

УДК 595.799+591.536

СОСТАВ ГНЕЗД И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПОТОМСТВЕ ДИКИХ ПЧЕЛ *Hoplitis manicata* (HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE) В КРЫМУ

Иванов С. П.¹, Кобецкая М. А.¹, Фатерыга А. В.^{1,2}

¹Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, spi2006@list.ru

²Национальный природный парк «Чаривна Гавань», Черноморское, fater_84@list.ru

Изучен состав гнезд *Hoplitis manicata*, полученных из мест естественного гнездования в брошенных ячейках гнезд осы *Sceliphron destillatorium*, из гнезд-ловушек и в результате искусственного разведения пчел этого вида в ульях Фабра. Гнезда *H. manicata* могут содержать от 1 до 12 ячеек. В зависимости от условий гнездования доля самок в потомстве колебалась от 41 до 78%. Соотношение полов в отдельных гнездах колеблется в широких пределах – от полного преобладания самок до полного преобладания самцов. Количество ячеек и доля самок в потомстве повышается при обильной кормовой базе и снижается при скудной. Увеличение диаметра гнездовой полости приводит к увеличению индивидуальной массы потомства, но не влияет на соотношение полов. Масса самок не оказывает значительного влияния на соотношение полов в их потомстве. Гибель потомства в ячейках гнезд от всех факторов составляет от 22 до 39%, в том числе от клептопаразитической пчелы *Diochus cinctus* – до 11%, от *Monodontomerus obscurus* – до 5%, от жука-нарывника *Hapalus* sp. – до 6%.

Ключевые слова: пчелы-мегахилиды, *Hoplitis manicata*, состав гнезд, соотношение полов.

ВВЕДЕНИЕ

Пчелы семейства мегахилиды (Megachilidae) обладают наибольшим разнообразием способов гнездования среди диких одиночных пчел. Эти пчелы способны размещать свои гнезда в самых разнообразных субстратах и могут использовать для их строительства самые разные строительные материалы [1–6]. Специальные исследования показали, что гнезда пчел-мегахилид разных видов могут иметь существенные отличия и по другим параметрам: строению ячеек, их взаимному расположению и количеству, форме и консистенции хлебца, положению яйца [7–12]. Особое внимание исследователей обращалось на соотношение полов в потомстве в гнездах и характер их размещения [13–17].

Эти исследования имеют важное практическое и теоретическое значение. Детальные сведения о строении гнезд пчел-мегахилид, представителей разных родов и видов пчел, позволили разработать сценарий эволюционного развития их гнездостроительных инстинктов [18] и создать естественную классификацию их гнезд [19]. В практическом отношении эти исследования важны как основа для разработки технологий искусственного разведения диких одиночных пчел.

Пчелы рода *Hoplitis* обладают относительно сложными строительными навыками. Часть видов, как и многие другие пчелы-мегахилиды, строят свои гнезда в полостях, разделяя гнездовой ход на ячейки поперечными перегородками [20]. В то же время, в полостях большого диаметра их ячейки образуются не простым разделением полости перегородками, а имеют все составные элементы – дно,

боковые стенки и горловину. Среди них есть и виды, самки которых способны строить свободные гнезда на поверхности субстрата, полностью оправдывая название пчел-каменщиц [21], или вылепливать горшочки из глины, обкладывая их стенки вырезками из лепестков цветков [22]. К сожалению, в процитированных и других работах, посвященных изучению строения гнезд этого и других родов одиночных пчел, исследователи имели в своем распоряжении небольшое число гнезд, что не позволило им получить достоверные количественные характеристики гнезд, выявить закономерности их строения и влияние на их состав отдельных экологических факторов.

Цель нашей работы – на массовом материале изучить строение и состав гнезд, а также соотношение полов в потомстве пчел *Hoplitis (Hoplitis) manicata* Morice, 1901 и оценить степень влияния обилия кормовой базы, возраста и индивидуальной массы самок, а также деятельности тех или иных паразитов на отдельные параметры гнезд.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для проведения исследований послужили гнезда пчел *H. manicata*. Основная часть гнезд была получена, благодаря привлечению самок этого вида в гнезда-ловушки и последующему их разведению в ульях Фабра (рис. 1). Часть гнезд была получена при исследовании гнезд роющей осы *Sceliphron destillatorium* Illiger, 1807 (Hymenoptera, Sphecidae), брошенные ячейки которых пчелы заселяли после выхода из них ос молодого поколения.

В ходе исследований проанализирован состав 162 гнезда *H. manicata*: 16 гнезд (44 ячейки) из брошенных гнезд *S. destillatorium*, 6 (39 ячеек) – из гнезд-ловушек и 140 (741 ячеек) – из экспериментальных ульев Фабра.

Гнезда *S. destillatorium*, заселенные *H. manicata*, обнаружены в балке Кипчак на Тарханкутском полуострове. Гнезда из гнезд-ловушек получены из трех пунктов Крыма: балка Кипчак, Карадагский природный заповедник и Опукский природный заповедник.

Ульи Фабра на период гнездования пчел устанавливались в двух пунктах Крыма: у села Доброго (Симферопольский район) и в одном из пригородных районов города Симферополя. В первом пункте улей устанавливался на участке заброшенного и раскорчеванного плодового сада на берегу реки Салгир. Во втором пункте – на лоджии учебного корпуса Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Особенность этого пункта состояла в том, что улей был установлен в непосредственной близости от многолетней многовидовой колонии диких пчел с участием *H. manicata*. В первом пункте заселение (и заражение паразитами) экспериментального улья могли осуществлять только особи, вышедшие из подсадных гнезд, а во втором пункте – особи, вышедшие из гнезд всей колонии.

