

УДК: 595.799:591.563

Механизмы, обеспечивающие беспрепятственный выход молодых пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) из линейных гнезд С.П.Иванов

Таврический национальный университет имени В.И.Вернадского (Симферополь, Крым, Украина)
spi2006@list.ru

У пчел *Osmia brevicornis*, *O. cerinthidis*, *O. coerulescens*, *O. cornuta*, *O. niveata* и *O. rufa* (триба Osmiini) беспрепятственный выход молодых пчел из линейных гнезд обеспечивается механизмом опережающего развития самцов. Сроки отрождения особей у этих видов определяются полом. Самцы отрождаются раньше самок. Ячейки с самцами располагаются ближе к выходу из гнезда, и, таким образом, после отрождения и выхода из гнезд самцов открывается выход и для самок. У пчел *Megachile apicalis*, *M. centuncularis*, *M. rotundata* и *M. versicolor* (триба Megachilini) беспрепятственный выход молодых пчел из ячеек материнских гнезд обеспечивает механизм реверсного отрождения особей. Сроки отрождения имаго каждого из полов у этих видов находятся в обратной зависимости от последовательности начала их развития в ячейках гнезд. В результате этого первыми гнезда покидают особи, которые занимают ячейки, расположенные ближе к выходу.

Ключевые слова: пчелы-мегахилиды, состав гнезд, соотношение полов, масса особей, выход из гнезд, механизмы поведения.

Механізми, яки забезпечують безперешкодний вихід молодих бджіл-мегахілід (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) із лінійних гнізд С.П.Іванов

У бджіл *Osmia brevicornis*, *O. cerinthidis*, *O. coerulescens*, *O. cornuta*, *O. niveata* і *O. rufa* (триба Osmiini) безперешкодний вихід молодих бджіл із лінійних гнізд забезпечується механізмом опережаючого розвитку самців. Дата народження особей у цих видів залежить від статі. Самці народжуються раніше за самок. Комірки з самцями розташовані ближче до виходу із гнізда, і, таким чином, після народження і виходу самців відкривається вихід для самок. У бджіл *Megachile apicalis*, *M. centuncularis*, *M. rotundata* і *M. versicolor* (триба Megachilini) безперешкодний вихід молодих бджіл із комірок материнських гнізд забезпечує механізм реверсного порядку народження бджіл. Дати народження имаго кожного із представників різних статей у даних видів знаходяться в зворотній залежності від послідовності початку їх розвитку в комітках гнізд. В результаті цього першими гнізда залишають бджоли, які займають комірки, розташовані ближче до виходу.

Ключові слова: бджоли-мегахіліди, склад гнізд, статеве співвідношення, маса особин, вихід із гнізд, механізми поведінки.

Mechanisms ensured unimpeded exit of young megachilid-bees (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) from linear nests S.P.Ivanov

In bees *Osmia brevicornis*, *O. cerinthidis*, *O. coerulescens*, *O. cornuta*, *O. niveata* and *O. rufa* (tribe Osmiini) unimpeded exit of young bees from linear nests is ensured by the mechanism of outstrip development of males. Terms of individual emergence are determined by sex in these species. Males emerge earlier than females. Cells with males are located nearer to exit from nest; thus after male's emergence it will be open a way to exit for females. In bees *Megachile apicalis*, *M. centuncularis*, *M. rotundata* and *M. versicolor* (tribe Megachilini) unimpeded exit of young bees from linear nests is ensured by the mechanism of reverse emergence of individuals. In these species terms of an individual emergence of both sex imagoes lie in inverse dependence on order of beginning of its development in nest cells. In the result individuals occupied cells located nearer to exit from nest leave the nest first.

Key words: megachilid-bees, nest composition, sex ratio, weight of individuals, emergence from nests, behavior mechanisms.

Введение

Большинство видов пчел-мегахилид строят гнезда в готовых полостях, чаще всего используя каналы, проделанные в древесине личинками насекомых-ксилофагов, полости в пустотелых стеблях растений, гнездовые ходы брошенных гнезд роющих ос и земляных пчел и другие полости естественного и искусственного происхождения (Friese, 1923; Malyshev, 1936; Michener, 2007). В узких

и длинных каналах ячейки гнезд пчел-мегахилид располагаются в одну линию, одна за другой, часто заполняя гнездовой канал на всем его протяжении. В таком случае число последовательно расположенных ячеек в одном гнезде может достигать двух и более десятков (Иванов, 2006). Закладка большого числа ячеек в гнезде целесообразна, поскольку в таком случае гнездовая полость используется наиболее рационально. Однако расположение ячеек в одном ряду порождает проблему беспрепятственного выхода молодых пчел из ячеек, расположенных в глубине гнезда. Эти ячейки сооружаются и загружаются провизией первыми, в них раньше откладываются яйца, раньше начинается и, следовательно, раньше заканчивается развитие личинок. Закончив развитие и выйдя из кокона, эти пчелы вынуждены ожидать окончания развития особей в ячейках, расположенных на пути их выхода из гнезда. Еще Ж.А.Фабр (Fabre, 1891; Фабр, 1898), а за ним и другие исследователи (Hardouin, 1948; Maeta, 1978) обратили внимание на затруднения с выходом на свободу, которые иногда испытывают молодые пчелы, отрождающиеся в ячейках, расположенных в глубине гнезда. Эти наблюдения проведены над *Osmia*, у которых особи зимуют на стадии имаго. Можно было бы ожидать, что у пчел, диапауза которых проходит на стадии предкуколки (к ним относится большинство пчел-мегахилид), конфликт несогласованности выплода выражен еще в большей степени. Однако и в этом случае (как и в первом) в своем большинстве молодые пчелы благополучно покидают материнские гнезда. Таким образом, очевидно, что беспрепятственный выход пчел-мегахилид из линейных гнезд обеспечивается какими-то особыми механизмами.

