

УДК 595.799: 591.53.063.1

Трофические связи социальной пчелы *Halictus quadricinctus* в экосистемах государственного природного заказника «Воронежский»

Чуканова Н. В.

Воронежский государственный университет
Воронеж, Россия
chukanova.nina@yandex.ru

Проведено исследование трофических связей и фуражировочного поведения пчелы *Halictus quadricinctus* (Fabricius, 1776) на территории природного заказника «Воронежский». Проведен анализ характера растительности вблизи места гнездования *H. quadricinctus*. Составлены схемы растительности, произрастающей в окрестностях агрегации гнезд в радиусе 500 м и выделены доминирующие растительные семейства. Проведен споро-пыльцевой анализ образцов пыльцы, собранной с опущения фуражирующих самок, а также содержимого ячеек. По результатам анализа выявлены наиболее предпочтительные для *H. quadricinctus* семейства растений. При этом пыльца растений, произрастающих в меньшем количестве и на более отдаленных от агрегации гнезд участках, может составлять до 90 % спектра, в то время как пыльцевые зерна доминирующих в радиусе 500 м от гнезд растений нередко встречаются единично. Самки *H. quadricinctus* предпочитают растения с обильной легкодоступной пыльцой из семейств Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae. Во время фуражировки они могут посещать даже единичные растения предпочитаемых видов. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу преимущественно одного палиноморфологического типа. В пробах с опущения вернувшихся в гнездо фуражиров 32–99 % пыльцы принадлежит к одному типу. Споро-пыльцевые спектры проб пыльцы, полученные из экскрементов личинок, как правило, бидоминантны, при этом общее число палиноморфологических типов в каждой ячейке колеблется от 4 до 12.

Ключевые слова: Halictidae, *Halictus quadricinctus*, трофические связи, фуражировочное поведение, пыльца.

ВВЕДЕНИЕ

Пчелы (Apoidea) – процветающая группа перепончатокрылых насекомых (Insecta, Hymenoptera), встречаются почти везде, где произрастают энтомофильные растения, и представляют важный компонент большинства наземных биогеоценозов. В мировой фауне насчитывается более 17 тыс. видов пчел из 7 семейств и 443 родов (Michener, 2007). На территории России – 1202 вида, относящихся к 6 семействам и 65 родам (Прощалыкин, Астафурова, 2017).

Пчелы являются основными опылителями энтомофильных покрытосеменных растений. Для питания имаго и личинок используются пыльца и нектар. При этом основным источником белка служит пыльца.

Семейство Halictidae (Latreille, 1802) – большая и всемирно распространенная группа пчел, включающая почти 3500 описанных видов. Семейство представлено видами, ведущими как одиночный, так и социальный образ жизни. Пчелы гнездятся в земле, строят собственные гнезда или занимают уже готовые полости. Большая часть представителей семейства являются широкими полилектами: самки собирают пыльцу с растений, принадлежащим к разным ботаническим семействам (Радченко, Песенко, 1994; Северова и др., 2009; Dikmen, 2011).

Для Воронежской области отмечено 43 вида пчел семейства Halictidae (Лопатин, Добрынин, 2005; Лопатин, 2008).

Halictus quadricinctus (Fabricius, 1776) – один из самых крупных представителей семейства, широко распространенный в умеренной зоне Палеарктики. Пчела гнездится в плотных, как правило, глинистых слоях почвы, преимущественно, выбирая обрывистые участки берегов рек (Eversmann, 1846; Благовещенская, 1956; Tomozei, 2002), крутые склоны

оврагов (Breitenbach, 1878; Лопатин, 2005), вертикальные стены карьеров (Scholz, 1912; Ситдииков, 1987), хорошо прогреваемые солнцем. Некоторые гнезда обнаружены и в нетипичных для этого вида биотопах – грунтовых дорогах с легкой почвой (Чуканова, Лопатин, 2011, 2013). Гнезда основаны более чем одной самкой и образуют плотные скопления – агрегации (Лопатин, 2010).

Большинство работ, посвященных изучению трофических связей *H. quadricinctus*, сделаны на основании регистрации видов растений, на цветках которых отловлены пчелы. Распределение пчел по цветущей растительности, безусловно, дает адекватное представление о трофических приоритетах пчел того или иного вида, но не отражает всей полноты трофических связей пчелы. В частности, не позволяет оценить характер взаимоотношений пчел с цветковой растительностью на индивидуальном уровне, смену приоритетов в течение одного дня или более продолжительных интервалов времени, а также не дает возможности отразить влияние состава и плотности цветущих растений (Иванов, Мензатова, 2016).

Исследований по изучению трофических связей *H. quadricinctus* с использованием споро-пыльцевого анализа, за исключением работы Е. Э. Северовой с соавторами (Северова и др., 2009), не проводилось.

Цель работы – выявить наиболее предпочитаемые *H. quadricinctus* виды растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на территории государственного природного заказника федерального значения «Воронежский» в 2009–2016 годах.

Наблюдения, анализ характера растительности и сбор пчел проведены на левом берегу реки Усмани в окрестностях биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» (Новоусманский р-н, 20–25 км к юго-востоку от Воронежа).

Агрегация гнезд *H. quadricinctus* с координатами N 51 48'33.9" E 039 22'19.1" была обнаружена в 1994 году на грунтовой дороге с сильно утрамбованной супесчаной почвой.

Препараты для споро-пыльцевого анализа изготавливались из экскрементов личинок и пыльцы, снятой с опущения пчел (Барыкина, Веселова и др., 2004.). Пыльцу собирали с самок, возвратившихся в гнездо после фуражировки. Пыльцу снимали непосредственно с тела пчел, а также использовали ватные тампоны, помещаемые у входа в гнездо. Для изготовления временных препаратов пыльцы использовалась следующая методика: экскременты личинок, извлеченные из ячеек, помещали в эппендорфы, заливают дистиллированной водой и выдерживают в течение 1–2 часов до их полного размягчения. После размягчения экскременты осторожно перемешивали стеклянной палочкой. Через 15–20 мин, убедившись в том, что пыльцевые зерна отделены друг от друга, жидкость сливали, а из осадка делали мазок на обезжиренном предметном стекле. Затем препарат сразу же заливали каплей разогретого глицерин-желатина, подкрашенного сафранином (Барыкина и др., 2004.), и накрывали покровным стеклом, придерживая его с одного конца препаровальной иглой.

Палинологический анализ основан на различиях морфологической структуры пыльцевых зёрен и спор разных видов растений. Важными характеристиками для анализа являются размеры и форма пыльцевых зёрен и спор, типы апертур и их количество, виды скульптуры и текстуры (Курманов, Ишбирдин, 2012). Форма, положение и число апертур определяют палиноморфологический тип и лежат в основе классификации пыльцевых зерен и спор (Erdtman, 1952).

Палиноморфологические типы определяли с помощью светового микроскопа Микромед-3 при 100-кратном увеличении. В каждом препарате подсчитывалось 100 пыльцевых зерен. Определение принадлежности пыльцы к тому или иному таксону проводили по Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной (Куприянова, Алешина, 1972, 1978). Большая часть пыльцевых образцов определялась до семейства. Для сравнения были изготовлены препараты из свежей пыльцы растений, произрастающих в окрестностях агрегации гнезд *H. quadricinctus* (исследовалась пыльца, извлеченная из пыльников).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Самки *H. quadricinctus* – полилекты и формируют хлебец из пыльцы растений разных семейств. Общее количество палиноморфологических типов в составе хлебца варьирует от 4 до 12 в каждой ячейке.

В радиусе 150 м от исследуемой агрегации гнезд было отмечено не менее 50 видов обильно цветущих энтомофильных растений из 18 семейств.

После окончания зимней диапаузы и возобновления внегнездовой активности – закладки новых гнезд (1–2 декада мая) у *H. quadricinctus* наступает следующая стадия жизненного цикла: строительство и провиантирование ячеек. Данная стадия занимает последнюю декаду мая, весь июнь и первые две декады июля. Пыльца переносится на опушении тела в основном на скопе, расположенной на бедрах и голених задних ног. Кормовые запасы для личинок представляют собой смесь пыльцы с нектаром пастообразной консистенции в виде хлебца, имеющего форму слегка уплощенного шара (рис. 1). Яйцо откладывается на хлебец сверху строго вдоль продольной оси. После откладки яйца ячейка закрывается почвенной пробкой.