В качестве гнездовых каналов в ульях были использованы обрезки стеблей тростника (*Phragmites australis*) разного диаметра (5–13 мм) и длины (110–300 мм). Ульи содержали по 180 свободных гнездовых каналов (отрезков стеблей тростника) и по 30 подсадных гнезд, содержащих около 120 молодых самок и самцов примерно

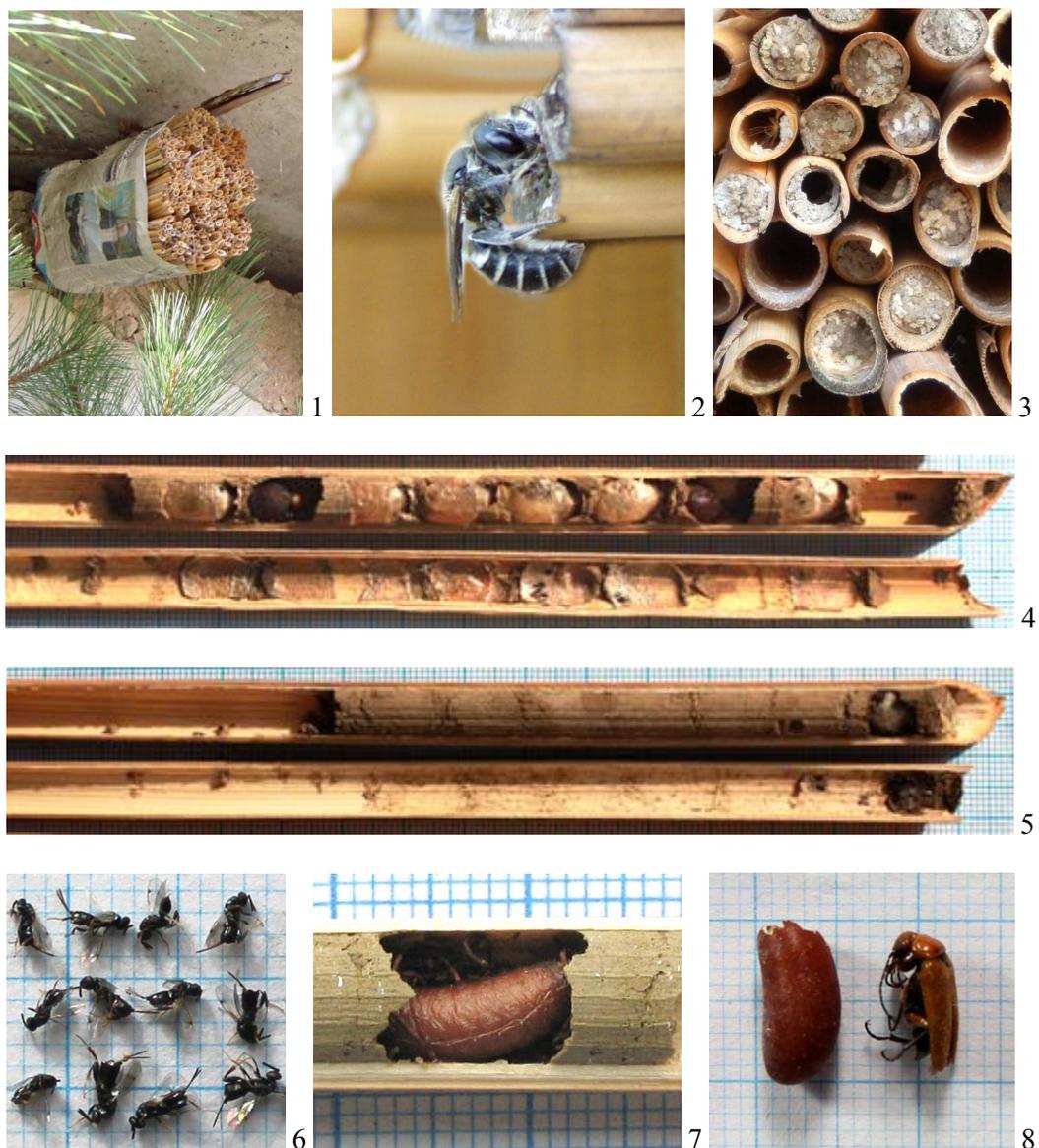


Рис. 1–8. Гнездование и состав гнезд *Hoplitis manicata*

1 – улей Фабра; 2 – самка, запечатывающая гнездовую трубку; 3 – лицевая сторона улья Фабра, видны пробки запечатанных гнезд; 4 – вскрытое гнездо, с ячейками без боковых стенок, во 2-й и 7-й ячейках видны хлебцы с погибшей личинкой и яйцом, в остальных ячейках – коконы с предкуколками пчел; 5 – вскрытая трубка с гнездом *H. manicata*, ячейки которого имеют боковые стенки; 6 – часть особей *Monodontomerus obscurus*, отродившихся в ячейке гнезда *H. manicata*; 7 – ложнокуполка паразитического жука *Harpalus* sp. в ячейке гнезда *H. manicata* и жук, вышедший из нее (8).

в равном количестве. В составе подсадных гнезд содержались и ячейки с паразитами и погибшими особями. Молодые самки после вылета из подсадных материнских гнезд заселяли ульи (рис. 2). При этом часть самок повторно заселяли материнские гнезда, а самки, которым материнских гнезд не хватало, заселяли новые трубки. За период гнездования каждая из самок успевала построить от одного до трех гнезд.

В период активного лета пчел проводились наблюдения за ходом гнездования и хронометраж летной активности самок; гнездящиеся самки взвешивались на торсионных весах. Отмечались даты заселения гнездовых каналов и их запечатывания гнездовыми пробками. Таким путем к концу сезона гнездования мы получали необходимое для исследований количество гнезд с датами начала и окончания их строительства.

Для выявления влияния факторов на состав гнезд и соотношение полов в потомстве ульи устанавливались в пунктах, отличающихся обилием кормовой базы. Вид *H. manicata* представляет собой редкий случай тесной привязанности пчел к кормовому растению – синяку обыкновенному (*Echium vulgare*). Это растение хорошо заметно в период цветения, но особенности местности вокруг установки ульев в каждом из пунктов не позволили оценить плотность цветущих растений синяка. Поэтому обилие кормовой базы оценивалось по косвенному показателю – коэффициенту интенсивности фуражировки (КИФ), величина которого обратно пропорциональна обилию кормовой базы. КИФ рассчитывался как среднее число прилетов самки с обножкой в гнездо за один час.

После завершения развития личинок в гнездах и перехода их в состояние зимней диапаузы гнезда извлекались из ульев и вскрывались. Верхняя часть гнездовой трубки аккуратно срезалась ножом, после чего на отдельном листе бумаги делался схематический рисунок вскрытого гнезда. На рисунке отмечалось положение и содержание ячеек, измерялись и фиксировались линейные параметры гнездовой полости, отдельных элементов гнезда и ячеек. В ячейках гнезд *H. manicata* можно было обнаружить коконы с личинками *H. manicata*; хлебцы с высохшими яйцами; хлебцы с погибшими на разных стадиях развития личинками; мертвых личинок, умерших после окончания питания, коконы с имаго клептопаразитических пчел *Dioxys cinctus* (Jurine, 1807) (Hymenoptera, Megachilidae), ложнокуколки паразитических жуков-нарывников (*Hapalus* sp.) (Coleoptera, Meloidae), личинок хальцид *Monodontomerus obscurus* Westw. (Hymenoptera, Torymidae) (рис. 4–8). Далее гнезда разбирались на отдельные ячейки, которые помещались в небольшие стеклянные пробирки. Пробирки снабжались этикетками и затыкались ватными пробками. Пробирки с коконами помещались в картонные лотки и отправлялись на хранение до весны в неотопливаемое помещение.