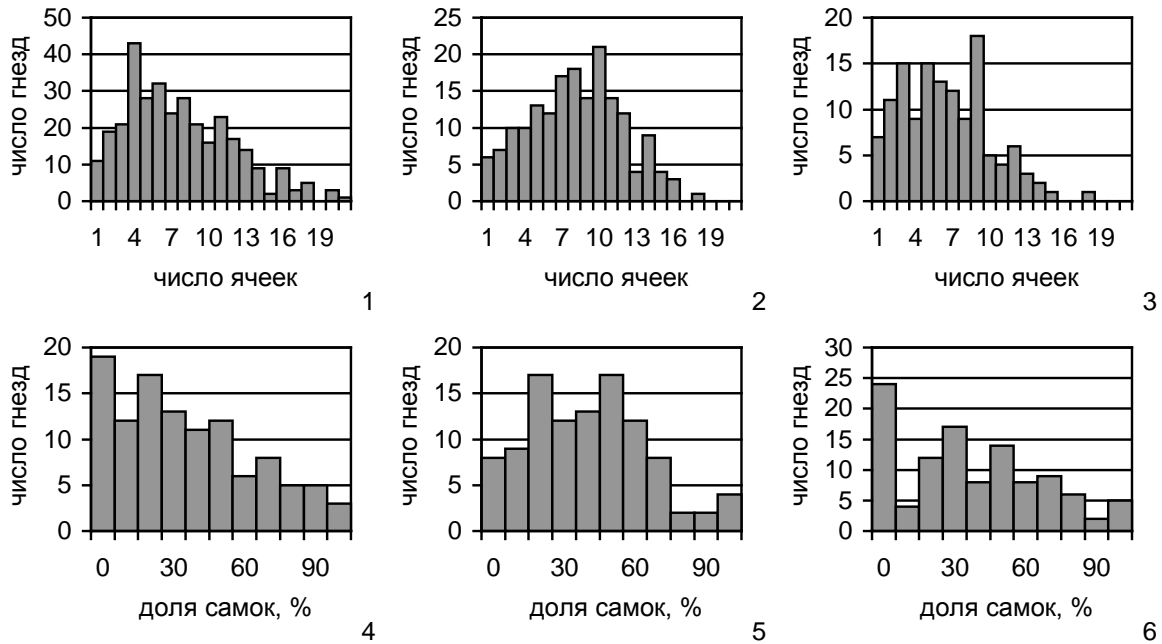
Цель работы: Выявить особенности порядка отрождения пчел из линейных гнезд пчел-мегахилид и установить механизмы, обеспечивающие беспрепятственный выход пчел молодого поколения из материнских гнезд линейного типа.

Материал и методы исследования

Материалом для проведения исследований послужили наблюдения за гнездованием самок пчел-мегахилид в ульях Фабра, установленных в нескольких пунктах Предгорной зоны в Крыму. В качестве объектов изучения были использованы 4 вида пчел трибы Megachilini: *Megachile apicalis* Spinola, 1808; *Megachile centuncularis* (Linnaeus, 1758); *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787); *Megachile versicolor* Smith, 1844 и 8 видов пчел трибы Osmiini: *Heriades crenulatus* Nylander, 1856; *Hoplitis manicata* Morice, 1901; *Osmia brevicornis* (Fabricius, 1798); *Osmia cerinthidis* Morawitz, 1876; *Osmia coerulea* (Linnaeus, 1758); *Osmia cornuta* (Latreille, 1805); *Osmia niveata* (Fabricius, 1804); *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758). В ходе наблюдений проводилась регистрация сроков закладки гнезд отдельными самками. В зимний период гнезда вскрывались и разбирались на отдельные ячейки. Кокконы с имаго или предкуколками, или предкуколки, освобожденные из коконов, взвешивались и помещались в отдельные пробирки. Оценка массы особей в разных состояниях (имаго или предкуколки в коконах, или предкуколки без коконов) проводилась вынужденно, поскольку разные виды пчел-мегахилид проходят диапаузу на разных стадиях развития, а коконы у некоторых видов невозможно без повреждения отделить от стенок ячеек. Однако корректность оценок, полученных на основании этих данных, не может вызывать сомнений, поскольку все они базируются не на сравнении показателей между видами, а на сравнении характера распределения и соотношения средних значений для разных полов в пределах каждого из исследованных видов. В весенне-летний период проводились наблюдения за выходом пчел молодого поколения из коконов и регистрация даты выплода каждой особи. Наблюдения за гнездованием пчел и последующие наблюдения за ходом отрождения особей из ячеек гнезд проводились периодически в разные годы, начиная с 1975. Данные по отрождению пчел *M. rotundata* получены в результате обработки материалов наблюдений за выходом имаго из коконов, полученных из ульев, установленных на полях люцерны. Объемы выборок по каждому из проведенных наблюдений приводятся при изложении фактического материала в следующем разделе. Обработка и анализ материалов наблюдений проведены в лаборатории экспериментальной энтомологии кафедры экологии и рационального природопользования Таврического национального университета им. В.И.Вернадского.