Рис. 1. Яйцо *Halictus quadricinctus* на хлебце (масштабная линейка: одно деление – 1 мм)

Трофические связи *H. quadricinctus* изучали в июне – июле 2009–2016 годов. По результатам изучения характера растительности вблизи места гнездования составлены схемы расположения произрастающих в окрестностях агрегации (в радиусе 150 м) видов растений с указанием их принадлежности к тому или иному семейству (рис. 2, 6, 9, 11, 12, 13, 14, 15).

В 2009 году составление схемы растительности проводили по данным обследования изучаемой территории с 6 по 19 июня. В этот период в окрестностях агрегации отмечены цветущие энтомофильные растения 6 семейств: Rubiaceae, Umbelliferae, Brassicaceae, Boraginaceae, Campanulaceae, Scrophulariaceae (рис. 2). Черная полоса на рисунке – грунтовая дорога, красная – участок на дороге, где располагается агрегация гнезд *H. quadricinctus*. Растения первых трех семейств занимали доминирующее положение на исследуемом участке.

Параллельно с этим было собрано и проанализировано 19 образцов пыльцы, собранной с фуражирующих самок, возвратившихся в гнездо. Анализ состава пыльцы показал, что 95 % полученных спектров монодоминантны – доминировал один палиноморфологический тип. По процентному соотношению числа пыльцевых зерен доминировали семейства Brassicaceae, Asteraceae (Cichoriodeae) и Convolvulaceae (32, 25 и 19 % соответственно) (рис. 3).

Споро-пыльцевой анализ содержимого ячеек гнезда № 2009-1 (раскопки произведены 18.07.09; всего 7 ячеек, проанализировано 7) выявил пыльцу 6 видов растений из 8 семейств, которые не были отмечены в радиусе 150 м от гнезд *H. quadricinctus* (рис. 4). В одном из

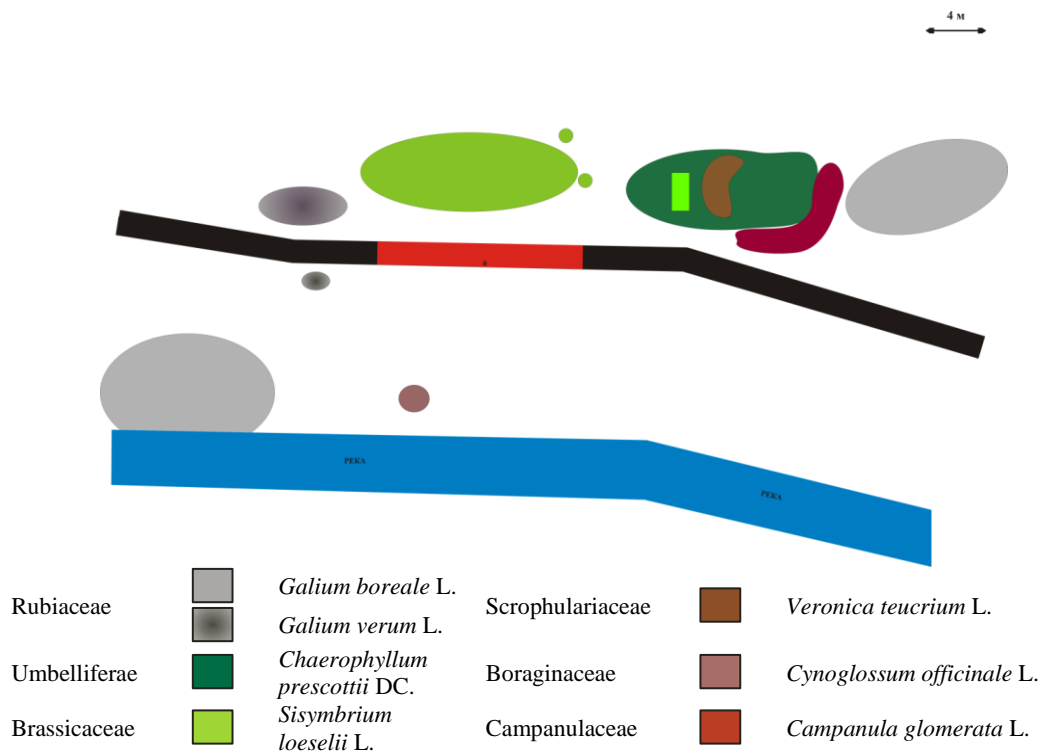


Рис. 2. Схема цветущей растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2009 года

На этом и следующих рисунках черная полоса – грунтовая дорога, красная область – участок на дороге, где располагается агрегация гнезд *H. quadricinctus*.

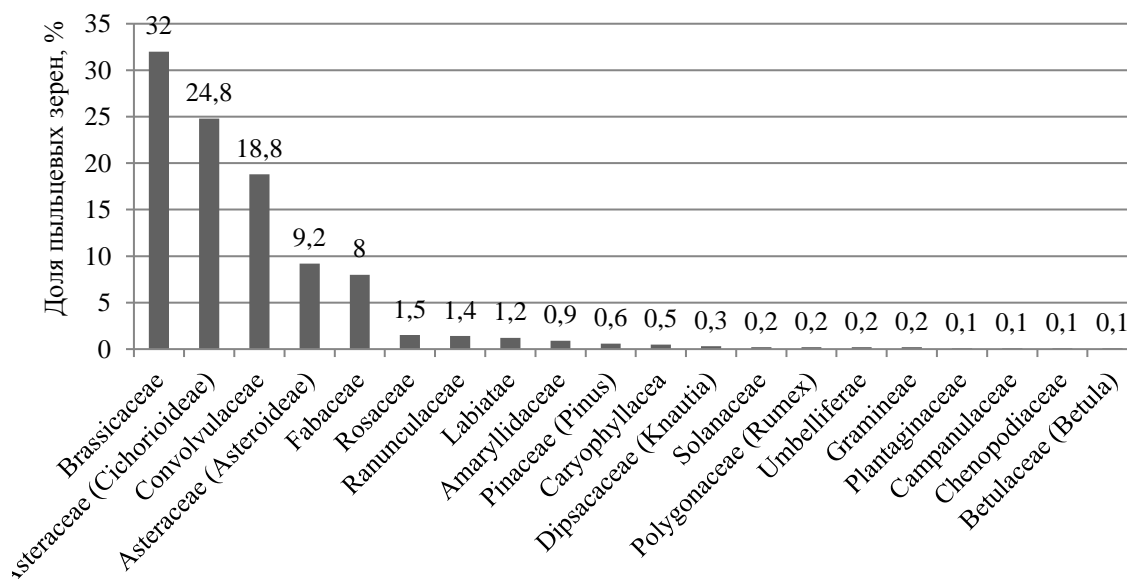


Рис. 3. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* в период 6–19 июня 2009 года

образцов была обнаружена пыльца *Tilia* sp., ближайшие растения этого рода встречаются на расстоянии 1 км. Липа – хороший медонос, цветет не более 2,5 недель, иногда в течение 5 дней, и выделяет нектар и пыльцу в огромном количестве, что делает её весьма привлекательной для насекомых.

