

УДК 59.002:57.084.2:595.799

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ДИКИХ ПЧЕЛ-МЕГАХИЛИД (HYMENOPTERA, MEGACHILIDAE) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА СОСТАВА ПЫЛЬЦЫ ИЗ ЯЧЕЕК ГНЕЗД И СКОПЫ САМОК

Иванов С. П., Мензатова Э. А.

Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского», spi2006@list.ru

Предлагается оригинальная методика выявления структуры трофических связей диких пчел-мегахилид. Методика позволяет выявить характер предпочтений пчел в посещении цветков разных видов растений в зависимости от обилия и видового состава цветущих растений, времени суток, возраста самок и других обстоятельств. Метод основан на выявлении видового состава предпочитаемых кормовых растений пчел по результатам анализа состава пыльцы в собирательном аппарате (скопе) самок пчел и в хлебцах из ячеек их гнезд. Выводы о характере предпочтений пчел при посещении растений разных видов делаются на основании сравнения соотношения пыльцевых зерен разных видов растений в пыльце, собранной пчелами, с соотношением числа цветков разных видов растений, цветущих на территории фуражировки в период лета пчел данного вида, а также их пыльцевой продуктивности. Подсчет соотношения пыльцевых зерен разных видов растений, их идентификация и пыльцевая продуктивность цветков проводится с использованием камеры Горяева. Идентификация пыльцы осуществляется в ходе сравнения препаратов пыльцы, собранной с пчел, с препаратами пыльцы, собранной непосредственно в месте проведения исследований с цветков цветущих растений. Пробы пыльцы из скопы отдельных пчел берутся после их отлова у гнезд в момент возвращения в гнездо по окончании фуражировочного вылета или без отлова пчел с помощью специального устройства, закрепленного у входа в гнездо. Пробы пыльцы, взятые таким путем, отражают видовой состав и соотношение цветков, посещенных пчелой во время одного фуражировочного вылета. Пробы пыльцы, взятые в течение одного дня, дают представление о смене трофических приоритетов пчел в течение периода дневного лета. Смена трофических предпочтений в течение ряда дней и всего сезона гнездования изучается на основании анализа состава пыльцы в пробах, взятых из ячеек гнезд, последовательно построенных на протяжении нескольких дней и всего сезона гнездования. Успешное использование методики предполагает привлечение самок пчел изучаемых видов в специально подготовленные ульи Фабра. Апробация методики проведена при изучении структуры трофических связей пчел-мегахилид 6 видов: *Anthidium manicatum*, *Heriades crenulatus*, *Hoplosmia bidentata*, *Megachile rotundata*, *Osmia cornuta* и *Osmia rufa*.

Ключевые слова: Megachilidae, пчелы-мегахилиды, методика, структура трофических связей, идентификация пыльцы, камера Горяева, пыльцевая продуктивность цветков.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение трофических связей – важная составляющая экологических исследований. Трофические связи, обычно представляемые в виде пищевых цепочек, сетей, экологических пирамид и других моделей пищевых взаимоотношений видов, обеспечивают единство экосистемы, ее целостность и устойчивость. Изучение трофических связей диких пчел, обеспечивающих в настоящее время опыление преобладающего большинства цветковых растений на всех континентах, особенно актуально в связи с необходимостью обеспечения их охраны в местах естественного обитания, а также использованием диких пчел в качестве опылителей энтомофильных сельскохозяйственных культур: люцерны, клевера, многих плодовых и ягодных культур.

Структура трофических связей пчел каждого из видов отражает характер его взаимоотношений с растениями, цветущими в период его лета. В отношении трофических связей пчел общепринято их деление на три группы: полилекты, олиголекты и монолекты. Виды, самки которых посещают в ходе фуражировочных вылетов большинство цветущих растений, относят к полилектам. Если самки определенного вида пчел проявляют избирательность при сборе провизии и посещают цветки лишь некоторых растений (чаще всего, это растения определенного семейства или группы родов), то этот вид относят к группе олиголектов. Самки вида, которого относят к монолектам, посещают только растения одного вида растений или одного рода. В тоже время, сформулированное Э. К. Гринфельдом

«правило постоянства посещения цветков насекомыми» (Гринфельд, 1975) было установлено, в том числе, в ходе наблюдений за одними из наиболее ярких представителей группы полилектов – шмелями. То есть, отдельно взятые самки полилектных видов могут вести себя при определенных условиях как монолекты. Многообразие схем индивидуального поведения самок в пределах той или иной группы полилектных или олиголектных видов пчел представляет определенный интерес и заслуживает тщательного изучения.

В большинстве работ, посвященных изучению структуры трофических связей пчел, выводы о характере взаимоотношений пчел того или иного вида делаются на основании регистрации видов растений, на цветках которых отловлены пчелы (Попов, 1935, 1956, 1967; Пономарева, 1967; Песенко, 1972, 1975; Мариновская, 1982; Колесова, 2009 и др.). Распределение пчел по цветущей растительности, безусловно, дает адекватное представление о трофических приоритетах пчел того или иного вида, но не отражает всей полноты трофических связей пчел. 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. Метод пыльцевого анализа для изучения трофических связей опылителей используется в основном в качестве дополнительного (Dengemas-Dekels, 1972; Raw, 1974; Tasei, 1973, 1976; Длусский и др., 2000; Лысенков, 2010; Müller, 2016, электронный ресурс) и, главное, безотносительно решения перечисленных выше задач.

Цель данной работы – дать описание методики изучения структуры трофических связей диких пчел-мегахилид на основе пыльцевого анализа содержимого собирательного аппарата пчел и хлебцев из ячеек их гнезд, а также представить некоторые оригинальные приемы сбора пыльцы и анализа полученных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для разработки методики послужили данные наблюдений за гнездованием и фуражировочной активностью 6 видов диких пчел-мегахилид: *Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758), *Heriades crenulatus* Nylander, 1856, *Hoplosmia bidentata* (Morawitz, 1876), *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787), *Osmia cornuta* (Latreille, 1805) и *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758). Некоторые из объектов наблюдений представлены на рисунке 1. Самки этих видов были подселены в специальные ульи Фабра. Объектами анализа послужили пробы пыльцы из ячеек гнезд и скопы пчел, а также результаты учетов относительной численности цветков мелиттофильных растений, произрастающих на кормовых участках пчел. Исследования проводились в Крыму в 2014–2016 гг.

Подготовка и использование ульев Фабра. Применение данной методики наиболее эффективно, если есть возможность привлечь самок пчел изучаемых видов в специально подготовленные ульи Фабра. Это значительно облегчает сбор материала и позволяет за короткое время собрать его в нужном объеме. Еще одно преимущество использования ульев Фабра состоит в том, что в этом случае появляется возможность проведения исследований в любой выбранной местности и даже переселения пчел вместе с ульями в период гнездования (Иванов, 1983) на новую точку установки в местность с другим набором мелиттофильных растений. Для сбора данных можно использовать ульи разных типов и конструкций (Иванов, 1982) с условием, что входные отверстия гнезд хорошо видны и доступны для наблюдателя. Если в улье в качестве полостей используются стебли тростника с косым срезом, то все стебли необходимо развернуть срезом в одну сторону удобную для наблюдателя (рис. 2 б). Улей желательно разместить на месте, хорошо освещаемом солнцем в течение всего дня, и развернуть так, что бы его передняя стенка была обращена на юг. Это необходимо для того, что бы в любое время дня иметь возможность контролировать состояние гнезд и присутствие в них самок, что делается с помощью солнечного зайчика, запускаемого вглубь гнездовой трубки с помощью небольшого зеркала (рис. 4-4). После заселения улья

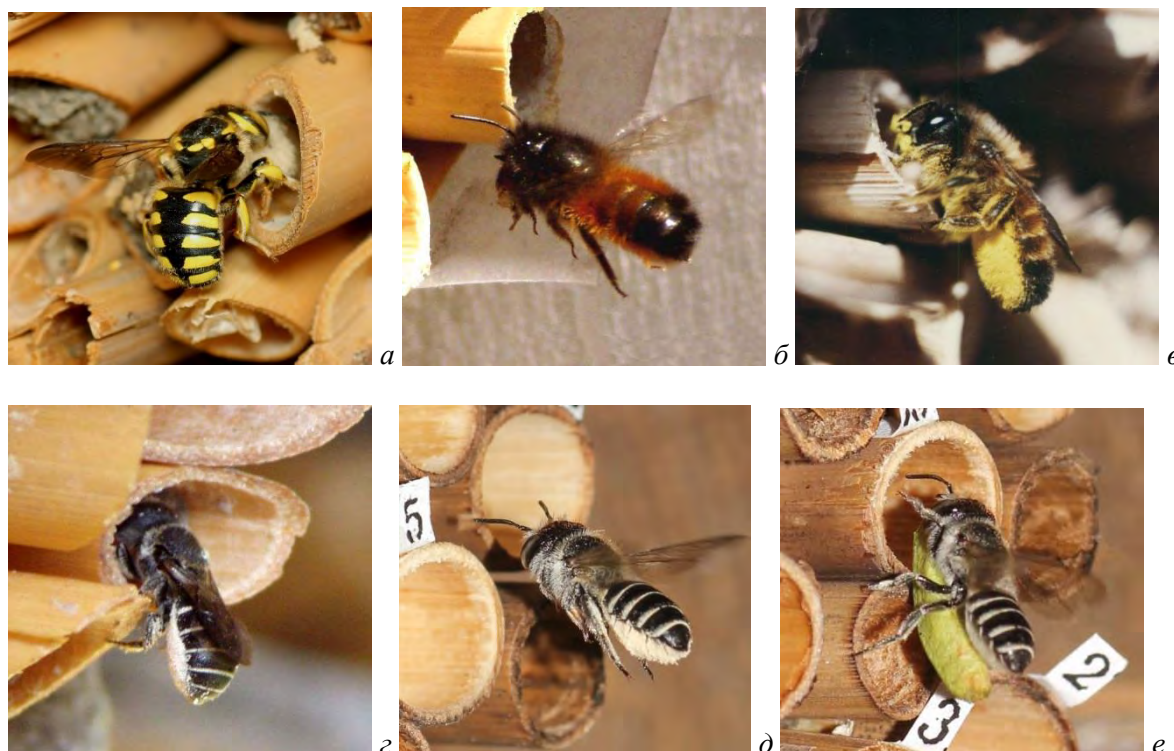


Рис. 1. Пчелы-мегахилиды – объекты изучения структуры трофических связей: *Anthidium manicatum* (а), *Osmia cornuta* (б), *Osmia rufa* (в), *Heriades crenulatus* (г), *Megachile rotundata* (д и е)