Результаты и обсуждение

Анализ состава гнезд пчел-мегахилид изученных видов показал, что число ячеек в отдельных гнездах может изменяться в широких пределах – от 1 до 20 (рис. 1–3). Из данных рисунков видно, что более двух третей гнезд содержат более 6 ячеек. На строительство и снабжение провизией одной ячейки самка пчелы в среднем затрачивает 1 день, таким образом, при равной скорости развития личинок особь, отродившаяся в первой ячейке гнезда, в большинстве случаев должна быть готова ожидать своей очереди выхода из гнезда не менее 6 дней. Такое продолжительное ожидание неизбежно приведет ее к гибели, поскольку, по нашим наблюдениям, особи пчел-мегахилид, вышедшие из кокона, способны прожить без питания не более 1–2 дней.



**Рис. 1–6. Гистограммы распределения гнезд пчел-мегахилид по числу ячеек и соотношению полов молодых пчел в ячейках гнезда
1, 4 – *Osmia rufa*; 2, 5 – *Osmia cornuta*; 3, 6 – *Megachile apicalis***

Частично решению проблемы выхода молодых пчел из гнезд способствуют два обстоятельства. Во-первых, всем изученным нами видам, как и большинству пчел-мегахилид, свойственна протерандрия – самцы отрождаются раньше самок. Во-вторых, в гнездах, ячейки которых содержат особи разных полов, в первых ячейках гнезда всегда размещаются особи женского пола, а в последних, расположенных ближе к выходу из гнездовой полости, – самцы. Таким образом, благодаря более раннему отрождению самцов из последних ячеек гнезда, возможность покинуть гнездо появляется и у самок, ячейки которых расположены в глубине гнезда. Однако очевидно, что за счет протерандрии проблема выхода из гнезд молодых пчел решается только для гнезд, в которых число ячеек, содержащих особей каждого из полов, не превышает число 3. То есть, для гнезд с небольшим числом ячеек. Доля таких гнезд в целом не велика и редко превышает 15%. Это связано с тем, что соотношение полов молодых особей в отдельных гнездах пчел-мегахилид изменяется в очень широком диапазоне – от полного преобладания самок до полного преобладания самцов (рис. 4–6). При этом соотношение полов в гнездах с максимальным числом ячеек обычно изменяется в таком же широком диапазоне, как и в гнездах с минимальным числом ячеек (рис. 7). Как показал анализ состава гнезд изученных видов, примерно в половине гнезд число ячеек, содержащих особей одного пола, может соответствовать или приближаться к общему числу ячеек в гнезде, при этом в 75% гнезд ряд ячеек с особями одного пола превышает 3 ячейки.

Рассматривая протерандрию как фактор, обеспечивающий беспрепятственный выход молодых пчел из линейных гнезд пчел-мегахилид, следует отметить еще одно условие его реализации. Действие этого фактора может иметь положительное значение только в том случае, если периоды выхода самцов и самок из гнезд перекрываются не более чем на 1–2 дня. То есть, отрождение первой самки во всей совокупности гнезд может опережать выход последнего самца не более чем на 2–3 дня.

Действительно, такое минимальное перекрывание периода выхода особей разных полов из гнезд зарегистрировано нами для большинства видов трибы *Osmiini*: *O. brevicornis*, *O. cerinthidis*, *O. coeruleascens*, *O. cornuta*, *O. rufa* (рис. 8–10). Однако для трех видов этой трибы (*O. niveata*; *H. crenulatus*; *H. manicata*) и всех видов трибы *Megachilini* отмечено заметно большее перекрывание сроков выплота самцов и самок (рис. 11–16). Наименьшая трансгрессия гистограмм распределения пчел по дням периода выхода наблюдается у пчел-осмий (кроме *O. niveata*) – от 0 до 15%, а наибольшая – у *H. crenulatus* (82%) и *H. manicata* (70%), пчелы-листорезы занимают промежуточное положение – дни совместного выхода самцов и самок составляют от 55 до 60% от всего числа дней периода отрождения.

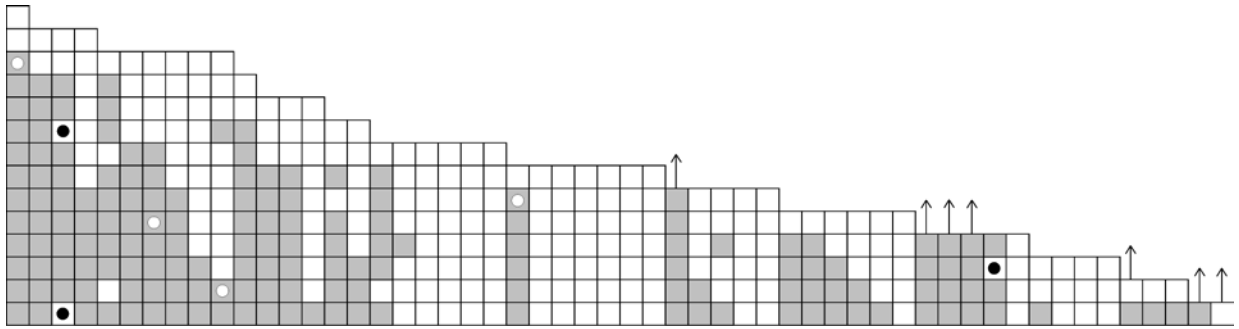


Рис. 7. Состав 54 гнезд, построенных 18 самками *Osmia rufa* за период гнездования. Каждому гнезду на рисунке соответствует одна колонка, каждой ячейке – один квадрат. Последовательность закладки ячеек в каждом гнезде – снизу вверх. Гнезда ранжированы по убыванию числа ячеек. ■ – ячейка с самкой; □ – ячейка с самцом; ◼ – ячейка с самкой небольшой массы, соответствующей обычной массе самца; ◼ – ячейка с самцом необычно большой массы, соответствующей массе самки; ↑ – гнездо недостроено из-за гибели самки или захвата этого гнезда другой самкой

