

УДК 595.799+591.536

СОСТАВ ГНЕЗД И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПОТОМСТВЕ ДИКИХ ПЧЕЛ *HERIADES CRENULATUS* (HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE)

Иванов С. П., Кобецкая М. А.

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

Изучен состав гнезд *Heriades crenulatus*, полученных в результате искусственного разведения пчел этого вида в ульях Фабра. Гнезда *H. crenulatus* содержат от 2 до 18 ячеек. Соотношение полов в отдельных гнездах колеблется в широких пределах – от полного преобладания самок, до полного преобладания самцов. Доля самок в потомстве в каждом сезоне определяется обилием кормовой базы и также может колебаться в широких пределах – от 30 до 60%. Доля самок снижается при обильной кормовой базе и повышается при скудной. Механизм детерминации соотношения полов действует на основе константы среднего числа самок в гнездах и увеличении (или уменьшении) среднего числа ячеек в гнездах в зависимости от обилия кормовой базы. Обсуждается биологический смысл выявленного механизма детерминации соотношения полов в потомстве.

Ключевые слова: пчелы-мегахилиды, *Heriades crenulatus*, состав гнезд, соотношение полов.

ВВЕДЕНИЕ

Дикие пчелы семейства Megachilidae отличаются исключительным разнообразием гнездостроительных инстинктов. Изучению этого разнообразия посвящены многие исследования. Обзоры публикаций по биологии гнездования диких пчел В. Г. Радченко и Ю. И. Песенко [10], Ч. Миченера [27] представляют десятки исследований, проведенных в разное время в разных частях света. Тем не менее, изученность строения гнезд, поведения пчел при их строительстве и провиантировании остается слабой. Способы гнездования пчел этого семейства мегахилид известны для менее чем одной пятой родов, биология огромного количества видов остаются неизученной. Исследования биологии гнездования пчел-мегахилид были начаты еще в 19 веке Ж. А. Фабром [13]. Классическими работами в этой области признаны работы С. И. Малышева, Г. Фризе, Ч. Миченера [8, 21, 25, 26]. В настоящее время целый ряд исследователей активно изучают гнездовую биологию пчел [5, 9, 11, 12, 17, 19, 20, 28–38, 40]. Материалом для исследований служат иногда единичные находки гнезд. Поиск гнезд пчел представляет собой трудную задачу, везение не всегда сопутствует поискам, но даже самые общие сведения о гнездовании вида могут представлять значительный интерес, как единственные свидетельства особенностей гнездования рода или трибы пчел. В последнее время исследования биологии гнездования пчел вышли на новый уровень обобщения – выявление закономерностей и механизмов поведенческих навыков пчел [1–3, 6, 7, 39]. Такие исследования требуют привлечения большого материала, который чаще всего исследователи получают, используя привлечение пчел в гнездаловушки [4, 22] и последующее разведение их в ульях Фабра [1, 6, 7].

Изучение пчел-мегахилид имеет большое практическое значение. Ряд видов этих пчел успешно разводятся в промышленном масштабе и используются для опыления различных сельскохозяйственных растений [14–16, 23, 24], многие виды изучаются как перспективные для искусственного разведения [18].

Цель нашей работы – изучить состав гнезд и соотношение полов в потомстве пчел *Heriades (Heriades) crenulatus* Nylander, 1856, оценить влияние условий гнездования на параметры состава гнезд, установить степень потерь от паразитов и действия других отрицательных факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для проведения исследований послужили гнезда пчел *H. crenulatus*. Гнезда были получены, благодаря привлечению самок этого вида (рис. 3) в гнезда-ловушки (рис. 2) и последующего их разведения в ульях Фабра (рис. 1). В качестве гнездовых каналов в ульях были использованы обрезки стеблей тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) небольшого диаметра (3–4 мм), длиной 150–250 мм. В весеннее время ульи с подсадными гнездами выставлялись в природу. Молодые самки после вылета из подсадных материнских гнезд заселяли ульи (рис. 4). В период активного лета пчел проводились наблюдения за ходом их гнездования, хронометраж их летной активности. 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 их строительства и окончания. После завершения развития личинок в гнездах и перехода их в зимнюю диапаузу заселенные обрезки стеблей с гнездами вскрывались. Гнездовые трубки вскрывались путем скалывания верхней части стебля. Вскрытые гнезда зарисовывались, отмечалось содержимое каждой ячейки. К этому моменту в ячейках гнезд можно было обнаружить: коконы с личинками *H. crenulatus*; коконы с личинками паразитических пчел *Stelis breviscula* Nylander, 1848¹; хлебцы с высохшими яйцами; хлебцы с погибшими на разных стадиях развития личинками; мертвых личинок, умерших после окончания питания (рис. 5). После этого 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 неотапливаемое 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 послужили материалом для расчета показателей состава гнезд и соотношения полов в потомстве.

¹ Паразитические пчелы-кукушки рода *Stelis* относятся к клептопаразитам. Самки этих пчел проникают в гнезда пчел-хозяев и откладывают свои яйца в готовые хлебцы. Выйдя из яйца, личинка паразита выпивает яйцо хозяйки, съедает запасы провизии, плетет кокон и окукливается в ячейке хозяйского гнезда.



Рис. 1–5. Гнездование пчел *Heriades crenulatus*

1 – экспериментальный улей Фабра; 2 – гнездо-ловушка; 3, 4 – самки *Heriades crenulatus* у входа в естественное (3) и искусственное (4) гнезда; 5 – вскрытые гнезда *H. crenulatus*: в верхнем гнезде видны ячейки с хлебцами и высохшими яйцами, в среднем – ячейка с погибшей личинкой, в нижнем – более плотный кокон с характерным носиком пчелы-кукушки *Stelis breviscula*.

Ульи Фабра на период гнездования пчел устанавливались в двух пунктах одного из пригородных районов города Симферополя. В ходе исследований проанализирован состав 190 гнезд *H. crenulatus*, построенных в сезоны 2007, 2009 и 2010 годов – 47, 104 и 39 гнезд соответственно. Гнезда, предназначенные для изучения, выбирались из совокупности гнезд, построенных в течение сезона, случайным образом.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состав исследованных гнезд *H. crenulatus* представлен на рисунках 6–8 в виде трех схем, каждая из которых представляет совокупность гнезд, построенных в течение одного сезона гнездования. Эти схемы мы назвали матрицами состава гнезд. Каждая клеточка на матрице соответствует одной ячейке гнезда, 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.