Рис. 2. Вскрытые гнезда *Osmia rufa*, размещенные в соответствии со сроками их закладки (а), и один из ульев, подготовленный для проведения исследований по изучению трофических связей пчел, в котором все трубки развернуты косым срезом в сторону наблюдателя (б)

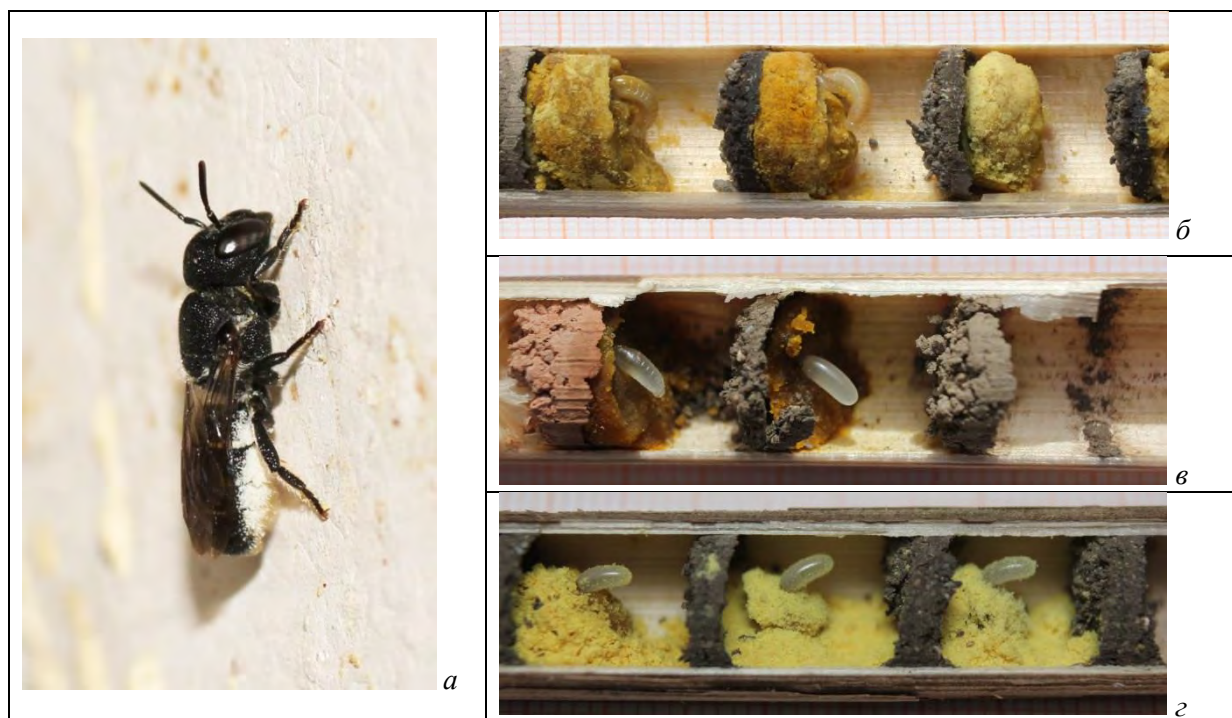


Рис. 3. Пчела *Heriades crenulatus* на стенке улья с грузом пыльцы *Centaurea diffusa* в скопе (а) и вскрытые ячейки гнезд *Osmia rufa* (б) и *Osmia cornuta* (в и з) на разных стадиях развития потомства



Рис. 4. Инструментарий для обеспечения наблюдений за фуражировочной активностью пчел в ульях Фабра и взятия проб пыльцы

пчелами, следует отметить все заселенные трубки номерками (рис. 1 е). На выбор кормовых растений может оказывать влияние масса самок, поэтому самок, выбранных для наблюдения, необходимо взвесить на торсионных весах. Для этого, после того как самка залетела в гнездо, следует надеть на трубку небольшой колпачок из полупрозрачной бумаги (рис. 4-2). Как только самка попытается выйти из гнезда, она окажется в колпачке. Далее нужно быстро, но осторожно снять колпачок с трубки вместе с самкой и взвесить его на торсионных весах, после чего пчелу выпустить, а колпачок взвесить еще раз.

Определение состава и соотношение цветков растений, посещаемых самками пчел в течение одного вылета за провизией. Выявить круг растений, которые посетила пчела в течение одного вылета за пыльцой и нектаром, можно исключительно на основании проб пыльцы, взятых из скопы пчел. Скопа пчел-мегахилид в виде брюшной щетки хорошо заметна и уже по цвету пыльцы, ее наполняющей, можно судить о том, с каких цветков собрана основная масса пыльцы (рис. 3 а). Однако для точной идентификации пыльцы и подсчета соотношения пыльцевых зерен разных видов растений необходимо ее микроскопическое исследование. Взять пробу пыльцы из скопы можно несколькими способами. Самый простой способ – отловить пчелу энтомологическим сачком, взять ее пальцами так, что бы исключить ужаление, и осторожно счистить часть пыльцы из скопы. Этот способ имеет существенные и очевидные недостатки: не всегда возможно с легкостью отловить пчелу, подлетающую к улью; не всегда можно быть достаточно уверенным, что отловленная пчела является хозяйкой гнезда, над которым ведется наблюдение. Не исключен и риск быть ужаленным, а также риск нанесения непоправимых повреждений самой пчеле.

Более приемлемы способы взятия пробы пыльцы из скопы пчел, не требующие ее отлова. Суть одного из таких приемов состоит в том, что бы создать временное препятствие, мешающее быстрому проникновению пчелы в гнездо после возвращения из фуражировочного полета. Пчела, подлетев к гнезду и обнаружив препятствие на входе в него, обычно сразу же пытается его устранить, часто совершенно не обращая внимания на наблюдателя и не опасаясь его. В это время можно взять у нее пробу пыльцы. В зависимости от поведенческих особенностей пчел того или иного вида, конструкции ульев и других обстоятельств в качестве препятствия можно использовать разные приспособления. В некоторых случаях удобно использовать тонкие энтомологические иголки, воткнутые во внутренние стенки гнездового канала у самого его входа так, что бы они не позволяли пчеле проникнуть в гнездо (рис. 5 а). В отдельных случаях, когда входное отверстие гнезда не многим больше головы пчелы, бывает достаточно даже одной иглы. Недостатки использования иголок в том, что не всякая конструкция улья допускает возможность воткнуть иголки, кроме того, иголки могут отпугивать или дезориентировать пчел.

Для особо пугливых пчел следует использовать препятствия, не нарушающие фон, на котором находится входное отверстие гнездовой трубки. В таких случаях в качестве препятствий удобны кусочки поролона (рис. 4-3), которые вставляются в гнездовую трубку несколько глубже ее переднего края. Размер кусочка поролона подбирается в соответствии с диаметром трубки так, что бы он легко вставлялся и извлекался пинцетом, но с трудом вытаскивался пчелой. На рисунке 5 б заснята пчела, пытающаяся извлечь кусочек поролона из трубки гнезда. В этот момент можно легко взять пробу пыльцы из ее скопы. Недостаток данного препятствия в том, что поролон полностью перекрывает входное отверстие гнезда, и пчела не может уловить его запах. Это может привести к тому, что самка не сможет обнаружить свое гнездо или ее действия по преодолению препятствия станут настолько неуверенными и осторожными (опять же по причине неуверенности в принадлежности ей гнезда), что взять пробу пыльцы будет невозможно. В качестве препятствия можно использовать пробочки из сухих стеблей травянистых растений с мягкой сердцевинкой, в которой проделаны отверстия, достаточные для прохождения воздуха, но недостаточные для прохода пчелы (рис. 4-5). В отверстие гнездового канала пробочка вставляется пинцетом, а вынимаются вытаскиванием за нитку, заранее прикрепленную к ней. Такая пробочка не отпугивает пчелу и не препятствует распространению запаха гнезда, а на нить пчела, как правило, не обращает никакого внимания.

Испытания пробок из ваты, папиросной бумаги, или другого материала показали свою неэффективность, в частности, ватную пробку трудно полностью удалить из канала, а оставшиеся волокна ваты затрудняют проход пчел, бумага – не всегда легко захватывается пинцетом.

В качестве препятствия относительно незаметного для пчелы и не затрудняющего улавливание ею запаха своего гнезда, может использоваться специальное приспособление в виде тонкой проволоочки, свернутой на одном конце в спираль (рис. 4-б). Спираль свернута и изогнута таким образом, что, будучи вставлена в отверстие гнезда (рис. 5 д), она не препятствует вхождению пчелы в гнездо, но останавливает ее на некотором расстоянии от среза трубки. Это создает идеальные условия для взятия пробы пыльцы из скопы. После того, как пчела вошла в переднюю часть трубки, наблюдатель, взявшись и осторожно потянув за оставшийся снаружи кусочек проволоочки, может медленно пододвинуть пчелу к выходу, так, что бы ее голова осталась в трубке, а брюшко с брюшной щеткой, наполненной пыльцой, оказалось снаружи. Более удобного положения пчелы для взятия пробы пыльцы представить трудно.

