

УДК 595.799

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ
НЕЗДОСТРОИТЕЛЬНЫХ ИНСТИНКТОВ ПЧЕЛ МЕГАХИЛИД
(APOIDEA: MEGACHILIDAE)**

*Иванов С. П.*¹

*Предлагается схема эволюционного развития пчел семейства мегахилид, построенная на основе данных о строении гнезд и поведении самок. Выделено два этапа и четыре основных направления развития строительных инстинктов. Первый этап – формирование основных конструктивных элементов гнезда и ячейки. Второй – дивергентное развитие в двух направлениях: усиление структурной самостоятельности ячеек (к свободным гнездам) и последовательный отказ от конструктивных элементов ячейки (к гнездам с виртуальными ячейками). Выделено новое направление – развитие строительного "паразитизма". Определено место *Lithurgini*, как тупиковой ветви *Megachilidae*.*

Ключевые слова: эволюция, дикие пчелы, строение гнезд, поведение.

Эволюционная история пчел всегда была предметом особого внимания со стороны исследователей, занимающихся изучением пчелиных [3, 5, 7, 9, 10, 13, 15, 18, 22, 23]. Взгляды этих и некоторых других авторов на происхождение пчел и пути их эволюционного становления различны и часто не совпадают не только в деталях, но и в своих основных положениях. Наиболее полные сведения о разнообразии мнений по вопросу происхождения пчел и их критический анализ можно найти в недавно опубликованной книге В. Г. Радченко и Ю. А. Песенко [15]. Анализ множества новых данных по биологии пчел из литературных источников и собственных исследований, позволили авторам монографии выдвинуть свою версию эволюционной истории пчел. Версия основана на новой гипотезе происхождения и развития пчел и реконструкции морфобиологического образа первопчелы – ближайшего общего предка Apoidea.

Эволюционное развитие собственно мегахилид, по мнению авторов новой гипотезы, шло по двум основным направлениям. Первое направление – упрощение строительства ячеек, второе – его усложнение. В качестве отдельного, третьего направления рассматривается вторичный переход отдельных видов к выкапыванию гнезд в почве или выгрызанию их в растительных материалах.

Почти армейская лаконичность характеристики эволюционного пути мегахилид объяснима. Семейство мегахилид – одно из процветающих семейств пчел, включает 118 родов, представители которых (около 4 тысяч видов) распространены по всему миру. Главная отличительная особенность мегахилид –

¹ Кафедра экологии и рационального природопользования, E-mail: krugorpmx@tnu.crimea.ua

исключительное разнообразие гнездовых построек. При этом отмечается необыкновенная гибкость строительных инстинктов, способность пчел одного вида заселять разные субстраты, менять общий план строения гнезда и отдельные детали строения ячеек, гнезда самых продвинутых видов обнаруживают сходство с гнездами самых примитивных. Гибкость инстинктов пчел, частый параллелизм, конвергенции и реверсии в их развитии по мнению ряда авторов сводят на нет все попытки создания естественной классификации гнездовых построек пчел. Именно по этой причине некоторые исследователи биологии пчел пришли к пессимистичному выводу о бесперспективности попыток построения классификации пчелиных гнезд, основанной на иерархическом принципе [15, 29].

Вместе с тем, очевидно, что эволюция гнездостроительных инстинктов пчел не могла идти независимо от эволюционных изменений и в морфологии, и физиологии не только пчел, но и их личинок и, что особенно важно отметить, протекала по тем же законам. Учет всей совокупности этих данных, как и эволюционная молодость пчел, на наш взгляд не усложняют, а скорее облегчают задачу восстановления эволюционного пути пчел по данным строения гнезд. Таким образом, причина неудач заключается не столько в сложности биологии пчел, сколько в отсутствии достаточно полных знаний о строении их гнезд. В настоящее время, достоверные сведения о строении гнезд имеются для очень небольшого числа видов пчел (не более 3%). Еще меньше известно о поведении пчел при их строительстве.