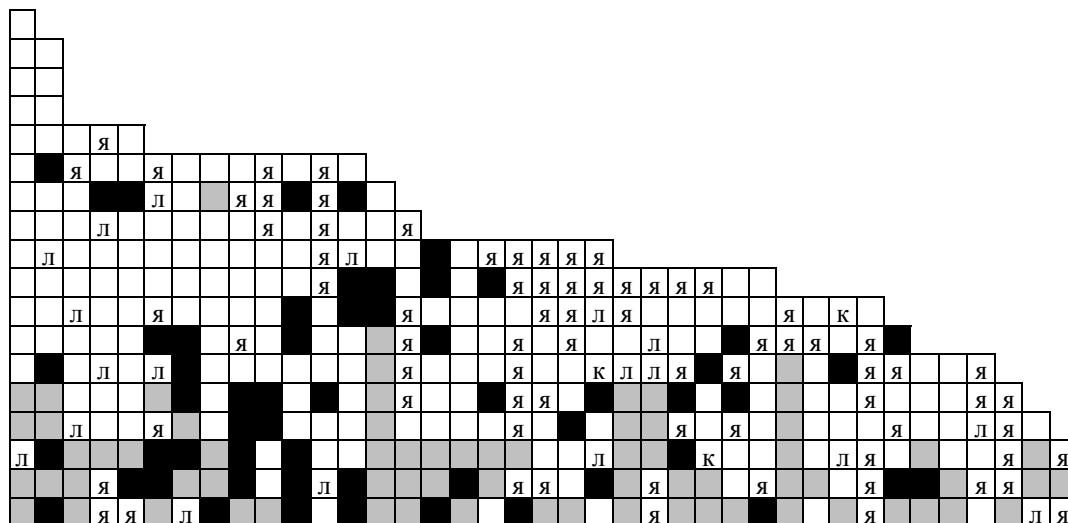


Рис. 6. Матрица состава гнезд пчел *Heriades crenulatus* (сезон 2010 г.)

■ – самки; □ – самцы; ■ – поражение *Stelis breviscula*; я – гибель на стадии яйца; л – гибель на стадии личинки; к – гибель на стадии куколки.

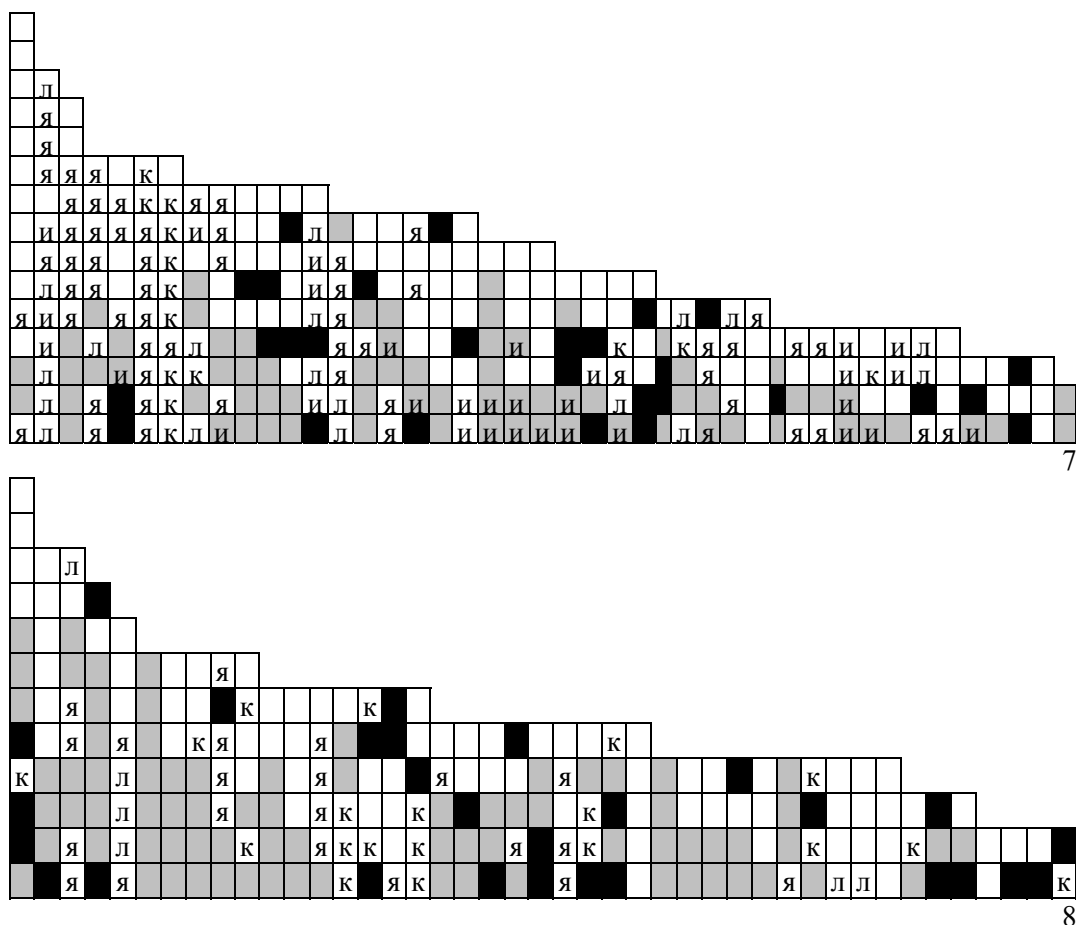


Рис. 7–8. Матрицы состава гнезд пчел *Heriades crenulatus* (сезоны 2009 и 2007 гг.)

7 – сезон гнездования 2009 года; 8 – сезон гнездования 2007 года; ■ – самки; □ – самцы; ■ – поражение *Stelis brevisuscula*; я – гибель на стадии яйца; л – гибель на стадии личинки; к – гибель на стадии куколки.