Хорошая возможность для взятия проб пыльцы появляется в том случае, если пчела заселила трубку предельно малого диаметра. Это связано с тем, что разгрузка провизии в гнездовых трубках разного диаметра происходит по-разному. Войдя в гнездо с грузом пыльцы и нектара и подбежав к ячейке, пчела, прежде всего, освобождается от нектара, отрывая его из зобика на хлебец. После этого пчела должна развернуться на 180 градусов и счистить на хлебец пыльцу из брюшной щетки. В трубках большого и среднего для данного вида пчел диаметра самки разворачиваются прямо у ячейки, не выходя из трубки, а в трубках малого диаметра пчелы вынуждены выйти из трубки задним ходом и развернуться снаружи у входа в гнездо. В момент выхода самки из гнезда, когда ее голова еще находится в трубке, а брюшко с наполненной пыльцой щеткой снаружи, можно легко взять пробу пыльцы из скопы пчелы. Таким образом, если скомпоновать гнездовые блоки улья из трубок небольшого диаметра, можно значительно облегчить работу по взятию проб пыльцы из скопы пчел. Надо только иметь в виду, что способность пчел разворачиваться в трубке зависит не только от ее диаметра, но и от степени наполнения пыльцой брюшной щетки. Вернувшись из фуражировочного полета с небольшой порцией пыльцы в трубку не самого небольшого диаметра, пчела обязательно воспользуется появившейся возможностью сделать разворот, не выходя из гнезда,

Во всех этих случаях в качестве приемника пыльцы удобно использовать небольшие кусочки скотча, нарезанные в виде равнобедренного треугольника (рис. 5 в). Один из приготовленных заранее кусочков скотча берется пинцетом за основание (рис. 5 е) и прикладывается к скопе пчелы. В некоторых случаях удобней приклеить треугольничек скотча основанием к специально подготовленной палочке (рис. 5 з). После взятия пробы пыльцы, кусочек скотча с пыльцой наклеивается на широкую полосу скотча (липкой поверхностью к липкой) и рядом с ним фломастером на нелипкой поверхности записывается номер пчелы и время взятия пробы (рис. 5 и). Такие ботанические препараты пыльцы (Патент на полезную модель..., 2015) могут храниться в течение нескольких дней без потери возможности идентификации пыльцы.

Взятие проб пыльцы непосредственно из скопы требует особых навыков работы с дикими пчелами и представляет собой достаточно трудоемкое дело. Однако, уникальность получаемых данных в виде сведений о видовом составе цветков, посещаемых пчелой в течение одного фуражировочного полета, безусловно, оправдывает все трудности работы.

Оценка смены трофических приоритетов пчел в течение дня. Для получения сведений о смене трофических приоритетов самок в течение дня достаточно обеспечить сбор пыльцы, приносимой пчелами в улей, в отдельные последовательные интервалы времени суточного лета. В условиях гнездования пчел в ульях Фабра сделать это можно с помощью специальных приспособлений (Декларационный патент..., 2006 а, 2006 б). Суть этих устройств в том, что на подлете к улью пчела встречается с преградой, пролетая мимо которой, пчела попадает в турбулентные потоки воздуха и часть пыльцы со скопы сдувается

на приемное устройство. Приемник пыльцы каждые полчаса или час заменяется, а пыльца, накопившаяся в нем, изучается как отдельная проба. Собрать пыльцу, осыпавшуюся с брюшных щеток пчел, можно, разместив под передней стенкой улья полоску скотча. Но в этом случае, скотч будет приемником не только пыльцы, но и всякого мусора, который пчелы вычищают из гнездовых трубок. Кроме того на такой приемник пыльцы будет попадать и пыльца ветроопыляемых растений, переносимая ветром и не имеющая никакого отношения к пыльце, которая приносится пчелами. Известный факт, что пчелы способны собирать и переносить в скопе пыльцу ветроопыляемых растений (Давыдова, 1972; Иванов, 2006), только усугубляет ситуацию, так как в таких пробах невозможно отделить пыльцу принесенную ветром, от пыльцы из собирательного аппарата пчел.



Рис. 5. Приспособления для взятия проб пыльцы (а–з) и ботанический препарат пыльцы из скопы пчел (и)

Отмеченным выше способом можно получить сведения о смене в течение дня трофических приоритетов пчел данной колонии в целом. Условием успешного применения этого приема является отсутствие в улье гнездящихся пчел других видов. Кроме того, используя этот прием, мы не можем получить информацию о смене в течение суток трофических приоритетов самок на индивидуальном уровне, которая представляет наибольший интерес.

Смена трофических приоритетов пчел в течение дня на индивидуальном уровне может быть выявлена с использованием особых устройств. Самый простой способ – приклеить кусочек скотча под входное отверстие гнездовой трубки и менять его через определенный интервал времени. Недостаток этого метода – возможное попадание на приемник пыльцы посторонней пыльцы – снижает ценность полученных данных. Кроме того, самки часто, пытаясь избежать контакта с приемником, садятся на трубку и заходят в нее по боковому краю, при этом пыльца со скопы осыпается мимо приемника. В этом случае кусочек скотча следует слегка отогнуть вниз (рис. 5 з), хотя это несколько уменьшит количество пыльцы, попадающей на его поверхность.

Возможно и применение специального устройства (Патент на полезную модель..., 2014), которое лишено отмеченных выше недостатков. Это устройство помещается непосредственно в гнездовую трубку, после ее заселения и начала работы пчелы по провиантированию ячеек. Принцип его действия состоит в том, что пчела, проходя через устройство, приводит в действие механизм, обеспечивающий прижимание брюшной щетки пчелы к приемнику пыльцы.

Оценка смены трофических приоритетов пчел в течение сезона. Ежедневные наблюдения за гнездованием пчел в ульях дают возможность зафиксировать время, в какой день строилась и провиантировалась каждая ячейка любого гнезда в улье. Поскольку в большинстве случаев одна ячейка строится и провиантируется в течение одного или полутора дней, то анализируя состав пыльцы в ячейке, время провиантирования которой зафиксировано, мы имеем возможность установить, цветки каких растений посещала данная пчела в течение определенного дня плюс минус один день. Этой точности достаточно, что бы, исследовав содержимое всех ячеек гнезда, сделать заключение о смене трофических приоритетов данной пчелы в течение периода времени закладки данного гнезда. При наличии других гнезд, построенных этой самкой, и сведений о последовательности их строительства можно получить данные о смене ее трофических приоритетов на протяжении всего периода ее жизни. Получив аналогичные сведения о гнездах других самок, гнездившихся в улье, можно сделать заключение о смене трофических приоритетов данного вида пчел в течение сезона на уровне колонии.

Чтобы реализовать решение этой задачи необходимо (в идеале) зафиксировать время начала и окончания провиантирования каждого гнезда в улье или зафиксировать время провиантирования хотя бы одной из ячеек каждого гнезда. С учетом того, что каждое гнездо в колонии строится, в большинстве случаев, в течение 4–7 дней (в первой половине срока гнездования – больше, а во второй – меньше), без большого ущерба для достоверности получаемых результатов можно ограничиться проведением работы по фиксации времени сооружения ячеек гнезд в улье один раз в 4–5 дней.

Для получения аналогичных сведений на индивидуальном уровне необходимо снабдить гнездящихся самок индивидуальными метками. Для этого можно использовать любые известные способы мечения мелких насекомых, в том числе, например, нанесение на среднеспинку пчел капелек лака для ногтей (рис. 4-1). Используя лак разного цвета и располагая капельки лака в разных местах среднеспинки, можно снабдить хорошо отличимыми метками достаточно большое количество самок.

Фиксация времени закладки ячеек делается с помощью специального приспособления – тонкого стержня с нанесенной на него шкалой с ценой делений 0,5 см (рис. 4-7). На кончик со стороны начала шкалы прикрепляется бусинка, для того, что бы при использовании инструмента не повредить ячейку (ее перегородку или хлебец). Для работы с гнездами, построенными в глубоких трубках, и для удобства хранения такой инструмент делается составным из двух и более частей. Работу по фиксации времени провиантирования ячеек следует проводить в солнечную погоду. Перед использованием стержня следует заглянуть в гнездо с помощью зеркала и примерно оценить глубину, на которой находится крайняя ячейка, а также степень ее наполнения, наличие или отсутствие порога. Далее, стержень очень осторожно продвигается вглубь гнездового канала до того момента, пока бусинка не упрется в порог или хлебец ячейки. Далее по шкале стержня фиксируется глубина погружения стерженька. Если гнездовые трубки достаточно легко извлекаются из улья (с возможностью их беспрепятственного возвращения на место), то можно обойтись без дневниковой записи величины погружения мерного стержня. Вынув стерженек из канала, следует приложить его к трубке с наружной стороны и отметить маркером глубину его погружения риской на стенке трубки и тут же написать дату.

При продвижении стерженька вглубь гнезда, не следует держать его, крепко сжимая в пальцах руки. Это позволит вовремя почувствовать, что стерженек достиг порога ячейки или хлеба и что дальнейшее его продвижение вглубь гнездового канала нужно остановить.

Регулярная фиксация (с интервалом 4–5 дней) времени закладки ячеек в гнездах изучаемой колонии сопровождается обязательным извлечением всех запечатанных гнезд. Извлеченные из улья гнезда каждой очередной партии вскрываются и выкладываются на рабочем столе так, что бы метки одного дня совпадали друг с другом (рис. 2 а). Как видно на рисунке, метки на гнездовых трубках, сделанные красным маркером, совмещены между собой по вертикали и с красной вертикальной линией, прочерченной по листу бумаге, на котором выложены гнезда. При такой раскладке гнезд каждая ячейка каждого гнезда,

находящаяся на одной вертикальной линии, имеет одно и то же время провиантирования. Следует иметь в виду, что у большинства пчел-мегахилид в обычных условиях от откладки яйца до выхода из него личинки проходит 4 дня, а дальнейший возраст личинки коррелирует с ее размерами. Стадии развития личинок обычно хорошо видны и различаются невооруженным глазом (рис. 3 б–г). Учет этих данных позволяет уточнить время закладки отдельных ячеек. Несовпадение дат отдельных ячеек, расположенных на одной вертикале, может произойти в том случае, если в ход их закладки и провиантирования вмешались некоторые экстраординарные обстоятельства. Например, иногда случается, что пчела покидает свое гнездо по причине гибели или по другим причинам (например, захвата гнезда муравьями). Такое гнездо может через несколько дней обрести новую хозяйку. Тогда соответствие сроков закладки ячеек, находящихся на одной линии, нарушается и действительное время закладки ячеек, выпадающих из общего ряда, нужно определить по возрасту личинок.

Взятие проб пыльцы из отдельных ячеек гнезд аналогично способу, описанному выше.

Следует отметить, что анализ состава пыльцы хлебцев из гнезд пчел-мегахилид, описанным способом, осуществим без особых препятствий только для видов пчел, хлебцы которых содержат хотя бы небольшую долю сухой пыльцы. Если хлебцы полностью пропитаны нектаром, пыльца теряет свою нативную форму и ее определение становится затруднительным, хотя и возможным. Для этого следует приготовить дополнительные эталонные препараты пыльцы, смоченной нектаром.

