

УДК 595.799:591.563

ОТКЛОНЕНИЯ В ПОРЯДКЕ РАЗМЕЩЕНИЯ ПОЛОВ И НАРУШЕНИЯ СООТВЕТСТВИЯ «МАССА – ПОЛ» В ГНЕЗДАХ ПЧЕЛ-МЕГАХИЛИД (HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE). СООБЩЕНИЕ I

Иванов С. П., Кобецкая М. А.

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, spi2006@list.ru

Изучены отклонения в порядке размещения пчел разных полов в ячейках гнезд и случаи несоответствия массы и пола особей на материале анализа состава 2 492 гнезд 9 видов пчел-мегахилид. Отклонения и нарушения отмечены у всех изученных видов. Отклонения и нарушения встречаются с разной частотой в зависимости от условий гнездования и индивидуальной массы самок.

Ключевые слова: пчелы-мегахилиды, состав гнезд, размещение полов, соотношение полов, отклонения и нарушения.

ВВЕДЕНИЕ

Соотношение полов и порядок их размещения в гнездах являются двумя наиболее важными биологическими характеристиками пчел. Особый интерес представляет выявление этих характеристик у пчел-мегахилид, заселяющих готовые полости и проявляющих большое разнообразие в строении, размещении и составе гнезд. Особую актуальность изучению вопросов связанных с соотношением полов у пчел-мегахилид, выявлению факторов, его определяющих, и возможностей его регуляции придает то обстоятельство, что в странах с высокой аграрной культурой целый ряд видов этих пчел успешно разводится и используется для опыления различных плодовых растений [1–4], подсолнечника [5], люцерны [9] и некоторых других культур.

Впервые на особенности размещения полов в гнездах пчел-мегахилид обратил внимание Ж. А. Фабр [10], изучая гнездовую биологию некоторых видов, самки которых охотно заселяли предложенные им стебли тростника или сухие стебли растений с мягкой сердцевинкой. В настоящее время известно [11–14], что гнезда большинства видов пчел-мегахилид представляют собой совокупность ячеек, которые расположены в канале гнездовой полости линейно – одна за одной, плотно прилегая друг к другу. Ячейки одного гнезда, образующие непрерывный ряд, как правило, содержат особей разных полов, каждый из которых занимает в этом ряду определенное место.

У пчел трибы Anthidiini в первых ячейках гнезда располагаются мужские особи, развивающиеся из неоплодотворенных яиц, а в последующих – женские, развивающиеся из оплодотворенных яиц. При этом самцы имеют большую массу, а самки – меньшую. В трибах Megachilini и Osmiini самки так же в первые ячейки гнезд заготавливают больше провизии, но откладывают в них оплодотворенные яйца, из которых развиваются мужские особи, а в последние – меньше, и

откладывают в них неоплодотворенные яйца, из которых развиваются самки. То есть порядок расположения полов в линейных гнездах у этих пчел прямо противоположный, как и поведение самок при откладке яйца, собственно и определяющее его пол, хотя в его основе лежит один и тот же механизм аренотокичного партногенеза. В обоих этих случаях, пол яйца определяется самой самкой в определенный момент откладки яйца. Откладывая яйцо, самка может оплодотворить его, и тогда из него разовьется самка, или не оплодотворить, и тогда из него разовьется самец. Таким образом самки пчел имеют уникальную возможность регулировать не только массу особей потомства, заготавливая в отдельные ячейки гнезда разное количество провизии, но и пол каждой особи.

Специальные исследования показали, что оплодотворение яйца может определяться положением ячейки в гнездовом ходе и степенью наполненности ячейки провизией [6; 7; 8; 15; 16], а общее соотношение полов находится под контролем определенных факторов эндогенного или экзогенного характера [7; 2; 4; 17]. Определенный порядок в расположении полов в гнездах и соответствие массы и пола особей потомства в ячейках гнезд пчел-мегахилид не носит абсолютный характер и может нарушаться. Такие отклонения не часто привлекают внимание исследователей, хотя, безусловно, известны каждому из них. Возможно, это связано с тем, что эти отклонения обычно оцениваются как ошибки самок [18], то есть случайности, не заслуживающие всестороннего анализа.

В то же время наши предварительные исследования показали, что отмеченные отклонения и нарушения в гнездах пчел-мегахилид, во-первых, не так редки и свойственны большинству исследованных видов и, во-вторых, проявляют признаки определенных закономерностей.