Первое, что бросается в глаза при сравнении матриц состава гнезд – разнообразие гнезд по числу ячеек. В каждой из матриц число ячеек в отдельных гнездах колеблется от 2–3 до 12–18. Здесь следует специально отметить, что пчелам для выбора места гнездования в ульях Фабра были предоставлены достаточно протяженные каналы, что бы реализовать потребность в закладке максимального числа ячеек в каждой выбранной пчелой трубке. Таким образом, небольшое число ячеек в гнездах не является следствием заселения самками коротких гнездовых трубок. Об этом убедительно свидетельствует нормальный (без признаков асимметрии) характер распределения гнезд по числу ячеек на рисунках 9, 11, 13.

Средние значения числа ячеек в отдельных гнездах приведены в таблице 1. Среднее число ячеек по годам существенно и достоверно отличаются: 5,5 (2007 г.);

СОСТАВ ГНЕЗД И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПОТОМСТВЕ ДИКИХ ПЧЕЛ *HERIADES*
CRENULATUS (HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE)

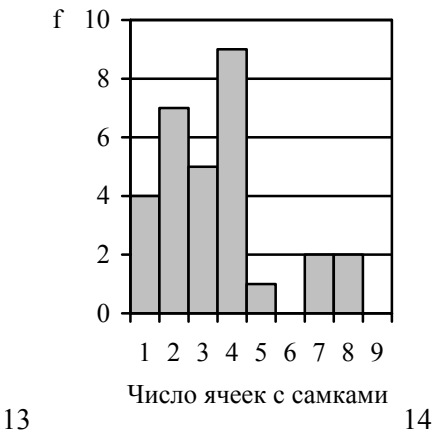
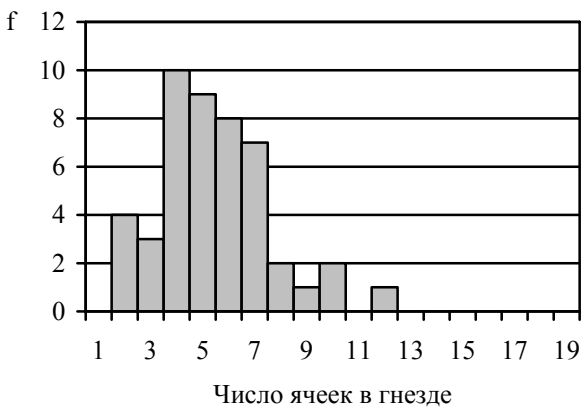
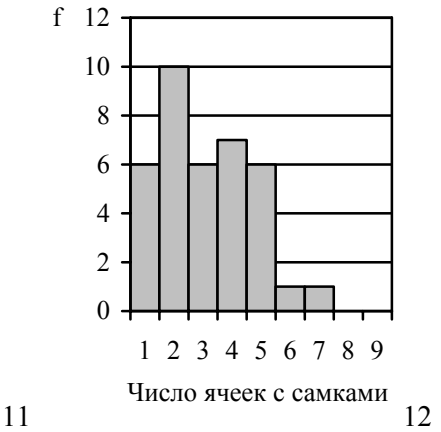
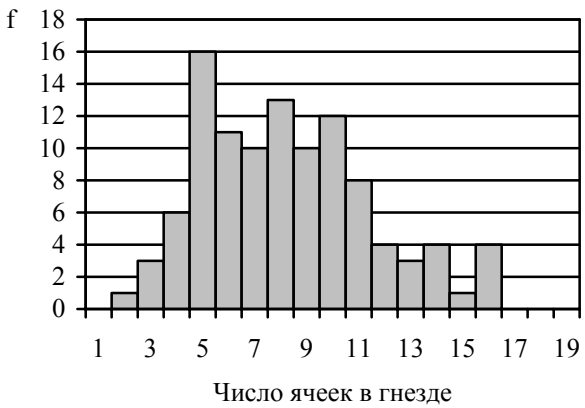
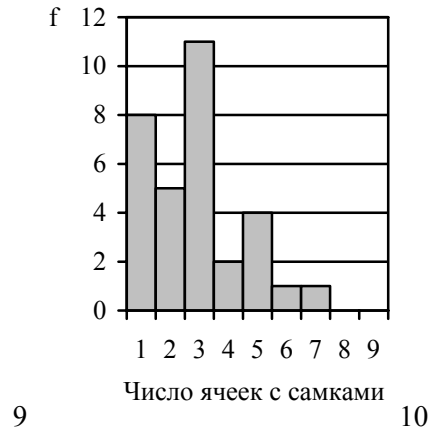
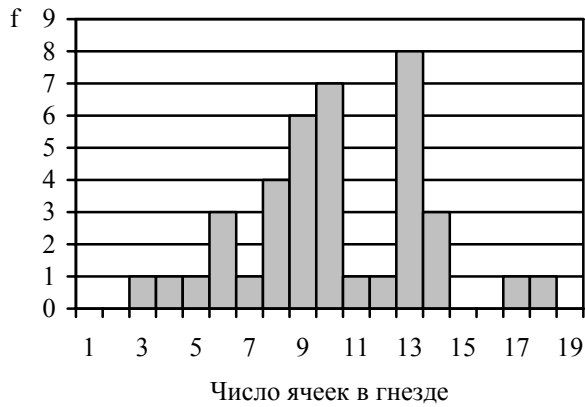


Рис. 9–14. Гистограммы распределения гнезд *Heriades crenulatus* по количеству ячеек (9 и 10 – 2010 г.; 11 и 12 – 2009 г.; 13 и 14 – 2007 г.)

7,4 (2009 г.); 10,2 (2010 г.). При этом по среднему числу ячеек, содержащих самок, гнезда отличаются незначительно: 3,5; 3,0; 2,9. Гистограммы распределения гнезд по числу ячеек с самками представлены на рисунках 10, 12, 14.

Как общую закономерность следует отметить определенный порядок во взаимном расположении ячеек с самками и самцами в последовательном ряду ячеек каждого гнезда. Как и у большинства пчел-мегахилид, в первых ячейках гнезда всегда располагались ячейки с самками, а в последующих – с самцами. Как редкие исключения отмечены случаи расположения ячеек с самцами среди ячеек с самками (4 гнезда) и ячеек с самками среди ячеек с самцами (2 гнезда).