Идентификация пыльцы. Идентификация пыльцы проводится в ходе сравнения препаратов пыльцы, отобранной тем или иным способом из скопы или ячеек гнезд, с эталонными препаратами пыльцы, собранной непосредственно с цветков растений, цветущих на территории, прилегающей к месту установки ульев Фабра. Представляемая методика предполагает использование временных препаратов пыльцы, хотя и не исключает изготовление постоянных. Изготовление временных препаратов требует минимальных затрат времени и материалов, а их информативность достаточна для достижения поставленных целей. В некоторых случаях, для облегчения работы по идентификации пыльцы можно сделать небольшой полевой атлас пыльцы, составленный из фотографий пыльцевых зерен (рис. 6), или их рисунков на фоне сетки камеры Горяева (рис. 8). Описание устройства камеры Горяева приводится ниже, там где описано применение данного оптического устройства по прямому своему назначению – подсчет количества и соотношения пыльцевых зерен разных видов растений в пробах пыльцы. Применение камеры Горяева для идентификации пыльцы связано с наличием в данном устройстве микроскопической сетки (рис. 7 б), на фоне которой хорошо видны размеры пыльцевых зерен, что намного облегчает определение видовой принадлежности пыльцы. Ботанический препарат пыльцы в виде пыльцы, заключенной между двумя слоями прозрачного скотча, помещается в камеру Горяева так, чтобы пыльца оказалась над участком с сеткой и была хорошо видна на ее фоне. Работа по идентификации пыльцы не представляет трудностей при наличии несложных быстро приобретаемых навыков. Пыльцевые зерна растений даже из одних и тех же родов, как правило, хорошо различимы по совокупности признаков: форма, размеры, текстура экзимы, цвет (рис. 6 и 8). Тем более что речь идет, обычно, о максимум двух или трех десятках видов растений.

Следует особо отметить, что сбор пыльцы с помощью скотча, удобный во многих отношениях, имеет один недостаток – анализ пыльцы, собранной на скотч, необходимо провести в течение 1–3 дней. После этого срока пыльца, особенно в жаркую погоду, начинает терять свою форму, и ее идентификация становится крайне затруднительным делом.

Выявление видового состава и оценка относительной плотности цветков кормовых растений пчел. Сведения о составе пыльцы, собираемой пчелами на цветущей растительности, и соотношении числа пыльцевых зерен разных видов растений дают полное представление о видовом составе растений, с цветков которых пчелы данного вида собирают пыльцу, а также о соотношении числа посещенных цветков разных видов.

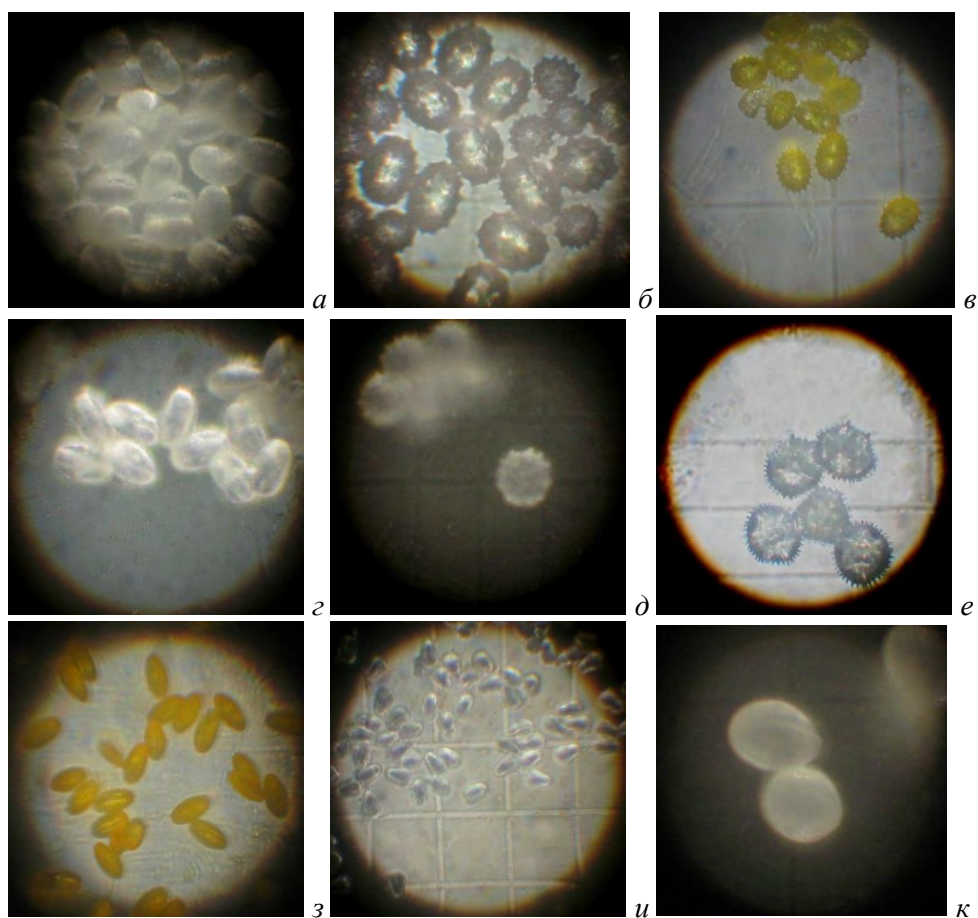


Рис. 6. Вид пыльцевых зерен растений семейства Asteraceae на фоне сетки камеры Горяева: *Arctium lappa* (а), *Carduus crispus* (б), *Achillea millefolium* (в), *Centaurea diffusa* (г), *Cirsium arvense* (д), *Cichorium intybus* (е), *Verbascum thapsus* (з), *Echium vulgare* (и), *Convolvulus arvensis* (к)

Но этих данных недостаточно чтобы выявить трофические приоритеты пчел и ответить на вопрос – цветки каких видов растений предпочитают посещать пчелы, а какие цветки игнорируют или посещают менее охотно. Для выявления трофических предпочтений пчел необходимо иметь информацию не только о видовом составе, но и соотношении цветов разных видов растений, произрастающих на территории фуражировки пчел. Кроме того, имеет значение не только относительная численность цветков разных видов, но и характер их распространения по территории, удаленность от улья, диогогамия, продолжительность времени цветения цветков (за весь период цветения и в течение дня), а также их пыльцевая продуктивность. Определенное значение имеет и степень проявления конкуренции с другими видами пчел. Необходимость учета всех перечисленных факторов делает задачу выяснения трофических приоритетов пчел крайне сложной. Выходом из положения может стать отказ от учета некоторых параметров, оценка которых требует больших затрат времени, а их значение относительно невелико, или компенсация отсутствия некоторых данных с помощью внесения поправок в методику сбора материала.

Из перечисленных выше параметров существенное значение может иметь характер распространения цветков разных видов по территории фуражировки и разная удаленность их от улья. Компенсировать отсутствие возможности точной оценки этого параметра можно, внося некоторые изменения в методику сбора данных по оценке относительной плотности цветков кормовых растений.

При очевидной неравномерности распределения видов цветущих растений по территории фразировки, сбор материала для последующей оценки видового состава и относительной плотности цветков растений разных видов на этой территории производится следующим образом. Во-первых, выявляется видовой состав растений. Незнакомые растения гербаризируются, а на время учетов им присваиваются номера или даются условные названия. От точки установки улья в нескольких направлениях прокладываются трансекты длиной 200–300 метров и шириной 0,5 м. Конкретная длина трансекты определяется плотностью и степенью равномерности распределения цветущих растений разных видов по территории вокруг улья. Минимальный объем выборки определяется опытным путем с использованием стандартных приемов (Доспехов, 1965; Лакин, 1968 и др.).

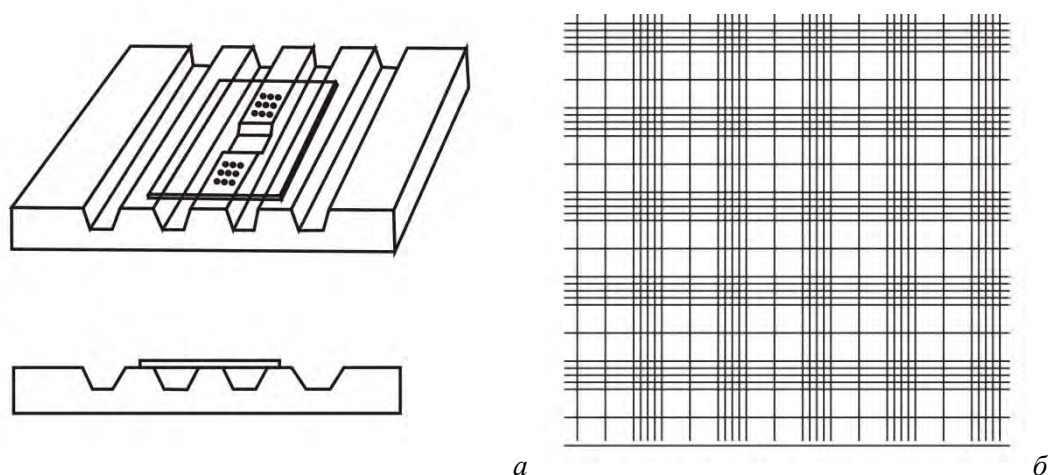


Рис. 7. Камера Горяева (а) и сетка, предназначенная для подсчета пыльцевых зерен (б)