Цель нашей работы – исследовать отклонения в порядке размещения особей молодого поколения в гнездах пчел-мегахилид и несоответствия их массы и пола в отдельных ячейках гнезд разных видов, систематизировать эти отклонения и выявить факторы, влияющие на встречаемость этих отклонений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на материале анализа состава 2 492 гнезд пчел 9 видов: *Megachile apicalis* Spinola, 1808; *Megachile versicolor* Smith, 1844; *Heriades crenulatus* Nylander, 1856; *Hoplitis manicata* Morice, 1901; *Osmia caerulescens* (Linnaeus, 1758); *Osmia dimidiata* Morawitz, 1870; *Osmia signata* Erichson, 1835; *Osmia cornuta* (Latreille, 1805); *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) [= *rufa* (Linnaeus, 1758)]. Гнезда были получены, благодаря привлечению самок пчел этих видов в гнезда-ловушки, установленные в Крыму в местах их естественного гнездования. Кроме того, использовались гнезда, полученные в результате искусственного разведения некоторых видов пчел (*H. crenulatus*, *H. manicata*, *O. cornuta*, *O. bicornis*) в ульях Фабра. В качестве гнездовых каналов в гнездах-ловушках и ульях были использованы естественные полости в стеблях тростника (*Phragmites australis*).

Для выявления влияния условий гнездования на отклонения в порядке размещения особей молодого поколения и несоответствия их массы и пола ульи Фабра выставались в разных пунктах, отличающихся обилием кормовой базы. В

качестве количественной характеристики обилия кормовой базы использовался косвенный показатель – средняя масса коконов с самками, полученных из ульев и ловушек, выставленных в данном пункте. Оценка обилия кормовой базы в местах гнездования *O. dimidiata* проводилась с использованием бальной системы.

Для выявления влияния массы самок на отклонения в порядке размещения особей молодого поколения и несоответствия их массы и пола в отдельно установленные ульи Фабра подсаживались самки трех весовых категорий. Диапазон и предельные значения массы самок для каждой из категорий указаны в таблице 4.

Изучение состава гнезд проводилось в зимний период. Гнездовые трубки вскрывались путем скалывания верхней части стебля. Вскрытые гнезда зарисовывались в виде схемы, на которой отмечалось содержимое каждой ячейки. К этому моменту в ячейках гнезд можно было обнаружить: коконы с предкуколками (*M. apicalis*, *M. versicolor*, *H. crenulatus*, *H. manicata*) или коконы с имаго (все виды пчел-осмий). Содержимое ячеек взвешивалось на торсионных весах, результаты заносились на схемы строения гнезд. После этого коконы, извлеченные из ячеек, или ячейки целиком помещались в небольшие стеклянные пробирки. Пробирки снабжались этикетками и затыкались ватными пробками. Для видов первой группы принадлежность молодых пчел к тому или иному полу определялась после выхода имаго из коконов в весенне-летний период. Для пчел-осмий, зимующих на стадии имаго, половая принадлежность пчел молодого поколения в отдельных ячейках гнезд определялась непосредственно во время вскрытия гнезд.

Количество исследованных гнезд устанавливалось на основании подсчета всех вскрытых гнезд данного вида пчел. Доля гнезд с нарушениями соответствия «масса – пол» и порядка размещения полов в ячейках гнезда, рассчитывалась не от всего количества вскрытых (исследованных) гнезд, а только от числа гнезд с живыми пчелами в определенном количестве, поскольку в части гнезд, иногда вообще не обнаруживались ячейки с живыми особями, или их число было недостаточно для выявления некоторых отклонений. Доля ячеек с отклонениями и нарушениями рассчитывалась аналогично – от числа ячеек, содержащих живых самок и самцов молодого поколения. Таким образом, общее число исследованных гнезд составило 2 492, а число гнезд, подвергнутых оценке с целью получения необходимых данных, – 1 961.