Таблица 1

Показатели состава гнезд пчел *Heriades crenulatus*

Сезон гнездования	Кол-во исследованных гнезд	Показатели								
		Среднее количество ячеек, $\bar{x} \pm S_x$	Среднее количество ячеек с самками, $\bar{x} \pm S_x$	Доля самок в гнездах, %	Доля ячеек, пораженных <i>Stelis</i>	Доля погибших особей				
						на стадии яйца	на стадии личинки	на стадии куколки	на стадии имаго	суммарно
2007 г.	47	5,5±0,6	3,5±0,7	57,1	10,9	8,2	2,3	7,5	0,8	18,8
2009 г.	104	7,4±0,6	3,0±0,5	43,8	8,6	23,2	5,2	5,8	9,4	43,6
2010 г.	39	10,2±1,1	2,9±0,6	29,4	14,1	18,9	4,5	1,0	0	24,4
Среднее значение за 3 года		7,7	3,1	43,4	11,2	17,0	4,0	4,8	3,4	

Еще одна особенность гнезд, которая хорошо видна при рассмотрении матриц их состава, – разнообразие числа ячеек с самками от 0 до 8 и с самцами – от 0 до 15. В большинстве гнезд в разных соотношениях присутствовали как самки, так и самцы, но в 6% гнезд все ячейки содержали исключительно самок, а в 20% – все ячейки содержали исключительно самцов. Соотношение числа самок и самцов в отдельных гнездах широко варьирует как в группах гнезд с большим количеством ячеек, так и с малым. Большой разброс в соотношения полов по отдельным гнездам характерен для каждого из сезонов гнездования.

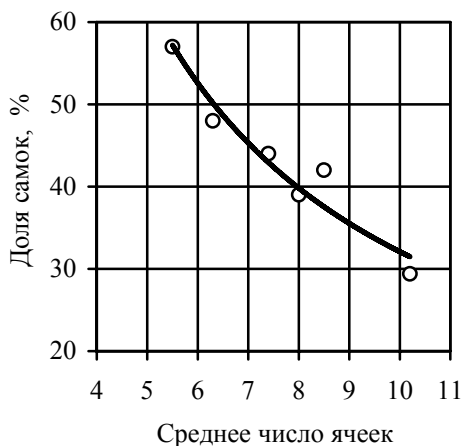
Выявлены существенные отличия в общем соотношении полов в гнездах, построенных в разные сезоны гнездования (табл. 1). На гистограммах, представленных на рисунках 15–17, хорошо видно, что в 2007 году преобладающее большинство гнезд имели в своем составе от 50 до 80% ячеек, содержащих самок (при среднем значении 57,1%). В 2009 самки распределялись по отдельным гнездам более равномерно (при среднем значении 43,8%), а в 2010 году в большинстве гнезд доля самок не превышала 33% (при среднем значении 29,4%).



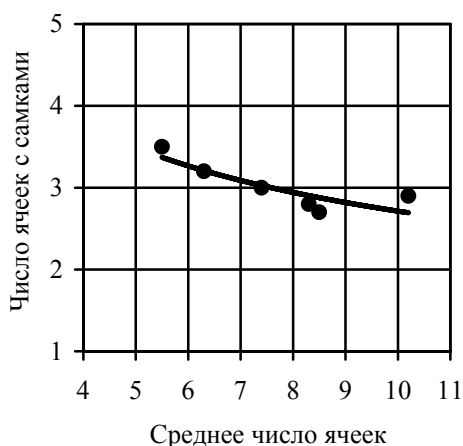
Рис. 15–17. Гистограммы распределения гнезд *Heriades crenulatus* по величине процента ячеек с самками (15 – 2010 г., 16 – 2009 г., 17 – 2007 г.)

С чем же связаны такие существенные отличия в соотношении полов в потомстве в отдельные сезоны гнездования?

Для ответа на этот вопрос необходимо вновь обратиться к таблице 1. Из данных таблицы видно, что в последовательном ряду сезонов 2007, 2009 и 2010 годов, среднее число ячеек в гнездах заметно увеличивается, а среднее число ячеек с самками остается относительно постоянным. Если связь между этими показателями действительно имеет место, то доля самок в потомстве с неизбежностью должна уменьшаться автоматически при увеличении числа ячеек в гнездах. Что и наблюдается фактически (рис. 18, 19). Интересно отметить, что увеличение в 1,3–1,4 раза среднего числа ячеек в последовательном ряду сезонов 2007, 2009 и 2010 годов в точности соответствует (в те же 1,3–1,4 раза) уменьшению доли самок в эти же сезоны в той же последовательности.



18



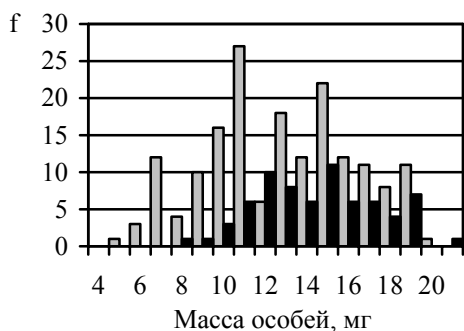
19

Рис. 18–19. Связь между средним числом ячеек в гнездах с долей самок в потомстве (18) и средним числом ячеек с самками (19) в гнездах пчел *Heriades crenulatus*

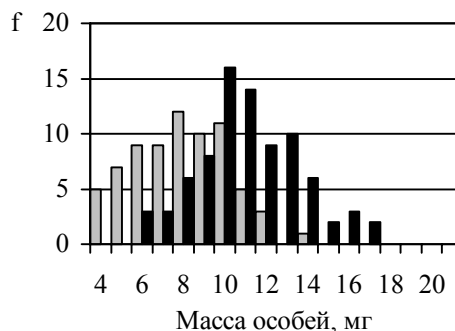
Таким образом, можно заключить, что общее соотношение полов в гнездах пчел определяется средним числом ячеек в гнездах, отстроенных самками за сезон гнездования.

Остается выяснить, какие факторы определяют число ячеек в гнездах *H. crenulatus*? Ответа на этот вопрос, возможно, окажется достаточно для раскрытия всего механизма детерминации соотношения полов в потомстве пчел *H. crenulatus*.

