

УДК 595.799:591.563 (477.75)

СТРОЕНИЕ ГНЕЗД ПЧЕЛЫ *OSMIA DIMIDIATA* (HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE), ОБНАРУЖЕННЫХ В ГНЕЗДАХ-ЛОВУШКАХ В КРЫМУ

Иванов С. П.¹, Фатерыга А. В.^{1,2}

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

²Никитский ботанический сад – Национальный научный центр НААНУ, Ялта, fater_84@list.ru

Изучено строение гнезд дикой пчелы *Osmia dimidiata* Morawitz, 1870: форма и положение перегородок, форма хлебцев, строение коконов, размещение и соотношение полов. Большинство гнезд были получены из гнезд-ловушек, сделанных из стеблей тростника (*Phragmites australis*). Самки заселяют внутренние полости стеблей диаметром 4–11 мм и длиной от 5–30 см. Гнезда содержат 1–9 ячеек (в среднем – 2,2). Большинство ячеек располагаются в гнездовом канале одиночно или небольшими группами, отделенными друг от друга пустым пространством – галереями длиной 1–8 см. Ячейки гнезд имеют дно в виде массивной полусферической перегородки, и крышку в виде тонкой и плоской перегородки и не имеют боковых стенок. Самки строят перегородки ячеек из массы пережеванных листьев. Донная и конечная пробки гнезда имеют строение сходное с дном ячеек, но массивнее их. Хлебец повторяет форму ячейки и заполняет половину ее объема. Яйцо помещается на поверхность хлебца, в месте обильно смоченным нектаром. Длина ячеек с самками в полтора раза больше, чем длина ячеек с самцами. Масса коконов с самками в 2 раза больше массы коконов с самцами. Кокон имеет среднюю плотность и оригинальное строение апикальной части. В основной части он повторяет форму полости ячейки. Ячейки с самками расположены в глубине гнезда, а с самцами – ближе к выходу. Соотношение полов в отдельных гнездах сильно колеблется от полного преобладания самок до полного преобладания самцов. Более половины гнезд содержат только самцов, остальные – только самок или потомство обоих полов. Общее соотношение полов сдвинуто в сторону самцов (1♀:2,5♂). К основным закономерностям строения гнезд *O. dimidiata* относятся увеличение массы перегородок и уменьшение длины ячеек и массы коконов с имаго в последовательном ряду ячеек гнезда.

Ключевые слова: Megachilidae, *Osmia dimidiata*, строение ячеек гнезд, форма перегородок, форма хлебца, строение кокона, соотношение полов.

ВВЕДЕНИЕ

Гнезда большинства видов пчел представляют собой совокупность ячеек, устроенных по-разному в зависимости от субстрата, в котором они расположены, строительного материала и приемов их изготовления [1–7]. Ячейки гнезд самки могут выгрызать в грунте, вылепливать из различных строительных материалов в готовых полостях или на поверхности субстрата. Большое разнообразие наблюдается в конфигурации отдельных деталей строения ячеек, форме и консистенции хлебца, строении кокона. Не случайно, изучению способов гнездования пчел в настоящее время уделяется большое внимание [11–30]. На материале данных по строению гнезд пчел-мегахилид выявляются механизмы, обеспечивающие оптимизацию взаимоотношений пчел со средой обитания [31–33]. Строение гнезд видоспецифично и представляет большой интерес для познания гнездостроительных инстинктов пчел и процесса их эволюционного становления [9;

10]. Изучение пчел-мегахилид имеет большое практическое значение, поскольку для целого ряда сельскохозяйственных растений они являются наиболее эффективными, а в некоторых случаях и незаменимыми опылителями [34–37].

Цель нашей работы – изучить строение гнезд *Osmia (Helicosmia) dimidiata* Morawitz, 1870 (рис. 4 и 5) – редкого вида, обитающего преимущественно в степных районах Крыма. Биология гнездования этого вида до настоящего времени была неизвестна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Строение гнезд *O. dimidiata* изучалось на материале, полученном в основном из гнезд-ловушек и ульев Фабра [38–40], специально установленных для привлечения пчел в нескольких пунктах Крыма. Гнезда-ловушки представляли собой связанные в пучки обрезки пустотелых стеблей тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). В ульях Фабра в качестве гнездовых каналов также использовались стебли тростника. Исследования проводили на материале гнезд, собранных в 2004, 2005, 2007, 2009 и 2010 годах. Всего было исследовано 125 гнезд (271 ячейка), полученных из гнезд-ловушек, установленных в балке Кипчак на Тарханкутском полуострове (2004 и 2007 гг.), – 22 гнезда, в Опуцком природном заповеднике (2005 г.) – 5 гнезд, близ сел Доброе и Урожайное Симферопольского района Крыма (2005 г.) – 4 гнезда. Остальные 94 гнезда были получены из гнезд-ловушек и ульев, установленных в Карадагском природном заповеднике (2005, 2007, 2009 и 2010 гг.). На рисунках 1–3 представлены 2 места установки гнезд-ловушек – в Карадагском и Опуцком природных заповедниках.

Гнезда-ловушки устанавливались весной и собирались в конце лета – начале осени. Вскрытие гнезд и изучение их строения и состава проводили в лабораторных условиях в зимний период. Стебель тростника с гнездом вскрывали, сколов его верхнюю часть (рис. 6). После этого на отдельном листе бумаги вскрытое гнездо зарисовывалось в виде схемы в натуральную величину, отмечалось расположение ячеек в полости трубки, перегородок и других деталей строения. На этом же листе записывались результаты промеров и взвешиваний отдельных элементов гнезда. Оценивались следующие параметры строения и состава гнезд: размеры гнездовой полости, число и размеры ячеек, масса перегородок, масса остатков хлебца (если они имелись) и масса содержимого ячеек (суммарная масса кокона, имаго, заключенного в нем, и экскрементов, выделенных личинкой до начала и во время плетения кокона). Последний параметр далее в тексте для краткости мы будем именовать «массой кокона», имея в виду, что кокон был взвешен вместе с имаго, находящемся в нем, и экскрементами, облепляющими его снаружи. Измерения проводились с помощью штангенциркуля и линейки, взвешивание – с помощью торсионных весов. Кокон пчел после взвешивания помещали в короткие отрезки стеклянных трубок, закрытые с обеих сторон плотными ватными тампонами, и снабженные этикетками с номером гнезда и ячейки.

После выхода имаго из кокона определяли видовую принадлежность пчел и их пол и наносили эту информацию на схему разбора гнезда.