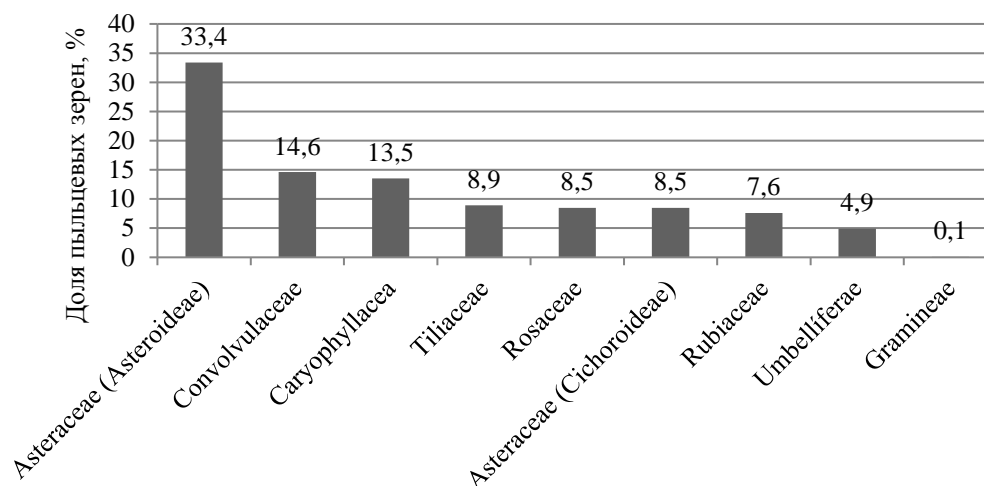


Рис. 4. Доля пыльцевых зерен растений различных семейств в ячейках гнезда *Halictus quadricinctus* № 2009-1

Растения семейства Asteraceae характеризует обильная и легкодоступная пыльца. Это объясняет значительное преобладание в анализируемых спектрах видов из подсемейства Asteroideae, на долю которых приходится 33 %.

Анализ состава спектров ячеек можно использовать для определения времени и последовательности формирования ячеек гнезд (рис. 5). Ячейки, в спектрах которых преобладала пыльца семейства Asteraceae (Cichoroideae) и Caryophyllaceae были построены в первой половине июня, тогда как ячейки, в спектрах которых доминировала пыльца Asteraceae (Asteroideae), были построены во второй половине июня. В связи с коротким периодом цветения липы присутствие её пыльцы в спектрах ячеек может косвенно указывать на время их строительства и провиантирования. Так в гнезде № 2009-1 позже всех была построена ячейка № 1. В ней преобладали пыльцевые зерна *Tilia cordata* L., цветение которой происходит в самом конце июня. Ячейка № 7 была построена первой, так как только в ней преобладала пыльца Cichoroideae (предположительно *Crepis* sp. и *Hieracium* sp.). Строительство гнезда происходило во второй половине июня 2009 года, уже после массового цветения *Crepis* и *Hieracium*. Это предположение подтверждает и отсутствие в составе спектров гнезда пыльцы крестоцветных, доминировавших в спектрах с тела пчел в начале июня 2009 года. Разграничить сроки постройки ячеек № 5 и № 6, а также № 2, № 3, № 4 с высокой точностью по пыльцевому спектру невозможно. Можно лишь сказать, что ячейки № 5 и № 6 были построены раньше, а остальные ячейки несколько позже, так как в них найдена пыльца *Convolvulus*. Полученные данные хорошо согласуются с данными по стадиям развития пчел, найденных в этих ячейках (рис. 5).

Сбор данных для составления схемы растительности в 2010 году проводили с 18 по 25 июня. В радиусе 150 м от гнезд преобладали растения семейств Rubiaceae и Brassicaceae, в то время как виды из семейств Scrophulariaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Alliaceae, Convolvulaceae, Boraginaceae и Asteraceae встречались небольшими островками среди доминирующих семейств или единично (рис. 6).

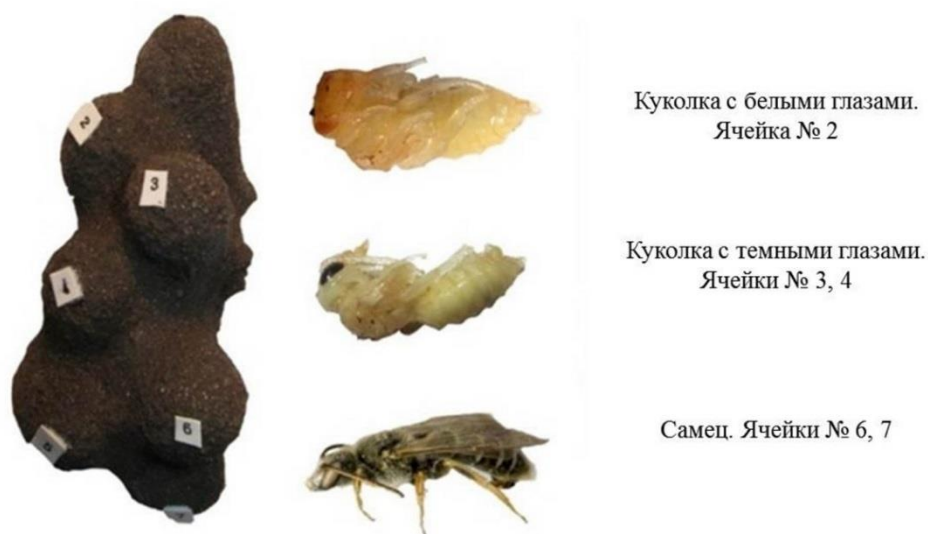


Рис. 5. Последовательность формирования ячеек в гнезде № 2009-1

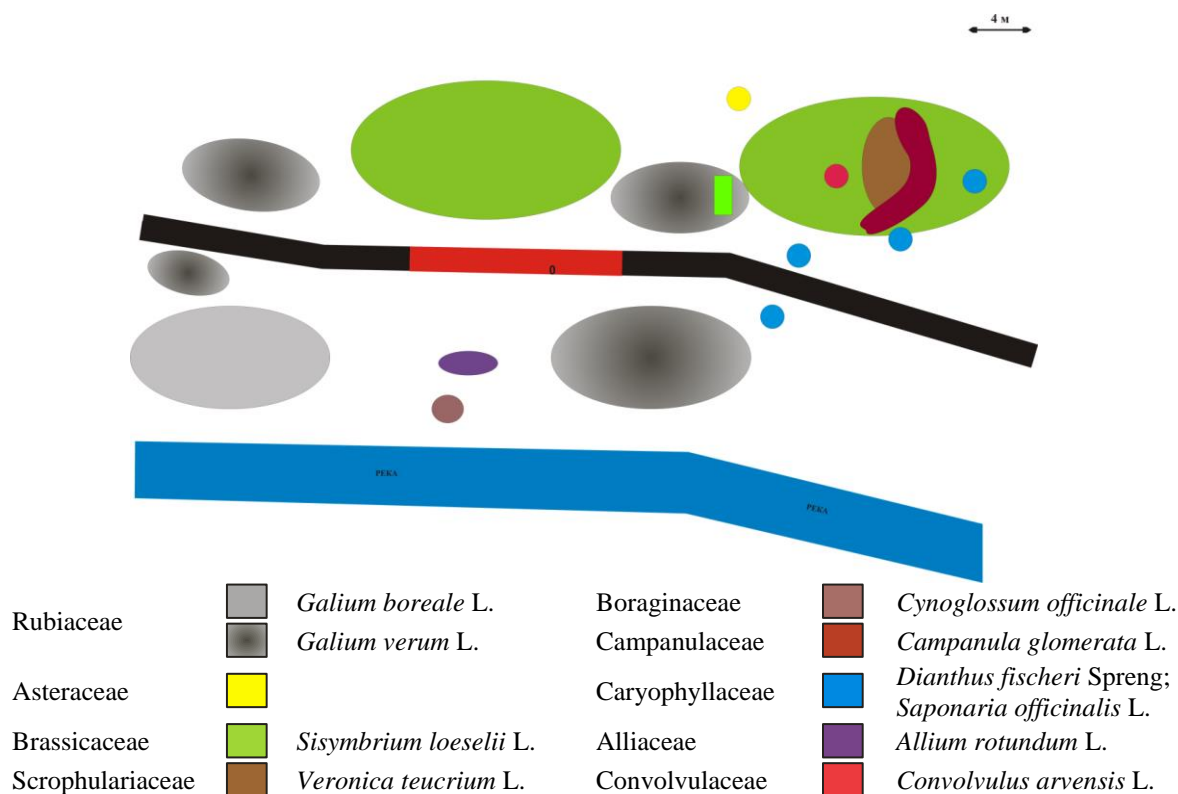


Рис. 6. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2010 года

Пыльца с фуражирующих самок собралась из разных гнезд *H. quadricinctus*. Всего проанализировано 8 образцов пыльцы, из которых 7 оказались монодоминантны. По процентному соотношению числа пыльцевых зерен доминирует семейство Asteraceae (Asteroideae) (48 %), представители которого произрастают на участке площадью не более 4 м². В пыльцевых спектрах от 3 до 23 % пыльцевых зерен принадлежало пыльце удаленных от агрегации растений из семейств Rosaceae, Umbelliferae, Tiliaceae (рис. 7).

