсем. Nomiinae, которые подразделены на несколько основных типов и подтипов.

3. В результате обобщения новых коллекционных и литературных данных по трофическим связям рофитин и номиин фауны исследованного региона показано, что представители подсем. Rophitinae преимущественно олиголекты, из которых виды *Dufourea* – на сложноцветных, колокольчиковых и губоцветных, *Systropha* – на вьюнках рода *Convolvulus*, *Rophites* – в основном на губоцветных, а *Rhophitoides* – исключительно на бобовых. Представители подсем. Nomiinae главным образом полилекты, причем в степной зоне Палеарктики они предпочитают собирать пыльцу на сложноцветных и бобовых, а многие *Nomiapis* и *Pseudapis* из палеарктических полупустынь и пустынь – в основном на различных маревых и бобовых.

4. Подавляющее большинство (91%) видов мировой фауны подсем. Rophitinae распространены в Голарктике; из них в Палеарктике – около половины (126 видов), причем почти их половина (47.6%) обитает в горах на средних и больших высотах. Ареалы большинства рофитин (77.7%) не выходят за пределы одной зоогеографической провинции, а большинство эндемичных для провинций таксонов обитает в наиболее богатых видами Гесперийской и Сахаро-Гобийской областях.

5. Представители подсем. Nomiinae распространены почти всемирно, но особенно многочисленны в субтропиках и тропиках. В Палеарктике представлено не более десятой части номиин (55 видов), которые обитают главным образом на равнинах. Ареалы трети палеарктических видов (33%) номиин ограничены пределами одной зоогеографической провинции, причем подавляющее большинство из них обитает в Сахаро-Гобийской области. Наиболее богата фауна номиин Сахаро-Аравийской (54%) и Ирано-Туранской (40%) подобластей Сахаро-Гобийской области.

6. Подтвержден родовой статус *Rhophitoides*, *Flavodufourea* и *Trilia* в подсем. Rophitinae; *Nomiapis*, *Pachynomia*, *Stictonomia* и *Ruginomia* – в подсем. Nomiinae.

7. На базе изученных морфологических особенностей пчел проведен филогенетический анализ группы родов номиин с увеличенными тегулами. Показано, что наиболее морфологически близким к общему предку группы и сестринским по отношению к остальным родам является *Steganomus*. Род *Pachynomia* оказался сестринским к группе родов *Nomiapis* + *Pseudapis* + *Stictonomia* + *Ruginomia*, а группа *Stictonomia* + *Ruginomia* – к *Nomiapis* + *Pseudapis*.

8. Подготовлены оригинальные иллюстрированные определительные таблицы 12 родов и 90 видов пчел подсем. Rophitinae и Nomiinae фауны России и сопредельных стран, включающие также ряд видов, обнаружение которых в исследованном регионе вполне вероятно.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### В изданиях, рекомендованных ВАК:

- Астафурова, Ю. В., Песенко, Ю. А. Пчелы подсем. Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae) России и сопредельных стран: аннотированный список // Энтотомол. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 1. – С. 206–217.
- Астафурова, Ю. В. Пчелы подсем. Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae) России и сопредельных стран: определительные таблицы родов и видов // Энтотомол. обозр. – 2008. – Т. 87, вып. 1. – С. 185–204.

### В других изданиях:

- Pesenko, Yu. A., Astafurova, Yu. V. Annotated bibliography of Russian and Soviet publications on the bees (Hymenoptera: Apoidea; excluding *Apis mellifera*): 1771–2002 // Denisia. – 2003. – Vol. 11. – 618 p.
- Астафурова, Ю. В. Новый вид пчел рода *Pseudapis* W. F. Kirby (Hymenoptera: Halictidae) из Таджикистана // Тр. Рус. энтотомол. общ-ва. – 2004. – Т. 75. – № 1. – С. 278–282.
- Astafurova, Yu. V., Pesenko, Yu. A. Contributions to the halictid fauna of the Eastern Palaearctic Region: subfamily Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae) // Far Eastern Entomol. – 2005. – N 154. – P. 1–16.
- Pesenko, Yu. A., Astafurova, Yu. V. Contributions to the halictid fauna of the Eastern Palaearctic Region: subfamily Rophitinae (Hymenoptera: Halictidae) // Entomofauna. – 2006. – Bd 27, N. 27. – S. 317–356.
- Астафурова, Ю. В., Песенко, Ю. А. Сем. Halictidae – Галиктиды. Определительная таблица восточнопалеарктических видов сем. Halictidae. 2. Подсем. Nomiinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. – 2007. – С. 816–820.
- Песенко, Ю. А., Астафурова, Ю. В. Сем. Halictidae - Галиктиды. Определительная таблица восточнопалеарктических видов сем. Halictidae. 1. Подсем. Rophitinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. – 2007. – С. 804–815.