С наступлением весны и началом развития пчел проводился каждодневный просмотр пробирок. Отродившиеся пчелы взвешивались на торсионных весах, определялся пол особей, после чего они выпускались в природу.

Полученные в ходе этой работы данные в совокупности послужили материалом для расчета показателей состава гнезд и соотношения полов в потомстве и влияния на них различных факторов.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

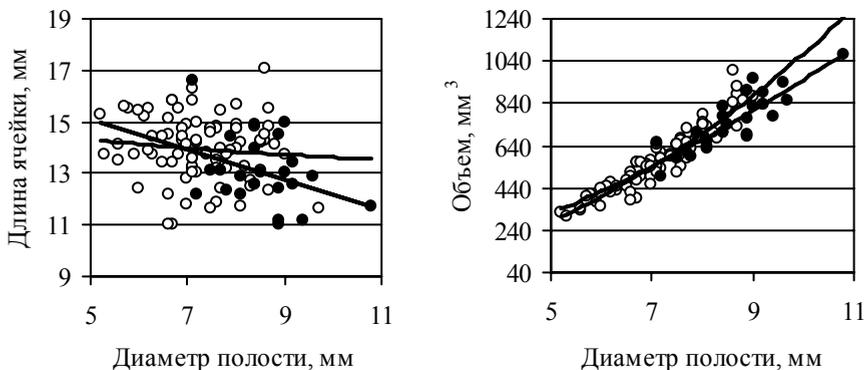
Строение гнезд. Гнезда *H. manicata*, построенные самками этого вида в брошенных ячейках гнезд *S. destillatorium*, состоят из 1–3 ячеек. Ячейки образованы перегородками из земли, разделяющими продолговатую полость ячейки на 2 или три части. Более узкая входная часть осиной ячейки заделывается пробкой, вылепленной из земли.

Типичное гнездо *H. manicata*, расположенное в цилиндрической полости тростникового стебля, представляет собой совокупность ячеек, расположенных одна за одной в канале тростниковой трубки (рис. 4). Ряд ячеек может начинаться от самого дна полости, или (чаще всего) отступая от него на некоторое расстояние, образуя свободное пространство между дном полости и первой ячейкой гнезда – заднюю камеру. Ячейки гнезда образуют непрерывный ряд, который в большинстве случаев заканчивается на некотором расстоянии от края гнездового канала. Свободное пространство между последней ячейкой гнезда и его пробкой – так называемый вестибюль гнезда в небольшой части гнезд может отсутствовать. Вход в гнездовой канал закрывает пробка гнезда (рис. 3). Ее наружный край ровный и обычно совпадает с краем гнездовой трубки.

Строительным материалом для изготовления ячеек и пробки гнезда служит замазка, которая представляет собой смесь сухой земли и, видимо, выделений слюнных желез. Строение ячеек зависит от диаметра гнездовой полости. В узких каналах диаметром меньше 7 мм все ячейки гнезда разделяются перегородками, а боковые стенки ячеек не строятся (рис. 4). В трубках большего диаметра в некоторых гнездах у ячеек появляются боковые стенки (рис. 5), иногда не полностью прикрывающие боковые части ячеек или прикрывающие их полностью не во всех ячейках. В самых широких трубках ячейки гнезд приобретают вид типичных полнокомпонентных ячеек [19] со сплошными, достаточно толстыми боковыми стенками. В гнездах с неполнокомпонентными ячейками длина ячеек не зависит от диаметра полости трубки (рис. 9). В гнездах с полнокомпонентными ячейками появляется зависимость между этими величинами ($r=-0,37$, достоверно при $p=0,05$), но исключительно из-за того, что в самых широких трубках ячейки строятся не строго вдоль оси полости, а под некоторым наклоном, при этом, чем шире трубка, тем наклон больше. Таким образом, с увеличением диаметра трубки и в этом случае длина ячеек не изменяется, а изменяется только их наклон и, за счет этого, длина той части полости трубки, которую они занимают. Постоянство длины ячеек приводит к тому, что с увеличением диаметра трубок объем ячеек увеличивается по экспоненте (рис. 10).

Отмеченное увеличение объема ячеек в широких трубках за счет увеличения расстояния между стенками (ширины ячейки) имеет важные последствия – с увеличением диаметра увеличивается и масса хлебцев, и, соответственно, индивидуальная масса особей потомства. Об этом свидетельствуют данные

рисунков 11 и 13. В ячейках с боковыми стенками такой зависимости нет (рис. 12, 14), поскольку в этом случае ширина ячейки остается постоянной за счет увеличения толщины боковых стенок.



9

10

Рис. 9–10. Зависимость длины ячейки и ее объема от диаметра гнездовой полости в гнездах *Hoplitis manicata*

Белые точки – гнезда с ячейками без боковых стенок; черные точки – гнезда с ячейками, имеющими боковые стенки.

Отличия в условиях гнездования пчел между пунктами установки ульев Фабра. Среднее время сбора и разгрузки одной обножки для пункта села Доброе составило $18,2 \pm 1,7$ минут, а для пункта пригород Симферополя – $26,1 \pm 2,4$ минут. Коэффициент интенсивности фуражировки (КИФ) для самок, заселивших улей у села Доброго составил 3,3 прилета в час, а в пригороде Симферополя – 2,3 прилета в час. Таким образом, по результатам наблюдений за ходом гнездования самок в ульях Фабра было выяснено, что кормовая база в пункте у села Доброго богаче, чем в пригороде Симферополя.

Состав гнезд. Гнезда *H. manicata* в ячейках осы *S. destillatorium* содержали 41% ячеек с самками, 11% – с погибшим на разных стадиях развития потомством, 2% ячеек были поражены *D. cinctus*. Гнезда из гнезд-ловушек содержали 48% ячеек с самками, 37% – с погибшим потомством и 23% – с *D. cinctus*.

Состав гнезд *H. manicata*, извлеченных из экспериментальных ульев, наглядно представлен на рисунках 15–16, каждый из которых представляет собой графическое изображение совокупности гнезд, построенных самками в каком-либо из пунктов гнездования. На рисунках каждая клеточка соответствует одной ячейке гнезда, а каждый из вертикальных рядов ячеек представляет совокупность ячеек одного гнезда. Ячейки гнезд в каждом вертикальном ряду расположены снизу вверх в последовательности их строительства в гнезде. То есть, самая нижняя ячейка в вертикальном ряду соответствует первой ячейке, построенной самкой в данном гнезде, а самая верхняя – последней. Гнезда в пределах каждой матрицы ранжированы по порядку уменьшения общего числа ячеек, а гнезда с одинаковым числом ячеек – по порядку уменьшения в них числа ячеек с самками.

