

В. В. Попов

ANDRENA FEDTSCHENKOI F. MOR. КАК ОЛИГОТРОФНОЕ ПЧЕЛИНОЕ
(HYMENOPTERA, APOIDEA)

Олиготрофными видами в противоположность политрофным и моно-
трофным Е. Лоew(1884:256) назвал те виды пчелиных, которые всегда
посещают определенные виды цветковых растений. Более точное
определение этого понятия дано Ch. Robertson (1899:28), заменив-
шим позже термин „олиготроф“ (oligotrophe) термином „олиголег“
(oligolege; Robertson, 1922:159; 1925:113).¹ Robertson полагает, что
олиготрофными следует считать виды, самки которых берут пыльцу
с нескольких определенных растений, относящихся к одному роду,
одному подсемейству или одному семейству.² Нектарный взятки этих
видов может охватывать значительно большее количество растений.
Самцы, посещающие растения только ради индивидуального потребления,
могут захватывать еще более обширный и чисто случайный круг видов.
По существу, как это было отмечено еще Robertson (1899:29), взаимо-
отношения между олиготрофным (и монотрофным) пчелиным совершенно
аналогичны взаимоотношениям паразита и хозяина, фитофага и его
кормового растения. Проблеме специфичности и проблеме кормовой
специализации эти взаимоотношения подлежат в одинаковой мере, будучи,
однако, своеобразным материалом для обеих проблем.

Взаимоотношения между цветковыми и пчелиными и их удивительная
адаптация друг к другу в целом и, особенно, в случаях бесспорного
моно- и олиготрофизма еще слабо изучены. Вопрос крайне сложен
и зависит от многих, частично переменных, величин. Для суждения
о действительной олиготрофности необходимы тщательные и повторные
наблюдения, изучение многих факторов конкретной экологической
обстановки. Robertson справедливо рекомендует сугубую осторожность
в заключениях об олиготрофизме. Действительно, представление о ряде
видов как олиготрофных требует пересмотра; особенно это относится,

¹ Термин „олиготроф“ применяем здесь с оговорками: в применении к пчелиным
термин неточен; термин „олиголег“ превосходит по смыслу, но тяжел для русского
языка и исключает возможность образования прилагательного.

² Принимая как временное подобное толкование олиготрофизма, следует оговорить,
что при наличии двух поколений у одного вида каждое из поколений в большинстве
случаев олиготрофно к различным растениям. Напр., *Andrena minutula* K., I gen. —
Salix, II gen. — зонтичные; *A. pectoralis* Pér., I gen. — *Euphorbia*, II gen. — *Eryngium*,
и т. д. (см. Stockhert, 1930). Поэтому правильное будет в определении Robertson'a
подставить: „вид (или одно из его поколений)...“ Подобные случаи олиготрофизма
могут обусловить тесную зависимость двух цветковых растений, иногда кажущихся
совершенно не связанными друг с другом.

по моему мнению, к весенним формам. Количество олиготрофных видов значительно. Из пчелиных наибольшее количество их падает на сём. *Panurgidae*; так, фауна этого семейства в Соединенных Штатах содержит 85.5% олиготрофов (Robertson, 1922:167); многие виды рода *Andrena* также олиготрофны. Наибольшее количество олиготрофных пчелиных приурочено к *Compositae*. Количество олиготрофных видов в локальной фауне может быть значительным, но сильно варьирующим, как это показал Graenicher (1935) для различных естественных участков Висконсина. Для Соединенных Штатов в целом насчитывается 33 олиготрофных вида (Robertson, 1926:379—380; Pearson, 1933:438—440). Для северо-западной Германии с ее 273 видами пчелиных Alfken (1935a:200) насчитывает одну треть олиготрофных. В палеарктической области Старого Света олиготрофизм пчелиных, изученный вообще очень слабо исследован значительно хуже, чем в неарктической Нового; здесь, при более тщательном исследовании, можно ждать много интересных фактов; особенно это относится к плохо изученным азиатской и африканской его частям.