Рис. 1–10. Гнездование *Osmia dimidiata*

По результатам измерений и взвешиваний рассчитывались основные показатели строения и состава гнезд, на основании которых составлялись статистические модели гнезд. Статистическая модель гнезда представляет собой совокупность средних значений всех возможных параметров. В данной работе статистические модели представлены в графическом виде. Для оценки связи между длиной и диаметром ячеек использовали коэффициент корреляции Пирсона [41]. Доверительный интервал выборочных показателей рассчитывался для 95% уровня доверительной вероятности ($p=0,05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение гнезд. Характерной чертой строения гнезд *O. dimidiata* является расположение ячеек в гнездовой полости. Ячейки располагаются не в виде сплошного ряда, как у большинства видов пчел-мегахилид, заселяющих цилиндрические полости, а по одной или группами (по две, реже – по три или более ячеек), между которыми имеются промежутки различной длины, названные нами галереями (рис. 6, 11, 12). Частота встречаемости галерей рассчитана для первых четырех ячеек гнезд, так как гнезда более чем с четырьмя ячейками встречаются очень редко. Так, из 65 гнезд, имеющих две или более ячейки, в 42 случаях (в $64,6 \pm 11,6\%$) первые две ячейки были разделены галереями. Из них в 17 случаях галереи были дополнительно разделены перегородками на 2 части, в 2 случаях – на 3, в 1 случае – на 5 и в 1 случае – на 6. Между второй и третьей, а также между третьей и четвертой ячейками частота встречаемости галерей составила $70,6 \pm 15,3\%$ и $78,3 \pm 17,8\%$ соответственно. В 2 случаях галерея между второй и третьей ячейкой была разделена на 2 части, и в 1 случае – на 3. Между третьей и четвертой ячейками в 2 случаях галерея была разделена на 2 части.

Как и у большинства видов пчел-мегахилид в гнездах *O. dimidiata* с несколькими ячейкам, содержащими особей разных полов, ячейки с самками располагались в глубине гнезда, а ячейки с самцами – ближе к выходу из гнезда. Интересно отметить, что при переходе от ячеек с самками к ячейкам с самцами галереи встречались намного чаще – в $87,5 \pm 37,4\%$ случаев.

Длина галерей между ячейками сильно варьирует (рис. 13–15) и, как правило, превышает длину самих ячеек. Распределения галерей, расположенных в разных местах гнезда, по длине имеет сходный характер. Модальные классы отдельных распределений совпадают, но средние значения несколько отличаются.

Обозначения к рисункам 1–10

1 – место (указано стрелкой) установки гнезда-ловушки на биостанции Карадагского природного заповедника; 2–3 – местообитание *O. dimidiata* на побережье Черного моря в Опуском природном заповеднике в период цветения основного в большинстве местообитаний кормового растения пчел (*Carduus uncinatus* M. Bieb.); 4–5 – коллекционные экземпляры самки (4) и самца (5); 6 – вскрытые гнезда; 7 – перегородки, образующие дно (сверху) и крышку ячейки (снизу); 8 – конечные пробки гнезд; 9–10 – загруженные провизией ячейки, предназначенные для самца (9) и самки (10).

Между первой и второй ячейкой длина галерей составляет в среднем $33,0 \pm 6,5$ мм, между второй и третьей – $27,4 \pm 7,4$ мм, между третьей и четвертой – $25,3 \pm 8,6$ мм. То есть, наблюдается тенденция уменьшения этой величины по мере приближения к выходу из гнездовой полости. Интересно отметить, что длина галерей, расположенных между ячейками с самками и ячейками с самцами составляет в среднем $51,0 \pm 19,9$ мм, то есть достигает максимальной величины среди всех галерей.

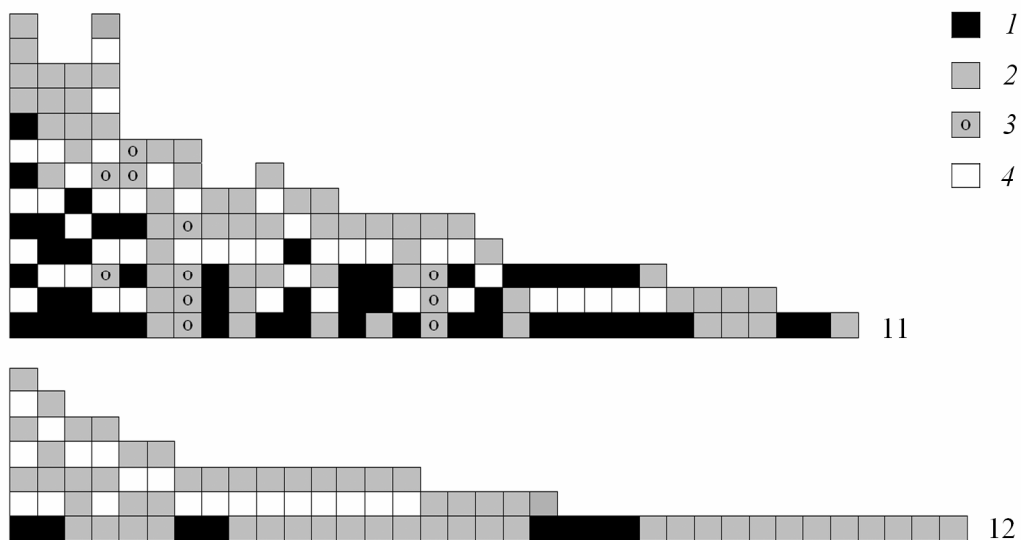
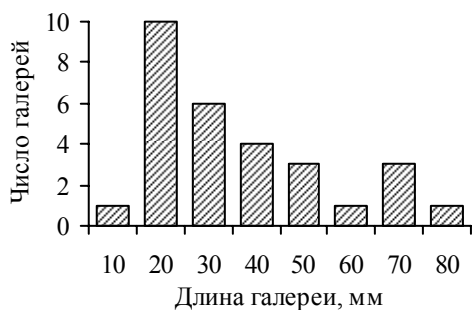


Рис. 11–12. Состав гнезд *Osmia dimidiata*, построенных в пунктах с обильной (11) и бедной (12) кормовой базой

Каждой вертикальной колонке соответствует одно гнездо, каждой клетке – одна ячейка (или галерея). Гнезда расположены по порядку уменьшения числа ячеек слева направо. Ячейки расположены по порядку их строительства в гнезде снизу вверх. 1 – ячейка с самкой; 2 – ячейка с самцом; 3 – ячейка с самцом, имеющего массу как у самки; 4 – галерея.

Между последней ячейкой в гнезде и конечной пробкой гнезда, как правило (в $98,4 \pm 17,6\%$ случаев), имеется пустое пространство – вестибюль гнезда. Только в двух случаях из 122 полностью отстроенных гнезд он отсутствовал. Часто он также разделен поперечными перегородками на несколько камер: на 2 в $45,9 \pm 12,0\%$ случаев, 3 – в $18,9 \pm 7,7\%$ случаев, 4 – в $4,1 \pm 3,65\%$ случаев. В одном гнезде был обнаружен вестибюль, разделенный на 5 камер, а в двух гнездах – на 6. Протяженность вестибюля варьирует очень сильно (рис. 17). Наличие в составе распределения вестибюлей по длине нескольких четких пиков позволяет предположить, что это распределение на самом деле представляет собой совокупность нескольких распределений. Одним из таких распределений является распределение по длине последних камер вестибюля, прилегающих к пробке гнезда

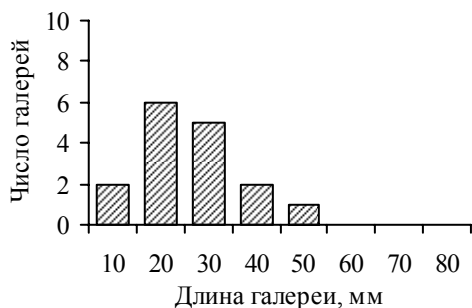
(рис. 16). Это распределение соответствует нормальному и, что особенно интересно, имеет параметры сходные с параметрами распределения обычных галерей при сходном среднем значении равном $24,7 \pm 3,6$ мм. Это свидетельствует о том, что вестибюлем гнезда нельзя считать все пространство между последней ячейкой и пробкой гнезда в случае, если это пространство разделено на отдельные камеры. Вестибюлем гнезда является только его последняя камера.