Нарушения соответствия «масса – пол» и порядка размещения полов в гнездах и ячейках гнезд систематизированы и разделены на 2 типа и несколько вариантов их проявления. К отклонениям в порядке размещения полов в гнезде (первый тип нарушений) принимались случаи, когда в ряду ячеек с одним полом встречалась одна или две ячейки с особями другого пола. Несоответствие пола и массы особей (второй тип нарушений) регистрировалось в тех случаях, когда среди ячеек гнезда обнаруживалась ячейка с особью женского пола, но с массой, соответствующей массе самца, или, наоборот, – с особью мужского пола, которая имела массу, сопоставимую с массой самки. Критерии, по которым гнезда относили к тому или иному варианту этих двух типов отклонений приведены в следующем разделе при обсуждении данных таблицы 2.

Результаты исследований обрабатывались стандартными методами вариационной статистики. Доверительные интервалы средних значений и достоверность отличий средних рассчитывались с вероятностью 95 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Результаты оценки встречаемости нарушений соответствия «масса – пол» в ячейках и порядка размещения полов в гнездах 9 видов пчел-мегахилид представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Встречаемость нарушений соответствия «масса – пол» и отклонений в порядке размещения полов в гнездах и ячейках гнезд 9 видов пчел-мегахилид

Вид пчел	Общее количество исследованных гнезд (число гнезд, подвергнутых оценке)	Доля гнезд с нарушениями всех типов, %	Общее количество исследованных ячеек (число ячеек, подвергнутых оценке)	Доля ячеек с нарушениями всех типов, % (коэффициент несоответствия)
<i>Megachile apicalis</i>	171 (156)	11,6	1249 (839)	2,4 (4,8)
<i>Megachile versicolor</i>	22 (22)	27,3	127 (118)	7,6 (3,6)
<i>Hoplitis manicata</i>	149 (138)	23,2	739 (525)	9,9 (2,3)
<i>Heriades crenulatus</i>	152 (114)	3,6	1150 (686)	0,9 (4,0)
<i>Osmia caerulea</i>	188 (83)	12,2	1019 (881)	3,6 (3,4)
<i>Osmia dimidiata</i>	133 (76)	11,8	311 (254)	8,6 (1,4)
<i>Osmia signata</i>	34 (26)	7,8	236 (145)	1,4 (5,6)
<i>Osmia cornuta</i>	931 (774)	12,7	5380 (5040)	2,6 (4,9)
<i>Osmia bicornis</i>	712 (572)	28,3	5490 (3557)	5,5 (5,2)
Суммарно или в среднем	2492 (1961)	15,6±8,5	11666 (7509)	4,7±3,3

Общая доля гнезд с нарушениями у изученных видов в среднем составляет 15,6 % с колебаниями от 5,3 % до 28,3 %. Доля ячеек с нарушениями коррелирует с долей гнезд с нарушениями, но существенно ниже (в большинстве случаев в разы), поскольку ячеек всегда больше, чем гнезд. Однако степень этого несоответствия не одинакова у разных видов и колеблется от 1,4 (у *O. dimidiata*) до 5,6 (у *O. signata*). Различия в этом отношении по видам определяется средним числом ячеек в гнездах и связанным с этой величиной показателем – частотой встречаемости гнезд с несколькими нарушениями одновременно.

В таблице 2 представлена частота встречаемости гнезд с нарушениями соответствия «масса – пол» или с отклонениями от порядка размещения полов в гнездах по отдельным типам нарушений и вариантам их проявления. Отнесение выявленного отклонения или нарушения к тому или иному варианту не всегда легко осуществимо, поэтому ниже мы приводим некоторые пояснения к вариантам

ОТКЛОНЕНИЯ В ПОРЯДКЕ РАЗМЕЩЕНИЯ ПОЛОВ И НАРУШЕНИЯ СООТВЕТСТВИЯ
«МАССА – ПОЛ» В ГНЕЗДАХ ПЧЕЛ-МЕГАХИЛИД...

нарушений, приведенных в таблице 2, с разбором случаев, вызывающих сомнения в отношении их классификации.