К таким неизвестным ранее олиготрофным видам принадлежит *Andrena fedtschenkoi* F. Mor. По скудным литературным данным, вид был известен в немногих экземплярах из Самарканда (*Andrena calabra* var., Radoszkowski, 1872:189), Зеравшанской долины, колодца Чаканы (Кизил-кумы), Каракской степи и Чардары (Моравиц, 1876:185). На основании изучения материалов Зоологического института Академии Наук СССР, Таджикского филиала Академии Наук СССР, Среднеазиатского Государственного университета, а также частной коллекции В. В. Гуссаковского можно добавить следующие местонахождения.

Колодец Голак-эспе, сев.-зап. Бетпак-дала, 27 V 1936, 1 ♂ (экспедиция Среднеазиатского университета); родник Кондерлык, сев.-зап. Бетпак-дала, 1—2 VII 1936, 13 ♀, 8 ♂ (экспедиция Среднеазиатского университета); Ташкент, 28 V 1930, 1 ♂ (В. Гуссаковский); ст. Вревская близ Ташкента, 13 V 1932, 8 ♂ (П. Вельтишев); Пенджикент, 26 V 1929, 6 ♀ (Д. Глазунов); Кштут, 1 ♀, 2 ♂ (он же); Ургут, 1 ♂ (он же); Кизылча близ Гузара, 6 V 1926, 1 ♂ (А. Герасимов); ст. Джума близ Самарканда, 26.V—6 VI 1937, 209 ♀, 61 ♂ (В. Попов); Каммаши, 22 V 1931, 2 ♀, 2 ♂ (В. Гуссаковский); Обиджук (Варзоб), Гиссарский хребет, 28—30 VI 1932, 2 ♀ (Н. Фурсов); Кондара, 17 VI, 1 ♂, и ур. Квак, Гиссарский хребет, 20 и 29 VI 1937, 3 ♀, 2 ♂ (В. Гуссаковский); Курган-тюбе, 31 V 1931, 1 ♂ (Н. Фурсов).

В окрестностях станции Джумы близ Самарканда, где в течение лета 1937 г. благодаря содействию Зоологического института Академии Наук СССР велись наблюдения над фауной пчелиных и ее распределением по цветковой растительности, *Andrena fedtschenkoi* отмечалась в значительных количествах на цветущих *Tanacetum* (*Pyrethrum*) *umbelliferum* Boiss. (*T. trichophyllum* Rgl. et Schmalh.), начиная с 26 V. Наблюдения показали, что эта пчела приурочена исключительно к этому растению, с которого весьма интенсивно собирает пыльцу. Как исключение, две самки были зарегистрированы собирающими пыльцу на цветах *Achillea santolina* L. — только 0.9% самок, собранных на *Tanacetum*.

A. fedtschenkoi появляется на цветах не очень рано, обычно часов в 10 утра, когда температура уже становится достаточно высокой. Под почти отвесными лучами солнца желтая пчела, и особенно части ее тела, покрытые короткими, плотно прилегающими чешуйками, полностью гармонирует с желтой, коротко-щетковидной поверхностью цветка *Tanacetum*, делаясь почти незаметной для человеческого глаза; менее гармонирует окраска пчелы с окраской цветов *Achillea*. Если вообще до сих пор появление чешуйчатых волосков у видов *Andrena*, объединенных по этому признаку в подрод *Lepidandrena* Hedicke,