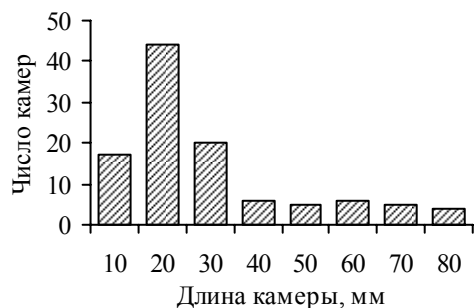
13



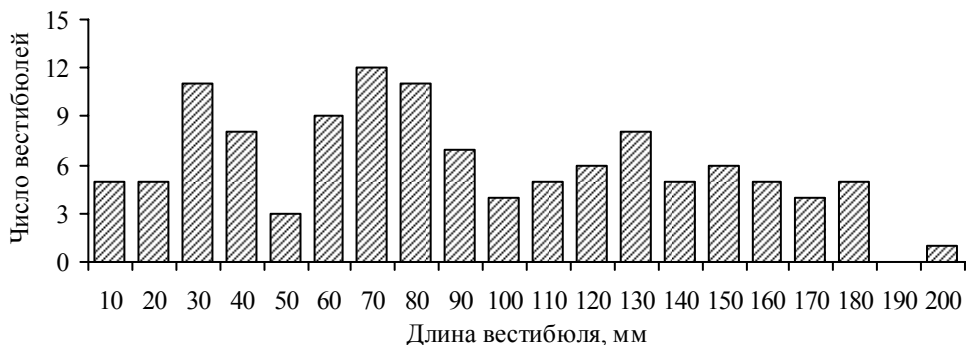
14



15



16



17

Рис. 13–17. Гистограммы распределения гнезд *Osmia dimidiata* по длине галерей, расположенных между 1-й и 2-й ячейками (13), между 2-й и 3-й ячейками (14), между 3-й и 4-й ячейками (15) и гистограммы распределения гнезд по длине последних камер вестибюля (16) и полной длине вестибюлей (17)

Гнезда *O. dimidiata* чаще начинаются непосредственно от дна гнездовой полости, в одной трети гнезд (в $35,2 \pm 10,4\%$ случаев) между дном полости и началом гнезда имелось пустое пространство длиной в среднем $28,3 \pm 6,7$ мм.

Как видно на рисунках 6, 9 и 10, ячейки гнезд образованы поперечными перегородками из пасты из пережеванных листьев. Как правило, гнездо начинается с донной перегородки, являющейся также дном первой ячейки. Эта перегородка имеется во всех случаях, когда гнездо начинается на некотором расстоянии от дна гнездовой полости, и только в $41,2 \pm 17,6\%$ случаев, когда гнездо начинается непосредственно от дна гнездовой полости. Первая перегородка, одновременно являющаяся и дном гнезда, и дном первой ячейки, как и большинство донных перегородок одиночных ячеек или ячеек, начинающих ряд ячеек, имеет полусферическую форму (рис. 18). На рисунке 18 крайняя слева пара перегородок представляет строение перегородок первой ячейки гнезда, ее донная перегородка заметно утолщена. В одном из гнезд было обнаружено две донных перегородки, одна из которых отделяла небольшую часть полости гнездового канала ($8,5$ мм), а другая, отстоящая от нее на $1,2$ см, представляла собой собственно дно первой ячейки. Перегородка, закрывающая ячейку (крышка ячейки) в большинстве случаев имеет иное строение. Как правило, она представляет собой тонкий плоский диск (рис. 7, 18), в редких случаях слегка изогнутый, как это показано на рисунке. Перегородки между ячейками, образующими непрерывный ряд, могут быть как плоскими, так и полусферическими (рис. 18).

Перегородки вестибюля бывают двух видов: одни имеют полусферическую форму, а другие – плоскую (рис. 19). Однако если внутри вестибюля имеется несколько перегородок, то вначале всегда располагаются тонкие плоские перегородки, соответствующие по строению крышкам ячеек, а затем – массивные полусферические, соответствующие по строению дну ячеек.

Конечные пробки гнезд *O. dimidiata* по форме аналогичны полусферическим перегородками (рис. 20). Однако их наружная сторона может отличаться тем, что в нее могут быть инкрустированы отдельные кусочки пленки, которая выстилает изнутри полость стебля тростника (рис. 8). Пожалуй, это единственное отличие конечной пробки от предшествующих ей перегородок вестибюля. В $22,7 \pm 14,1\%$ случаев конечная пробка состоит из двух одинаковых частей, также аналогичных по строению дну ячейки, но построенных вплотную друг к другу. В этом случае, только одна из частей (наружная) может быть инкрустирована кусочками пленки. Конечная пробка может находиться непосредственно на выходе из полости стебля тростника, но чаще (в $61,5 \pm 13,9\%$ случаев) между конечной пробкой и краем трубки имеется некоторое расстояние, от 4 до 38 мм (в среднем $14,7 \pm 1,8$ мм).

Основные параметры строения и состава гнезд *Osmia dimidiata* представлены в таблице 1. Диапазон диаметров полостей, выбранных самками для заселения, колебался от 4 до 10 мм, а длины – от 8 до 28 см. Распределения заселенных полостей по диаметру и длине являются нормальными. Самки пчел предпочитают полости диаметром $6-7$ мм, длиной $15-20$ см. Изученные гнезда содержали от 1 до 9 ячеек, в среднем – $2,2$. Распределение гнезд по числу ячеек асимметрично ($As=1,97$), большая часть гнезд содержали $1-2$ ячейки.