Таблица 2

Доля гнезд с нарушениями соответствия «масса – пол» (№ 1 и № 2) или порядка размещения полов (№ 3) в гнездах 9 видов пчел-мегахилид

№	Вариант нарушения или отклонения	Доля гнезд с нарушениями, %								
		<i>Megachile apicalis</i>	<i>Megachile versicolor</i>	<i>Hoplitis manicata</i>	<i>Heriades crenulatus</i>	<i>Osmia caerulea</i>	<i>Osmia dimidiata</i>	<i>Osmia signata</i>	<i>Osmia cornuta</i>	<i>Osmia bicornis</i>
1	Легкая ♀ среди ♂♂	0,6	–	1,7	–	–	–	–	3,0	4,1
	Легкая ♀ среди ♀♀	2,6	–	2,9	–	0,5	–	–	–	0,5
	Легкая ♀ на переходе от ячеек с ♀♀, к ячейкам с ♂♂	0,6	–	8,0	–	0,5	–	–	0,8	1,4
Сумма		3,8	–	12,6	–	1,0	–	–	3,8	6,0
2	Тяжелый ♂ среди ♀♀ или на месте (вместо) ♀♀	0,6	13,8	1,7	–	–	5,3	3,9	1,0	2,1
	Тяжелый ♂ в первой ячейке гнезда	1,3	–	–	1,8	–	–	–	0,8	0,4
	Тяжелый ♂ среди ♂♂	1,3	4,5	1,7	–	0,5	1,3	3,9	0,8	–
	Тяжелый ♂ на переходе от ячеек с ♀♀, к ячейкам с ♂♂	1,3	4,5	6,5	–	1,1	1,3	–	0,8	0,8
Сумма		4,5	22,8	9,9	1,8	1,6	7,9	7,8	3,4	3,3
Сумма всех нарушений соответствия масса – пол		8,3	22,8	22,5	1,8	2,6	7,9	7,8	7,2	9,3
3	♀ среди ♂♂	–	–	–	1,8	4,8	1,3	–	2,5	7,0
	♂ среди ♀♀	2,6	4,5	0,7	–	4,8	2,6	–	1,8	5,9
	Отклонения в порядке размещения полов на переходе от ячеек с ♀♀ к ячейкам с ♂♂	0,6	–	–	1,8	1,1	–	–	1,2	6,1
Сумма всех отклонений		3,2	4,5	0,7	1,8	9,6	3,9	–	5,5	19,0
Сумма		11,5	27,3	23,2	3,6	12,2	11,8	7,8	12,7	28,3

Легкая самка среди самцов или на месте самцов. Формулировка «или на месте самцов» введена для обозначения редких случаев (отмечено только у *O. bicornis*), когда после ячеек с самками нормальной массы следует несколько

ячеек с легкими самками – легкие самки находятся на месте самцов, полностью их заменяя. Самцов в таких гнездах нет. К этому типу отнесены и случаи, когда две ячейки с самками подряд располагаются между ячеек с самцами.

Легкая самка среди ячеек с самками. Кроме очевидных вариантов к этому типу отнесены случаи расположения двух легких самок подряд среди ячеек с самками.

Легкая самка на переходе от ячеек с самками, к ячейкам с самцами. Это отклонение можно было бы в равной мере отнести и к случаю расположения легкой самки в конце ряда самок обычной массы, и к случаю расположение легкой самки в начале ряда самцов. То есть одновременно и как вариант расположения легкой самки в ряду самок, и как вариант расположения легкой самки в ряду ячеек с самцами. В каждом конкретном случае верным является только одно из этих двух определений, поскольку каждое из них отражает только одно из двух возможных состояний самки в момент откладки ею яйца в данную ячейку, спровоцировавших данную ошибку самки. Но поскольку обоснование той или иной формулировки затруднено или даже невозможно, этот вариант нарушения выделен в качестве самостоятельного. В некоторых случаях к этому варианту нарушения можно отнести и те случаи, когда не одна, а две ячейки с самками минимальной массы замыкали ряд ячеек с самками. Сюда же были отнесены случаи, когда в первой ячейке гнезда находилась легкая самка, а далее следовали ячейки с самцами. Сюда же отнесен и вариант, когда легкая самка находится в последней ячейке гнезда, замыкая собой ряд самок.

Тяжелый самец среди самок или на месте (вместо) самок. Кроме очевидных, сюда отнесены случаи расположения двух ячеек с тяжелыми самцами, за которыми следуют ячейки с обычными самцами (хотя их можно было бы отнести и к нарушению на переходе от ячеек с самками к ячейкам с самцами), а также, когда две ячейки с тяжелыми самцами располагаются среди ячеек с самками.

Тяжелый самец в первой ячейке гнезда. Выделен как отдельный вариант отклонения предыдущего типа «тяжелый самец среди самок». Вариант выделен отдельно, поскольку встречается заметно чаще, чем любой другой из вариантов этого типа (или даже их сумма). Если тяжелый самец находится в первой ячейке гнезда, а далее следуют ячейки не с самками, а с самцами, то этот вариант отклонения относили к другому типу – «тяжелый самец на переходе от ячеек с самками, к ячейкам с самцами».