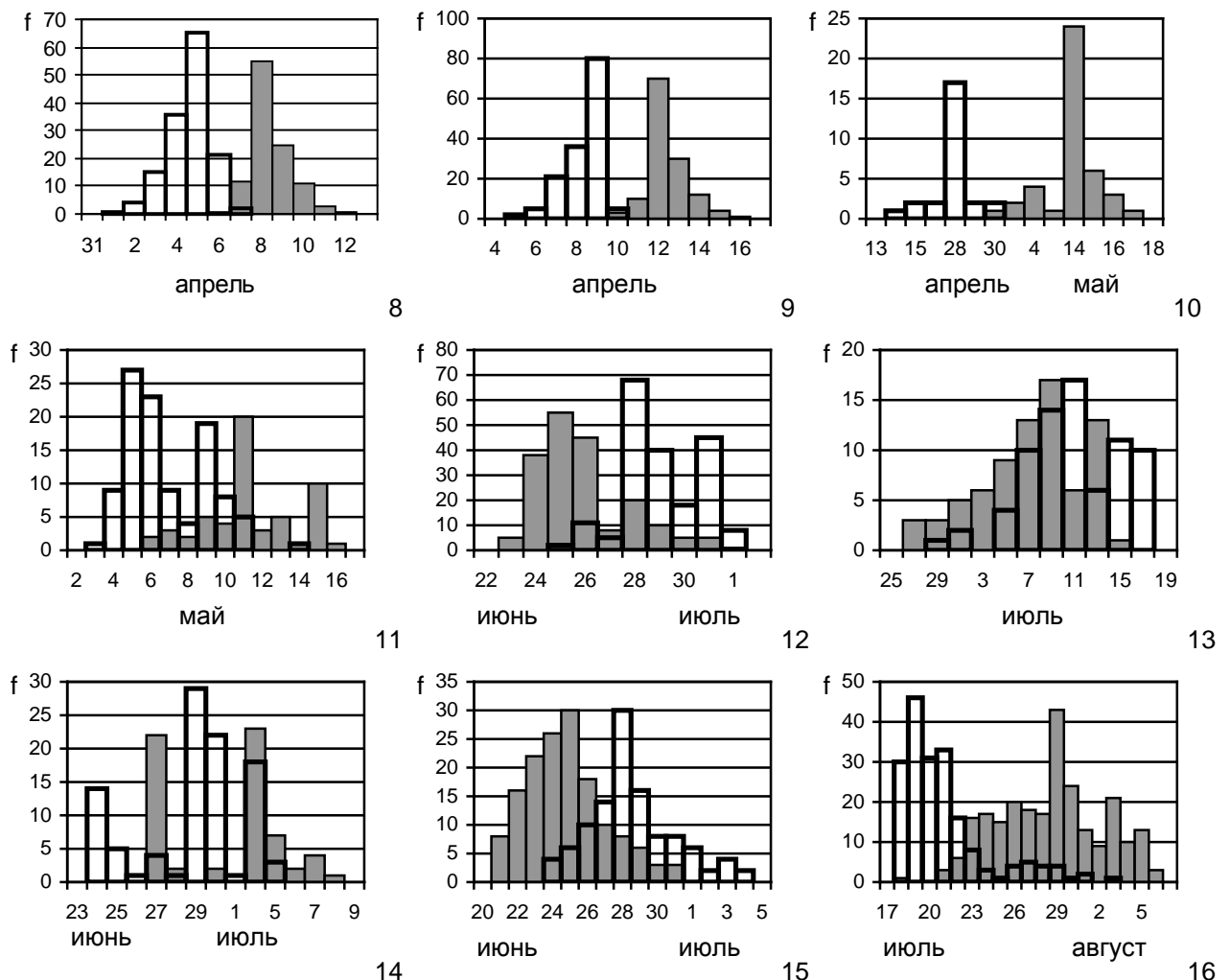


Рис. 8–16. Диаграммы динамики выхода имаго пчел из коконов: 8 – *Osmia cornuta*; 9 – *Osmia rufa*; 10 – *Osmia brevicornis*; 11 – *Osmia niveata*; 12 – *Hoplitis manicata*; 13 – *Heriades crenulatus*; 14 – *Megachile versicolor*; 15 – *Megachile rotundata*; 16 – *Megachile apicalis*. ◼ – самки, □ – самцы, f – число особей. Дни с неблагоприятной погодой исключены

Пчелы-мегахилиды проходят зимний период на разных стадиях развития. Среди изученных нами видов все пчелы-осмии зимнюю диапаузу проходят на стадии имаго, а все остальные виды – на стадии предкуколки. Зимовка на стадии имаго имеет особое значение для смягчения конфликта несогласованности выхода молодых пчел из материнских гнезд. В этом случае пчелы-осмии, отродившиеся из ячеек, расположенных в глубине гнезда, имеют возможность потревожить пчел, преграждающих им выход из гнезда, ускорить их пробуждение и принудить освободить им проход к выходу из гнездового канала.

Таким образом, несмотря на определенные затруднения в преодолении конфликта несогласованности отрождения, протерандрия в том виде, в котором она проявляется у пчел-осмий, способна обеспечить беспрепятственный выход молодых пчел из материнских гнезд.