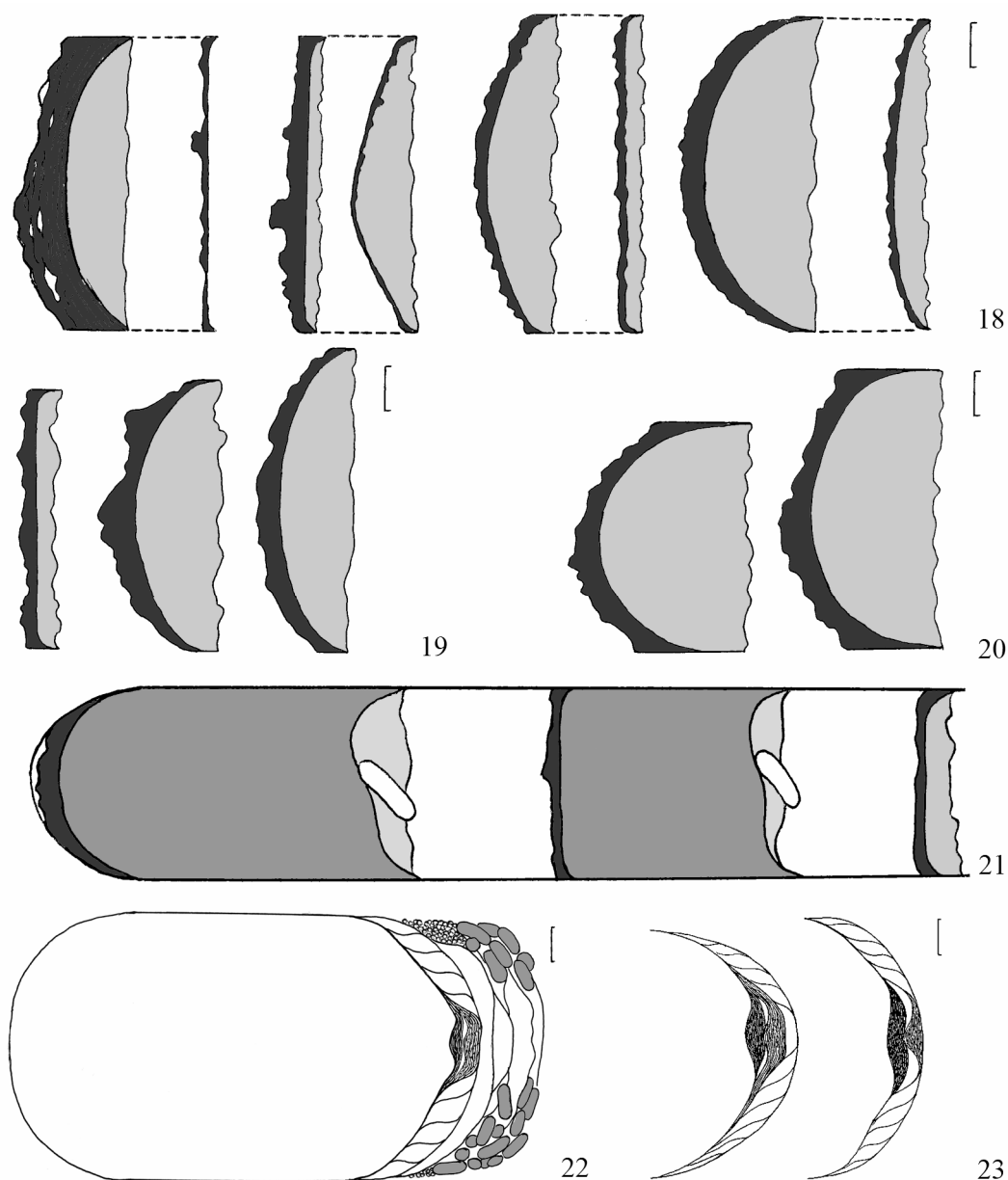


Рис. 18–23. Строение перегородок, ячеек и коконов *Osmia dimidiata*

18 – перегородки, образующие дно (в каждой паре слева) и крышку ячеек (в каждой паре справа), наиболее типичными по форме являются 1-й и 3-й варианты; 19 – перегородки в галереях; 20 – перегородки, образующие пробки гнезд; 21 – две ячейки с хлебцами и отложенными яйцами, первая ячейка (слева) предназначена для самки, вторая – для самца; 22 – расположение кокона, остатков пыльцы и экскрементов личинки в ячейке; 23 – варианты строения апикальной части кокона. Масштабная линейка – 1 мм.

Таблица 1

Основные параметры строения и состава гнезд *Osmia dimidiata*

Параметр	<i>n</i>	min – max	$\bar{x} \pm S_x$
Диаметр заселенных полостей, мм	125	3,9 – 9,8	6,2 ± 0,2
Длина заселенных полостей, см	125	7,8 – 28,0	17,1 ± 0,7
Число ячеек в гнездах	122	1 – 9	2,2 ± 0,3
Длина ячейки с самкой, мм	76	7,0 – 24,0	15,0 ± 0,7
Длина ячейки с самцом, мм	191	6,0 – 18,5	11,3 ± 0,3
Масса кокона с самкой, мг	39	93 – 300	153,1 ± 12,6
Масса кокона с самцом, мг	101	42 – 160	78,0 ± 5,0

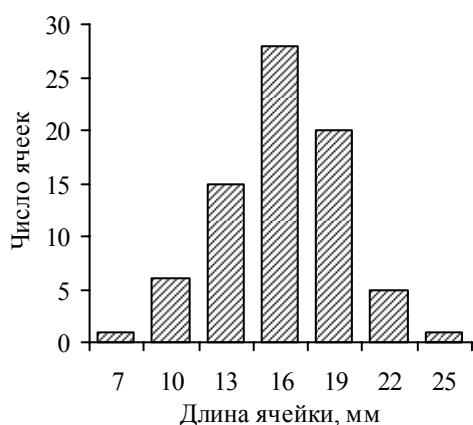
Ячейки гнезд *O. dimidiata* неполнокомпонентные, то есть имеют дно и крышку, но не имеют боковых стенок. Хлебец формовой, полностью повторяет форму ячейки (рис. 9, 10). Свободная поверхность хлебца, обращенная к крышке ячейки, имеет оригинальную форму (рис. 20). Эта поверхность в целом вогнута в сторону дна ячейки, но в центре имеется небольшая выпуклость, на котором размещается яйцо. Весьма вероятно, что в момент откладки яйца свободная поверхность хлебца не имеет отмеченной выпуклости, то есть, вогнута по всей поверхности, а выпуклость образуется позже, вследствие большей текучести хлебца в месте прикрепления яйца – в этом месте хлебец всегда был пропитан нектаром больше, чем в любом другом. В конце питания личинка начинает выделять экскременты и приступает к плетению кокона (рис. 22).

Кокон *O. dimidiata* уступает по плотности коконам пчел-осмий из подрода *Osmia*, но намного плотнее коконов *Osmia caerulescens* (Linnaeus, 1758). Кокон темно-коричневого цвета в апикальной части покрыт белыми полупрозрачными пленками, которые образуют особым образом уложенные слои (рис. 22, 23). Кокон с самками располагаются в ячейках всегда строго вдоль ее продольной оси, при этом экскременты располагаются в основном в передней части ячейки. Кокон с самцами могут быть несколько смещены вершиной вверх, при этом экскременты заполняют не только пространство между передней частью кокона и крышкой ячейки, но и между коконом и боковыми стенками ячейки, залегая заметно более рыхлым слоем. В этом случае кокон приобретает несколько неправильную форму, теряя строгую осевую симметрию. Таким образом, коконы и экскременты в любом случае (и при дефиците свободного пространства и при его избытке) полностью заполняют внутреннюю полость ячеек, при этом форма кокона в своей основной части повторяет форму свободного пространства ячейки, оставшегося после размещения в нем экскрементов.

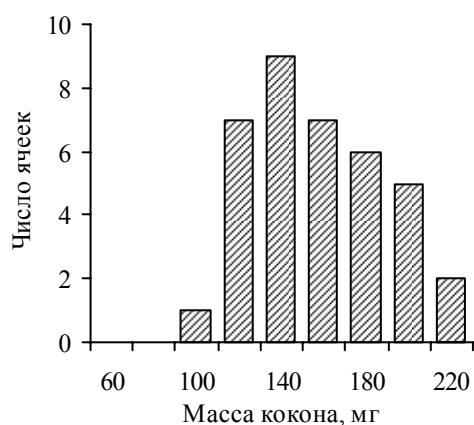
Длина ячейки *O. dimidiata* находится в зависимости от того, содержит ли она кокон с самкой или кокон с самцом (табл. 1). Гистограммы распределения ячеек, содержащих самок или самцов, по длине сильно перекрываются (рис. 24, 25). Минимальная длина ячеек с самками довольно сходна с минимальной длиной ячеек с самцами, в то время как максимальная – различается существенно. Средняя длина

ячеек с самками почти в полтора раза превышает среднюю длину ячеек с самцами. Распределение ячеек по длине соответствует нормальному.