Тяжелый самец на переходе от ячеек с самками, к ячейкам с самцами. Этот вариант выделен на основании тех же умозаключений, которые высказаны выше в отношении варианта «легкая самка на переходе от ячеек с самками, к ячейкам с самцами». Кроме очевидных случаев такого отклонения, к этому типу отнесены случаи, когда гнездо начинается одной ячейкой с тяжелым самцом, а затем продолжается обычными самцами, а также если на переходе от ячеек с самками к ячейкам с самцами находится две ячейки с тяжелыми самцами. Сюда отнесены и случаи, когда на переходе находятся две ячейки – одна с тяжелым самцом, а другая с легкой самкой или гнездо заканчивается тяжелым самцом в конце ряда ячеек с самками.

Ячейка с самкой среди ячеек с самцами. Так же, как и в случаях с нарушением соответствия массы и пола, две ячейки с самками среди ячеек с самцами мы относили к этому типу нарушения.

Ячейка с самцом среди ячеек с самками. Так же, как и в случаях с нарушением соответствия массы и пола, две ячейки с самцами среди ячеек с самками тоже относили к этому типу нарушения.

Нарушение порядка на переходе от ячеек с самками, к ячейкам с самцами. По причинам, изложенным выше, этот вариант признан как самостоятельный, хотя в каждом конкретном случае он мог бы быть отнесен к расположению ячейки с самкой в ряду ячеек с самцами или ячейки с самцом, находящейся в ряду ячеек с самками. По этим же причинам двухъячейковые гнезда с самцом в первой и с самкой во второй ячейке, а также трехъячейковые гнезда с самцом в первой, самкой во второй и самцом в третьей ячейке отнесены к этому типу.

Из данных таблицы видно, что величины процента гнезд с нарушениями сильно колеблются и весьма неравномерно распределены по отдельным видам пчел, типам и вариантам нарушений.

Среди гнезд *M. apicalis* гнезда с нарушениями распределены относительно равномерно по типам и вариантам, а сумма частот отклонений близка к средней по всем видам пчел.

У второго вида пчел-листорезов – *M. versicolor* доля гнезд с нарушениями значительно выше среднего значения и близка к максимальной. Вторая особенность – большая доля тяжелых самцов в разных частях гнезда и самцов обычной массы среди ячеек с самками.

Относительно большая доля нарушений отмечена и в гнездах *H. manicata*, в основном за счет первого типа отклонений (нарушение соответствия «масса – пол»). Это, видимо, можно объяснить отсутствием в гнездах этого вида четко выраженного перепада массы при переходе от ряда ячеек с самками к ячейкам с самцами [19]. Среди гнезд *H. manicata* с «отклонением массы самок на переходе» в 5-ти гнездах из 11-ти это нарушение было отмечено в последней ячейке гнезда и поэтому могло быть отнесено и к варианту отклонения «легкая самка среди ряда самок». К отклонению «тяжелый самец среди самок» отнесено гнездо с тяжелым самцом в первой ячейке гнезда, после которого следовали ячейки с нормальными самцами. Среди гнезд *H. manicata* в одном из гнезд все ячейки с самцами содержали тяжелых самцов. Кроме того, среди гнезд этого вида были обнаружены 4 гнезда, в которых все самки (по несколько, начиная с трех самок подряд) были малой массы. Данные по этим последним двум вариантам мы не сочли возможным включить в таблицу, поскольку мы оценили их как проявление патологии, а не как отклонения.

Наименьшая доля нарушений отмечена в гнездах *H. crenulatus*. Это довольно неожиданный результат, поскольку этот вид, на первый взгляд, ничем не отличается от других пчел по строению и составу гнезд. При более тщательном изучении его биологии гнездования удалось установить, что, во-первых, у этого вида отмечена четкая тенденция к соблюдению константы числа ячеек с самками по всем гнездам независимо от сроков закладки гнезд [20]. Кроме того, самки *H. crenulatus*, как показали наши наблюдения, особым образом осуществляют оценку количества провизии в ячейках гнезда непосредственно перед откладкой яйца. Для этого они

перегружают запасы провизии в ячейке. Возможно, что именно эти две особенности дают возможность самкам этого вида более четко определять место перехода в гнезде от ячеек с самками к ячейкам с самцами и более адекватно оценивать массу хлебца перед откладкой яйца.