было необъяснимо, то в данном случае, особенно принимая во внимание несомненную искусственность подрода в его современном объеме, чешуйчатые волоски можно рассматривать как покровительственное подражание строению поверхности цветка, на котором пчела проводит открыто значительное количество времени в период яйцекладки. Способ сбора пыльцы очень оригинален. Двигая довольно резко и быстро брюшком из стороны в сторону, но никогда не шире, чем на диаметр одного соцветия, пчела как бы вычесывает пыльцу волосками двух верхних стернитов. Усики непрерывно обследуют отдельные цветы соцветия, на которые пчела затем и переходит. Время от времени с помощью задних ног, повидимому, жесткими волосками внутренней поверхности *metatarsus*, пчела очищает пыльцу со стернитов, а с *metatarsus* — трением лапок одна о другую и переносом пыльцы на *flossculus*, голени, бедра, боковые бахромки грудки. Способ сбора пыльцы остается таким же и на цветах *Achillea*, хотя размах движения брюшка естественно сокращается: краевые цветы заметно затрудняют движения пчелы. Пчела может быть сильно загружена и летать с трудом; одна особенно загруженная особь несла 0.01 г пыльцы при ее весе в 0.13 г. Самцы держатся на цветах *Tanacetum* вместе с самками, питаются нектаром; на других цветах, даже на цветах *Achillea santolina*, самцы не наблюдались. Спаривание происходит здесь же на цветах; непосредственно мне его наблюдать не удалось, хотя попытки спаривания и регистрировались неоднократно. Оба пола довольно подвижны и мало пугливы. Самцы малочисленнее самок, и количество их постепенно сокращается. Так, 26—28 V отношение самцов к самкам равнялось 31.4:68.6; 29—31 V—17.5:82.5; 3 VI—16.6:83.4. После 3 VI самцы больше не наблюдались; последняя самка отмечена 6 VI. Если допустить, что в Джуме, где первые особи отмечены 26 V, *A. fedtschenkoï* появилась на 4—5 дней ранее, лётный период ее следует признать поразительно коротким. Просмотр коллекционного материала показал, что вид зарегистрирован с 9 V по 8 VI; для лежащей севернее Бетпак-дала сроки эти несколько передвигаются — с конца мая до первой половины июля, но вряд ли превышают для любого пункта 20-дневный период. Оной из характерных особенностей олиготрофных видов Robertson (1922:167) считает короткий период лёта; *Andrena fedtschenkoï* является хорошим подтверждением этого правила.