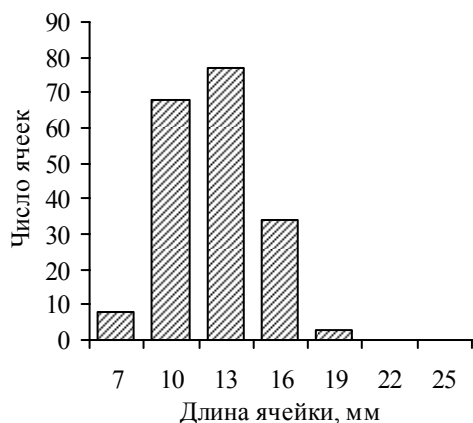
Как для ячеек с самками, так и для ячеек с самцами обнаружена слабая, но достоверная корреляция между их длиной и внутренним диаметром гнездовой полости. Коэффициенты корреляции равны соответственно $-0,33$ (корреляция достоверна при $p \leq 0,01$) и $-0,16$ (корреляция достоверна при $p \leq 0,05$). Это означает, что в широких полостях самки пчел *O. dimidiata* строят более короткие ячейки, чем в узких. Эта зависимость могла бы обеспечить равенство объема ячеек в полостях разного диаметра. Однако в гнездах *O. dimidiata* с ростом диаметра полости все же отмечается некоторое увеличение объема ячеек. Эта тенденция особенно ярко проявляется для ячеек с самцами.



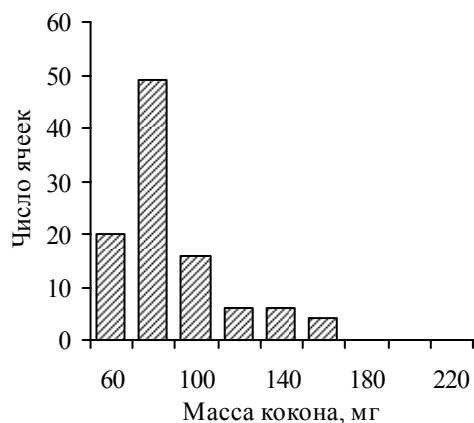
24



26



25



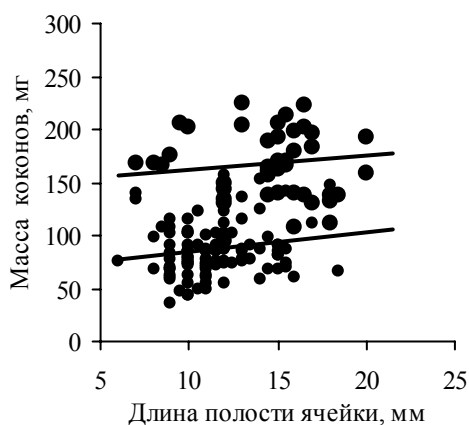
27

Рис. 24–27. Распределение ячеек *Osmia dimidiata* с самками (24, 26) и с самцами (25, 27) по длине (24, 25) и массе коконов (26, 27)

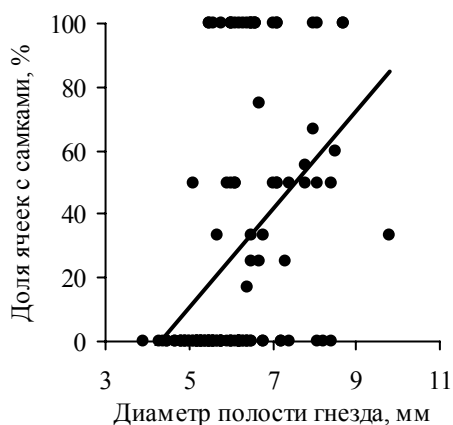
Масса коконов зависит от того, особей какого пола они содержат. Коконы с самками в среднем почти в два раза тяжелее, чем коконы с самцами (табл. 1). Распределение коконов по массе несколько отклоняется от нормального (рис. 26, 27) и характеризуется наличием небольшой отрицательной асимметрии ($As=1,3$), как для коконов с самками, так и для коконов с самцами. Возможно, это обусловлено наличием некоего минимального предела массы личинки, необходимой для ее нормального развития в полноценную и успешную в отношении воспроизводства особь того или иного пола.

Обнаружена достоверная и довольно сильная положительная корреляция между массой коконов и внутренним диаметром полости гнезда. Для самок $r=+0,66$, для самцов – $r=+0,58$. В обоих случаях величины коэффициентов корреляции достоверны при $p \leq 0,01$. Возможно, что эта связь обусловлена тем, что объем ячеек в гнездах *O. dimidiata*, как отмечалось выше, несколько увеличивается с увеличением диаметра гнездовой полости. Самки пчел, видимо, используя ячейку в качестве меры количества загружаемой в нее провизии, в большие по объему ячейки автоматически загружают больше провизии, чем в меньшие.

Возможно, аналогичным образом можно объяснить обнаруженную нами связь между массой коконов и длиной ячеек (рис. 28).



28



29

Рис. 28–29. Связь массы коконов с длиной полости ячейки (28) (крупные круги – ячейки с самками, мелкие круги – ячейки с самцами) и доли ячеек с самками в гнезде с диаметром гнездовой полости (29)

Соотношение полов и закономерности строения гнезд. Потенциальное соотношение полов в исследованных гнездах составило $1♀:2,5♂$ (78 ячеек было приготовлено для самок и 193 – для самцов). Предназначение каждой ячейки (в случае гибели потомства) проводилась по массе заготовленного в ней хлебца. С учетом гибели потомства от паразитов и других факторов реальное соотношение полов составило $1♀:2,0♂$ (из гнезд вышло 40 самок и 78 самцов). Таким образом, соотношение полов в потомстве *O. dimidiata* (и потенциальное, и фактическое)

сдвинуто в сторону самцов. Гнезда *O. dimidiata* делятся на три группы: содержащие только ячейки с самками (19,7±7,9%), содержащие ячейки с потомством обоих полов (19,7±7,9%) и содержащие только ячейки с самцами (60,6±13,8%). В гнездах, содержащих потомство обоих полов, чаще встречается одинаковое число ячеек с самками и самцами, реже – одна ячейка с самкой и несколько ячеек с самцами или наоборот (рис. 11, 12). Соотношение полов в гнездах связано довольно высокой ($r=+0,42$) и достоверной ($p\leq 0,01$) корреляцией с диаметром гнездовой полости (рис. 29). В более широких полостях чаще, чем в узких, закладываются гнезда, содержащие ячейки с самками. Однако эта связь имеет особый характер – в узких полостях, диаметром менее 5 мм, гнезда, содержащие самок, вообще отсутствуют, а более широких (от 5 мм и шире) – гнезда с различным соотношением полов представлены более-менее равномерно. Связь доли самок с диаметром полости в этом диапазоне не столь высока ($r=+0,34$), хотя также достоверна.