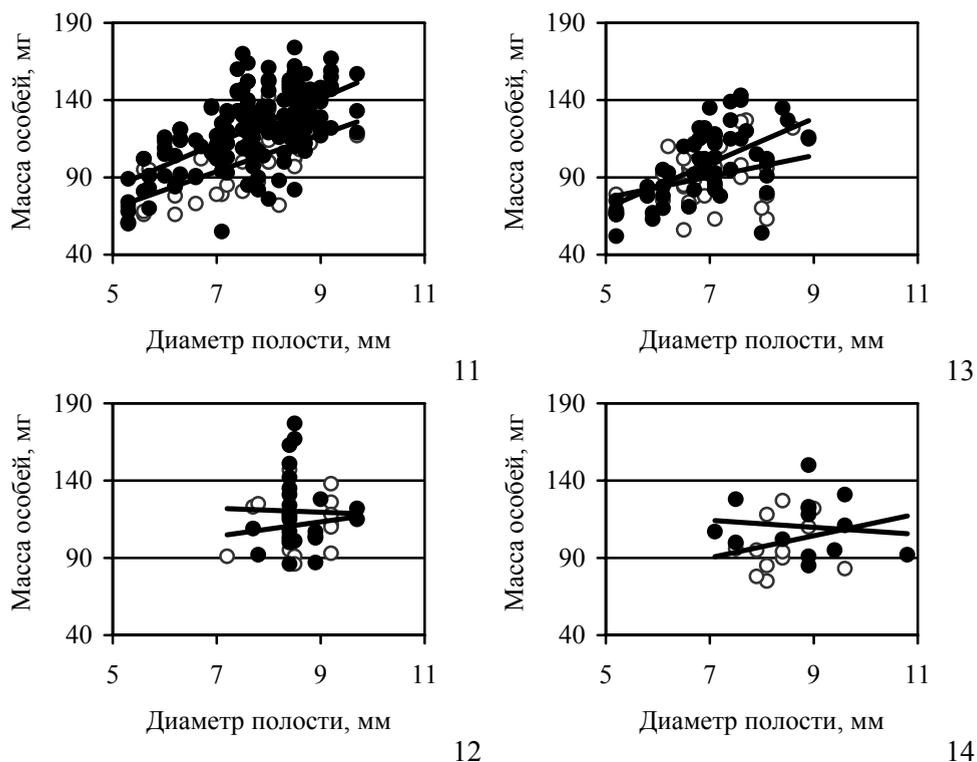
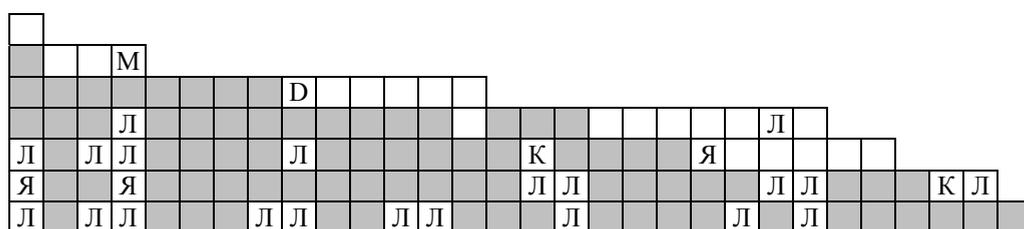
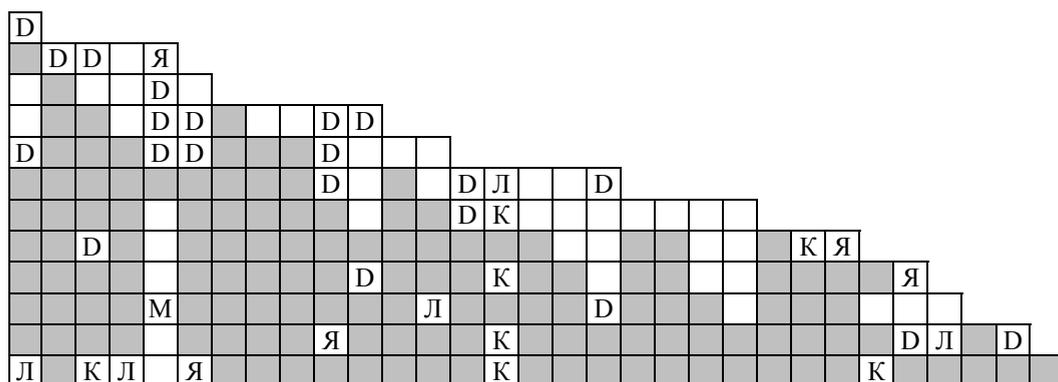


Рис. 11–14. Связь между диаметром гнездовой полости и массой особей потомства в гнездах *Hoplitis manicata*

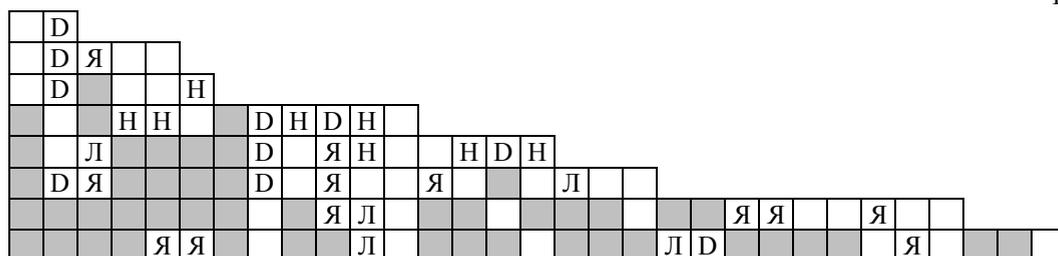
11 – пункт у села Доброго, гнезда с ячейками без боковых стенок (для самок $r=+0,63$, для самцов $r=+0,65$, достоверно в обоих случаях при $p=0,01$); 12 – пункт у села Доброго, гнезда с ячейками, имеющими боковые стенки (недостоверно в обоих случаях); 13 – пригород Симферополя, гнезда с ячейками без боковых стенок (для самок $r=+0,59$, достоверно при $p=0,01$; для самцов $r=+0,32$, достоверно при $p=0,05$), 14 – пригород Симферополя, гнезда с ячейками, имеющими боковые стенки (недостоверно в обоих случаях); черные точки – ячейки с самками, белые – ячейки с самцами.