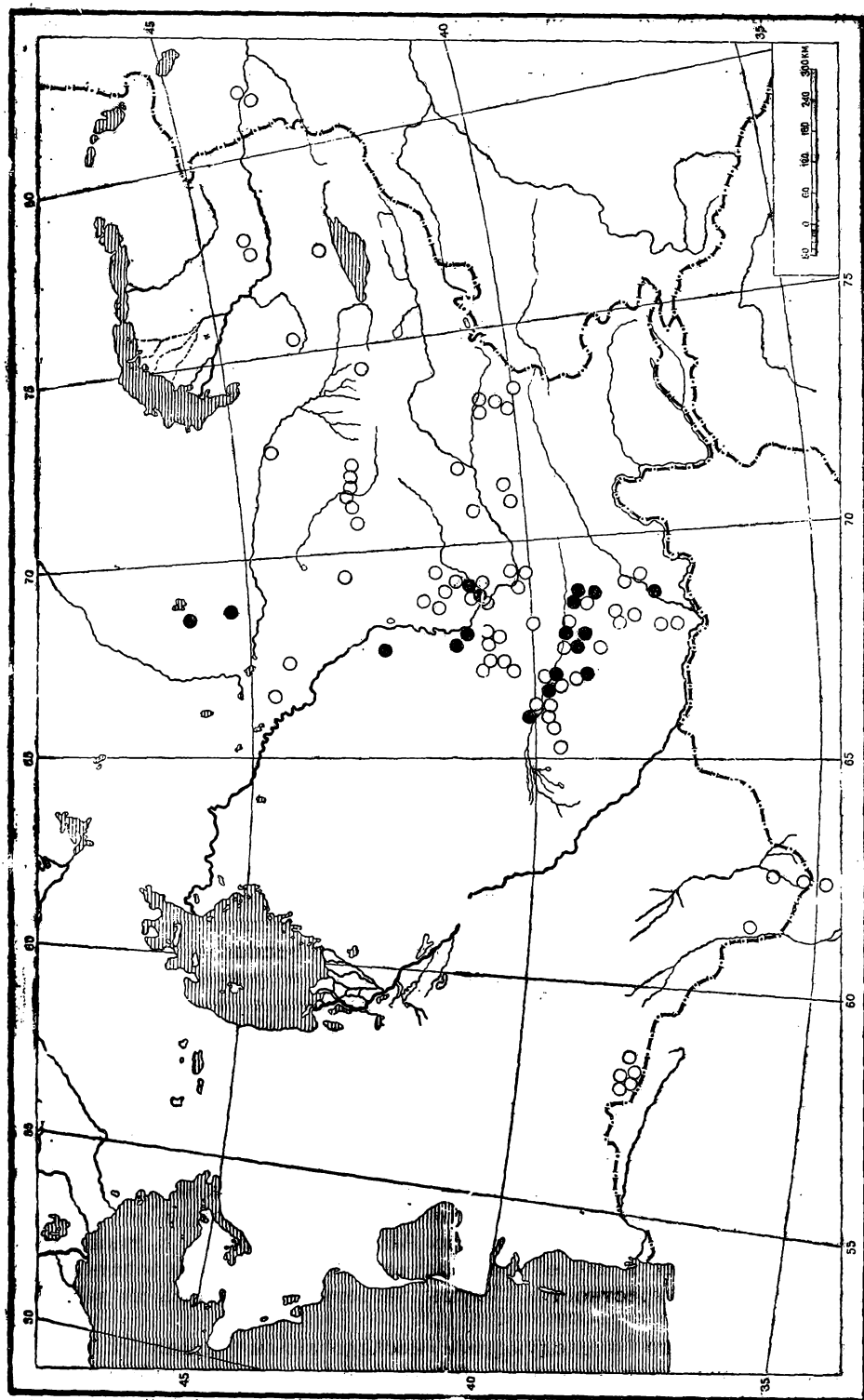
Непременным условием олиготрофизма должно быть полное совпадение времени лёта насекомого со временем цветения питающего растения; если хотя бы один экземпляр самки будет зарегистрирован после окончания периода цветения, то олиготрофизм пчелиного по отношению к этому растению будет сомнителен (Robertson, 1899:35). В окрестностях Джумы последние доцветающие экземпляры *Tanacetum* — около десятка на сотни отцветших — были записаны 10 VI, когда *Andrena* уже исчезла. Что к этому времени пчела действительно исчезла, можно было также предполагать из того обстоятельства, что вначале, при сокращении числа цветущих экземпляров, на остающихся цветах находилось большее количество особей, чем в начале. *Achillea santolina* цвела значительно дольше: еще 21 VI были отмечены доцветающие экземпляры, лишенные, конечно, *A. fedtschenkoï*. Проф. Б. А. Федченко, любезно сообщивший мне сведения (in litt.) о распространении, фенологии и экологии *Tanacetum umbelliferum* и определивший собранные мною экземпляры, указывает, на основании пересмотра гербарных экземпляров Ботанического института Академии Наук, что нецветущие экземпляры были зарегистрированы 25—26 IV (Тивак-тау на Бабатаге); цветущие собирались с 11 V

по 9 VII. Таким образом, периоды цветения и лёта совпадают полностью.