Закономерности изменения длины ячеек, массы перегородок и коконов в последовательном ряду ячеек гнезд представлены на рисунке 30. Несмотря на то, что гнезда *O. dimidiata* содержат, в среднем, две ячейки, модели построены для гнезд с четырьмя ячейками. Это сделано для более наглядного представления о характере изменения основных параметров строения и состава гнезд в последовательном ряду ячеек гнезда. На модели дана средняя масса перегородок, рассчитанная по данным всех гнезд, имеющих не менее четырех ячеек. Для первой перегородки (дно гнезда и первой ячейки) приведена средняя масса для всех изученных гнезд. В случае если эта перегородка примыкает к дну полости стебля тростника и фактически представляет собой его обмазку, ее масса существенно ниже, в среднем 13,5±6,8 мг, а в случае если она отстоит от дна гнездовой полости на некоторое расстояние, – выше, в среднем, 30,0±8,9 мг. Масса дна следующей (второй) ячейки ниже, чем первой. Далее наблюдается тенденция повышения средней массы дна ячеек в их последовательном ряду от второй до четвертой. Крышки ячеек значительно уступают по массе донным перегородкам ячеек, что обусловлено их особым строением, описанным выше. Перегородки, находящиеся в вестибюле, имеют меньшую массу, чем дно ячеек, но несколько большую, чем крышки ячеек (хотя различия не достоверны). При этом масса второй перегородки (если она имеется) несколько больше, чем первой. Это объясняется тем, что, как отмечено выше, среди вторых перегородок чаще, чем среди первых, встречаются перегородки, соответствующие по структуре дну ячеек и имеющие, соответственно, большую массу. Конечная пробка примерно соответствует по массе дну последней ячейки и лишь слегка ее превышает (различия не достоверны), что также легко объясняется тем, что иногда она может быть двойной.

Длина ячеек и масса коконов на модели представлена для двух типов гнезд – содержащих потомство обоих полов в равном соотношении и содержащих только самцов. В обоих случаях для расчетов использовали гнезда, содержащие не менее трех ячеек. В гнездах первого типа длина ячеек с самками существенно превышает длину ячеек с самцами, а в пределах ячеек с потомством одного пола наблюдается тенденция уменьшения длины второй ячейки по сравнению с первой. Аналогичные тенденции отмечаются в отношении массы коконов. В гнездах второго типа,

содержащих только ячейки с самцами, тенденция уменьшения средней длины ячеек и массы коконов в последовательном ряду ячеек с потомством одного пола видна еще лучше. Кроме того, здесь появляются достоверные различия между средней длиной первой и последней ячеек и средней массой коконов в них.

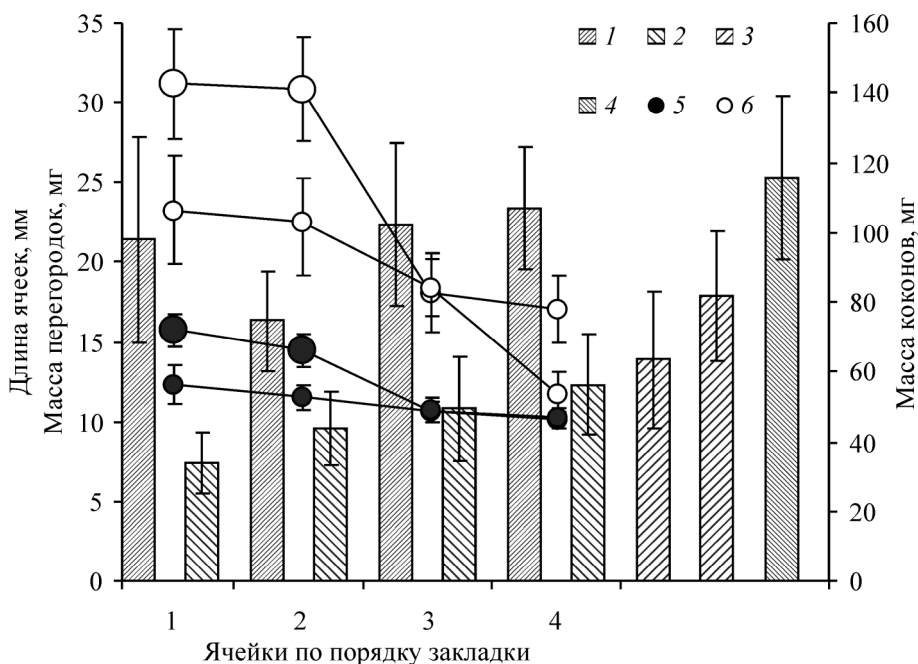


Рис. 30. Статистическая модель гнезд *Osmia dimidiata*, содержащих 2 ячейки с самками и 2 ячейки с самцами или 4 ячейки с самцами

1 – масса перегородок дна ячеек; 2 – масса крышек ячеек; 3 – масса перегородок вестибюля; 4 – масса конечной пробки гнезда; 5 – длина ячеек; 6 – масса коконов. Крупные круги – ячейки с самками, мелкие круги – ячейки с самцами. Вертикальные линии – доверительный интервал для $p=0,05$.

Таким образом, к основным закономерностям строения и состава гнезд *O. dimidiata* относятся увеличения массы перегородок и уменьшение длины ячеек и массы коконов в последовательном ряду ячеек гнезда.

Обсуждение. Гнезда *O. dimidiata* имеют строение, в основном типичное для представителей подрода *Helicosmia*. Как и у многих других видов этого подрода [см. 7] они располагаются в готовых полостях и состоят из неполнокомпонентных ячеек, разделенных перегородками, которые строятся из массы пережеванных листьев. Так же как и для гнезд многих других видов пчел-осмий [32], для гнезд *O. dimidiata* характерно увеличение массы перегородок и уменьшение длины ячеек и массы коконов в последовательном ряду ячеек гнезда. Для некоторых близких

видов подрода *Helicosmia* [27] известна также небольшая отрицательная корреляция между длиной ячеек и внутренним диаметром заселенной гнездовой полости.

Вместе с тем, уникальной особенностью строения ячеек *O. dimidiata* является наличие у них ярко выраженного дна и крышки, резко отличающихся по форме и массе. В соответствии с гипотезой происхождения пчел-осмий от пчел, строящих полнокомпонентные ячейки с боковыми стенками [9], можно предположить, что предки *O. dimidiata* утратили способность к строительству боковых стенок ячеек и горловины ячеек, но не утратили навыки строительства типичного дна и крышек ячеек, лишь в некоторых случаях заменяя их на дно следующей ячейки. Таким образом, гнездостроительные инстинкты *O. dimidiata* можно рассматривать как промежуточный этап на пути к переходу пчел к гнездам, ячейки которых не имеют собственного дна (за исключением первой ячейки), которое во всех случаях заменяется крышкой предыдущей ячейки, что характерно для большинства представителей подрода *Helicosmia*, например, *O. caerulescens* [27]. У некоторых других пчел-осмий, строящих неполнокомпонентные ячейки, например, у *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) [= *rufa* (Linnaeus, 1758)] из подрода *Osmia* крышки ячеек также сохраняются, но в несколько ином виде. После строительства дна первой ячейки самка строит «порог» ячейки, представляющий собой четко выраженную горловину полнокомпонентной ячейки. После окончания загрузки ячейки провизией и откладки яйца самка запечатывает горловину крышкой и сразу же вплотную к образовавшейся перегородке строит дно следующей ячейки, но уже не полусферическое, а почти плоское. Таким образом, между ячейками строится своеобразная двойная перегородка [42]. У *O. dimidiata* этого не происходит, видимо, вследствие пространственного разобщения крышки одной ячейки и дна следующей ячейки, что, по сути, делает гнездостроительные инстинкты этого вида уникальными.