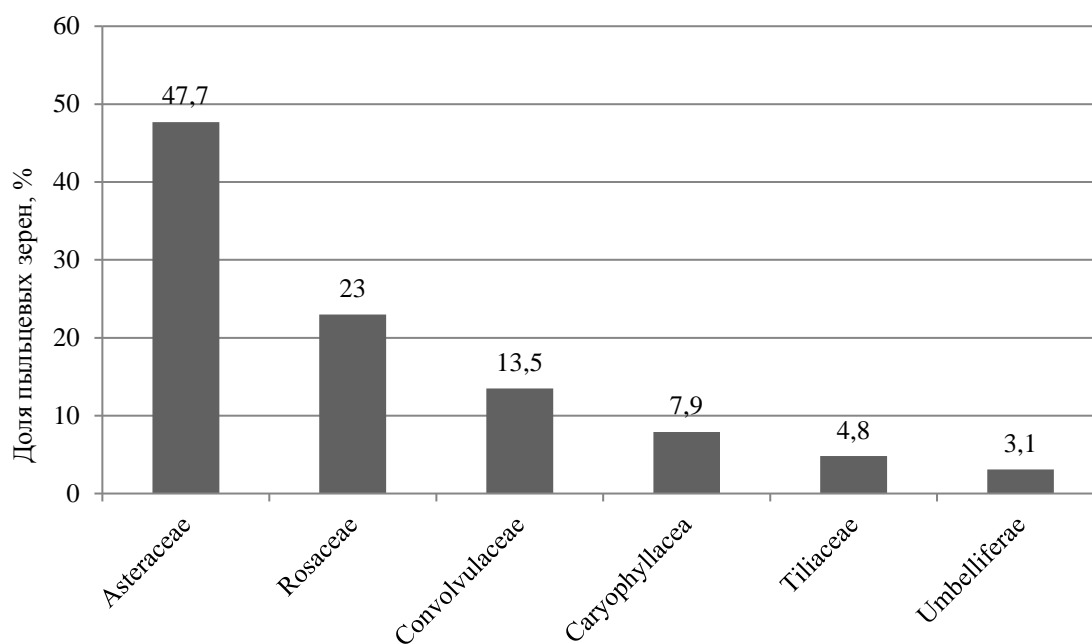


Рис. 7. Процентное соотношение числа пылевых зерен растений различных семейств в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* в период 18–25 июня 2010 года

Споро-пыльцевой анализ содержимого ячеек проведен на материале многолетнего гнезда № 2010-1 (раскопки произведены 19.07.10). В состав гнезда входили соты с неразрушенными ячейками, а также соты с отдельными фрагментами ячеек, вследствие чего препараты последних изготавливались в виде общей пробы сота. Все ячейки были пронумерованы. Общее число ячеек в гнезде не менее 100, обработано 22 ячейки и 5 проб из содержимого нескольких разрушенных ячеек одного сота. В 8 изученных ячейках сота № 6 35–87 % (в среднем 64 %) пылевых зерен принадлежали растениям сем. Caryophyllaceae. В соте № 5 исследовано 9 ячеек, в 4 из которых также доминировала пыльца растений семейства Caryophyllaceae: 57–75 % (в среднем 65 %), в 2 ячейках – почти в одинаковом количестве представлена пыльца растений семейств Asteraceae (Cichorideae) и Caryophyllaceae с незначительным преобладанием последнего, 4 ячейки имеют доминирующим палиноморфологическим типом пыльцу сем. Asteraceae (Asteroideae): 26–87 % (в среднем 61 %). Во всех пробах сота № 2 и группы ячеек № 4 71–93 %.

В спектрах образцов пыльцы, содержащейся в экскрементах, доминируют два палиноморфологических типа: Caryophyllaceae и Asteraceae (Asteroideae) – бидоминантный спектр (рис. 8).

В июле 2010 года в результате пожара пойма и лес вблизи участка гнездования *H. quadricinctus* сильно пострадали; изменился характер растительности.

В 2011 году видовое разнообразие растений в окрестностях агрегации резко уменьшилось, но выжившие растения, возможно из-за снижения конкуренции, увеличили численность. Так, *Allium rotundum* L., ранее отмечавшийся единично, занял обширную территорию в непосредственной близости от гнезд. Виды *Sisymbrium loeselii* L. и *Galium verum* L. практически не изменили своих границ, *Berteroa incana* L. стал произрастать небольшими группами по обочине дороги. Единично были отмечены *Chaerophyllum prescottii* DC., *Veronica teucrium* L., *Campanula glomerata* L., *Convolvulus arvensis* L., *Achillea millefolium* L., а *Cynoglossum officinale* L. не был обнаружен (рис. 9).

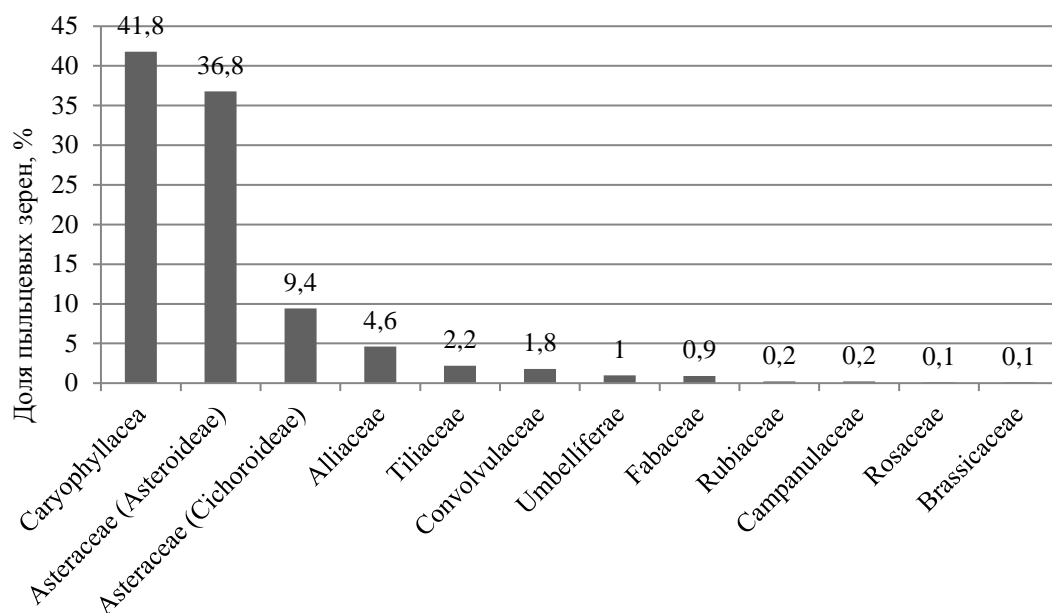


Рис. 8. Доля пыльцевых зерен растений различных семейств в ячейках гнезда № 2010-1 *Halictus quadricinctus*