Географическое распространение пчелиного полностью включено в ареал растения — последнее условие олиготрофизма. Ареал *A. fedtschenkoi* простирается от северо-западной части пустыни Бетпак-дала по присырдарьинским степям в Ташкентский оазис, Зеравшанскую долину, — здесь этот вид особенно обилен, — предгорья Зеравшанского и Гиссарских хребтов и юго-западный Таджикистан. Ареал *Tanacetum umbelliferum* значительно шире. Прилагаемая карта, ботаническая часть которой составлена проф. Б. А. Федченко, иллюстрирует сказанное. Как сообщает проф. Б. А. Федченко, вид был установлен по экземплярам из-под Кандагара, южного Афганистана (на карту не нанесено) и впоследствии перечислен автором в род *Purethrum*; по сборам О. А. Федченко в Зеравшанской долине был установлен новый вид *T. trichophyllum*, который долгое время спустя был идентифицирован с афганским видом. М. Г. Попов и А. И. Введенский опротестовали эту синонимизацию, которая, однако, проф. Б. А. Федченко представляется правильной. Таким образом, общий ареал *T. umbelliferum* (= *trichophyllum*) „охватывает обширную полосу от окрестностей Кандагара (31° 30' с. ш.) до среднего течения рек Сыр-дарья и Чу (с. Новотроицкое) под 44° 30' с. ш.“ (Федченко, in litt.). В Афганистане вид еще был указан для долины р. Герируд (Гератский район); в китайском Туркестане — для Кульджи. В пределах Средней Азии растение наиболее обычно в Узбекистане и особенно в Зеравшанской долине. Кроме того, растение зарегистрировано в Копет-даге (близ Ашхабада), южной Туркмении (Теджен и Мургаб), западном Таджикистане (на восток до Вахша), Киргизии, особенно южной (предгорья близ г. Ош) и в Казахстане (юго-западная оконечность Каратау, долина р. Или на востоке). Вертикальное распространение значительно: в Гиссарском хребте (Варзоб, Кондара, Квак) и пчелиное и растение поднимаются до 1000—2100 мм; обычно *Tanacetum* встречается между 90—400 м (Б. А. Федченко, in litt.).

Материалы гербария Ботанического института Академии Наук СССР свидетельствуют о значительном разнообразии условий произрастания *Tanacetum* (полюнно-злаковая степь, сухая степь, котловины среди песков, злаковая степь сухого аспекта, ассоциация *Stuebendorfia orientalis* — высокотравье, поле пшеницы), о приуроченности к различным почвам (лёссовые почвы, конгломераты, плотная глинистая почва). Однако наиболее типично произрастание среди ассоциации *Carex Hostii* — *Psoralea drupacea* на незасоленных светлосемах, на равнинах, холмах и предгорьях (Коровин, 1934:109, 139, 163; карта). Таковы условия в Зеравшанской долине, где *Tanacetum* и *A. fedtschenkoi* особенно обильны; таковы, вероятно, условия и в присырдарьинских и в прикушкынском районах. В окрестностях ст. Джумы *Tanacetum* был особенно обилен на возвышенных участках (железнодорожная насыпь, склоны невысоких холмов) с более уплотненной глинистой почвой, с обильным развитием *Psoralea drupacea* и частично *Alhagi kirghisorum*. В таких же характерных условиях в массе произрастает он близ ст. Куропаткино. Как исключение, в окрестностях Джумы растение отмечалось на заброшенных полях.

Нет сомнения, что последующими исследованиями ареал *A. fedtschenkoi* будет расширен несколько больше, чем это известно в настоящее время (см. карту), но, конечно, не покроет полностью ареала *Tanacetum*; естественно также думать, что ареал растения захватит



Карта распространения *Andrena fedtschenkoi* F. Mor. (черные кружки) и *Tanacetum pyrethrum* Boiss. (белые кружки).

частично пустыню Бетпак-дала, откуда известно пока только одно пчелиное. *A. fedtschenkoi* — достаточно видное и эффектное насекомое, чтобы не быть не замеченным даже рядовым коллектором; страна же неоднократно посещалась рядом крупных исследователей; ряд лиц занимался специально сбором пчелиных; автор настоящей заметки также имел возможность неоднократно посещать различные районы Средней Азии. Пчелиные Средней Азии изучены достаточно хорошо. Все это заставляет предполагать, что, несмотря на всю интимность связей между *Tanacetum* и его олиготрофным пчелиным, распространение последнего не обуславливается только наличием его питающего растения.