Крайние по величине доли самок в потомстве сезоны (2007 и 2010 годы) заметно не отличались по погодным условиям, обстоятельства подсадки самок в ульи, параметры гнездовых каналов и конструктивные особенности ульев также были одинаковы. Нам удалось выявить только одно отличие – в обилии кормовой базы. В сезон 2007 года ульи Фабра устанавливались в местности с весьма бедной мелиттофильной растительностью, а в 2010 – в местности с заметно более разнообразной и обильной. Эти отличия в обилии кормовой базы были установлены нами на основании визуальной оценки². Косвенными свидетельствами ее правильности можно считать некоторые из полученных нами количественных показателей. В частности, в сезон 2010 года среднее время сбора одной провизии самками оказалось меньше почти в два раза по сравнению с сезоном 2007 (11,2 мин по сравнению с 20,4). Вследствие этого, в сезон 2010 года самки построили больше ячеек, как в целом, так и в среднем на одно гнездо (табл. 1). Больше оказалась и индивидуальная масса потомства. Средняя масса молодых самок при вылете из материнских гнезд, построенных в 2010 году, составила $14,4 \pm 0,7$ мг, самцов – $12,9 \pm 0,5$, а в 2007 году – $11,0 \pm 0,5$ и $8,0 \pm 0,5$ мг соответственно. В 2010 году отмечена меньшая разница между средней массой самцов и самок и большее перекрытие гистограмм распределения особей разных полов по массе (рис. 20, 21).



20



21

Рис. 20–21. Гистограммы распределения особей (имаго) *Heriades crenulatus* разного пола по массе (■ – самки; □ – самцы) в 2010 г. (20) и 2007 г. (21)

² Количественные учеты плотности цветущих кормовых растений ни в один из сезонов гнездования, к сожалению, провести не удалось в связи с невозможностью прохода на большую часть территории, окружающей ульи.

**СОСТАВ ГНЕЗД И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПОТОМСТВЕ ДИКИХ ПЧЕЛ *HERIADES*
CRENULATUS (HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE)**

По данным гнездования в сезон 2009 года (среднего по своим показателям) была прослежена динамика изменения среднего числа ячеек и общего соотношения полов в гнездах в течение сезона. Полученные данные представлены в таблице 2. Данные таблицы свидетельствуют, что в течение сезона гнездования происходило небольшое увеличение числа ячеек в гнездах – с 6,2 до 8,5 ячеек на одно гнездо, а доля самок уменьшалась с 48 до 39%. Среднее же значение числа самок, приходящихся на одно гнездо, оставалось относительно постоянным. То есть, в течение сезона гнездования характер связи между средним числом ячеек и соотношением полов в потомстве в совокупности гнезд, построенных в разные периоды гнездового сезона, такой же, как если бы речь шла о разных сезонах гнездования.

Таблица 2

Динамика изменения показателей состава гнезд *Heriades crenulatus*
в течение периода гнездования в 2009 году

Сроки закладки гнезд относительно всего периода гнездования	Количество гнезд	Общее число ячеек	Показатели			
			Среднее число ячеек в гнезде, $x \pm S_x$	Среднее число ячеек с самками, $x \pm S_x$	Доля ячеек с самками, %	Доля ячеек пораженных <i>Stelis</i> , %
1-я треть	47	292	6,2±0,6	3,2±0,2	48	18,0
2-я треть	28	241	8,3±0,9	2,8±0,2	42	10,7
3-я треть	29	246	8,5±0,9	2,7±0,2	39	6,0

Таким образом, механизм детерминации соотношения полов в потомстве пчел *H. crenulatus* можно описать следующим образом. Вне зависимости от условий сезона гнездования в целом и условий гнездования в отдельные периоды сезона самки закладывают в среднем в каждом гнезде определенное количество ячеек с самками. В условиях обильной кормовой базы самки заготавливают в ячейки больше провизии и строят больше число ячеек в отдельных гнездах, но поскольку число самок в них остается константным, соотношение полов автоматически сдвигается в сторону увеличения доли самцов. Впрочем, число воспроизводимых самок на одну гнездящуюся самку все же, возрастает за счет большего числа построенных гнезд, но не намного.

Биологический смысл такого механизма детерминации полов, возможно, состоит в избегании перепроизводства самок. Избегание перепроизводства самок, видимо, является очень важным для этого вида пчел. По нашим наблюдениям молодые самки *H. crenulatus* очень привязаны к месту отрождения, не менее 60% молодых самок остаются на гнездование в материнском улье, при этом, прежде всего, ими заселяются освободившиеся материнские гнезда и ближайšie к ним гнездовые каналы. В этих условиях перепроизводство самок крайне не желательно. С другой стороны этот механизм не позволяет снизить ниже критической величины

производство самок в сезоны с неблагоприятными условиями гнездования, как это отмечается у некоторых видов, в частности у *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758) [1, 3].

В составе гнезд *H. crenulatus* довольно большую долю составляют ячейки с погибшими особями и ячейки, пораженные клептопаразитом *S. breviscula*. Цифры потерь от деятельности паразитов и действия других факторов представлены в таблице 1. Наибольший процент гибели зарегистрирован на стадии яйца, в среднем 17%.

Меньший процент погибших отмечен на стадии куколки и имаго, полностью сформировавшегося, но погибшего в коконе или при выходе из него (4,8+3,4=8,2%). Самый маленький процент составили особи, погибшие на стадии питания личинки – в среднем 4,0%. Суммарная гибель от разных причин составила существенную цифру: от 29,7 до 38,5%.

На рисунках 22–27 представлены данные по месту расположения в гнездах ячеек с погибшими по разным причинам и на разных стадиях развития пчелами, а также ячеек, в которых развились клептопаразитические пчелы *S. breviscula*. Эти данные также важны для выявления факторов, влияющих на соотношение полов в потомстве пчел, поскольку очевидно, что при преимущественном поражении первых или последних ячеек в гнездах соотношение полов в потомстве может сдвигаться в ту или иную сторону.

Потери особей, проходящих развитие в ячейках гнезд, под действием паразитов и других факторов, представлены в таблице 1. Из данных таблицы видно, что цифры потерь существенно разнятся как в целом по сезонам, так и по отдельным видам поражения в пределах одного сезона и между сезонами.