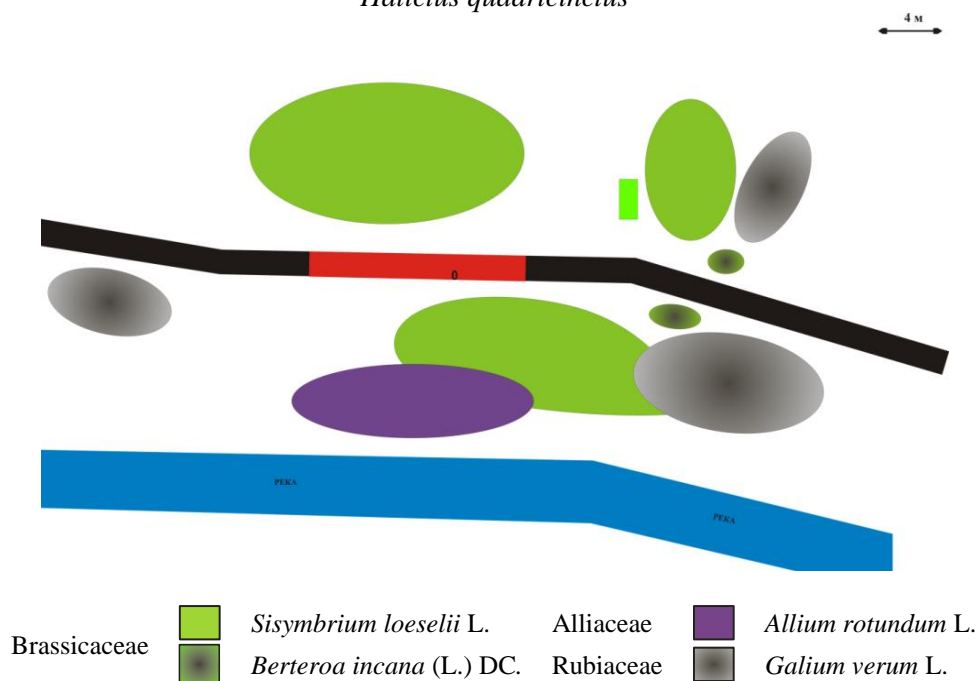


Рис. 9. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2011 года

Изменение состава растительности в непосредственной близости от гнезд нашло свое отражение в составе спорово-пыльцевых спектров, собранных с тела фуражирующих пчел из 4-х гнезд *H. quadricinctus*. В сборах этого года присутствовала пыльца Alliaceae в значительных количествах (до 50 %), которая в предшествующих образцах отмечалась лишь единично (рис. 10).

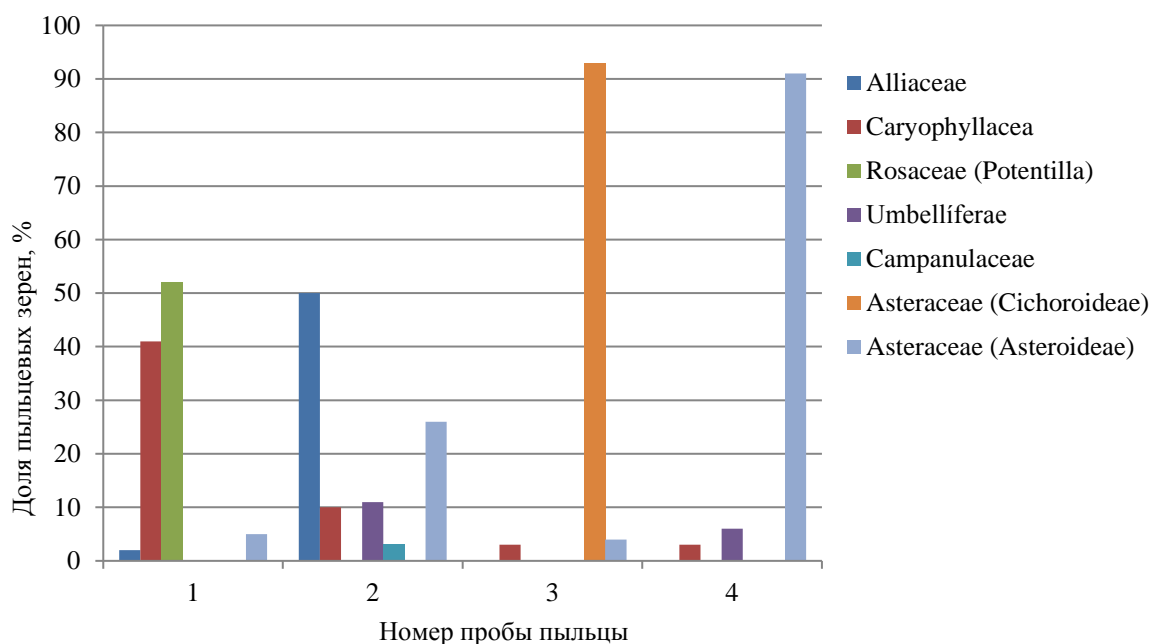


Рис. 10. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств в пробах пыльцы, собранных с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* период 15–19 июня 2011 года

После пожара 2010 года в исследуемой агрегации сохранилось не более 5 гнезд. Для сохранения популяции пчелы *H. quadricinctus* использование методик исследования, связанных с гибелью насекомых или разрушением гнезд, было приостановлено.

Схемы расположения цветущей растительности на территории вокруг агрегации гнезд представлены на рисунках 11, 12. Споро-пыльцевой анализ содержимого ячеек и сбор пыльцы с фуражиров проведены не были.

В 2012 и 2014 годах доминирующими на исследуемой территории были растения из семейств Brassicaceae и Scrophulariaceae. В июне вдоль грунтовой дороги были многочисленны растения из семейств Fabaceae (*Medicago falcate* L.) и Rosaceae (*Potentilla argentea* L.), а с июля начинали активно цвести виды астровых и гвоздичных (*Gypsophila paniculata* L.).

В 2016 году сбор материала для построения схем растительности проводили в июне – июле. В первой декаде июня в радиусе 150 м от гнезд преобладали растения из семейств Umbelliferae и Rubiaceae (48 и 39 % соответственно). До 9 % составляли виды семейств Rosaceae, Brassicaceae и Caryophyllaceae (рис. 13). К 24 июня (рис. 14) увеличилась численность цветущих растений из семейства капустных, появились цветущие растения из семейств Fabaceae, Convolvulaceae, единично встречались растения из семейств астровые и луковые. В июле доля цветущих растений из семейства Asteraceae возросла до 38 %. (рис. 15).

В период с 17 июня по 15 июля из 11 помеченных в 2016 году гнезд 5 были населены как минимум одной самкой. До 3 июля в 3 гнездах зарегистрированы фуражирующие самки, причем в гнезде № 2016-1 отмечено не менее 5 самок, 4 из которых активно фуражировали. В середине июля самки продолжали вылетать из гнезд, однако возвращались без пыльцы.

Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств, в пробах пыльцы, взятых с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* представлено на рисунке 16. Всего было исследовано 10 проб пыльцы.