Биология и экология вида неизвестны; трудно поэтому судить о причинах, ограничивающих ареал вида. Здесь уместно только напомнить об изолированном положении *A. fedtschenkoi* среди других многочисленных форм этого рода. Подрод *Lepidandrena* Hedicke¹ (Hedicke, 1933:215) не является естественным, как уже упоминалось ранее. Исследование копулятивного аппарата самцов показало, что именно *A. fedtschenkoi* занимает среди подрода изолированное положение. Это — специализованная форма, родственные корни которой можно усмотреть с группой вида *A. (Holandrena) carinata* F. Mor. (Средняя Азия). Непосредственно близок один вид из долины Аракса (*A. armeniaca* Роров). Не свидетельствует ли этот разрыв ареалов о сокращении ареала *A. fedtschenkoi*, как свидетельствует об этом более обширный ареал *Tanacetum umbelliferum*? *T. umbelliferum* наиболее обычен в Зеравшанской долине, где наиболее обычна и *A. fedtschenkoi*. В остальных местах пчела заметно реже — там опыление может производиться другими пчелиными. В окрестностях ст. Джумы, как исключение, в качестве опылителей *Tanacetum* были отмечены *Halictus quadricinctus* F. и *Andrena aulica* F. Mor.; во время обследования фауны пчелиных Фирюзинского ущелья близ Ашхабада (Туркмения) мною на цветах *Tanacetum* были отмечены только самцы *Colletes tuberculatus* F. Mor.

Значительное количество особей, собранных в окрестностях Джумы, позволяет проанализировать цветное варьирование *A. fedtschenkoi*. Материал распадается на следующие шесть классов.

Класс I. Голова и туловище без красноватого цвета; у ♀ брюшко полностью черное, за исключением светлоросоватых вершинных вдавленных частей, покрытых более или менее густыми прилежащими волосками; у самок иногда красный цвет едва заходит на основную часть тергитов. У самцов бедра второй и третьей пар ног более или менее черные.

Класс II. Как предыдущий, но у самок тергит III красный, с черными пятнами на боках и середине основной части; красный цвет вершинных частей остальных тергитов, как правило, несколько распространяется на основные части. Бедра самцов светлые.

Класс III. У самок тергит III полностью или почти полностью красный; тергит II в вершинной половине основной части красный. У самцов тергит III с примесью красного.

Класс IV. У самок тергиты брюшка красные; тергит на большей поверхности и иногда основание тергита II и частично тергиты V и VI черные или темные. Самцов нет.

¹ Sandhouse (1943) обозначает как тип подрода *Campylogaster* Dours 1873 *Andrena fulvocrustatus* Dours 1873, принимая, в то же время, повидимому, на основании суждения Alfken (1935 b), его синонимизацию с *A. erberi* F. Mor. 1872; если это положение верно, то *Lepidandrena* Hedicke 1933 становится синонимом *Campylogaster* Dours 1873.

Класс V. Как предыдущий, но тергит I с незначительной примесью черного или без него; вершинные тергиты едва или слабо затемненные. Самцов нет.

Класс VI. Тергиты брюшка полностью красные, лишь вершинные тергиты иногда затемненные: бока туловища и голова частично красные; у самцов голова и ноги полностью светлые.

В табл. 1 и 2 показано численное распределение особей (каждого пола отдельно) по классам и по срокам лова, для чего соединены воедино материалы каждого трехдневного периода. Интересны постепенное падение численности обоих полов до класса IV и самок к классу VI, исчезновение самцов в классах IV и V и новое их появление в классе VI. Табл. 3 показывает процентное распределение самок внутри каждого трехдневного периода по классам. Из таблицы следует, что максимум (мода) частоты численно сокращается во второй период и в третьем перемещается во II класс; этот процесс хорошо выражен постепенным возрастанием величины M (табл. 1). Варьирование

Таблица 1

Самки	К л а с с ы						n	M
	I	II	III	IV	V	VI		
26—28 V	38	12	10	3	4	5	72	1.556 ± 1.877
29—31 V	38	16	7	2	5	12	80	1.700 ± 1.882
3—6 VI	11	17	4	2	3	3	40	2.020 ± 1.905
	87	45	21	7	12	20	22	