Наиболее стабильным по величине и характеру заражения ячеек оказался показатель гибели от деятельности клептопаразитических пчел – 10,9, 8,6 и 14,1% по отдельным годам (в среднем 11,2%). В каждый из сезонов в большей степени поражались ячейки, расположенные в глубине гнезда, и в меньшей – ближе к его выходу (рис. 27). Это означает, что деятельность *S. breviscula* снижает долю самок в потомстве, поскольку первые ячейки в гнездах, как правило, содержат ячейки с самками.

Наибольшие потери особей молодого поколения в гнездах *H. crenulatus*, как уже отмечалось, связаны с гибелью пчел на стадии яйца и в ходе превращения личинки в куколку и имаго. Процент гибели на стадии яйца в отдельных гнездах возрастает от первой ячейке к последней (рис. 22), а на стадии превращения в имаго наоборот – снижается (рис. 23). В результате суммарная гибель на этих стадиях равномерно распределяется по всей совокупности ряда ячеек (рис. 24). Таким образом, гибель на этих стадиях развития не влияет на соотношение полов в гнездах. Интересно отметить, что гибель на стадии яйца в последних ячейках гнезда наиболее ярко проявляется именно в гнездах с большим количеством ячеек (рис. 25). В гнездах с относительно небольшим количеством ячеек эта тенденция проявляется слабо или вообще не проявляется (рис. 26).

Относительно равномерным распределением в ряду ячеек гнезда оказалась доля гибели особей на стадии личинки. Относительно низкий процент поражения пчел на этой стадии развития (табл. 1) и отсутствие связи между положением ячейки и процентом поражения позволяет считать влияние этого фактора на соотношение полов в потомстве пчел несущественным.

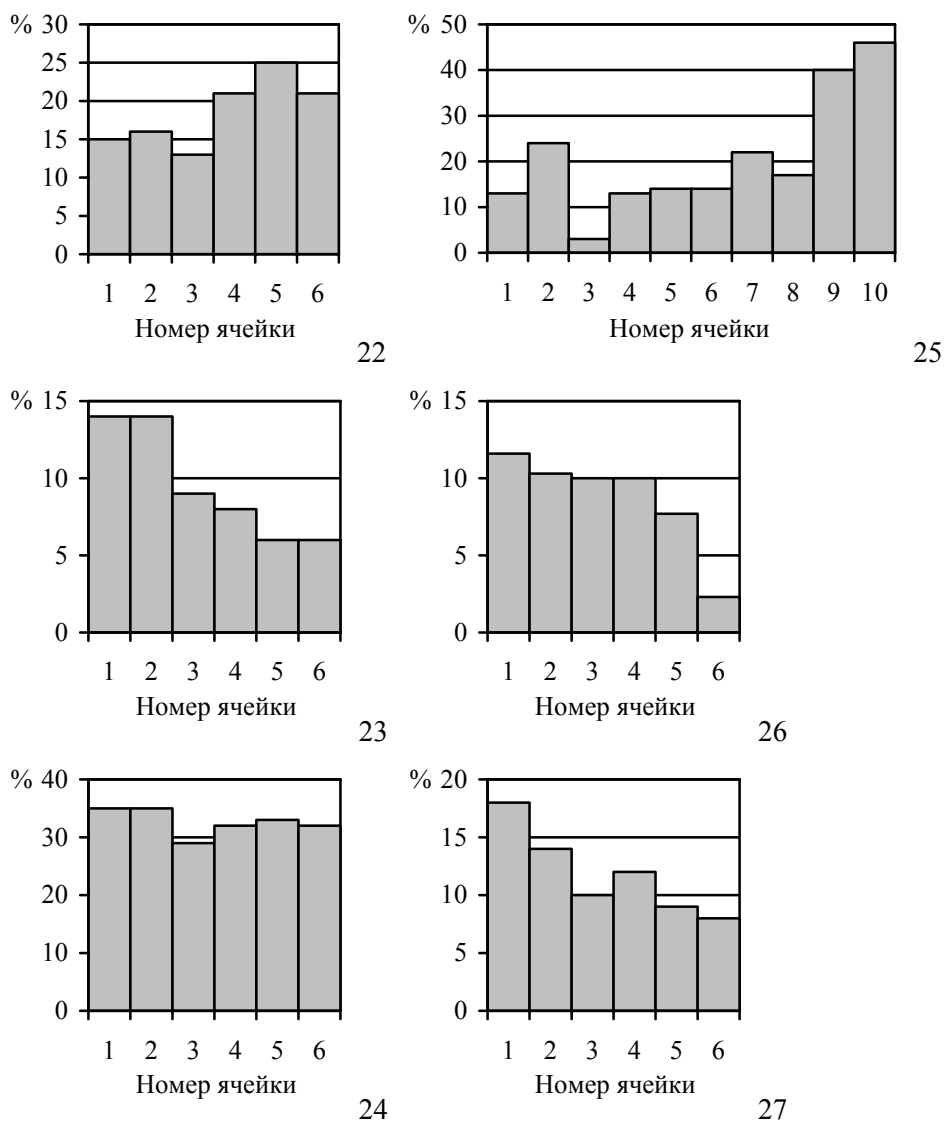


Рис. 22–27. Диаграммы, представляющие процент гибели пчел в последовательном ряду ячеек гнезда (ячейки пронумерованы по порядку их строительства)

22 – гибель в среднем за 3 года на стадии яйца; 23 – то же, на стадиях имаго и куколки; 24 – общая гибель на всех стадиях; 25 – гибель на стадии яйца в 2010 г.; 26 – гибель на стадии яйца в 2009 г.; 27 – заражение клептопаразитом *Stelis brevisuscula* за все годы.

ВЫВОДЫ

1. На материале изучения строения 190 гнезд *H. crenulatus*, полученных в результате заселения самкам этого вида ульев Фабра, установлено, что число ячеек

в отдельных гнездах может колебаться в широких пределах – от 2 до 18. Среднее число ячеек в гнездах существенно отличалось по трем сезонам исследований от – 5,5 в 2007 году, до 10,2 в 2010 году. Наиболее стабильный показатель состава гнезд – среднее число самок в гнездах. За три года наблюдений зафиксировано максимальное изменение величины этого показателя от 2,9 до 3,5 самки на одно гнездо.