Из матриц видно, что в первых ячейках гнезда *H. manicata* всегда располагаются ячейки с самками, а в последующих – с самцами. Как редкие исключения отмечены случаи расположения ячеек с самцами среди ячеек с самками и ячеек с самками среди ячеек с самцами (село Доброе – 3 гнезда, пригород Симферополя – 2 гнезда). Характер расположения ячеек, в которых потомство погибло от паразитов или по другим причинам будет прокомментирован ниже.

Средние значения количества ячеек и другие количественные показатели гнезд, полученных в отдельных пунктах исследований, представлены в таблице 1. Из данных таблицы видно, что среднее количество ячеек в гнездах в пункте с обильной кормовой базой (село Доброе) почти в два раза больше, чем в пункте, где она менее обильна (отличия достоверны при $p=0,01$).



15



16

Рис. 15–16. Матрицы состава гнезд *Hoplitis manicata*

15 – гнезда, построенные в пункте у села Доброго (верхняя матрица – новые трубки, нижняя – материнские гнезда); 16 – гнезда, построенные в пригороде Симферополя; ■ – самки; □ – самцы; D – ячейки, пораженные *Dioxys cincta*; я – гибель на стадии яйца; л – гибель на стадии личинки; к – гибель на стадии куколки; М – ячейки пораженные *Monodontomerus obscurus*; Н – ячейки пораженные *Hapalus* sp.

Меньшее количество ячеек в материнских гнездах по сравнению с новыми трубками в Добром связано с тем, что, заселяя материнские гнезда, самки не строят новых ячеек, а используют те, которые были построены в предыдущем сезоне их матерями. То есть количество ячеек в материнских гнездах в данном случае определяется условиями гнездования не данного сезона, а предыдущего.

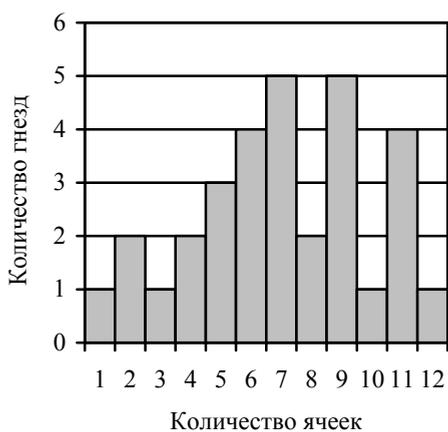
Обращает на себя широкий разброс гнезд *H. manicata* по числу ячеек в каждом из пунктов гнездования. Наибольший разброс наблюдается в Добром (от 1 до 12), во втором пункте разброс меньше – от 1 до 8. В определенной мере эту особенность гнезд *H. manicata* объясняют отличия по числу ячеек первых и последующих гнезд.

Таблица 1

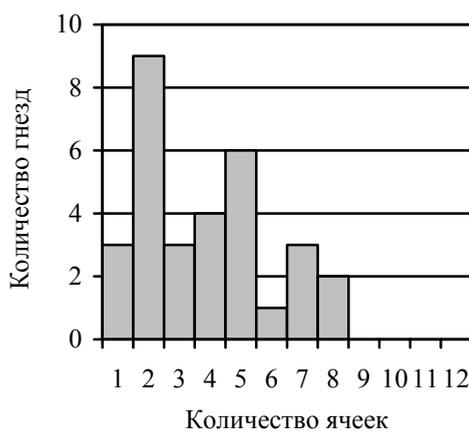
Основные показатели состава гнезд *Hoplitis manicata*
из двух пунктов установки ульев Фабра

Пункт гнездования	Субстрат гнездования	Количество гнезд (ячеек)	Средний диаметр полостей	Среднее число ячеек в гнездах	Доля самок, %	Масса имаго, мг	
						самки	самцы
Село Доброе	Новые трубки (первые гнезда)	13 (115)	8,3±0,3	8,4±1,5	83,9±7,3	130,2±4,6	113,2±7,6
	Новые трубки (последующие гнезда)	17 (101)	8,4±0,3	5,9±1,2	72,2±9,4	131,0±5,7	112,9±8,3
	Новые трубки (все)	31 (216)	8,4±0,2	7,0±1,0	77,9±6,3	130,6±3,4	113,0±5,7
	Материнские гнезда	30 (128)	7,0±0,3	4,3±0,5	82,7±6,3	108,5±4,9	86,1±7,0
Симферополь	Новые трубки (все)	36 (137)	7,5±0,3	3,8±0,7	50,4±11,5	101,8±6,4	94,0±5,7
	Материнские гнезда	13 (44)	7,5±0,7	3,4±0,7	63,1±22,3	96,8±10,0	85,5±7,7

На рисунках 17–18 представлены гистограммы распределения гнезд по общему числу ячеек. Распределение, представляющее гнезда из пункта близ села Доброго, является нормальным, в то время как распределение во втором пункте асимметрично и сдвинуто в сторону малых значений.



17



18

Рис. 17–18. Гистограммы распределения гнезд *Hoplitis manicata* по количеству ячеек 15 – гнезда, построенные в пункте у села Доброго; 16 – гнезда, построенные в пригороде Симферополя.

Гнезда *H. manicata* из разных пунктов отличаются не только по среднему числу ячеек, но и характером их размещения в гнездовых каналах. В таблице 2 приведены схемы расположения ячеек в каналах гнезд из двух пунктов, а в таблице 3 приведены показатели их строения. Средняя длина выбранных для заселения полостей в двух пунктах одинакова. Отличия состоят в длине гнезд, длине преддверия и задней камеры. Длина гнезд, определяется расстоянием от края гнездовой трубки до места, где самка начинает строительство первой ячейки гнезда. Отличия по этому параметру свидетельствуют о том, что в условиях богатой кормовой базы самки начинают строительство первой ячейки на большем расстоянии от входа в гнездовую трубку, тем самым получая возможность построить в ней большее количество ячеек. Очевидно, что с этой же целью – для увеличения числа ячеек – самки в условиях богатой кормовой базы уменьшают длину вестибуля.