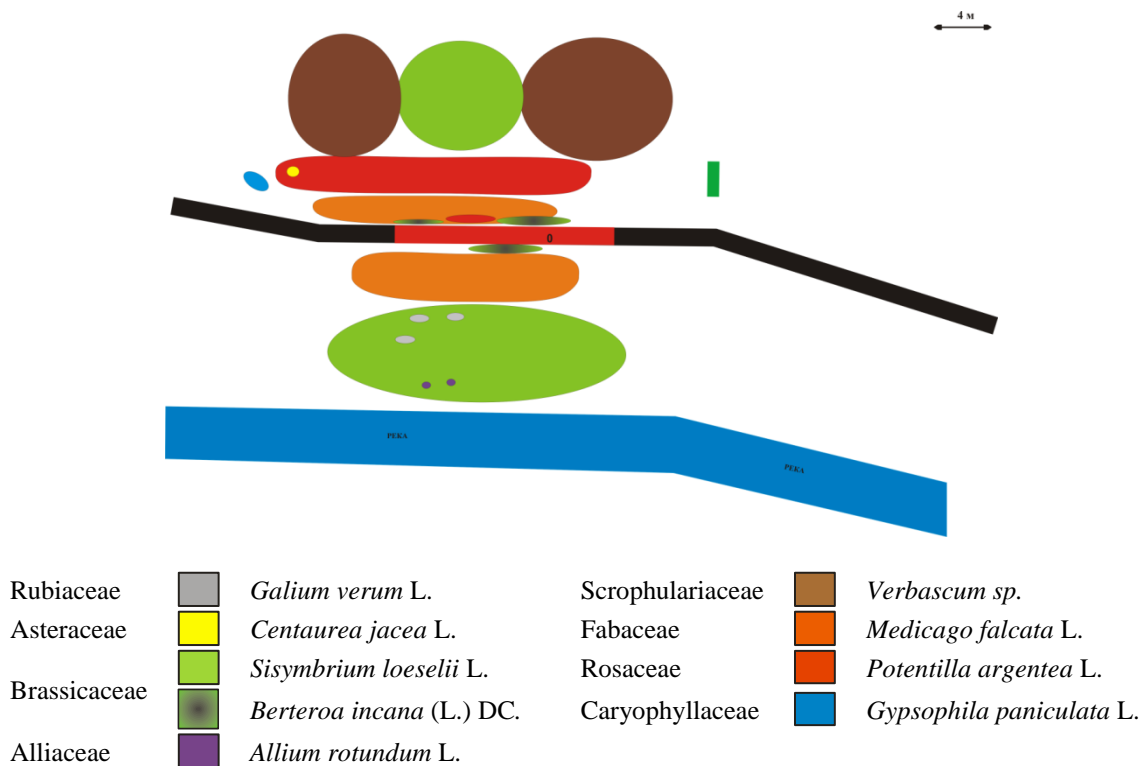


Рис. 11. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2012 года

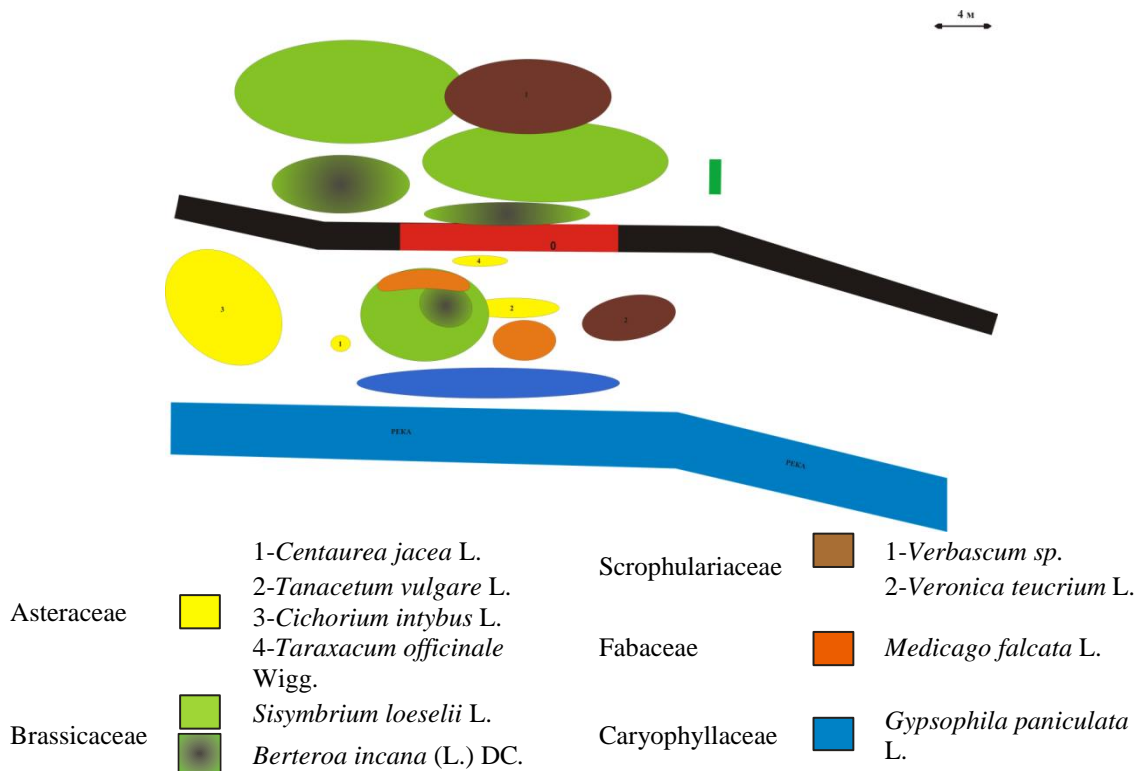


Рис. 12. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus*

в июле 2014 года

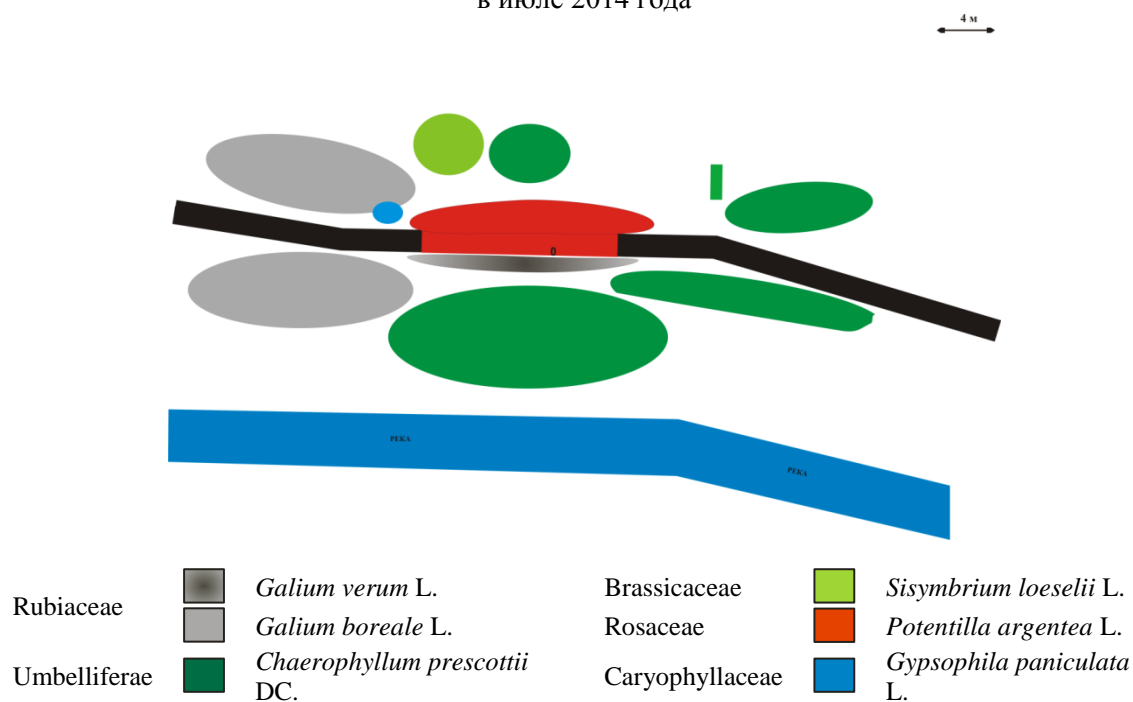


Рис. 13. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в первой декаде июня 2016 года

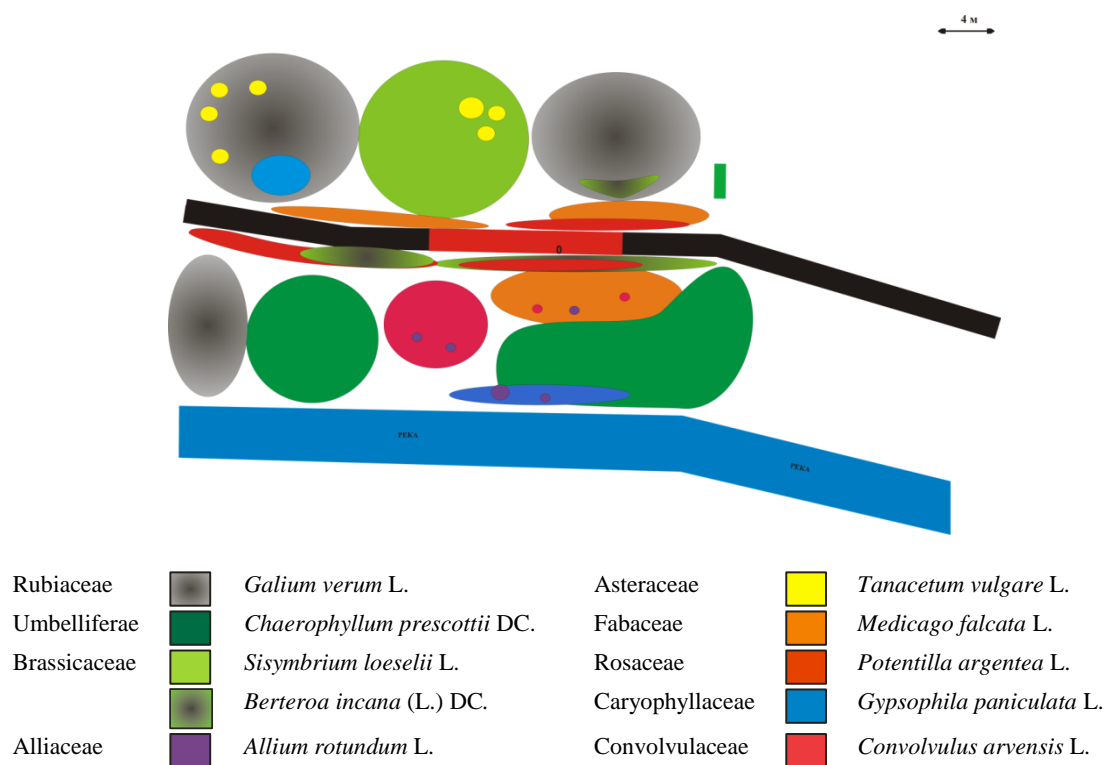


Рис. 14. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* во второй декаде июня 2016 года