В отношении пчел других родов механизм опережающего развития самцов не может быть достаточно эффективным. Основным препятствием реализации этого механизма является значительное перекрывание сроков отрождения особей разных полов и зимовка на стадии предкуколки. Перекрывание сроков отрождения разных полов у видов из родов *Hoplitis* на 7, *Megachile* на 8–12, а у *Heriades* на все 16 дней означает, что самки, отродившиеся в первые дни периода выхода самок, могут оказаться в безвыходном положении на протяжении 7–16 дней, что неминуемо приведет их к гибели.

Анализ данных сроков отрождения особей разных полов в отдельных гнездах показал, что для всех изученных видов средняя разница между датой выхода последнего самца и датой выхода первой самки составляет 1,2–4,5 дня. И что наиболее важно, периоды выхода самцов и самок в отдельных гнездах почти никогда не перекрываются, а если перекрываются, то не более чем на 1–2 дня. То есть, в каждом отдельном гнезде в подавляющем большинстве случаев все самки отрождаются позже самцов, и лишь иногда дата выхода первой самки совпадает с датой выхода последнего самца или опережает ее на 1–2 дня. Существование отмеченной разницы для большинства пчел-осмий является следствием небольшого перекрывания общих сроков отрождения особей разных полов. Для пчел других родов, у которых перекрывание общих сроков отрождения особей разных полов превышает 1–2 дня, небольшое расхождение дат выхода особей разных полов в отдельных гнездах требует объяснения. Меньший разрыв между датами выхода самцов и самок из отдельных гнезд по сравнению с разрывом, рассчитанным для всей совокупности гнезд, свидетельствует о том, что у таких видов, помимо фактора опережающего развития самцов, на сроки выхода особей из коконов оказывают влияние еще какие-то дополнительные факторы. Действие этих факторов приводит к уменьшению периода выхода особей в отдельных гнездах, делая его значительно более коротким по сравнению с общим периодом отрождения пчел во всей популяции.

За период гнездования каждая самка, как правило, отстраивает несколько гнезд. Сопоставление сроков отрождения молодых пчел-листорезов и сроков закладки их гнезд в прошлом сезоне показало, что первыми (в начале общего периода выхода молодых пчел) отрождаются пчелы из гнезд, построенных последними, а пчелы из гнезд, отстроенных первыми, выходят последними. Количественная оценка зависимости между сроками закладки ячеек и выходом из них пчел для пяти видов пчел-мегахилид представлена в табл. 1. Коэффициенты корреляции между сроками закладки отдельных ячеек гнезд и сроками выплода пчел имеют несколько большую величину для *M. centuncularis* и *M. versicolor* и меньшую для *M. apicalis* и *M. rotundata*. Для всех видов коэффициенты имеют несколько большие величины для самок по сравнению с самцами.

Таблица 1.

Зависимость между сроками закладки ячеек и сроками отрождения пчел

Вид	Закладка – выход, годы	самки		самцы	
		n	r	n	r
<i>Megachile versicolor</i>	1975–1976	47	–0,81	58	–0,77
<i>Megachile apicalis</i>	1975–1976	115	–0,69	119	–0,59
	1976–1977	76	–0,75	17	–0,72
<i>Megachile rotundata</i>	1996–1997	55	–0,61	130	–0,58
<i>Megachile centuncularis</i>	1999–2000	25	–0,79	31	–0,67
<i>Osmia rufa</i>	1980–1981	173	0,01	120	0,21
	2006–2007	59	0,03	88	0,19

Сроки строительства ячейки, заготовки в нее провизии и откладки яйца сами по себе не могут быть фактором, влияющим на темп развития пчел и сроки их отрождения. В поиске реальных факторов, способных оказать влияние на сроки выхода молодых пчел из гнезд, было обращено внимание на некоторые особенности строения гнезд пчел-мегахилид. В частности, было выявлено,

что у пчел-листорезов масса особей в последовательном ряду ячеек гнезда убывает (Іванов, 2004). Это обстоятельство позволило сделать предположение, что масса хлебца является тем фактором, который определяет сроки развития пчел в ячейках. Действительно, было установлено наличие обратной зависимости сроков отрождения от массы особей у *M. apicalis* ($r=-0,39$ по самкам и $r=-0,36$ по самцам) и у *M. rotundata* ($r=-0,29$ по самкам и $r=-0,24$ по самцам). Однако для *M. versicolor* такой зависимости не обнаружено. Более низкие значения корреляции массы особей и сроков их отрождения по сравнению со значением корреляции сроков отрождения и сроков закладки, а главное, отсутствие корреляции в первом случае у одного из видов свидетельствуют о том, что масса хлебца на самом деле не является ведущим фактором, определяющим сроки отрождения особей из гнезд.

Не обнаружено существенной зависимости сроков отрождения от массы особей и у всех остальных исследованных видов пчел-мегахилид. В частности, коэффициент корреляции между сроками выноса и массой особей самок у *O. rufa* составил 0,01 ($n=65$), у *O. cornuta* – 0,03 ($n=145$), у *O. cerinthidis* – 0,02 ($n=85$), у *O. brevicornis* – 0,15 ($n=21$), у *H. crenulatus* – $-0,07$ ($n=73$), у *H. manicata* – 0,01 ($n=55$). Интересно отметить, что при этом у части этих видов установлено закономерное снижение массы особей в ряду ячеек гнезда, занятых особями одного пола (Іванов, 2004). К ним относятся: *O. rufa*, *O. brevicornis* и *H. manicata*. В каждом из этих случаев отмеченная закономерность находит свое объяснение. Плавное понижение массы особей в ряду ячеек гнезда у *O. rufa* обеспечивает действие особого механизма – механизма регуляции соотношения полов молодого поколения в гнездах (Іванов, 2006), у *O. brevicornis* – с отсутствием перегородок между ячейками (Радченко, 1978), а у *H. manicata* – с многолетним использованием гнезд.