У пчел-осмий трех видов: *O. caerulescens*, *O. dimidiata* и *O. cornuta* общая доля гнезд с нарушениями близка к наиболее часто встречающейся средней величине этого показателя у большинства видов. В меньшую сторону общая доля гнезд с нарушениями отклоняется в гнездах *O. signata* и сильно отклоняется в большую – в гнездах *O. bicornis*. Относительно равномерно по вариантам отклонений распределены гнезда у *O. cornuta*. У видов *O. signata* и *O. dimidiata* нарушения сконцентрированы преимущественно в типе «нарушение соответствия «масса – пол»» в основном (или преимущественно) в варианте «тяжелые самцы». В гнездах видов *O. caerulescens* и *O. bicornis* нарушения встречаются по всем вариантам, но преимущественно в типе «отклонения в порядке размещения полов». Особенно ярко эта тенденция выражена у *O. bicornis*. При этом у *O. bicornis* в 9 гнездах из 35 ячеек самец среди самок был расположен в первой ячейке. Для сравнения, у пчел *O. cornuta* только в одном гнезде из 16 были отмечены ячейки с самцами в таком положении. У *O. bicornis* в одном из гнезд с 4 нормальными самками в первых ячейках во всех 11-ти следующих ячейках были отмечены коконы с легкими самками. Данные по этому гнезду также не были включены в расчеты, поскольку этот случай, скорее всего, представляет собой патологию, а не отклонение.

Анализ полученных данных показал наличие отрицательной связи между частотой встречаемости нарушений и обилием кормовой базы для видов *O. cornuta* и *O. bicornis*. В таблице 3 представлены данные по частоте нарушений соответствия «масса – пол» в ячейках гнезд *O. cornuta* в одном из пунктов установки ульев Фабра со скудной кормовой базой. Из данных таблицы видно, что нарушения, как и в целом для этого вида (табл. 2), распределены относительно равномерно по вариантам нарушений, но в сумме превышают среднее значение по этому виду более чем в 2 раза. Можно отметить также сильное превышение по вариантам «тяжелый самец в первой ячейке гнезда» и «легкая самка (или тяжелый самец) на переходе от ячеек с самками, к ячейкам с самцами». Эти данные иллюстрируют на конкретном примере отмеченную выше зависимость между обилием кормовой базы и частотой нарушений соответствия «масса – пол», а также показывают, что кормовая база не только в целом влияет на частоту нарушений соответствия «масса – пол», но может оказывать влияние и на соотношение частот по отдельным вариантам нарушений.

В таблице 4 представлены результаты оценки доли гнезд с нарушениями соответствия «масса – пол» или порядка размещения полов в гнездах *O. bicornis*, построенных самками разных весовых категорий. Гнезда получены из двух пунктов, отличающихся обилием кормовой базы. В окружении ульев, установленных у села Заречное, кормовая база была более разнообразна и обильна, чем в окружении ульев, установленных у села Урожайное. Из данных таблицы следует, что суммарных отклонений почти в два раза выше в пункте со скудной кормовой базой. В этом пункте в целом доминируют отклонения типа «нарушение порядка размещения особей разных полов» особенно в варианте «самки среди самцов».

Таблица 3

Доля гнезд с нарушениями соответствия «масса – пол» в ячейках гнезд
Osmia cornuta в одном из пунктов установки ульев

Вариант нарушения	Доля гнезд с нарушениями, %	Примечания
Легкая ♀ среди ♂♂	3,1	–
Легкая ♀ среди ♀♀	1,7	В двух случаях ячейки были первыми в гнезде
Легкая ♀ на переходе от ячеек с ♀♀, к ячейкам с ♂♂	3,1	–
Сумма	7,9	
Тяжелый ♂ среди ♀♀ или на месте (вместо) ♀♀	1,7	–
Тяжелый ♂ в первой ячейке гнезда	4,0	В трех случаях самцы встречались в двух ячейках подряд
Тяжелый ♂ среди ♂♂	–	–
Тяжелый ♂ на переходе от ячеек с ♀♀, к ячейкам с ♂♂	2,7	–
Сумма	8,6	
Сумма всех нарушений соответствия «масса – пол»	16,3	