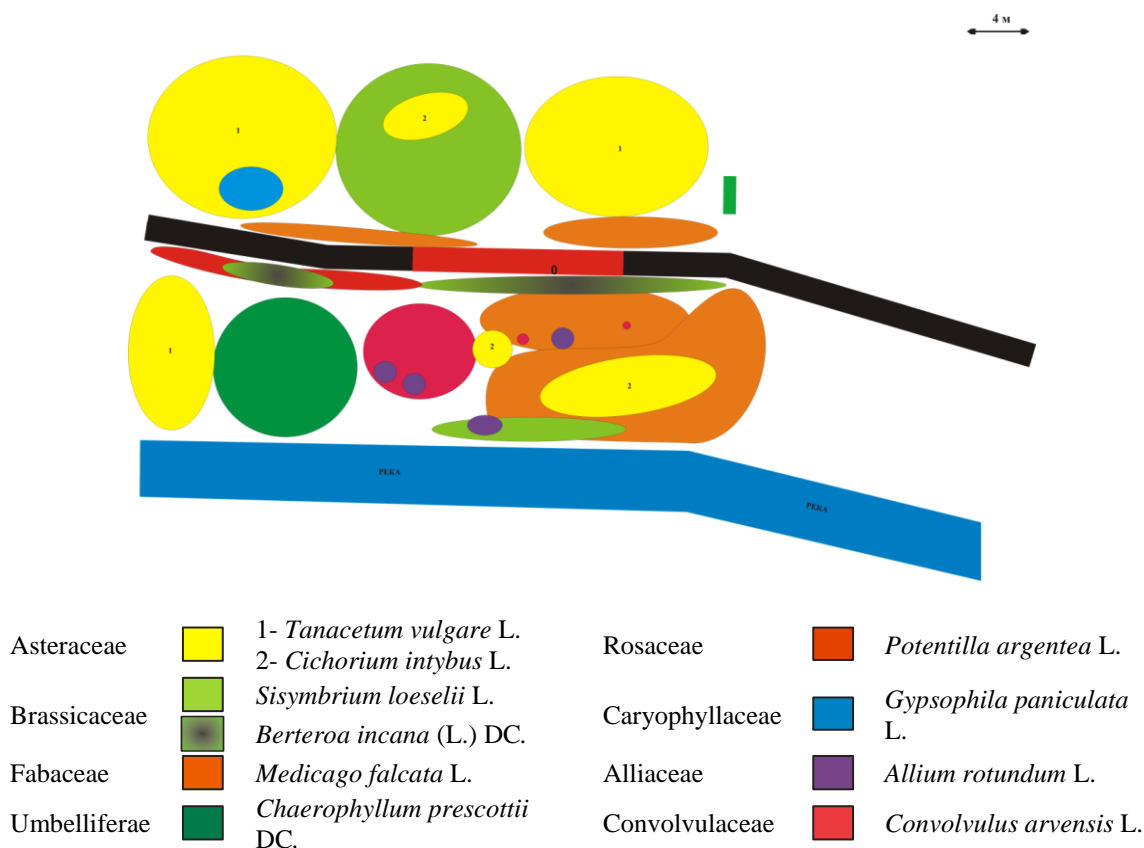


Рис. 15. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июле 2016 года

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большинство видов трибы Halictini являются полилектами (Радченко, Песенко, 1994; Северова, Лопатин и др., 2009; Dikmen, 2011). Так, например, в состав пыльцевых хлебцев широкого полилекта *Halictus hesperus* Smith может входить пыльца 14–22 различных видов растений из 27 семейств (Brooks, Roubik, 1983). Наиболее предпочтительными для многих представителей рода *Halictus* являются виды семейства Asteraceae (Алиев и др., 2005; Игнатенко, 2012).

Вид *H. quadricinctus* относится к полилектам, самки собирают пыльцу и нектар с растений многих семейств, предпочитая растения с обильной и легкодоступной пыльцой, в первую очередь растения из семейства Asteraceae. Цветки растений из семейств Convolvulaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae и Rosaceae охотно посещаются фуражирами *H. quadricinctus*. Данные, полученные в результате настоящего исследования, подтверждают и дополняют сведения, полученные Е. Э. Северовой с соавторами (Северова и др., 2009) о том, что самки *H. quadricinctus* предпочитают пыльцу растений из семейств Asteraceae и Caryophyllaceae, а также обладают высокой степенью цветкового постоянства (в течение одного фуражировочного полета фуражиры собирают не менее 50 % пыльцы одного палиноморфологического типа). Самки *H. quadricinctus* посещают даже немногочисленные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда, игнорируя близко растущие виды не предпочитаемых семейств. Пыльцевые зерна видов растений, доминирующих в радиусе 150 м вокруг исследуемой агрегации пчел, могут встречаться единично в общих спектрах пыльцы фуражиров. При этом пыльца растений отдельных семейств, произрастающих в меньшем количестве и на более отдаленных от гнезд участках, может составлять до 90 % в пыльцевом спектре фуражиров. Самки могут

преодолевать расстояние до 1 км в случае, если растение выделяет относительно хорошо доступные нектар и пыльцу в большом количестве.

Состав собираемой пыльцы может меняться ежедневно. Более того, доминирующие виды растений в пыльцевом спектре могут меняться при каждом фуражировочном вылете. По данным исследований спектры пыльцы, собранной с фуражирующих самок *H. quadricinctus* отличаются высоким уровнем цветочного постоянства: 50–99 % пыльцы принадлежит к одному морфологическому типу.

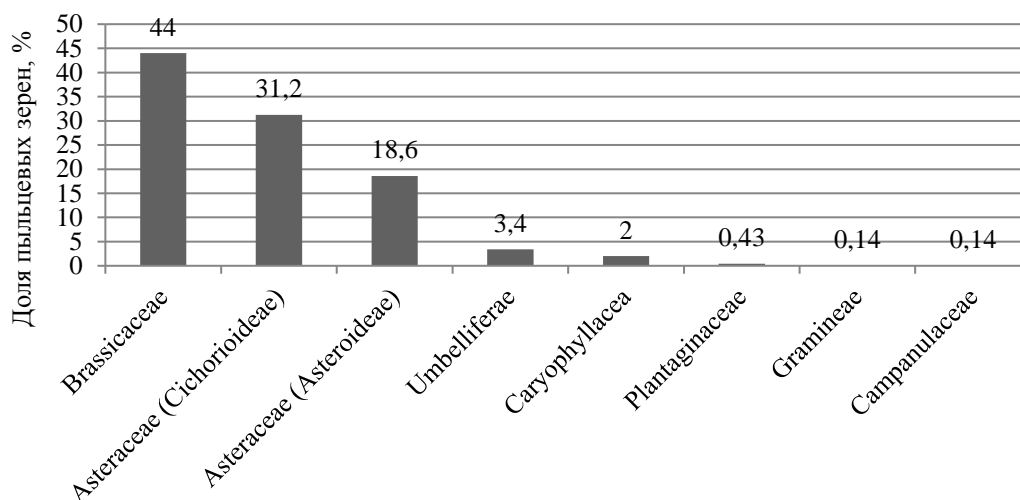


Рис. 16. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств, в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus*

Формирование пыльцевого хлеба в каждой ячейке происходит за несколько вылетов. Размеры пыльцевых зерен доминирующих пыльцевых типов часто значительно различаются. *Umbelliferae*, *Rubiaceae*, *Filipendula* – мелкие, не более 15 мкм в диаметре, *Tilia*, *Convolvulus*, *Caryophyllaceae* – крупные, 35–50 мкм в диаметре.