Следует отметить, что гипотеза, в соответствии с которой масса хлебца определяет сроки развития и отрождения особей, тем не менее, выглядит очень привлекательной. Действительно, самки пчел в процессе загрузки провизии в ячейки имеют возможность с достаточной точностью определить массу хлебца, ориентируясь на степень заполнения ячейки смесью пыльцы и нектара. Очевидно также, что меньшее количество корма съедается личинкой быстрее, и она быстрее переходит к следующей стадии развития – окукливанию. Кроме того, эта гипотеза хорошо согласуется с данными распределения особей разных полов по массе у целого ряда видов (рис. 17–22). Степень перекрытия гистограмм для большинства видов в целом находится в соответствии со степенью перекрытия сроков отрождения самцов и самок. Однако выявленные исключения (*M. versicolor*, *O. brevicornis* и *O. niveata*), не находя какого-либо рационального объяснения, вынуждают отказаться от однозначной оценки роли массы в обеспечении беспрепятственного выхода молодых пчел из материнских гнезд и продолжить поиск истинных факторов, обеспечивающих действие механизма реверсного отрождения особей. Неопределенность в отношении основного фактора, обеспечивающего механизм реверсного отрождения особей, не является основанием для сомнений в отношении его существования как такового.

Обоснование действия механизма опережающего развития самцов не отягощено исключениями. Напротив, при рассмотрении некоторых из них находит подтверждение. Просмотр большого количества гнезд пчел-осмий показал, что в отдельных ячейках самки по ошибке откладывают неоплодотворенные яйца на большие хлебцы (рис. 7). В результате этого в этих ячейках, расположенных, как правило, среди ячеек самок, развиваются крупные самцы, масса которых соответствует массе самок. Сроки выноса таких самцов всегда совпадают со сроками выноса не самок, а самцов. Это является наиболее очевидным свидетельством того, что у пчел *Osmia* сроки отрождения самцов определяются не массой особей, а именно полом. То есть, более ранний вынос самцов обеспечивается их генетически обусловленной реакцией на меньшую сумму положительных температур, а в случае бивольтинных видов – более быстрыми сроками развития.

Каждый из описанных выше механизмов имеет как свои достоинства, так и недостатки. В частности, механизм опережающего развития самцов не позволяет избежать конфликта несогласованности отрождения пчел в ряду ячеек, содержащих особей одного пола. Это накладывает определенные ограничения на количество ячеек с особями одного пола в отдельных гнездах. Видимо, именно этим определяется более равномерное распределение соотношения полов в отдельных гнездах у пчел-осмий по сравнению с пчелами-листорезами. С другой стороны, этот механизм обеспечивает сокращение продолжительности общего периода отрождения особей. Эта особенность способствует более точному сопряжению сроков вылета пчел со сроками цветения их кормовых растений. При действии этого механизма сроки выноса самцов и самок в отдельных гнездах отделены большим временным интервалом. Это обстоятельство, без сомнения, снижает вероятность инбридинга. Недостатком, свойственным механизму опережающего развития самцов, лишен механизм реверсного отрождения. Однако при его действии вероятность инбридинга возрастает, поскольку разница во времени выхода особей разного пола из одного гнезда в этом случае меньше. Возможно, что частично этот недостаток компенсируется меньшей вероятностью гибели потомства в гнездах в период отрождения имаго, так как в данном случае интервал времени

от момента вскрытия пробки гнезда первым из отродившихся самцов до выплота последней самки значительно короче.