Таблица 2

Характер размещения ячеек в гнездах *Hoplitis manicata*, построенных в двух пунктах установки ульев Фабра с обильной (село Доброе) и бедной (Симферополь) кормовой базой

Пункт гнездования	Гнезда без задней камеры	Гнезда с задней камерой
Село Доброе		
Симферополь		

Таблица 3

Показатели строения гнезд *Hoplitis manicata*

Параметры		Село Доброе		Симферополь	
		Гнезда без задней камеры	Гнезда с задней камерой	Гнезда без задней камеры	Гнезда с задней камерой
Длина заселенных полостей, см	<i>n</i>	10	22	2	21
	min–max	13,0–21,3	14,8–23,7	12,1–17,3	12,9–26,2
	$\bar{x} \pm S_x^-$	16,8±1,3	19,5±1,0	14,7±5,1	20,6±1,5
Длина гнезд, см	<i>n</i>	9	21	2	21
	min–max	14,5–20,7	5,8–16,3	12,0–17,2	3,8–18,1
	$\bar{x} \pm S_x^-$	16,9±1,3	10,6±1,3	14,6±5,1	8,8±1,7
Длина преддверий, см	<i>n</i>	7	20	1	15
	min–max	0–8,3	0–6,5	0,5	0,9–6,1
	$\bar{x} \pm S_x^-$	4,0±2,3	1,4±0,8	0,5	2,8±0,9

В разных пунктах от 20 до 40% ячеек гнезд были поражены паразитами или потомство в них погибло по другим причинам (табл. 4). Отличия в степени поражения ячеек между двумя пунктами, видимо, не связаны с отличиями пунктов по обилию кормовой базы, а вызваны наличием во втором пункте (Симферополь) большой многолетней колонии *H. manicata* поблизости от экспериментального улья. В частности, клептопаразитическая пчела *D. cinctus* в первом пункте почти не поразила материнские гнезда, заражая преимущественно гнезда в новых трубках. В то же время во втором пункте и материнские гнезда, и гнезда в новых трубках поражались с одинаковой частотой. Это можно объяснить тем, что самки *D. cinctus* отрождаясь из гнезд одновременно с самками *H. manicata*, приступают к откладке яиц в ячейки позже, чем самки – хозяйки гнезд. Подтверждением этому служит и характер размещения зараженных ячеек в гнездах. Ячейки с клептопаразитическими пчелами *D. cinctus* в 6-ти случаях находились среди ячеек с самками (в глубине гнезда), в 15-ти – на переходе от ячеек с самками к ячейкам с самцами и в 15-ти – среди ячеек с самцами (во второй половине гнезда, ближе к выходу). Во втором пункте ячейки в материнских гнездах могли заражаться самками *D. cinctus*, вышедшими не из этих гнезд, а из гнезд соседней большой колонии.

Таблица 4

Гибель потомства *Hoplitis manicata* от паразитов и по неизвестным причинам на разных стадиях развития (в процентах от общего числа ячеек)

Причина гибели или стадия, на которой произошла гибель	Село Доброе		Симферополь	
	Материнские гнезда	Новые трубки	Материнские гнезда	Новые трубки
<i>Dioxys cinctus</i>	0,8±0,02	9,6±0,04	11,4±0,1	10,2±0,05
<i>Monodontomerus obscurus</i>	0,8±0,02	0,5±0,01	4,5±0,06	0,7±0,01
<i>Hapalus</i> sp.	–	–	2,3±0,04	5,8±0,04
Общая гибель от паразитов	1,6±0,02	10,1±0,04	18,2±0,1	16,8±0,06
Гибель яйца	2,3±0,03	2,3±0,02	9,1±0,1	8,8±0,05
Гибель личинки	16,4±0,06	2,3±0,02	11,4±0,1	5,1±0,04
Гибель куколки	2,3±0,03	10,6±0,04	–	–
Общая гибель от всех факторов	22,6±0,1	25,3±0,1	38,6±0,1	30,7±0,1

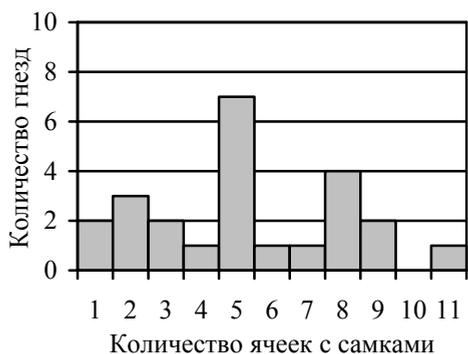
Степень поражения ячеек *H. manicata* хальцидой *M. obscurus* невелика (табл. 2). Малое число ячеек (всего 4), пораженных этим паразитом, не позволяет судить о закономерностях их расположения в гнездах.

Отсутствие гнезд, зараженных жуком *Hapalus* sp., в Добром, возможно, связано с тем, что в подсадных гнездах просто не оказалось ячеек с ложнокуколками этого паразита. Так же как и *D. cinctus*, он чаще заражает крайние ячейки гнезд

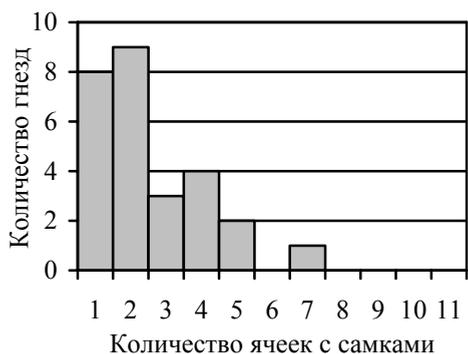
H. manicata. Из 9-ти ячеек, пораженных *Napalus* sp., 6 оказались последними, 1 – предпоследней и 2 – третьей, считая от конечной пробки.

В составе гнезд *H. manicata* довольно большую долю составляют ячейки с погибшими особями. Гибель на стадии яйца намного реже отмечена в Добром. Гибель на стадии личинки относительно велика и примерно одинакова во всех пунктах. В этом случае, как в одном, так и в другом пункте, намного чаще гибель отмечалась в материнских гнездах. Наибольший процент гибели зарегистрирован на стадии личинки, при этом процент гибели в материнских гнездах намного выше, чем в новых трубках. В целом процент гибели был в 1,5 раза выше в улье, соседствовавшем с большой колонией пчел (Симферополь).

Соотношение полов в гнездах. На рисунках 19–20 представлены гистограммы распределения гнезд *H. manicata* по количеству ячеек с самками. Обращает на себя внимание сходство характера распределения гнезд по этому показателю с распределением гнезд по числу ячеек (рис. 17–18). Это объясняется тем, что количество ячеек с самками в гнездах прямо пропорционально количеству ячеек в них (рис. 21), и, соответственно, доля самок в гнездах не зависит от количества ячеек (рис. 22).