По количеству доминирующих палиноморфологических типов в исследуемых образцах выделены две группы:

1. Образцы пыльцы, собранные с тела фуражирующих пчел.

В таких образцах доминирует один палиноморфологический тип – монодоминантный спектр. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу одного палиноморфологического типа. 70 % пыльцевых спектров, собранных с тела фуражирующих пчел *H. quadricinctus* монодоминантны. Остальные 30 % составляют пробы, в которых в равной степени представлены 2–3 и более растительных семейства.

2. Образцы пыльцы, полученные из экскрементов.

В таких образцах, как правило, отмечается два доминанта – бидоминантный спектр. В этом случае ячейка может провиантироваться одной самкой, тогда бидоминантность объясняется разным временем цветения кормовых растений, или несколькими самками.

ВЫВОДЫ

1. Самки *Halictus quadricinctus* в ходе сбора провизии на цветках предпочитают растения с обильной легкодоступной пыльцой, в первую очередь из семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Convolvulaceae*.

2. Самки *H. quadricinctus* посещают даже единичные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда (до 1 км), игнорируя близко растущие виды других семейств.

3. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу преимущественно одного палиноморфологического типа. В спектрах проб пыльцы с опухания фуражирующих особей пчел, доминирует, как правило, один палиноморфологический тип пыльцы.

4. Споро-пыльцевые спектры проб пыльцы, полученные из экскрементов личинок, как правило, бидоминантны.

5. Общее количество палиноморфологических типов в каждой ячейке – от 4 до 12.

Благодарности. Автор признателен профессору В. Б. Голубу и к. б. н. А. В. Лопатину (Воронежский государственный университет), а также ведущему сотруднику биологического факультета МГУ к. б. н. Е. Э. Северовой за помощь в определении образцов пыльцы и ценные консультации.

Список литературы

- Алиев Х. А., Гусейнзаде Г. А., Алиев А. В. К познанию фауны пчелиных семейства Halictidae (Hymenoptera: Apoidea) Апшеронского полуострова // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005. – Т. 1, № 2. – С. 153–157.
- Барыкина Л. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: МГУ, 2004. – 312 с.
- Благовещенская Н. Н. Гнездование одиночных пчел *Halictus sexcinctus* F. и *Halictus quadricinctus* F. в Ульяновской области // Ученые записки Ульяновского государственного педагогического института. – Ульяновск, 1956. – Вып. 9. – С. 59–64.
- Иванов С. П., Мензатова Э. А. Методика изучения трофических связей диких пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) по результатам анализа состава пыльцы из ячеек гнёзд и скопы самок // Экосистемы. – 2016. – Вып. 5 (35). – С. 66–86.
- Игнатенко Е. В. Кормовые связи пчёл (Hymenoptera: Apiformes) с цветковыми растениями в Амурской области // Амурский зоологический журнал. – 2012. – Т. IV, № 1. – С. 69–75.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1978. – 184 с.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1972. – 438 с.
- Курманов Р. Г., Ишбирдин А. Р. Палинология: учебное пособие. – Уфа: РИЦ БашГУ, 2012. – 92 с.
- Лопатин А. В. К изучению фауны пчел Воронежской области: роды *Seladonia* и *Vestitohalictus* (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2008. – Вып. XXI. – С. 95–98.
- Лопатин А. В. Социальное поведение пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. 8-й Коллоквиум Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI), 13-17 сентября, 18-19 сентября 2010 г.: матер. – Санкт-Петербург, 2010. – С. 89.
- Лопатин А. В., Добрынин Н. Д. Надсемейство Apoidea. Кадастр беспозвоночных Воронежской области. – Воронеж: ВГУ, 2005. – С. 677–692.
- Процалыкин М. Ю., Астафурова Ю. В. История изучения пчел (Hymenoptera, Anthophila) России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – Владивосток: Дальнаука, 2017. – Вып. XXVIII. – С. 26–34.
- Радченко В. Г., Песенко Ю. А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – Санкт-Петербург: ЗИН, 1994. – 350 с.
- Северова Е. Э., Лопатин А. В., Лепешкин А. А., Лощагина Ю. А., Пеленичкин А. Н., Брискер С. А., Исаева М. А. Спектры пыльцы растений, собранной пчелой *Halictus quadricinctus* (Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae, Halictini) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2009. – Вып. XXII. – С. 90–93.
- Ситдииков А. А. Гнездование пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Энтомологическое обозрение. – 1987. – Т. 66, № 3. – С. 529–539.
- Чуканова Н. В., Лопатин А. В. Архитектура гнезд пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2013. – Вып. XXVII. – С. 120–127.
- Чуканова Н. В., Лопатин А. В. Многолетнее гнездо *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2011. – Вып. XXV. – С. 175–181.
- Breitenbach W. Über *Halictus quadricinctus* Fab. und *Sphcodes gibbus* L. Stettin. // Entomologische Zeitung. – 1878. – Bd. 39. – Hf. 1/6. – S. 241–243.
- Dikmen F. Notes on the *Halictus* Latreille (Hymenoptera: Halictidae) fauna of Turkey // Turkish Journal of Zoology. – 2011. – Vol. 35, N 4. – P. 537–550
- Erdtman G. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. – Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952. – 539 p.

Eversmann E. Die Brutstellen des *Hylaeus quadricinctus* F. // Bulletin de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou. – 1846. – Vol. 19, N 1. – P. 188–193.

Michener C. D. The bees of the World. – Baltimore–London: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 953 p.

R. W. Brooks, D. W. Roubik A halictinae bee with distinct castes: *Halictus hesperus* (Hymenoptera: Halictidae) and its bionomics in Central Panama // Sociobiology. – 1983. – Vol. 7, N 3. – P. 263–282.

Scholz J. R. Nestbau des *Halictus quadricinctus* F. // Zeitschrift für Entomologie Breslau. – 1912. – Bd. 5. – S. 18–19.

Tomozei B. Nest architecture and external morphological description of pupa of the sweat bee *Halictus quadricinctus* F. (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) // Analele Stiintifice ale Universitatii “Al. I. Cuza” Iasi, s. Biologie animala. – 2002. – T. XLVIII. – P. 277–284.

Chukanova N. V. Study of the trophic relationships of the social bee *Halictus quadricinctus* in the ecosystems of the state nature reserve “Voronezhsky” // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 125–139.

The research focuses on the study of trophic relationships and the foraging behavior of the bee *Halictus quadricinctus* (Fabricius, 1776). Vegetation analysis close to *H. quadricinctus* nesting sites on the territory of the nature reserve “Voronezhsky” was carried out. As a result of the survey, schemes of vegetation growing in the vicinity of aggregation (within a radius of 500 m) were compiled and the dominant plant families were identified. Spore-pollen analysis of pollen samples from forager’s pubescence and cell contents was made. According to the results of the analysis, the most preferred plant families for the *H. quadricinctus* were identified. The pollen of plants growing in smaller quantities and in more distant areas from the aggregation can be up to 90 % of the spectrum, while pollen grains of plants that dominant within a radius of 500 m from the nests are often found individually in the general pollen spectra of foragers. *H. quadricinctus* females prefer plants with abundant and easily accessible pollen from the families Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae. During foraging, they can even visit single plants of their preferred species. During one foraging flight, the female collects pollen mostly of one palynomorphological type. In samples from pubescence of foragers returning to the nest, 32–99 % of pollen belongs to the same morphological type. Spore-pollen spectra of pollen samples obtained from the excrement of larvae are usually bidominant, with the total number of palynomorphological types in each cell ranging from 4 to 12.

Key words: Halictidae, *Halictus quadricinctus*, trophic relationships, foraging behavior, pollen.

Поступила в редакцию 26.07.19