2. Большинство гнезд *H. crenulatus* содержат особей обоих полов, при этом самки располагаются в глубине гнездового канала, а самцы – в ячейках, расположенных ближе к входному отверстию гнезда. Соотношение полов в отдельных гнездах колеблется в широких пределах. В небольшом числе гнезд (6%) были обнаружены только самки, в одной пятой части гнезд – только самцы. Общее соотношение полов в потомстве пчел *H. crenulatus* в разные сезоны гнездования может существенно отличаться. Доля самок в потомстве в 2007 году была наибольшей – 75%, а в 2010 году наименьшей – 29%.

4. В условиях обильной кормовой базы самки *H. crenulatus* закладывают в гнездовые каналы большее количество ячеек, но количество ячеек с самками в среднем на одно гнездо остается относительно неизменным. Вследствие этого соотношение полов в потомстве сдвигается в сторону меньшей доли самок. Действие этого механизма в условиях скудной кормовой базы приводит к противоположному – увеличению доли самок в потомстве. Биологический смысл такого механизма детерминации соотношения полов в потомстве пчел *H. crenulatus* состоит в исключении перепроизводства самок в особо благоприятные сезоны и недопущение критического снижения числа самок в потомстве в неблагоприятные.

6. Деятельность гнездового паразита *H. crenulatus* – пчел-кукушек *Stelis breviscula* приводит к довольно стабильной (из года в год) гибели около 10% потомства пчел-хозяев. Преимущественное поражение этим паразитом ячеек, расположенных в глубине гнезд, приводит к некоторому снижению доли самок в потомстве *H. crenulatus*.

Список литературы

1. Иванов С. П. Гнездование пчелы *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae): строение и состав гнезд / С. П. Иванов // Энтومол. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 2. – С. 351–364.
2. Иванов С. П. Механизмы, обеспечивающие беспрепятственный выход молодых пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) из линейных гнезд / С. П. Иванов // Вестник Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Серия: биология. – 2009. – Выпуск 9 (№856). – С. 108–116.
3. Иванов С. П. Факторы, влияющие на вес потомства, соотношение полов и число ячеек в гнездах диких пчел-опылителей *Osmia rufa* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (Тематич. сб. научн. тр.). – Симферополь: ТНУ, 2004. – Вып. 14. – С. 76–89.
4. Иванов С. П. Использование гнезд-ловушек и ульев Фабра для изучения фауны и биологии гнездования одиночных видов ос и пчел (Hymenoptera: Aculeata) в Карадагском природном заповеднике / С. П. Иванов, А. В. Фатерьга, В. Ю. Жидков // Карадаг-2009. Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Ред. А. Л. Гаевская, А. Л. Морозова. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 215–222.
5. Иванов С. П. Строение ячеек гнезд диких пчел *Megachile albisepta*, *Hoplitis mocsaryi* и *Osmia tergestensis* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов, М. А. Филатов // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2007 (2008). – Т. XV, вып. 1–2. – С. 109–116.

6. Иванов С. П. Разнообразие форм и размеров вырезок листьев, используемых пчелами-листорезами (Hymenoptera, Megachilidae, *Megachile*) при строительстве гнезд, и их функциональное значение / С. П. Иванов, В. Ю. Жидков В. Ю. // Труды Русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 18–19 сентября 2010 г.). – Санкт-Петербург, 2010. – С. 103–111.
7. Иванов С. П. Выращивание личинок диких пчел *Hoplitis manicata* Morige и *Osmia cornuta* Latr. (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) в условиях избытка корма / С. П. Иванов, М. А. Кобецкая // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2 (21). – С. 118–127.
8. Мальшев С. И. Дикие опылители на службе человека / С. И. Мальшев. – М.–Л.: Наука, 1963. – 68 с.
9. Радченко В. Г. *Megachile bicoloriventris* Mocs. (Hymenoptera, Apoidea) – новый для фауны СССР вид и особенности его гнездования / В. Г. Радченко // Фауна и биоценотические связи насекомых Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 61–65.
10. Радченко В. Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В. Г. Радченко, Ю. А. Песенко. – СПб: Зоологический ин-т РАН, 1994. – 350 с.
11. Ромасенко Л. П. Гнездостроящие мегахилиды (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) Украины и их экологические особенности: Дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1984. – 297 с.
12. Тарбинский С. П. О гнездовании пчел-листорезов в цветочных стрелках лука / С. П. Тарбинский // Сборн. энтомол. работ. – Фрунзе: Изд-во АН КиргССР. – 1962. – С. 137–145.
13. Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых / Ж. А. Фабр // Пер. с франц., под. ред. И. Я. Шевырева. – СПб.: Изд-во А. Ф. Маркса, 1898. – 590 с.
14. Bohart G. E. How to manage the alfalfa leaf-cutting bee (*Megachile rotundata* Fabr.) for alfalfa pollination / G. E. Bohart. – Logan: Utah State Univ., 1962. – 7 p.
15. Bosch J. Bee population returns and cherry yields in an orchard pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) / J. Bosch, W. P. Kemp, G. E. Trostle // J. economic Entomol. – 2006. – Vol. 99, N 2. – P. 408–413.
16. Bosch J. Development and emergence of the orchard pollinator *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) / J. Bosch, W. P. Kemp // Environ. Entomol. – 2000. – Vol. 29, N 1. – P. 8–13.
17. Correia M. de L. A. Notes sur la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera Megachilidae) / M. de L. A. Correia. // Apidologie. – 1976. – Vol. 7, N 2. – P. 169–187
18. Drummon F. A. Potential for management of the blueberry bee, *Osmia atriventris* Cresson. / F. A. Drummon, C. S. Stubbs // Acta Horticult. (Wageningen). – 1997. – N. 446. – P. 77–85.
19. Eickwort G. C. Nest building behavior of mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) M. de L. A. / G. C. Eickwort // Z. Tierpsychol. – 1975. – Vol. 37. – P. 237–254.
20. Eickwort G. C. Observations on the nesting behavior of *Megachile rubi* and *M. texana* with a discussion of the significance of soil nesting in the evolution of megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae) / G. C. Eickwort, R. W. Matthews, J. Carpenter // J. Kansas entomol. Soc. – 1981. – Vol. 54, N 3. – P. 557–570.
21. Friese H. Das Tierreich. Lieferung 28: Hymenoptera. Apidae I. Megachilinae / H. Friese. – Berlin: Friedländer, 1911. – 440 s.
22. Krombein K. V. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates / K. V. Krombein. – Washington: Smits. Inst. Press, 1967. – 570 p.
23. Lu L. S. Characteristics of *Osmia cornifrons* and *O. longicornis* in an apple-pear orchard / L. S. Lu, Y. L. Meng, Y. D. Jin // Entomol. Knowledge. – 2003. – Vol. 40, N 1. – P. 71–74.
24. Maccagnani B. *Osmia cornuta* (Hymenoptera, Megachilidae) as a pollinator of pear (*Pyrus communis*): Fruit- and seed-set / B. Maccagnani, E. Ladurner, F. Santi, G. Burgio // Apidologie. – 2003. – Vol. 34, N 3. – P. 207–216
25. Malyshev S. I. The nesting habits of solitary bees. A comparative study / S. I. Malyshev // Eos. – (1935) 1936. – T. 11, cuad. 3. – P. 201–309.
26. Michener C. D. The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates // Univ. Kansas Sci. Bull. – 1953. – Vol. 35, N 16. – P. 1659–1748.
27. Michener C. D. The Bees of the World / C. D. Michener. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 953 p.
28. Parker F. D. Nests of the mason bees *Osmia taneri* Sandhouse and *Osmia longula* Cresson with a description of the female of *O. taneri* (Hymenoptera: Megachilidae) / F. D. Parker // Pan-Pacif. Entomol. – 1975. – Vol. 51, N 3. – P. 179–183.
29. Parker F. D. Nest of *Anthocopa enceliae* (Cockerell) and *A. elongata* (Michener) / F. D. Parker // Pan-Pacif. Entomol. – 1977. – Vol. 53, N 1. – P. 47–52.