Таблица 2

Самцы	К л а с с ы						n	M
	I	II	III	IV	V	VI		
26—28 V	12	17	1	—	—	3	33	1.756 ± 1.516
29—31 V	9	5	3	—	—	—	17	1.645 ± 0.750
3—6 VI	4	3	1	—	—	—	8	1.626 ± 0.697
	25	25	5	—	—	3	58	

Таблица 3

Самки	К л а с с ы					
	I	II	III	IV	V	VI
	в п р о ц е н т а х					
26—28 V	52.9	16.6	13.9	4.1	5.5	7.0
29—31 V	47.5	20.0	8.7	2.5	6.3	15.0
3—6 VI	27.5	42.5	10.0	5.0	7.5	7.5

самцов носит более беспорядочный характер, и процесса посветления у них подметить не удалось. Если допустить, что собранные самки в большинстве появились в день их сбора или накануне, так как сбор происходил обычно в определенных местах, где накануне все самки были выловлены, то это посветление становится совершенно реальным. Быть может, его можно связать с постепенно повышающимися температурными условиями, которые нарастают от 27.5 до 33.0°. Между классами V и VI значительно больше hiatus, чем между остальными; это особенно подчеркивается отсутствием самцов в двух предыдущих классах, делающих этот разрыв еще более реальным. Принимая во внимание также количественное нарастание экземпляров этого класса, образующего вторую вершину вариационной кривой, уместно будет обозначить ее через особое систематическое название — *ab. djumensis*, nov. (abdomine toto rufo, capite thoraceque partim rufis; capite pedibusque in mare pallidis).

ЛИТЕРАТУРА

- Коровин Е. П. 1934. Растительность Средней Азии и южного Казахстана. — Моравиц Ф. 1876. Путешествие в Туркестан члена-основателя Общества А. П. Федченко. II. Зоологические исследования. V, Пчелы (Mellifera). Изв. Общ. люб. ест., антроп., этногр., XXI, 3: 161—304. — Alfken J. D. 1935a. Die Bienen Nordwestdeutschlands als Blütenbesucher. Abh. Nat. Ver. Bremen, XXX, 3: 193—206. — Idem. 1935a. Beiträge zur Kenntnis der Bienenfauna von Kleinasien. Ent. Rundsch., 52: 110—111, 129—132, 148—152, 153—162. — Graenicher S. 1935. Bee fauna and vegetation of Wisconsin. Ann. Ent. Soc. Amer., XXVIII: 285—310. — Hedicke H. 1933. Beiträge zur Systematik der Gattung *Andrena* F. (Hym., Apid.). Mitt. Zool. Mus. Berlin, 19: 199—220. — Loew E. 1884. Beobachtungen über den Blütenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des Botanischen Gartens zu Berlin. II. Jahrbuch bot. Gart. u. bot. Mus. zu Berlin, III: 253—296. — Pearson I. E. W. 1933. Studies on the ecological relations of bees in the Chicago region. Ecolog. Monogr., III: 373—441. — Radoszkowsky O. 1872. Hyménoptères de l'Asie. Descriptions et énumération de quelques espèces reçues de Samarkand, Astrabad, Himalaya et Ning-Po en Chine. Horae Soc. Ent. Ross., VIII: 187—200. — Robertson C. 1899. Flowers and Insects. XIX. Bot. Gazette, XXVIII: 27—45. — Idem. 1922. Synopsis of *Panurgidae* (Hymenoptera). Psyche, XXXIX: 159—173. — Idem. 1925. Note on *Panurgidae* (Bees). Psyche, XXXII: 113. — Idem. 1926. Revised list of oligolectic bees. Ecology, 7: 378—380. — Sandhouse G. A. 1943. The type species of the genera and subgenera of bees. Proc. U. S. Nat. Mus., 92 № 3156: 519—519. — Stöckert E. 1930. *Andrena* in: Schmiedeknecht O. Die Hymenoptera Nord- u. Mitteleuropas. 2 Aufl.: 897—896.

Зоологический институт
Академии Наук СССР
Ленинград