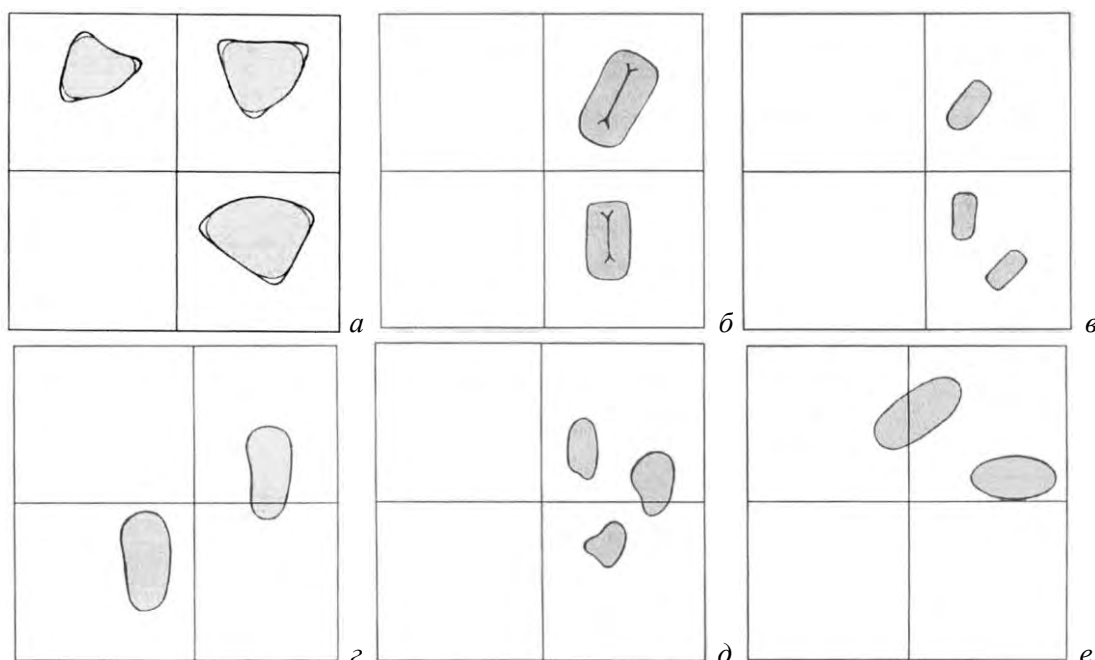


Рис. 8. Рисунки пыльцевых зерен растений семейства Fabaceae на фоне сетки камеры Горяева: *Medicago minima* (а), *Medicago sativa* (б), *Medicago lupulina* (в), *Melilotus officinalis* (г), *Trifolium pratense* (д), *Trifolium repens* (е)

Специфика цели и задач методики допускает выбор траектории трансекты не случайным образом. В частности, на наш взгляд возможна прокладка трансекты не строго по прямой линии, а через участки с наибольшим разнообразием и плотностью цветущих растений, повторяя тем самым тактику выбора кормовых участков пчелами. При этом следует учитывать вероятность того, что на участках с меньшей плотностью цветущих растений могут преимущественно цвести виды, в меньшем числе представленные на участках с большей плотностью и с большим разнообразием видов цветущих растений. В таком случае следует внести коррективы в выбор траектории трансект с учетом этих особенностей. Трансекты разбиваются на участки длиной 25 метров. Наблюдатель начинает движение от точки установки улья по трансекте в выбранном направлении. По ходу движения по выбранной трансекте, он ведет подсчет всех цветков, отмечая их видовую принадлежность. Подсчет на каждом двадцатипятиметровом отрезке трансекты ведется отдельно. Плотные соцветия, например, растений семейства астровых засчитываются как один цветок, независимо от количества цветков их составляющих.

Полученные данные обрабатываются следующим образом. Подсчет общего соотношения числа цветков ведется отдельно по участкам трансект, находящимся на разном удалении от улья. Последовательно суммируются все цветки каждого из видов на равноудаленных от улья участках трансект. Полученные суммы цветков каждого вида цветущих растений на равноудаленных участках трансект умножаются на коэффициенты указанные в таблице 1.

Таблица 1

Коэффициенты, компенсирующие эффект удаленности цветущих растений от места установки улья

	Номера участков трансект в последовательности их отдаления от улья											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Величина коэффициента	1	1,1	1,2	1,3	1,6	2,1	2,3	3,8	5	6,2	8,3	10

Коэффициенты следует применять в тех случаях, когда по результатам суммирования цветков отдельных видов на участках равноудаленных от улья выявится достаточно большая разница в соотношении числа их цветков, хотя бы по одному виду. И в этом случае, как и в других, коэффициенты применяются по всем участкам, независимо от того, отмечено ли в них отклонения от общего соотношения цветков на всех участках.

Полученные после применения коэффициентов (или без них) цифры числа цветков, зарегистрированных на всех участках всех трансект по каждому виду растений, суммируются, и далее вычисляется сумма числа всех цветков всех видов на всех участках всех трансект.

Доля цветков каждого вида растений, цветущих в окружении улья в радиусе 200–300 метров рассчитывается по формуле:

$$\frac{N \times 100}{M},$$

где: N – зарегистрированное на трансектах количество цветков данного вида растений с учетом (или без) поправочных коэффициентов; M – суммарное количество цветков всех видов, зарегистрированное на трансектах с учетом (или без) коэффициентов.

Величина приведенных в таблице коэффициентов рассчитывалась по данным распределения пчел по полю цветущей люцерны вокруг укрытия с ульями, в которых была сформирована искусственная колония пчел *Megachile rotundata*. Эти данные были любезно предоставлены нам М. А. Филатовым. Применение данных коэффициентов компенсирует эффект удаленности цветущих растений от места гнездования пчел (от улья Фабра) при неравномерном распределении их по территории фуражировки.

Оценка пылевой продуктивности цветков (соцветий) на территории фуражировки пчел. Оценка пылевой продуктивности цветков в рамках достижения заданных целей исследований сводится к подсчету среднего числа пылевых зерен, содержащихся в одном цветке (соцветии) и доступных для сбора пчелами в течение дня. Использование соцветий наравне с отдельными цветками требует пояснения. Речь идет только о плотных соцветиях, в которых практически очень трудно подсчитать количество цветков – соцветия астрочетных, сельдереецветных, некоторых бурачничочетных и др. Приравнивание таких соцветий к цветкам обусловлено конечной целью этих исследований, точно так же как и выбор единицы измерения пылевой продуктивности – количество пылевых зерен без учета их массы. Оценка пылевой продуктивности цветков (соцветий) необходима для ответа на вопрос – какова доля цветков (соцветий) каждого из видов растений, в общем числе цветков (соцветий) которые посещали пчелы в ходе своих фуражировочных вылетов. Для этих целей ни подсчета числа цветков в плотных соцветиях, ни подсчета массы пылевых зерен не требуется.

Для выявления количества пылевых зерен, содержащихся в одном цветке, необходимо в вечернее время после окончания лета пчел срезать несколько соцветий или цветущих побегов изучаемого растения, занести их в лабораторию и поставить в сосуд с водой. После этого необходимо удалить все распутившиеся цветки, оставив на стебле или цветоносе только бутоны. На следующий день после того как бутоны и пыльники раскроются, все пыльники необходимо отделить от цветка и поместить в чистую пробирку.

Затем в эту пробирку мерной пипеткой следует налить строго определенный объем воды равный 1 см³ (1 мл). Вода осторожно взбалтывается, при этом пыльца смыывается с пыльников и переходит в воду в виде взвеси. Если цветок содержит небольшое количество пыльцы, то в пробирку помещаются пыльники с двух, трех или более цветков. Как слишком малое, так и слишком большое количество пыльцы в пробирке затрудняет ее подсчет. Оптимальное число цветков, пыльники которых помещаются в пробирку целесообразно установить опытным путем в ходе нескольких первых попыток подсчета. Дальнейшая работа по подсчету среднего количества пыльцы, содержащейся в одном цветке, проводится с использованием камеры Горяева.

Камера Горяева – специальное оптическое устройство, предназначенное для подсчета видимых в микроскоп частиц в заданном объеме жидкости. Состоит из толстого предметного стекла и тонкого покровного стекла (рис. 7 а). На одной из поверхностей камеры Горяева в двух местах нанесена микроскопическая сетка (рис. 7 б), которая содержит 100 больших (они расположены группами по 4) и 400 малых квадратов (они расположены группами по 16). Площадь больших квадратов равна 1/25 мм², а малых квадратов – 1/400 мм².

Поверхность стекла, на которую нанесена сетка, находится ниже других поверхностей предметного стекла, причем, если покровное стекло положить на предметное стекло, накрыв им участки камеры, на которые нанесена сетка, как это показано на рисунке 7 а, то между покровным стеклом и поверхностью камеры окажется свободное пространство. Расстояние от поверхности камеры с нанесенной на нее сеткой до нижней поверхности покровного стекла будет равно 1/10 мм. Таким образом, если в камеру Горяева поместить исследуемую жидкость и накрыть ее покровным стеклом, то над каждым квадратом (малым или большим) будет определенный объем исследуемого вещества. Над каждым большим квадратом будет находиться 1/250 мм³.

С помощью пипетки небольшое количество воды из пробирки переносится в камеру Горяева, которая накрывается покровным стеклом. Перед этой операцией пробирку следует встряхнуть, что бы пыльца как можно равномерней распределилась в объеме жидкости. Камера Горяева помещается под микроскоп. Подсчет пыльцы проводится при малом увеличении микроскопа в 10 больших квадратах по диагонали поля зрения микроскопа, причем, если пыльца находится против линий, ограничивающих квадрат, считают зерна на верхней и правой линиях, а на левой и нижней – не подсчитывают. Затем определяют среднее количество пылевых зерен в одном квадрате.

Исходя из этих данных, легко вычислить общее количество пыльцевых зерен в пыльниках, помещенных в пробирку. Это делается по формуле:

$$N = \frac{n \times v_0}{v_1},$$

где N – искомая величина, то есть количество пыльцевых зерен, содержащихся в данном количестве пыльников; n – количество пыльцевых зерен над одним квадратом; v_1 – объем жидкости над одним квадратом; v_0 – весь объем жидкости.

Впервые применить камеру Горяева для подсчета количества пыльцы на теле пчел-опылителей предложил А. Н. Киселев с соавторами, описавшими все детали ее применение в отдельной публикации (Киселев и др., 1983).

Учет дихогамии и продолжительности времени цветения отдельных цветков (в том числе и в течение дня) для последующих расчетов пыльцевой продуктивности цветков (соцветий) на территории фуражировки пчел проводится в ходе наблюдений за ходом цветения цветков (соцветий) в природе или предварительно перенесенных в лабораторию. Полученные данные используются для внесения соответствующих поправок в расчеты, позволяющие установить относительный вклад каждого вида растений в общее количество пыльцы предоставляемой пчелам на территории фуражировки в течение дня.