19

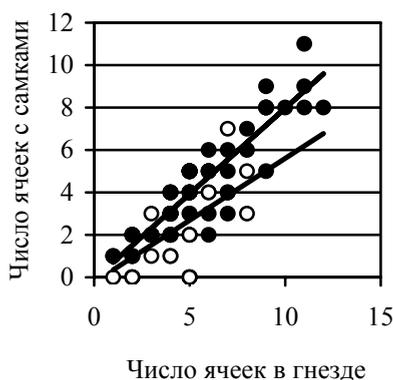


20

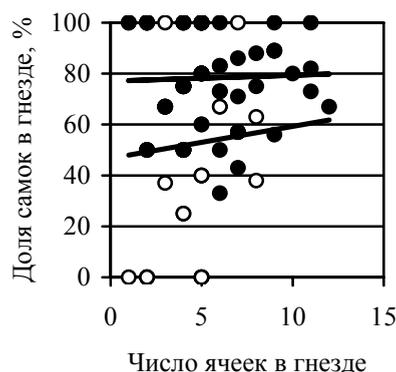
Рис. 19–20. Гистограммы распределения гнезд *Hoplitis manicata* по количеству ячеек с самками

19 – гнезда, построенные в пункте у села Доброго; 20 – гнезда, построенные в пригороде Симферополя.

Выявлены существенные отличия в общем соотношении полов в гнездах, построенных в пунктах, отличающихся по обилию кормовой базы (табл. 1). Из данных таблицы и на гистограммах, представленных на рисунках 23–24, хорошо видно, что в гнездах, установленных в Добром, преобладающее большинство гнезд имели в своем составе от 40 до 100% ячеек, содержащих самок (при средних значениях 82,7% в материнских гнездах и 77,9% в новых трубках). В гнездах, установленных в пригороде Симферополя, самки распределялись по отдельным гнездам более равномерно (при среднем значении 63,1% в материнских гнездах и 50,4% в новых трубках).



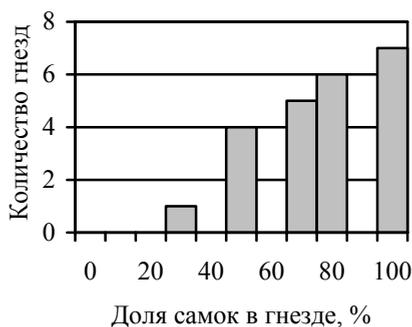
21



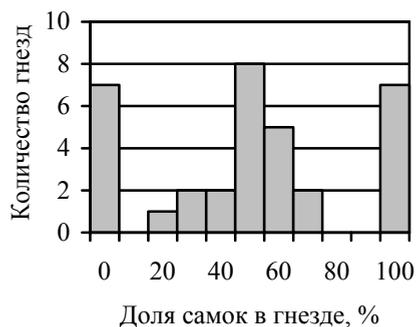
22

Рис. 21–22. Связь между общим количеством ячеек в гнездах *Hoplitis manicata* с числом ячеек с самками (21) и долей самок в потомстве (22)

Черные точки – село Доброе, белые точки – пригород Симферополя. Для Доброго на первом графике $r=+0,90$, для пригорода Симферополя $r=+0,61$, в обоих случаях достоверно при $p=0,01$.



23



24

Рис. 23–24. Гистограммы распределения гнезд *Hoplitis manicata* по доле самок в гнезде

23 – гнезда, построенные в пункте у села Доброго; 24 – гнезда, построенные в пригороде Симферополя.

Таким образом, кормовая база оказывает существенное влияние не только на соотношение полов в потомстве пчел *H. manicata*, но и на характер распределения гнезд по доле самок.

Определенное значение для соотношения полов в потомстве, видимо, имеет возраст гнездящихся самок. Об этом свидетельствуют данные таблицы 1. К концу гнездования (в гнездах второй и последующих закладок) доля самок в потомстве уменьшается, даже если кормовая база остается обильной (село Доброе).

Диаметр гнездовой полости не оказывает существенного влияния на соотношение полов в потомстве *H. manicata*. Отсутствия этой связи неожиданно,

поскольку, как отмечено выше, диаметр гнездовой полости существенно влияет на массу хлеба в гнездах этого вида (рис. 11, 13), в свою очередь тесно связанную с полом потомства у многих видов диких пчел. Масса самок матерей также не оказывает значительного влияния на соотношение полов в потомстве.

ВЫВОДЫ

1. Гнезда *H. manicata*, построенные самками в брошенных гнездах осы *S. destillatorium*, содержали 1–3 ячейки. В условиях заселения самкам этого вида ульев Фабра, число ячеек в отдельных гнездах может колебаться в широких пределах – от 1 до 12.

2. Число ячеек в гнездах определяется обилием кормовой базы. Среднее число ячеек в гнездах в пункте с обильной кормовой базой (село Доброе) составило 7,0, а с бедной (Симферополь) – 3,8. Число ячеек в первых гнездах в среднем больше, чем число ячеек в гнездах более поздней постройки.

3. Большинство гнезд *H. manicata* содержат особей обоих полов, при этом ячейки с самками располагаются в глубине гнездового канала, а с самцами – ближе к входному отверстию гнезда. Соотношение полов в отдельных гнездах колеблется в широких пределах.

4. Общее соотношение полов в потомстве *H. manicata* в разных пунктах гнездования может существенно отличаться. В условиях богатой кормовой базы (село Доброе) доля самок в потомстве была наибольшей – 77,9%, а в условиях бедной кормовой базы (пригород Симферополя) она составила 50,4%.

5. На соотношение полов в потомстве оказывает влияние возраст самки. В гнездах поздней постройки доля самок в потомстве уменьшается. Диаметр гнездовой полости и масса самки не оказывают влияние на соотношение полов в потомстве.

6. Деятельность гнездовых паразитов – *D. cincta* и *Hapalus* sp., приводит к довольно стабильной (в разных пунктах гнездования) гибели потомства – около 16%. Преимущественное поражение этими паразитами ячеек, расположенных ближе к входному отверстию гнезда, приводит к некоторому снижению доли самцов в потомстве *H. manicata*.

Список литературы

1. Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых / Ж. А. Фабр [ред. И. Я. Шевырев]. – М.: Терра, 1993. – Т. 1. – ix + 608 с.
2. Friese H. Die europäischen Bienen (Apidae) / Friese H. – Berlin: Leipzig, 1923. – 456 p.
3. Rayment T. A cluster of bees / T. Rayment. – Sydney: Endeavour, 1935. – 752 p.
4. Fischer R. L. Observations on the nesting habits of megachilid bees / R. L. Fischer // J. Kansas. Entomol. Soc. – 1951. – Vol. 24, N 2. – P. 46–50.
5. Радченко В. Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В. Г. Радченко, Ю. А. Песенко. – СПб: Зоологический ин-т РАН, 1994. – 350 с.
6. Michener C. D. The Bees of the World / C. D. Michener. – Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press, 2007. – 953 p.
7. Malyshev S. I. The nesting habits of solitary bees. A comparative study / S. I. Malyshev // Eos. – 1935 (1936). – Т. 11, cuad. 3. – P. 201–309.