Ранее при изучении гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид и одиночных складчатокрылых ос-эвменин были обнаружены интересные параллелизмы во всех основных направлениях их эволюции [43]. В данном случае еще более интересен факт параллелизма гнездостроительных инстинктов *O. dimidiata* с одним из представителей ос-эвменин – *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (Herrich-Schaeffer, 1841). Гнезда этого вида ос также состоят из ряда ячеек, разделенных галереями, а каждая ячейка имеет собственное массивное дно (почти полусферической формы) и тонкую плоскую с обеих сторон крышку, с той разницей, что строительным материалом для *E. posticus* служат не пережеванные листья, а земляная замазка [44].

Другие специфические особенности строения гнезд *O. dimidiata*, в частности, наличие большого числа галерей, преобладание одно- и двухъячеековых гнезд, ярко выраженную зависимость соотношения полов в потомстве от диаметра гнездовой полости, а также специфичность размещения полов в гнездах на наш взгляд связаны с особым типом гнездования этого вида в природе – квартиранством и сформировавшимися в связи с этим особыми механизмами оценки количества провизии в ячейке и детерминации соотношения полов в потомстве. Рассмотрению этих вопросов будет посвящена отдельная публикация.

ВЫВОДЫ

1. Самки дикой пчелы *O. dimidiata* заселяют гнезда-ловушки, выбирая каналы диаметром от 4 до 11 мм и длиной от 5 до 30 см. Гнезда состоят из 1–9 ячеек. Большинство гнезд содержат 1–2 ячейки, в среднем – 2,2. Большинство ячеек в гнездовом канале располагаются одиночно или небольшими группами, отделяясь друг от друга пустым пространством – галереями длиной от 1 до 10 см.

2. Перегородки между ячейками самки строят из массы пережеванных листьев. Ячейки гнезд имеют дно, в виде массивной полусферической перегородки, и крышку – в виде тонкой и плоской перегородки. Боковые стенки ячеек отсутствуют. Донная и конечная пробки гнезда имеют строение сходное с дном ячеек.

3. Хлебец имеет оригинальную форму и заполняет половину ее объема. Яйцо помещается на поверхность хлебца, обильно смоченную нектаром. Длина ячеек с самками в полтора раза больше, чем длина ячеек с самцами. Масса коконов с самками в 2 раза больше, чем масса коконов с самцами.

4. Более половины гнезд содержат только самцов, остальные только самок или потомство обоих полов. Общее соотношение полов в гнездах сдвинуто в сторону самцов (1♀:2,5♂). Кокон с самками и самцами отличаются по массе и размерам, но имеют сходную форму. Кокон средней плотности, их форма в основной части повторяет форму внутренней полости ячейки. Кокон имеет оригинальное строение апикальной части.

5. В многоячеековых гнездах *O. dimidiata* в последовательном ряду ячеек гнезда наблюдается увеличение массы перегородок и уменьшение длины ячеек и массы коконов.

Благодарности. Авторы выражают благодарность В. Ю. Жидкову за любезно предоставленные для изучения гнезда *O. dimidiata*, извлеченные из гнезд-ловушек, установленных им в некоторых недоступных для нас пунктах Крыма, а также сотрудникам Карадагского и Опускского природных заповедников за помощь в работе.

Список литературы

1. Fabre J. H. Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les mœurs des insectes / J. H. Fabre. – Paris: Delagrave, 1891. – Т. 3. – 327 p.
2. Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых / Ж. А. Фабр [ред. И. Я. Шевырев]. – М.: Терра, 1993. – Т. 1. – ix + 608 с.
3. Friese H. Das Tierreich. Lieferung 28: Hymenoptera. Apidae I. Megachilinae / H. Friese. – Berlin: Friedländer, 1911. – 440 S.
4. Malyshev S. I. The nesting habits of solitary bees. A comparative study / S. I. Malyshev // Eos. – 1935 (1936). – Т. 11, cuad. 3. – P. 201–309.
5. Ромасенко Л. П. Гнездостроящие мегахилиды (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) Украины и их экологические особенности: дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук / Л. П. Ромасенко; Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. – К., 1984. – 297 с.
6. Радченко В. Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В. Г. Радченко, Ю. А. Песенко. – СПб: Зоологический ин-т РАН, 1994. – 350 с.
7. Michener C. D. The Bees of the World / C. D. Michener. – Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press, 2007. – 953 p.

8. Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции / С. И. Малышев. – М. – Л.: Наука, 1966. – 326 с.
9. Иванов С. П. Возникновение и эволюционное развитие гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид (Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология. Математика. Физика. Химия». – 2000. – Т. 13, № 2. – С. 42–56.
10. Иванов С. П. Реконструкция филогенетических отношений пчел-мегахилид (Hymenoptera: Megachilidae) на основе эволюционного сценария развития их гнездостроительных инстинктов / С. П. Иванов // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». – 2009. – Т. 22, № 2. – С. 40–57.
11. Michener C. D. The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates / C. D. Michener // Univ. Kansas Sci. Bull. – 1953. – Vol. 35, N 16. – P. 1659–1748.
12. Тарбинский С. П. О гнездовании пчел-листорезов в цветочных стрелках лука / С. П. Тарбинский // Сборник энтомологических работ. – Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1962. – С. 137–145.
13. 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.
14. Tasei J.-N. Le comportement de nidification chez *Osmia* (*Osmia*) *cornuta* Latr. et *Osmia* (*Osmia*) *rufa* L. (Hymenoptera Megachilidae) / J.-N. Tasei // Apidologie. – 1973. – Vol. 4, N 3. – P. 195–225.
15. Rozen J. G. Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fidelidae) / J. G. Rozen // Amer. Mus. Novit. – 1973. – N 2519. – P. 1–14.
16. Eickwort G. C. Nest building behavior of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) / G. C. Eickwort // Z. Tierpsychol. – 1975. – Vol. 37. – P. 237–254.
17. 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.
18. 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.
19. 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.
20. Parker F. D. The nesting biology of *Osmia* (*Trichinosmia*) *latisulcata* Michener / F. D. Parker // J. Kansas. Entomol. Soc. – 1984. – Vol. 57, N 3. – P. 430–436.
21. 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.
22. 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.
23. Rust R. W. Nesting biology of *Hoplitis biscutellae* (Cockerell) (Hymenoptera: Megachilidae) / R. W. Rust // Entomol. News. – 1980. – Vol. 91, N 4. – P. 105–109.
24. 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. M. Carpenter // J. Kansas Entomol. Soc. – 1981. – Vol. 54, N 3. – P. 557–570.
25. Rust R. W. Biology of *Osmia* (*Osmia*) *rubifrons* Cockerell / R. W. Rust // J. Kansas Entomol. Soc. – 1986. – Vol. 59. – P. 89–94.
26. Радченко В. Г. *Megachile bicoloriventris* Mocs. (Hymenoptera, Apoidea) – новый для фауны СССР вид и особенности его гнездования / В. Г. Радченко // Фауна и биоценологические связи насекомых Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 61–65.
27. Иванов С. П. Особенности гнездования пчел-опылителей *Osmia coerulescens* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) в искусственных гнездилищах / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь, 2006. – Вып. 16. – С. 52–57.
28. Иванов С. П. Строение ячеек гнезд диких пчел *Megachile albisecta*, *Hoplitis mocsaryi* и *Osmia tergestensis* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов, М. А. Филатов // Изв. Харьковск. энтомол. об-ва. – 2007 (2008). – Т. 15, вып. 1–2. – С. 109–116.