30. Parker F. D. Nests of *Osmia marginipennis* Cresson with a description of the female (Hymenoptera: Megachilidae) / F. D. Parker // Pan-Pacif. Entomol. – 1980. – Vol. 56, N 1. – P. 38–42.
31. Parker F. D. The nesting biology of *Osmia (Trichinosmia) laticulcata* Michener // F. D. Parker / J. Kansas. entomol. Soc. – 1984. – Vol. 57, N 3. – P. 430–436.
32. Parker F. D. Nesting biology of two North American species of *Chelostoma* (Hymenoptera: Megachilidae) / F. D. Parker // Pan-Pacif. Entomol. – 1988. – Vol. 64, N 1. – P. 1–7.
33. Parker F. D. Factors influencing mortality and nesting in managed populations of the sunflower leafcutter bee (Hymenoptera: Megachilidae) / F. D. Parker // Envirom. Entomol. – 1986. – Vol. 15, N 4. – P. 877–879.
34. Parker F. D. Nesting, associates, and mortality of *Osmia sanrafaelae* Parker / F. D. Parker // J. Kansas entomol. Soc. – 1986. – Vol. 59, N 3. – P. 367–377.
35. Rust R. W. Nesting biology of *Hoplitis biscutellae* (Cockerell) (Hymenoptera: Megachilidae) / R. W. Rust // Entomol. News. – 1980. – Vol. 91, N 4. – P. 105–109.
36. Rust R. W. Biology of *Osmia (Osmia) rubifrons* Cockerell / R. W. Rust // J. Kansas entomol. Soc. – 1986. – Vol. 59. – P. 89–94.
37. Rust R. W. The biology of *Osmia glauca* and *Osmia nemoris* (Hymenoptera: Megachilidae) / R. W. Rust, S. L. Clement // J. Kansas entomol. Soc. – 1972. – Vol. 45, N 4. – P. 523–528.
38. Rozen J. G. Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fidelidae) / J. G. Rozen // Amer. Mus. Novit. – 1973. – N 2519. – 14 p.
39. Torchio P. F. In-nest biologies and development of immature stages of three *Osmia* species (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. entomol. Soc. Amer. – 1989. – Vol. 82, N 5. – P. 599–615.
40. 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.

Іванов С. П., Кобецкая М. А. Склад гнізд та співвідношення статей в потомстві диких бджіл *Heriades crenulatus* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2011. Вип. 4. С. 84–98.

Досліджено склад гнізд диких бджіл *Heriades crenulatus*, що були розведені в вуликах Фабра. Гнізда *Heriades crenulatus* містять від 2 до 18 комірок. Співвідношення статей в окремих гніздах широко коливається – від повної переваги самок, до повної переваги самців. Загальне співвідношення статей в потомстві бджіл детермінується багатством кормової бази і коливається від 30 до 60% по самкам. Відсоток самок знижується при добрих умовах гніздування та підвищується при недобрих. Механізм детермінації співвідношення статей діє на основі константи середнього числа самок в гніздах та збільшення (або зменшення) середнього загального числа комірок в гніздах в залежності від багатства кормової бази. Обговорюється біологічне значення виявленого механізму детермінації співвідношення статей у потомстві бджіл.

Ключові слова: бджоли-мегахіліди, *Heriades crenulatus*, склад гнізд, співвідношення статей.

Ivanov S. P., Kobetskaya M. A. The composition of nests and sex ratio in the offspring of wild bees, *Heriades crenulatus* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2011. Iss. 4. P. 84–98.

The composition of nests of *Heriades crenulatus* wild bees, which were bred artificially in Fabre hives, is studied. The nests of *Heriades crenulatus* contain from 2 to 18 cells. The sex ratio in individual nests varies widely – from the overall predominance of females to the complete dominance of males. The proportion of females in the offspring of the given season is determined by the abundance of food supply and may also vary widely – from 30 to 60%. The females proportion decreases with abundant food supply, and increases with the poor one. The mechanism of sex ratio determination acts on the basis of a constant average number of females in nests and increasing (or decreasing) average total number of cells in nests depending on the abundance of food supply. The biological sense of the identified mechanism of sex ratio determination in the bee offspring are discussed.

Key words: megachilid-bees, *Heriades crenulatus*, composition of nests, sex ratio.

Поступила в редакцію 03.11.2011 г.