8. Maeta Y. Comparative studies on biology of the bees of the genus *Osmia* of Japan, with special reference to their management for pollination of crops (Hymenoptera: Megachilidae) / Y. Maeta // Bull. Tohoku Natur. Agron. Exper. Station. – 1978. – N 57. – P. 1–221.
9. Радченко В. Г. Новый тип гнезда без ячеек, обнаруженный у пчелы *Metallinella atrocaerulea* (Hymenoptera, Megachilidae) / В. Г. Радченко // Энтомолог. обозр. – 1978. – Т. 57, вып. 3. – С. 515–519.
10. Романьков А. В. О гнездовании пчел рода *Megachile* на юге Приморского края России (Hymenoptera, Megachilidae) / А. В. Романьков, Е. Г. Романькова // Вестн. зоол. – 1997. – Т. 31, № 5–6. – С. 71–77.
11. Иванов С. П. Гнездование пчелы *Osmia rufa* (L.) (Hymenoptera, Megachilidae) в Крыму: строение и состав гнезд / С. П. Иванов // Энтомолог. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 2. – С. 351–364.
12. Иванов С. П. Состав гнезд и соотношение полов в потомстве диких пчел *Heriades crenulatus* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) / С. П. Иванов, М. А. Кобецкая // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 4. – С. 84–98.
13. Hirashima Y. On the distribution of sexes in the nests of *Osmia excavata* Alfken (Hymenoptera, Megachilidae) / Y. Hirashima // Sc. Bull. Fac. Agricult. Kyushu Univ. – 1959. – Vol. 17, N 1. – P. 45–54.
14. Gerber H. S. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition / H. S. Gerber, E. C. Klostermeyer // Science. – 1970. – Vol. 167. – P. 82–84.
15. Rothschild M. Factors influencing size and sex ratio in *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) / M. Rothschild // J. Kansas Entomol. Soc. – 1979. – Vol. 52, N 2. – P. 392–401.
16. Torchio P. F. Sex ratio, bodysize and seasonality in solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) / P. F. Torchio, V. J. Tepedino // Evolution. – 1980. – Vol. 34, N 5. – P. 993–1003.
17. Sugiura N. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary mason bee, *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) (Hymenoptera: Megachilidae) / N. Sugiura, Y. Maeta // Japan. J. Entomol. – 1989. – Vol. 57, N 4. – P. 861–875.
18. Иванов С. П. Реконструкция филогенетических отношений пчел-мегахилид (Hymenoptera: Megachilidae) на основе эволюционного сценария развития их гнездостроительных инстинктов / С. П. Иванов // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». – 2009. – Т. 22, № 2. – С. 40–57.
19. Иванов С. П. Классификация гнезд пчел-мегахилид (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». – 2006. – Т. 19, № 4. – С. 99–110.
20. Clement S. L. The nesting biology of three species of *Hoplitis* Klug / S. L. Clement, R. W. Rust // Pan-Pacif. Entomol. – 1976. – Vol. 52, N 2. – P. 110–119.
21. Eickwort G. C. Nest building behavior of mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) / G. C. Eickwort // Z. Tierpsychol. – 1975. – Vol. 37. – P. 237–254.
22. Иванов С. П. Строение ячеек гнезд диких пчел *Megachile albisecta*, *Hoplitis mocsaryi* и *Osmia tergestensis* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов, М. А. Филатов // Изв. Харьковск. энт. об-ва. – 2007 (2008). – Т. 15, вып. 1–2. – С. 109–116.

Иванов С. П., Кобецька М. А., Фатерига О. В. Склад гнізд та співвідношення статей у потомстві диких бджіл *Hoplitis manicata* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) у Криму // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 6. С. 162–177.

Вивчено склад гнізд *Hoplitis manicata*, вилучених з міст природного гніздування в покинутих комірках гнізд оси *Sceliphron destillatorium*, а також з гнізд-пасток і в наслідок штучного розведення бджіл цього виду в вуликах Фабру. Гнізда *H. manicata* містили від 1 до 12 комірок. В залежності від умов гніздування частка самок у потомстві коливалась від 41 до 78%. Співвідношення статей в окремих гніздах широко коливалось – від повного домінування самок до повного домінування самців. Число комірок і частка самок у гніздах зростала в умовах рясної кормової бази та знижувалась в умовах бідної. Зростання діаметра гніздової порожнини приводить до збільшення індивідуальної маси потомства, але не впливає на співвідношення статей. Маса самок значно не впливає на співвідношення статей в їх потомстві. Гибель потомства в комірках гнізд від усіх факторів коливалась від 22 до 39%, в тому числі від кліптопаразитичної бджоли *Dioxys cinctus* – до 11%, від *Monodontomerus obscurus* – до 5%, від жука-наживника *Napalus* sp. – до 6%.

Ключові слова: бджоли-мегахилиди, *Hoplitis manicata*, склад гнізд, співвідношення статей.

Ivanov S. P., Kobetskaya M. A., Fateryga A. V. Nest composition and sex ratio in the posterity of wild bees, *Hoplitis manicata* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) in the Crimea // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 6. P. 162–177.

The composition of nests of *Hoplitis manicata* taken from places of its natural nesting in the abandoned nest cells of the wasp, *Sceliphron destillatorium*, from trap-nests and from Fabre hives with artificial bred nest aggregation of this bee species have been studied. The nests of *H. manicata* can contain 1–12 cells. The female rate can vary from 41 to 78% in dependence from nesting conditions. Sex ratio widely varies in the separate nests from completely female-biased to completely male-biased. The number of cells per nest and female rate in the posterity increase in the condition of abundant food resources and decrease in poor ones. The increasing of nest tube diameter affects to increase of individual mass of the posterity but not affects on the sex ratio. The mass of the mother-female have not significant influence on the sex ratio in her posterity. Total mortality in the nests averages 22–39% from all causes, including 11% from cleptoparasitic bee, *Dioxys cinctus*; 5% from *Monodontomerus obscurus* and 6% from blister beetle, *Hapalus* sp.

Key words: megachilid-bees, *Hoplitis manicata*, nest composition, sex ratio.

Поступила в редакцию 18.10.2012 г.