Таблица 4

Доля гнезд с нарушениями соответствия «масса – пол» или порядка размещения полов в гнездах пчелы *Osmia bicornis* и 2 пунктах установки ульев Фабра

Тип нарушения	Вариант нарушения	с. Заречное			с. Урожайное		
		Масса самок-матерей, мг			Масса самок-матерей, мг		
		60–80	85–105	110–120	60–80	85–105	110–120
Нарушение соответствия «масса – пол»	тяжелый ♂	1,5	–	1,9	–	–	–
	легкая ♀	3,1	–	3,9	–	3,2	13,7
Сумма		4,6	–	5,8	–	3,2	13,7
Отклонение в порядке размещения полов	♂ среди ♀♀	0,7	0,7	–	0,8	2,0	3,1
	♀ среди ♂♂	3,7	6,5	7,7	17,9	2,5	6,7
Сумма		4,4	7,2	7,7	18,7	4,5	9,8
Сумма всех отклонений		9,0	7,2	13,5	18,7	7,7	23,5
		29,7			49,9		

Примечание: нарушения, встречаемость которых оказалась менее 0,5% в таблицу не включены.

В типе «нарушения соответствия «масса – пол»» доминируют нарушения в варианте «легкие самки». В пункте с обильной кормовой базой нарушения также с большей

частотой встречаются в типе «отклонения в порядке размещения особей разных полов», но распределены здесь более равномерно.

Данные этого эксперимента в отношении отличий в частоте встречаемости гнезд с нарушениями у самок разной массы показали, что в условиях хорошей кормовой базы нарушения относительно равномерно распределены по гнездам самок разных весовых категорий. В условиях скудной кормовой базы максимальные проценты гнезд с нарушениями отмечены в гнездах самок с минимальной и максимальной массой. При этом в гнездах самок минимальной массы все отклонения относились к типу «нарушение порядка размещения полов» (вариант «самка среди самцов»).

Более детальный анализ выявленных отклонений в порядке размещения полов в гнездах пчел-мегахилид и нарушений соответствия «масса – пол», а также их классификация будут представлены в следующем сообщении.

ВЫВОДЫ

1. Выделены два типа и 10 вариантов отклонений в порядке размещения полов в гнездах и нарушений в соответствии «масса – пол» в ячейках гнезд пчел-мегахилид. Отклонения и нарушения встречаются у всех 9-ти изученных видов.

2. Частота встречаемости разных типов отклонений и нарушений и их отдельных вариантов отличается у разных видов и у одних и тех же видов в разных пунктах установки гнезд-ловушек и ульев Фабра.

3. Отличия в частоте отклонений и нарушений у разных видов и в разных условиях у одного вида предположительно связываются с особенностями строения гнезд и различиями в некоторых конкретных условиях обитания самок. Для двух видов пчел-осмий (*Osmia cornuta* и *Osmia bicornis*) выявлена отрицательная связь между обилием кормовой базы и частотой нарушений соответствия «масса – пол».

4. Для вида *Osmia bicornis* выявлены отличия в частоте отклонений в порядке размещения полов и нарушений соответствия «масса – пол» у самок трех весовых категорий – самки легкого, среднего и тяжелого веса. При этом установлено, что общая доля и распределение частот по отдельным вариантам отклонений и нарушений в гнездах самок разной массы меняется в зависимости от обилия кормовой базы.

Список литературы

1. Hirashima Y. On the distribution of sexes in the nests of *Osmia excavata* Alfken (Hymenoptera, Megachilidae) // Science bull. Faculty of Agricult. Kyuschu Univ. – 1959. – Vol. 17, N 1. – P. 45–54.
2. Torchio P. F., Tepedino V. J. Sex ratio, bodysize and seasonality in solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson. (Hymenoptera: Megachilidae) // Evolution. – 1980. – Vol. 34, N 5. – P. 993–1003.
3. Sugiura N., Maeta Y. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary mason bee, *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) (Hymenoptera: Megachilidae) // Japan. J. Entomol. – 1989. – Vol. 57, N 4. – P. 861–875.
4. Tepedino V. J., Torchio P. F. Influence of nest hole selection on sex ratio and progeny size in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. – 1989. – Vol. 82, N 3. – P. 355–360.