Сравнение информативности разных приемов получения данных при изучении трофических связей диких пчел. Наиболее простой и традиционный метод изучения трофических связей пчел состоит в выявление видового состава растений, посещаемых пчелами для собственного питания и во время сбора пыльцы и нектара. Результатом применения такого метода являются данные в виде распределения пчел того или иного вида по цветущей растительности (Попов, 1935, 1950, 1956, 1967; Пономарева, 1967; Песенко, 1972, 1975 и др.). Этот метод основан на отлове пчел на цветках растений с указанием на коллекционной этикетке вида растения, на котором поймана каждая пчела. Метод дает возможность получить полное представление о спектре кормовых растений, посещаемых пчелами отдельных видов, и приблизительные данные о трофических предпочтениях пчел того или иного вида на видовом и популяционном уровне. Ценную информацию о характере связей пчел с растительностью на индивидуальном уровне можно получить, фиксируя последовательность посещения цветков самкой в ходе фуражировочного полета. Этим способом, в частности, было установлено «правило постоянства посещения цветков насекомыми», (Гринфельд, 1975). Уникальность информации, полученной таким способом, состоит в том, что появляется возможность получить информацию не только о трофических связях пчел, но и об их стратегии и тактике сбора провизии.

Пыльцевой анализ может применяться с использованием двух источников: пыльцы, взятой из скопы (собирательного аппарата пчел), и пыльцы, извлеченной из ячеек гнезд. Анализ пыльца из скопы позволяет выявить спектр растений, посещенных данной пчелой в течение одного фуражировочного полета. Информативность этого метода намного повышается, если есть возможность брать пробы пыльцы из скопы у самок пчел непосредственно при входе в гнездо после завершения фуражировочного вылета.

Уникальность информации, полученной на основании проб пыльцы из гнезд, состоит в том, что в данном случае мы имеем возможность проследить изменения структуры трофических связей пчел на протяжении всего периода их гнездования и смене предпочтений при заготовке провизии в ячейки будущих самок или самцов. Недостатком метода является невозможность получения достаточно точных данных о характере посещения цветков в течение одного фуражировочного полета и изменении предпочтений в течение одного дня.

Сравнительная информативность разных методов изучения структуры трофических связей диких пчел отражена в таблице 2.

Таблица 2

Информативность разных методов изучения структуры трофических связей пчел

Метод	Уровни изучения и способы получения информации		
	Видовой	Популяционный	Индивидуальный
Отлов пчел на цветках с регистрацией видовой принадлежности растений и наблюдения за поведением самок во время сбора провизии на цветках	Анализ этикеточных данных мировых коллекций	Отлов пчел на цветках кормовых растений в отдельных частях ареала, анализ этикеточных данных региональных коллекций	Наблюдения за отдельными особями пчел в процессе последовательного посещения ими цветков кормовых растений в ходе индивидуального питания и сбора провизии
Пыльцевой анализ содержимого скопы пчел	Анализ проб пыльцы, взятых из скопы коллекционных экземпляров мировых коллекций	Анализ проб пыльцы, взятых из скопы коллекционных экземпляров региональных коллекций	Анализ проб пыльцы, взятых из скопы отдельных коллекционных экземпляров или пчел, отловленных на кормовых растениях, а также у гнезд
Пыльцевой анализ провизии из ячеек пчелиных гнезд	Анализ проб пыльцы, взятых из ячеек гнезд, обнаруженных во всех частях ареала	Анализ проб пыльцы, взятых из ячеек гнезд в отдельных частях ареала	Анализ проб пыльцы, взятых из ячеек гнезда

Эффективность разных методов пыльцевого анализа в значительной степени зависит от строения скопы пчел, формы хлебца, соотношения в нем пыльцы и нектара. Сухая пыльца легко и быстро идентифицируются на основе эталонных препаратов пыльцы. Пыльца, смоченная нектаром, теряет нативную форму, что вызывает необходимость иметь под рукой набор дополнительных эталонных препаратов такой пыльцы. Таким образом, наиболее эффективно применение методики пыльцевого анализа при изучении видов, в ячейках гнезд которых хлебцы содержат преимущественно сухую пыльцу. Определенное значение имеет доступность гнезд и их строение. В этом отношении преимущество имеют гнезда, расположенные в надземных полостях с линейным расположением ячеек.

ПРИМЕРЫ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДИКИ

Результаты исследования проб пыльцы, взятых из скопы пчел, хорошо демонстрируют данные анализа состава пыльцы из собирательного аппарата четырех самок *Osmia rufa*, представленные на рисунке 9. В период подготовки к данным исследованиям самки пчел, заселившие экспериментальный улей, были отловлены, описанным выше способом, и взвешены на торсионных весах. После первого утреннего вылета из гнезд, как и после каждого последующего, летковые отверстия их гнездовых трубок закрывались пробочками из поролона. Пробы пыльцы брались в момент возвращения самок из фуражировочного полета и их попыток проникнуть в гнездо. На рисунке 9 представлен состав пыльцы в скопе четырех самок, вернувшихся из нескольких (от 6 до 8) последовательных вылетов за провизией в течение одного дня с 9-ти до 14 часов. Из данных рисунка видно, что самки *Osmia rufa* проявляют ярко выраженные индивидуальные особенности.

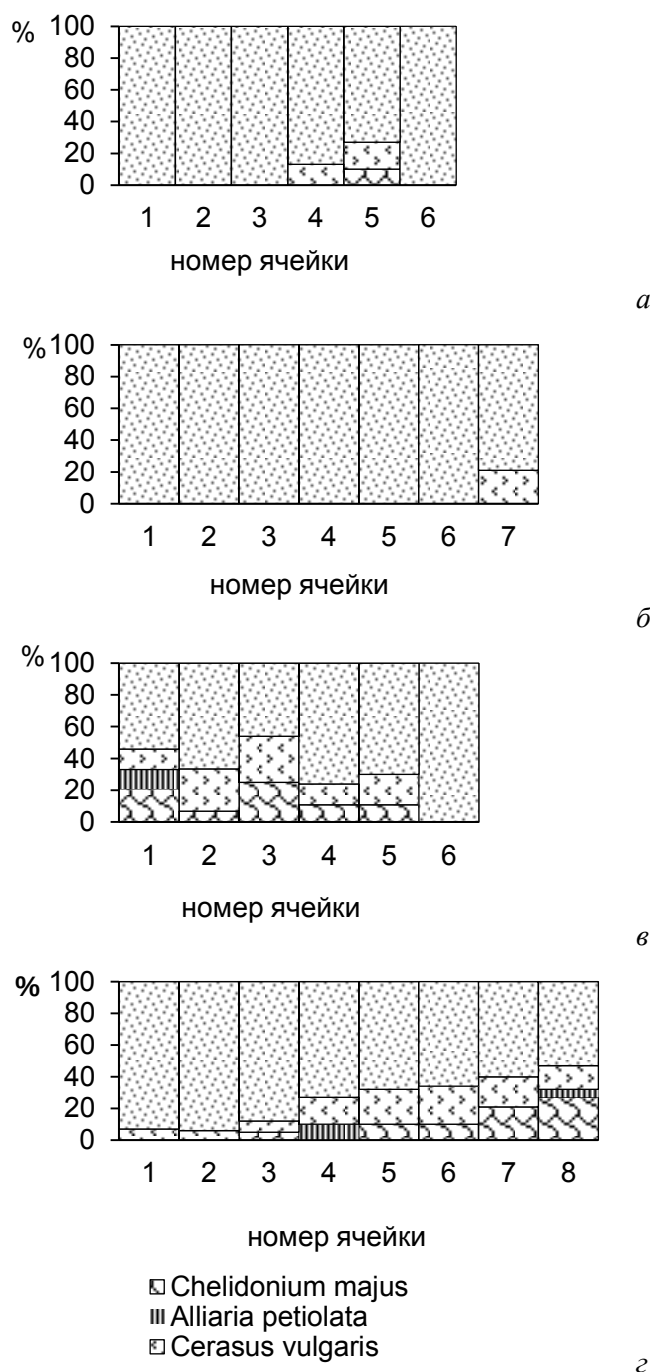


Рис. 9. Состав пыльцы, собранной в течение нескольких последовательных фуражировочных вылетов четырьмя самками *Osmia rufa*

Масса самок: а – 48 мг, б – 54 мг, в – 114 мг, г – 98 мг. Наблюдения проводились в пригороде Симферополя 07.05.2015 г. с 9 до 15 часов.

Первые две самки собирали пыльцу с четырех видов растений. При этом одна из них (рис. 9 в) в большинстве вылетов посещала кормовые растения примерно в одном и том же соотношении, в то время как вторая (рис. 9 г) в ряду последовательных вылетов постепенно сокращала долю основного кормового растения – яблони (*Malus domestica*) – и увеличивала долю остальных, в основном, за счет посещения все большего числа цветков

чистотела (*Chelidonium majus*). Две другие самки посещали почти исключительно цветки яблони, лишь иногда переключаясь на другие растения – в одном случае (рис. 9 б) на чистотел, а в другом (рис. 9 а – на чистотел и вишню (*Cerasus vulgaris*). При этом самки большой массы более охотно переключались на травянистые растения: чистотел и чесночницу. Предпочтение тяжелыми самками *Osmia rufa* травянистых растений, продемонстрированное здесь на примере четырех самок, установлена как закономерность в ходе специальных исследований на большом количестве материала (Иванов, Мензатова, в печати). Ранее такая же закономерность была установлена для *Osmia cornuta* (Иванов, 2006).

В ходе изучения структуры трофических связей по данным анализа состава пыльцы в ячейках гнезд получены сведения об отличиях в динамике смены приоритетов в посещениях цветущих растений на протяжении нескольких дней в процессе провиантирования последовательного ряда ячеек гнезд на индивидуальном уровне. На рисунке 10 в качестве примера таких отличий приведены данные состава пыльцы в ячейках гнезд, построенных двумя самками *Osmia cornuta*. Из данных рисунка видно, что эти две самки существенно отличаются по характеру взаимоотношений с цветущими растениями. Несмотря на то, что сбор провизии проходил в одном месте и в одни и те же дни, одна из самок (рис. 10 а) посещала только два вида растений: иву (*Salix* sp.) и грецкий орех (*Juglans regia* L.), кстати, типично ветроопыляемый вид. При этом по мере зацветания этого вида доля его пыльцы в последовательном ряду ячеек плавно увеличивалась, а ивы – уменьшалась.