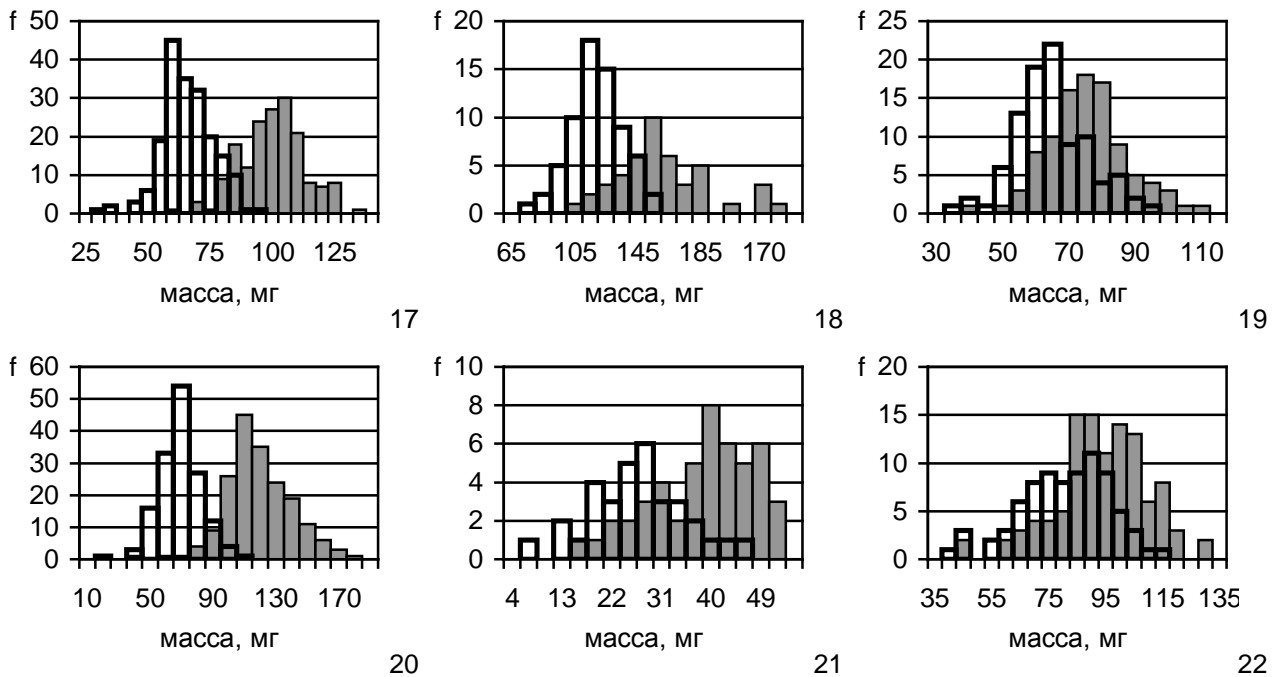


Рис. 17–22. Гистограммы распределения пчел разных полов по массе
 17– *Megachile apicalis*; 18 – *Megachile versicolor*; 19 – *Megachile rotundata*; 20 – *Osmia rufa*;
 21 – *Osmia brevicornis*; 22 – *Hoplitis manicata*. Для первых трех видов на гистограммах
 приведена масса коконов с предкуколками, для двух последующих – масса коконов с имаго и
 для последнего – масса предкуколок. ■ – самки, □ – самцы, f – число особей

Проблема беспрепятственного выплота молодых пчел из линейных гнезд – специфическая проблема пчел-мегахилид. Гнездящиеся в земле пчелы редко располагают ячейки линейными сериями, кроме того, число ячеек в них, как правило, невелико, но и в этих случаях каждая особь после отрождения покидает материнское гнездо, прогрызая самостоятельный ход к поверхности земли (см. обзор Michener, 2007). В соответствии с современными представлениями о происхождении пчел-мегахилид (Радченко, Песенко, 1994; Иванов, 2000) линейное расположение ячеек возникло сразу после перехода этих пчел к гнездованию в надземных субстратах, то есть, было свойственно общему предку пчел *Megachilinae*. Представители самой архаичной из триб этого подсемейства – *Lithurgini* уже строят гнезда с линейным расположением ячеек, но их число в одном ряду, как правило, не велико. Во всех остальных более продвинутых трибах пчел-мегахилид линейные гнезда встречаются у большинства представителей, при этом количество ячеек в них может достигать одного и более десятков.

М.Ротшильд (Rothschild, 1979) впервые установил положительную корреляцию между сроками выплота имаго *M. rotundata* и их массой. Н.Добрынин (Добрынин, 1992) подтвердил эти данные и предположил, что масса особей играет ключевую роль в обеспечении беспрепятственного выхода молодых пчел из материнских гнезд. Следует отметить, что основой для такого предположения послужили коэффициенты корреляции, полученные для всей совокупности особей, но не было обращено внимание на почти полное ее отсутствие для особей отдельных полов, а также наличие более сильной зависимости сроков выплота от сроков закладки ячеек, выявленной нами ранее (Иванов, 1981).

Сведения, представленные в данной работе, показывают разнообразие форм проявления адаптаций, направленных на решение проблемы беспрепятственного выхода молодых особей из линейных гнезд, среди представителей разных родов пчел-мегахилид. Очевидно, что в ходе развития гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид решение этой проблемы шло по нескольким направлениям и реализовалось, в конце концов, в виде как минимум двух основных механизмов. Каждый из них сформировался в отдельных систематических группах пчел на разных этапах становления гнездостроительных инстинктов. Разные стартовые условия формирования этих механизмов привели к разным формам их воплощения. Формирование каждого из этих механизмов

шло параллельно с процессами упорядочения размещения полов в гнездах, дифференциации полов по массе, совершенствования строительных навыков, что, безусловно, не могло не отразиться на некоторых особенностях их реализации. Выявленные отличия в проявлении адаптаций, направленных на преодоление конфликта несогласованности отрождения, в пределах трибы *Osmiini* подтверждают гипотезу об обособленности рода *Osmia* и его раннего отделения от общей ветви развития пчел-осмиин по пути формирования особых вторично неполнокомпонентных ячеек (Иванов, 2006а).

Следует также отметить наличие признаков обратного влияния выявленных механизмов на некоторые биологические особенности соответствующих групп пчел. В частности, возможно, именно с механизмом опережающего развития самцов связано в целом более строгое распределение соотношения полов в отдельных гнездах у большинства видов *Osmia* по сравнению с пчелами других родов. В определенной связи с соответствующими механизмами отрождения молодых пчел из гнезд находятся: характер изменения массы особей и массы перегородок в последовательном ряду ячеек гнезда, масса конечной пробки гнезда, наличие промежутков между ячейками в гнездах отдельных видов пчел, а также отличия в степени трансгрессии гистограмм распределения особей разных полов по массе во всей совокупности гнезд и в отдельных гнездах.

Заключение

Гнезда диких пчел с линейным расположением ячеек таят в себе потенциальную угрозу для молодых пчел в один из наиболее ответственных периодов их жизни – период отрождения и выхода из материнских гнезд. Выходу молодых пчел, отродившихся в первых ячейках гнезда, расположенных в глубине гнездового канала, могут препятствовать особи из последних ячеек, которые еще не закончили свое развитие и поэтому не готовы покинуть материнское гнездо. В ходе своего эволюционного развития пчелы-мегахилиды столкнулись с проблемой беспрепятственного выхода молодого поколения из материнских гнезд на самом раннем этапе становления комплекса гнездостроительных инстинктов – на этапе перехода от гнездования в земле к выгрызанию каналов в твердой древесине. В каждой из филогенетических линий развития пчел-мегахилид формирование адаптаций, направленных на решения этой проблемы, шло параллельно и независимо. Этот процесс закончился формированием двух основных механизмов, обеспечивающих беспрепятственный выход молодых пчел из гнезд.