5. Tepedino V. J., Frohlich D. R. Mortality factors, pollen utilization, and sex ratio in *Magachile pugnata* Say (Hymenoptera: Megachilidae), a candidate for commercial sunflower pollination // J. New York Entomol. Soc. – 1982. – Vol. 90, N 4. – P 269–274.
6. Gerber H. S., Klostermeyer E. C. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition // Science. – 1970. – Vol. 167. – P. 82–84.
7. Rothschild M. Factors influencing size and sex ratio in *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas Entomol. Soc. – 1979. – Vol. 52, N 2. – P. 392–401.
8. Sihag R. C. Life cycle pattern, seasonal mortality, problem of parasitization and sex ratio pattern in alfalfa pollinating megachilid bees // Z. Angew. Entomol. – Vol. 96, 4. – 1983. – P. 368–379.
9. Pitts-Singer T. L., James R. R. Emergence success and sex ratio of commercial alfalfa leafcutting bees from the United States and Canada // J. Economic Entomol. – 2005. – Vol. 98, N 6. – P. 1785–1790.
10. Fabre J. H. Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les mœurs des insectes. – Paris: Delagrave, 1891. – T. 3. – 327 p.
11. Friese H. Die europäische Bienen (Apidae). – Berlin-Leipzig, 1923. – 456 p.
12. Malyshev S. I. The nesting habits of solitary bees. A comparative study // Eos. – (1935) 1936. – T. 11, cuad. 3. – P. 201–309.
13. Радченко В. Г., Песенко Ю. А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – СПб., 1994. – 350 с.
14. Michener C. D. The Bees of the World. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 953 p.
15. Gerber H. S., Klostermeyer E. C. Factors affecting the sex ratio and nesting behavior of the alfalfa leafcutter bee. – Washington Agricult. Experiment Station, 1972. – 11 p. (Technic. Bull.; N 73).
16. Klostermeyer E. G., Mech S. E., Rasmussen W. B. Sex and weight of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) progeny associated with provision weights // J. Kansas Entomol. Soc. – 1973. – Vol. 46, N 4. – P. 536–548.
17. Иванов С. П. Гнездование пчелы *Osmia rufa* L. (Hymenoptera, Megachilidae) в Крыму: строение и состав гнезд // Энтомолог. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 2. – С. 351–364.
18. Raw A., O'Toole C. Errors in the sex of eggs laid by the solitary bee *Osmia bicornis* (Megachilidae) // Behaviour. – 1979. – Vol. 70, N 1/2. – P. 168–171.
19. Иванов С. П. Закономерности строения гнезд пчел-листорезов (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) // Изв. Харьковского энтомолог. об-ва. – 2004 (2005). – Т. 12, вып. 1–2. – С. 189–194.
20. Иванов С. П., Кобецкая М. А. Состав гнезд и соотношение полов в потомстве диких пчел *Heriades crenulatus* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 4. – С. 84–99.

Иванов С. П., Кобецкая М. А. Відхилення від порядку розміщення статей та порушення відповідності «маса – стать» у гніздах бджіл-мегахілід (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). Повідомлення I // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2011. Вип. 5. С. 105–115.

Вивчено відхилення від порядку розміщення бджіл різних статей в комірках гнізд та випадки порушення відповідності «маса – стать» у гніздах бджіл-мегахілід на матеріалі аналізу складу 2 492 гнізд 9 видів бджіл-мегахілід. Відхилення та порушення відмічено в усіх видів, що було вивчено. Відхилення та порушення зустрічаються з різною частотою в залежності від умов гніздування і індивідуальної маси самок.

Ключові слова: бджоли-мегахіліди, склад гнізд, розміщення статей, співвідношення статей, відхилення та порушення.

Ivanov S. P., Kobetskaya M. A. Deviations in the order of sex displacement and violations of the «mass – gender» concordance in the nests of megachilid-bees (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). Report I // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2011. Iss. 5. P. 105–115.

Deviations in the displacement order of the bees of the different sex in the nest cells and cases of «mass – sex» discordance have been studied on the basis of the analysis of the composition of 2 492 nests of 9 megachilid-bees species. The deviations and discordances have been revealed in all species under study. The deviations and discordances occur with varying frequency depending on nesting conditions and individual masses of the females.

Key words: megachilid-bees, nest composition, sex displacement, sex ratio, deviations and discordances.

Поступила в редакцію 10.10.2011 г.