29. 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 // Тр. Русск. энтомол. об-ва. – 2010. – Т. 82, № 1. – С. 103–111.
30. Иванов С. П. Состав гнезд и соотношение полов в потомстве диких пчел *Heriades crenulatus* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) / С. П. Иванов, М. А. Кобецкая // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 4. – С. 84–98.
31. 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. – Симферополь, 2004. – Вып. 14. – С. 76–89.
32. Иванов С. П. Закономерности строения гнезд пчел-листорезов (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) / С. П. Иванов // Изв. Харьковск. энтомол. об-ва. – 2004 (2005). – Т. 12, вып. 1–2. – С. 185–190.
33. Иванов С. П. Механизмы, обеспечивающие беспрепятственный выход молодых пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) из линейных гнезд / С. П. Иванов // Вісн. Харківськ. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. «Біологія». – 2009. – Вып. 9, № 856. – С. 108–116.
34. 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.
35. 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.
36. *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.
37. 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. Econ. Entomol. – 2006. – Vol. 99, N 2. – P. 408–413.
38. Малышев С. И. Дикие опылители на службе человека / С. И. Малышев. – М. – Л.: Наука, 1963. – 68 с.
39. Krombein K. V. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates / K. V. Krombein. – Washington: Smits. Inst. Press, 1967. – 570 p.
40. 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. Фатерыга, В. Ю. Жидков // Карадаг-2009: сб. науч. тр., посвящ. 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадагского природн. зап. Нац. акад. наук Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 215–222.
41. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
42. Иванов С. П. Гнездование пчелы *Osmia rufa* (L.) (Hymenoptera, Megachilidae) в Крыму: строение и состав гнезд / С. П. Иванов // Энтомол. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 2. – С. 351–364.
43. Иванов С. П. Параллелизмы в развитии гнездостроительных инстинктов одиночных пчел и ос (Hymenoptera: Megachilidae, Megachilinae; Vespidae, Eumeninae) / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Исследования по перепончатокрылым насекомым. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. – С. 205–218.
44. Фатерыга А. В. Строение гнезд четырех видов одиночных ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) / А. В. Фатерыга // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91, № 5. – В печати.

Иванов С. П., Фатерыга О. В. Будова гнізд бджоли *Osmia dimidiata* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae), що знайдені у гніздах-пастках у Криму // Экосистемы, їх оптимізація та охорона. Симферополь: ТНУ, 2011. Вип. 5. С. 116–133.

Вивчено будову гнізд дикої бджоли *Osmia dimidiata* Morawitz, 1870: форму і положення перегородок, форму хлібців, будову коконів, розміщення і співвідношення статей. Більшість гнізд було отримано з гнізд-пасток, зроблених зі стебел очерету (*Phragmites australis*). Самки заселяють внутрішні порожнини стебел діаметром 4–11 мм і довжиною від 5–30 см. Гнізда містять 1–9 комірок (у середньому – 2,2). Більшість комірок є розташованими в гніздовому каналі поодинокі або невеликими групами, відділеними друг від друга порожнім простором – галереями довжиною 1–8 см. Комірки гнізд мають дно у вигляді масивної напівсферичної перегородки, і кришку у вигляді тонкої та плоскої перегородки і не мають бічних стінок. Самки будують перегородки комірок з маси пережованих

листів. Донна і кінцева пробки гнізда мають будову подібну до будови дна комірок, але є більш масивними. Хлібець повторює форму комірки і заповнює половину її обсягу. Яйце поміщається на поверхню хлібця, у місці рясно змоченим нектаром. Довжина комірок із самками в півтора рази більше, ніж довжина комірок із самцями. Маса коконів із самками в 2 рази більше маси коконів із самцями. Кокон має середню щільність і оригінальну будову апікальної частини. В основній частині він повторює форму порожнини комірки. Комірки із самками розташовуються в глибині гнізда, а із самцями – ближче до виходу. Співвідношення статей в окремих гніздах сильно коливається від повної переваги самок до повної переваги самців. Більш ніж половина гнізд містять тільки самців, інші – тільки самок або потомство обох статей. Загальне співвідношення статей зрушене у бік самців (1♀:2,5♂). До основних закономірностей будови гнізд *O. dimidiata* належать збільшення маси перегородок і зменшення довжини комірок і маси коконів з імаго в послідовному ряді комірок гнізда.

Ключові слова: Megachilidae, *Osmia dimidiata*, будова комірок гнізд, форма перегородок, форма хлібця, будова кокона, співвідношення статей.

Ivanov S. P., Fateryga A. V. Construction of the nests in the bee, *Osmia dimidiata* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) discovered in trap-nests in Crimea // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2011. Iss. 5. P. 116–133.

The construction of nests in the wild bee, *Osmia dimidiata* Morawitz, 1870 has been studied, notably: shape and placement of the partitions, shape of the pollen-loaf, construction of the cocoon, sex ratio and distribution of females and males in the nests. The majority of the nests had been taken from trap-nests made from reed stems (*Phragmites australis*). Females occupy the inner cavities of the stems with diameter 4–11 mm and length 5–30 cm. The majority of the cells are placed in the nest cavity as single ones or arranged in the short rows separated from each other by the empty spaces – galleries of 1–8 cm length. Each cell have own bottom in the form of massive hemispherical partition and own lid as the form of thin flat partition and not have own lateral walls. Females make the cell partitions from mass of masticated leaves. The first bottom and the final plug of the nest have the structure similar with the structure of the cell bottoms but with some more weight. The shape of the pollen-loaf corresponds to the shape of the inner surface of the cell and fills the half of its volume. The egg is placed on the surface of the pollen-loaf in the place which has been good saturated by nectar. The length of the cells with females is half again as much as length of the cells with males. The mass of the cocoon with females are twice as much as mass of the cocoons with males. The cocoon has the medium strength and a peculiar construction of the apical part; the shape of its base part corresponds to the shape of the inner surface of the cell. The cells with the females are placed in the depth of the nest and the ones with the males – closer to exit of from nest. Sex ratio varies very much from total female-biased to total male-biased in certain nests. More than half of the nests contain only males and the other ones – only females or the both sexes. General sex ratio is male-biased (1♀:2.5♂). The main regularities in the nest structure of *Osmia dimidiata* are increasing the weight of partitions and decreasing the length of the cells and the weight of the cocoon with imagoes in the subsequent row of the nest cells.

Key words: Megachilidae, *Osmia dimidiata*, construction of the nest cells, shape of the partitions, shape of the pollen-loaf, cocoon construction, sex ratio.

Поступила в редакцію 14.11.2011 г.