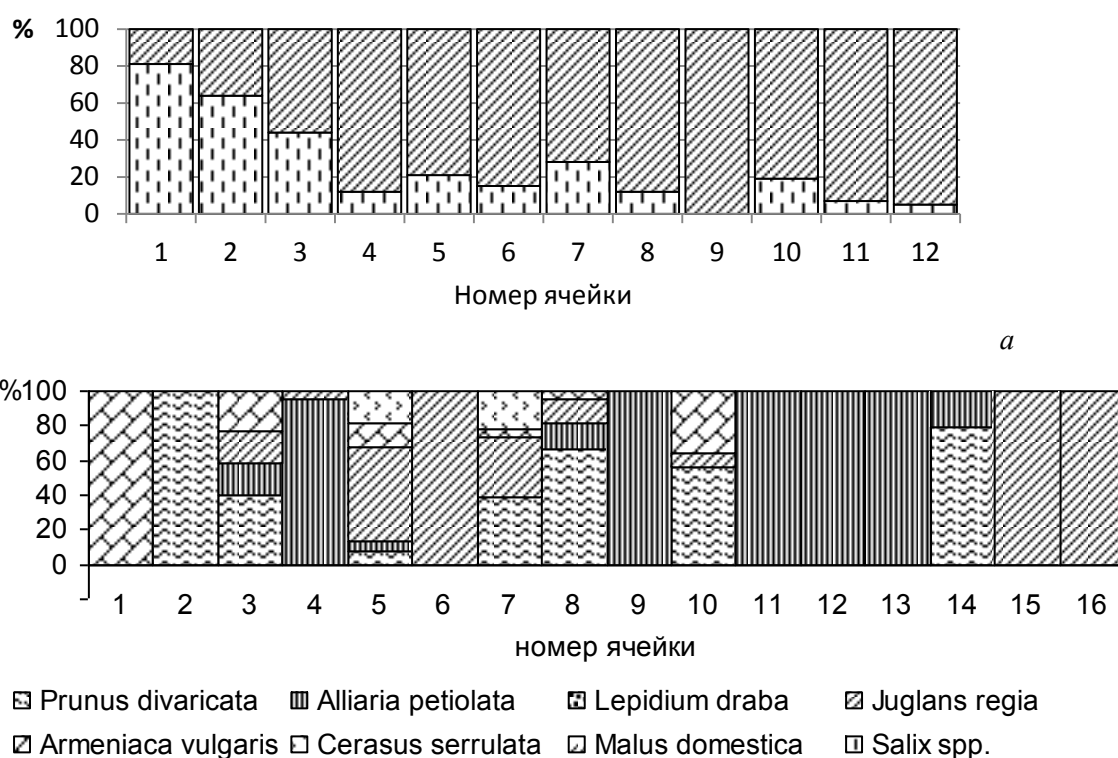


Рис. 10. Состав пыльцы в ячейках гнезд двух самок *Osmia cornuta* (по Иванов, 2006)

Вторая самка (рис. 10 б) посещала цветущие растения без определенной системы, но при провиантировании большинства ячеек (10 из 16) сбор провизии осуществляла с какого-либо одного вида растений.

Пример оценки соотношения количества пыльцы, предоставляемой меллитофильными растениями, цветущими в период лета пчел, и пыльцы этих растений, собираемой самками пчел приведен на рисунке 11. Данный пример особенно показателен, поскольку наглядно

демонстрирует отличия в трофических приоритетах двух близких видов осмий. Близких как морфологически, так и в отношении биологии гнездования (строение гнезд, сроки лета и т. д.).

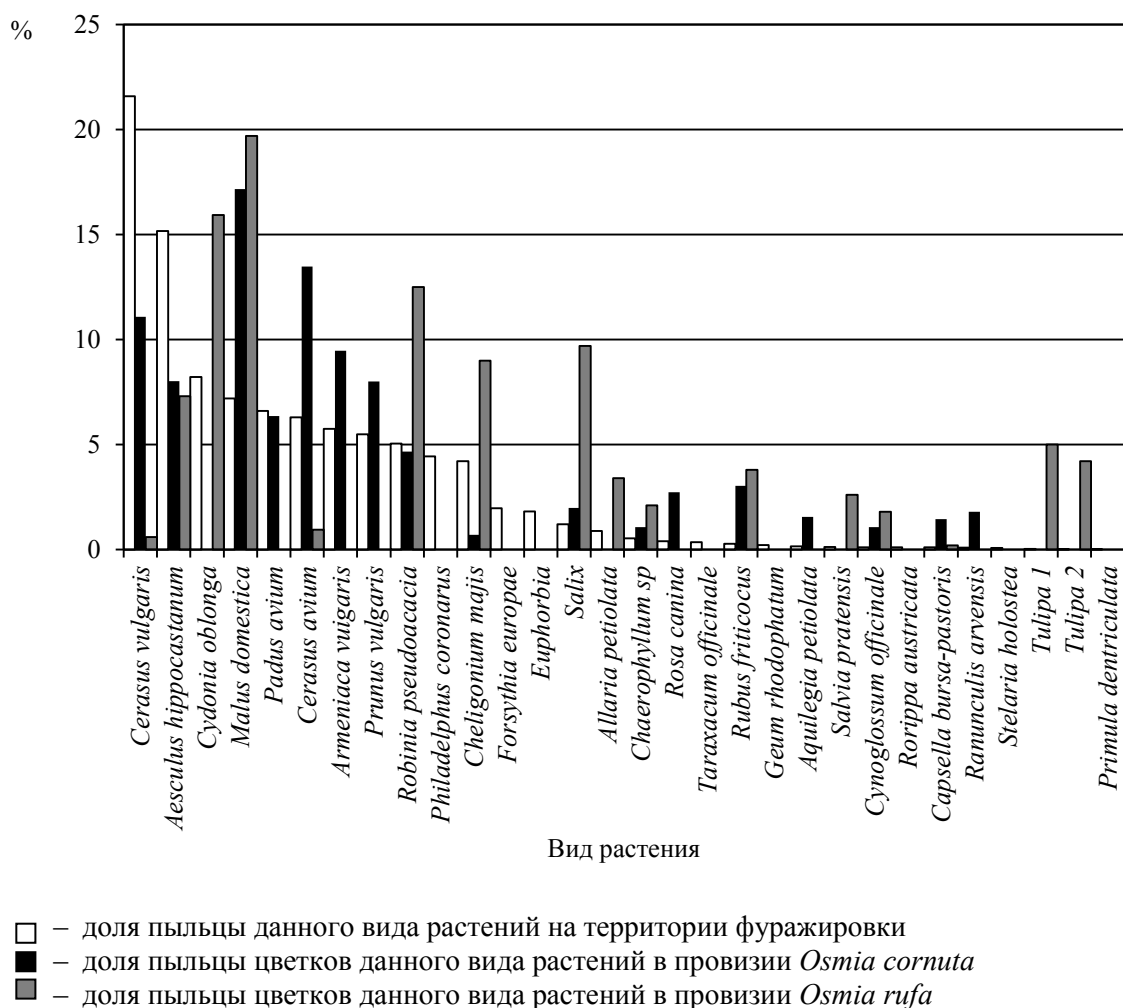


Рис. 11. Соотношение пыльцы, предоставляемой каждым из видов меллитофильных растений, цветущих в период лета двух видов диких пчел, и пыльцы этих растений, собираемой самками для питания личинок

Аналогичные по значению данные, полученные нами с применением пыльцевого анализа, позволили выявить отличия в трофических приоритетах пчел трех видов (*Anthidium manicatum*, *Heriades crenulatus* и *Hoplosmia bidentata*), гнездящихся одновременно в одном улье Фабра, установленном в пригородной зоне Симферополя на территории с несколько обедненным спектром цветущих растений (23 вида). Пчелы двух видов показали себя как монолекты – самки *Anthidium manicatum* собирали пыльцу только с шалфея мутовчатого (*Salvia verticillata*), самки *Hoplosmia bidentata* – только с василька раскидистого (*Centaurea diffusa* Lam.). В то же время и в тех же условиях гнездования самки *Heriades crenulatus* посещали пять видов растений: чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.), цикорий (*Cichorium intybus* L.), скерда маколистная (*Crepis rhoeadifolia* M. Bieb.), хондрилла ситниковая (*Chondrilla juncea* L.), василек раскидистый (*Centaurea diffusa* Lam.). Для первых четырех видов растений посещаемость возрастает в соответствии с увеличением пыльцевой продуктивности цветков (соцветий). Эта последовательность нарушается васильком раскидистым, который, имея среднюю пыльцевую продуктивность, лидирует по

посещаемости. Возможно, это можно объяснить высокой относительной плотностью соцветий этого вида (превышение в 3,5 раза) и большим (в два раза) временем цветения в течение дня по сравнению с цикорием, скердой и хондрилой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, приведенные примеры убедительно показывают, что пыльцевой анализ содержимого скопы и ячеек гнезд дает гораздо более полную картину трофических связей пчел по сравнению с картиной, которую можно получить по данным распределения пчел по цветущей растительности. Анализ пыльцы из скопы пчелы дает возможность выявить видовой состав растений, привлечших внимание пчелы в течение одного фуражировочного полета, и оценить соотношение числа цветков разных видов, посещенных пчелой за время полета.

Пыльцесборник в виде насадки на лицевую стенку улья позволяет получить обобщенные сведения о посещаемых пчелами растениях в течение нескольких часов, одного дня или большего периода времени. Пыльцесборники, прикрепленные к летковым отверстиям гнезд дают возможность получить такие же сведения на индивидуальном уровне.

Пыльцевой анализ хлебцев из ячеек гнезд – наименее трудоемкий способ оценки изменения характера связей пчел с цветущими растениями на протяжении всего времени лета пчел в течение сезона. Заключение о видовом составе кормовых растений и вклад каждого в обеспечение личинок пчел запасом питания можно осуществить на основании оценки видовой принадлежности пыльцы и соотношение числа пыльцевых зерен разных видов растений в пробах пыльцы.