У пчел *O. brevicornis*, *O. cerinthidis*, *O. coerulescens*, *O. cornuta*, *O. niveata*, *O. rufa* (триба *Osmiini*) беспрепятственный выход из линейных гнезд обеспечивает механизм опережающего развития самцов. Сроки отрождения особей у этих видов зависят от пола потомства – самцы отрождаются раньше самок. Ячейки с самцами располагаются ближе к выходу из гнезда и, таким образом, после их отрождения открывается выход для самок. При действии этого механизма общее время отрождения особей сокращается, но разрыв между выходом последнего самца и первой самки в отдельных гнездах увеличивается. Возможный при действии этого механизма конфликт между особями одного пола разрешается благодаря способности особей, проходящих диапаузу в состоянии имаго, прерывать ее раньше запрограммированного времени в ответ на фактор беспокойства со стороны особей, отродившихся раньше времени (у *Osmia*). Использование механизма опережающего развития самцов позволяет до минимума уменьшить период отрождения особей в популяции в целом, но вызывает некоторое увеличение интервала между средним временем выхода самцов и самок, как из отдельных гнезд, так и в популяции в целом.

У пчел-листорезов *M. apicalis*, *M. centuncularis*, *M. rotundata* и *M. versicolor* (триба *Megachilini*) сроки отрождения особей находятся в обратной зависимости от сроков закладки ячеек и начала развития личинок в ячейках гнезда. Это обеспечивает обратный порядок отрождения особей относительно порядка закладки ячеек в гнезде. То есть, выход особей в гнезде начинается, как правило, с одной из последних ячеек, расположенной ближе к выходу из гнезда. Меньшее влияние на сроки выхода имаго оказывают принадлежность к полу и индивидуальная масса особей. Тем не менее, уменьшение массы особей в последовательном ряду ячеек гнезда и расположение самцов в последних ячейках гнезда, видимо, сохраняют свое влияние как факторы, смягчающие возможные проявления конфликта несогласованности отрождения. Сочетание всех этих факторов определяет обратный порядок отрождения особей по отношению к последовательности закладки ячеек в гнезде и делает более надежным обеспечение беспрепятственного выхода пчел из материнских гнезд. Механизм реверсного отрождения особей из гнезд позволяет до минимума свести интервал времени между выходом самцов и самок из отдельных гнезд, но несколько удлиняет общее время отрождения особей в популяции в целом.

Благодарности

Автор выражает благодарность А.В.Фатерыге за компьютерное оформление работы.

Список литературы

- Добрынин Н.Д. К экологии гнездования люцерновой пчелы-листореза // Применение средств химизации и экологические проблемы в земледелии ЦЧЗ (Сборник научных трудов ВГАУ). – Воронеж, 1992. – С. 153–161.
- Иванов С.П. О некоторых закономерностях отрождения пчел-мегахилид // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Сборник научных трудов. – Киев: Наукова думка, 1981. – С. 99–100.
- Иванов С.П. Возникновение и развитие гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae) // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И.Вернадского. – Симферополь: ТНУ, 2000. – №2. – С. 42–56.
- Иванов С.П. Закономерности строения гнезд пчел-листорезов (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) // Изв. Харьков. энтомол. об-ва. – 2004 (2005). – Т.12, вып.1–2. – С. 189–194.
- Иванов С.П. Гнездование пчелы *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae): строение и состав гнезд // Энтомол. обозр. – 2006. – Т.85, вып.2. – С. 351–364.
- Иванов С.П. Классификация гнезд пчел-мегахилид (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И.Вернадского. – Симферополь: ТНУ, 2006а. – №4. – С. 99–110.
- Радченко В.Г. Новый тип гнезда без ячеек, обнаруженный у пчелы *Metallinella atrocaerulea* (Hymenoptera, Megachilidae) // Энтомол. обозр. – 1978. – Т.57, вып.3. – С. 515–519.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – СПб., 1994. – 350с.
- Фабр Ж.А. Инстинкт и нравы насекомых / Пер. с франц., под. ред. И.Я.Шевырева. – СПб.: Изд-во А.Ф.Маркса, 1898. – 590с.
- Fabre J.H. Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes. – Paris: Delagrave, 1891. – Т.3. – 327р.
- Friese H. Die europaische Bienen (Apidae). – Berlin-Leipzig, 1923. – 456р.
- Hardouin R. La vie des abeilles solitaires. – Gallimard, 1948. – 271р.
- Maeta Y. [Comparative studies on the biology of the bees of the genus *Osmia* of Japan, with special reference to their management for pollination of crops (Hymenoptera: Megachilidae)] // Bull. Tohoku Natur. Agron. Exper. Station. – 1978. – №57. – 221р.
- Malyshev S.I. The nesting habits of solitary bees. A comparative study // Eos. – (1935) 1936. – Т.11, cuad.3. – P. 201–309.
- Michener C.D. The bees of the world. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 953р.
- Rothschild M. Factors influencing size and sex ratio in *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. soc. – 1979. – Vol.52, №2. – P. 392–401.

Представлено: Ю.І.Будашкінім

Рекомендовано до друку: О.Ф.Бартенєвим

Подано до редакції: 18.05.2009р.

© С.П.Іванов, 2009