Сопоставление полученных данных о составе пыльцы, собираемой пчелами для питания личинок, с соотношением числа цветков разных видов растений, цветущих на территории фуражировки в период лета пчел данного вида, с учетом пыльцевой продуктивности их цветков дают возможность оценить степень избирательности пчел при выборе кормовых растений, трофические приоритеты самок на индивидуальном, локально популяционном (в пределах колонии) и видовом уровне.

Предлагаемая методика, благодаря наличию нескольких приемов отбора проб, позволяет учесть видовые особенности поведения пчел, особенности строения собирательного аппарата, строение ячеек гнезд и консистенцию хлеба.

Применение камеры Горяева обеспечивает надежную идентификацию пыльцы и существенно облегчает подсчет соотношения пыльцевых зерен разных видов растений в пробах пыльцы и оценку пыльцевой продуктивности цветков отдельных видов растений.

В то же время, необходимо отметить, что хотя известные методы изучения трофических связей пчел обладают разной информативностью, каждый из них обладает как недостатками, так и достоинствами. Выбор конкретного метода следует проводить с учетом целей и задач исследований, а также биологических и морфологических особенностей изучаемого вида пчел, его встречаемости, возможности получения свежих гнезд и их строения.

Успешное использование методики предполагает привлечение самок пчел изучаемых видов в специально подготовленные ульи Фабра.

В качестве общего вывода можно заключить, что апробация методики изучения трофических связей диких пчел-мегахилид на основе анализа состава пыльцы из ячеек гнезд и скопы пчел показала ее высокую информативность и эффективность.

Благодарности. Авторы приносят благодарность А. В. Фатерыге за плодотворное обсуждение результатов исследований и Е. Прокопюк за помощь в сборе полевого материала.

Список литературы

- Гринфельд Э. К. Правило постоянства посещения цветков насекомыми // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1975. – № 15. – С. 23–33.
- Давыдова Н. С. Насекомые – переносчики пыльцы ветроопыляемых растений // Тр. XII-го междунар. энтомол. конгресса. – Т. III. – Л.: Наука, 1972. – С. 295–296.
- Деклараційний патент на корисну модель України 12463. Спосіб для відбору пилку від бджіл-мегахилидів; А01К 47/06 (2006.01) / С. П. Иванов. – № у 2005 06547; Заявл. 04.07.2005; Опубл. 15.02.2006, Бюл. № 2. – 3 с.: ил.
- Деклараційний патент на корисну модель України 14466. Пристрій для відбору пилку від бджіл-мегахилидів; А01К 47/06 (2006.01) / С. П. Иванов. – № у 2005 11167; Заявл. 15.05.2005; Опубл. 15.05.2006 а, Бюл. № 5. – 3 с.
- Длусский Г. М., Лаврова Н. В., Ерофеева Е. А. Механизмы ограничения круга опылителей у иван-чая (*Chamaerion angustifolium*) и двух видов гераней (*Geranium palustre* и *G. pratense*) // Журн. общ. биол. – 2000. – Т. 62, № 2. – С. 181–197.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / М.: Колос, 1965. – 424 с.
- Иванов С. П. Конструктивные особенности искусственных гнездовий для одиночных пчел // Насекомые-опылители сельскохозяйственных культур (Сб. научн. тр.). – Новосибирск: Сиб. отдел. ВАСХНИЛ, 1982. – С. 79–83.
- Иванов С. П. Переселение пчел *Osmia rufa* L. (Apoidea, Megachilidae) в период гнездования // Биологические науки. – 1983. – № 5. – С. 40–43.
- Иванов С. П. Структура трофических связей диких пчел *Osmia cornuta* и *Osmia rufa* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (Тематич. сб. научн. тр.). – Симферополь: ТНУ, 2006. – Вып. 16. – С. 136–146.
- Иванов С. П., Мензатова Э. А. Гнездование пчелы *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae): трофические связи // Энтомол. обзор. (в печати).
- Киселев А. Н., Темирова С. И., Стенько Р. П. Методические указания к полевой практике по зоологии беспозвоночных / Симферополь: СГУ, 1983 – 16 с.
- Колесова Н. С. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) на территории Вологодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVI Всерос. молодёж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 6-10 апреля 2009 г.). – Сыктывкар, 2009. – С. 96–98.
- Лакин Г. Ф. Биометрия / М.: Высшая школа, 1968. – 286 с.
- Лысенков С. Н. Опылители-генералитеты как агенты переноса пыльцы растений с широким кругом опылителей: автореф. дисс. ... кандидата биол. наук. – М., 2010. – 19 с.
- Патент на полезную модель 157573 Российской Федерации МПК А01N 3/00, G09B 23/38. Устройство для хранения ботанического материала / Иванов С. П., Сволынский А. Д., Сволынская Л. А.; патентообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского». – № 2015114245/10; заявл. 16.04.2015; опубл. 10.12.15, Бюлл. № 34.
- Патент на полезную модель 153689 Российской Федерации МПК А01К 47/06. Устройство для отбора проб пыльцы у пчёл-мегахилид / Иванов С. П.; патентообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского». – № 2014154590; заявл. 31.12.2014, опубл. 27.07.2015 б, Бюлл. № 21.
- Песенко Ю. А. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Apoidea) Нижнего Дона. Сообщение 3. Фенология и трофические связи Andrenidae // Зоол. журнал. – 1972. – Т. 51, вып. 8. – С. 1201–1205.
- Песенко Ю. А. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) Нижнего Дона. VI. Обзор трофических связей // Энтомол. обзор. – 1975. – Т. 54, вып. 3. – С. 555–564.
- Пономарева А. А. О кормовых связях некоторых пчел подсемейства Anthophorinae и основных опылителей (Hymenoptera, Apoidea) бобовых растений в Центральном Казахстане и Средней // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1967. – Т. 38. – С. 330–365.
- Попов В. В. Материалы к фауне пчел Таджикистана (Hymenoptera, Apoidea) // Труды Таджикской базы АН СССР. – 1935. – № 3. – С. 351–408.
- Попов В. В. Сбор и изучение опылителей сельскохозяйственных и других растений. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950 б. – 40 с.
- Попов В. В. Пчелиные, их связи с цветковой растительностью и вопрос об опылении люцерны // Энтомол. обзор. – 1956. – Т. 35, вып. 3. – С. 582–598.
- Попов В. В. Пчелиные Средней Азии и их распределение по цветковым растениям // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1967. – Т. 38. – С. 11–329.
- Песенко Ю. А. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) Нижнего Дона. VI. Обзор трофических связей // Энтомол. обзор. – 1975. – Т. 54, вып. 3. – С. 555–564.
- Мариковская Т. П. Пчелиные – опылители сельскохозяйственных культур / Алма-Ата: Наука, 1982. – 115 с.
- Dingemans-Bakels F. N. The pollen-collecting activities of some andrenid bees // Zool. Medd. – 1972. – Deel 47, N 37. – P. 465–467.
- Müller A. Palearctic Osmiine Bees. Systematics and Biology of Fascinating Group of Solitary Bees [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://blogs.ethz.ch/osmiini/palaeartic-species/osmia/helicosmia/>
- Raw A. Pollen preference of three *Osmia* species (Hymenoptera) // Oikos. – 1974. – Vol. 25, N 1. – P. 54–60.

Tasei J.-N. Le comportement de nidification chez *Osmia* (*Osmia*) *cornuta* Latr. et *Osmia* (*Osmia*) *rufa* L. (Hymenoptera Megachilidae) // Apidologie. – 1973. – Vol. 4, N 3. – P. 195–225.

Tasei J.-N. Récolte des pollens et approvisionnement du nid chez *Osmia coerulescens* L. (Hymenoptera, Megachilidae) // Apidologie. – 1976. – Vol. 7, N 4. – P. 277–300.

Westrich P., Schmidt K. Pollenanalyse, ein Hilfsmittel beim Studium des Sammelverhaltens von Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) // Apidologie. – 1987. – Vol. 18, N 2. – P. 199–213.

Ivanov S. P., Menzatova E. A. Method of study of megachilid wild bees trophic relations (Hymenoptera, Megachilidae) based on the analysis of the pollen composition from nest cells and scopa of females // Ekosystemy. 2016. Iss. 5 (35). P. 66–86.

A new method to identify the structure of trophic relations of megachilid wild bees is offered. The method allows revealing the nature of preferences of bees visiting flowers of different species of plants, depending on abundance and species composition of flowering plants, time of day, age of females, and other circumstances. The method is based on identification of the species composition of preferred forage plants of bees based on the composition analysis of pollen in the scopa of female bees, and in their nest cells' bread. Conclusions on the nature of bees' preferences when visiting plants of different species are made by comparing the ratio of pollen grains of different plant species in the pollen collected by bees against the ratio of the number of flowers of different plant species flowering in the territory of summer foraging of these bees, and their pollen production. Calculation of the ratio of pollen grains of different plant species, their identification and pollen productivity of flowers is carried out with a Goryaev's camera. The pollen identification is carried out by comparing pollen specimens collected from bees against pollen specimens collected directly from flowers of flowering plants at the research site. Samples of pollen from the scopa of individual bees are taken after their catching near nests at the time of returning to the nest after a foraging flight, or without bees' catching using a special device affixed at the entrance to the nest. Pollen samples taken in this way reflect the species composition and ratio of flowers visited by bees during one foraging flight. Pollen samples taken within one day are illustrative of the change of bees' trophic priorities during a summer day. Change of trophic preferences for a number of days and entire nesting season is studied based on the analysis of pollen composition in samples taken from nest cells constructed in sequence over several days and whole season. Successful use of this method involves bringing of female bees of studied species to specially prepared Fabre's hives. The method was evaluated when studying the structure of trophic relations of 6 megachilid bees species: *Anthidium manicatum*, *Heriades crenulatus*, *Hoplosmia bidentata*, *Megachile rotundata*, *Osmia cornuta*, and *Osmia rufa*.

Keywords: Megachilidae, megachilid bees, method, structure of trophic relations, identification of pollen, Goryaev's camera, pollen production of flowers.

Поступила в редакцию 21.05.2016 г.