В настоящей работе предпринята попытка построения схемы эволюционного развития гнездостроительных инстинктов пчел семейства мегахилид. Реконструкция эволюционного пути этих пчел проведена на основании данных о строении гнезд пчел мегахилид и особенностях поведения самок при их строительстве. Большинство сведений получены автором работы в ходе многолетних исследований биологии гнездования пчел мегахилид в природе и в условиях искусственного разведения, а также анализа литературных данных.

ПРОМЕГАХИЛИДА И ЕЕ ГНЕЗДО

Предыстория возникновения мегахилид

Переход на питание пыльцой и нектаром личинок осинового предка пчел заключал в себе огромный потенциал для дальнейшего развития этой группы насекомых. Таким образом, малейшая возможность такого перехода должна была быть реализована без промедления при возникновении первых благоприятных условий. Минимальным, необходимым и достаточным условием такого перехода является, на наш взгляд, появление роющей осы, в ячейки которой достаточно регулярно попадали пыльца или нектар. Возможных причин такого попадания не так много:

- а) присутствие пыльцы на теле жертв осы-хозяйки;
- б) присутствие нектара в зобиках жертв;
- в) осыпание пыльцы с тела осы-хозяйки;
- г) специальный занос пыльцы для подкармливания личинки;

д) занос пыльцы и нектара для каких-то целей, не связанных с кормлением личинки.

Каждый из этих вариантов не кажется фантастическим. Однако последний вариант представляется наиболее вероятным, если предположить, что такой целью могло быть использование будущего корма в качестве замазки для укрепления стенок ячейки в очень рыхлом грунте. Основанием для такого предположения является то, что некоторые примитивные пчелы запасают пыльцу в такой форме, которая могла развиваться именно из замазки (см. последний раздел). Использование нектара для укрепления перегородок и пробки гнезда известно и у более продвинутых пчел [12]. Этот вариант хорош и тем, что пыльца присутствовала в ячейке постоянно и в большом количестве. Адаптации по сбору пыльцы и манипуляцией с ней могли развиваться медленно, и не требовалось точного совпадения времени их возникновения с перестройкой пищевых вкусов личинки (такого совпадения, вероятность которого не так уж велика, требует четвертый вариант). Первые два варианта предполагают переход личинки на питание растительной пищей, когда животной пищи в достатке, а третий - предполагает регулярную очистку тела осой от пыльцы именно в ячейке, и первое и второе представляется маловероятным.

Оса, перешедшая к заготовке провизии для личинки в виде пыльцы, то есть первопчела, не имела специализированной скопы (достаточно было иметь просто опушенное тело). Возможно, что эта оса была непривередлива и в отношении субстрата, то есть, гнездилась и в древесине, и в земле - не слишком твердой (не было морфологических приспособлений к выгрызанию твердого субстрата) и не слишком рыхлой (не было умения укреплять стенки и потолок ячейки). Гнездо такой пчелы, вероятно, было одначейковым (или ветвистым) со слабо выраженной по форме ячейкой в конце небольшого хода. Если придерживаться высказанной выше версии появления пыльцы и нектара в ячейке, хлебец покрывал большую часть стенок и потолка ячейки, а яйцо откладывалось в гротообразную полость в его середине. Пробка ячейки отсутствовала (если не считать таковым завал из субстрата у входа в ячейку). Весь строительный материал (для завала) брался пчелой со стенок хода или из боковых отнорков. Гнездо не имело конечной пробки.

При создании данной реконструкции первопчелы и ее гнезда мы исходили из принципа – признаки первопчелы и ее гнезда не могут быть совершеннее тех, которые присущи некоторым известным, ныне существующим видам пчел и оцениваются как примитивные.

И по морфологии, и по строению гнезда это насекомое почти ничем не отличалось от осы. Тем не менее, это была уже пчела по главному признаку – питание личинки пыльцой и регулярная доставка ее в ячейку самкой. Ее дальнейшее развитие теперь пошло по пути решения чисто пчелиных проблем: как обеспечить чистоту корма от осыпающихся стен и потолка ячейки, какой консистенции и формы должен быть хлебец, куда и когда откладывать яйцо? Последний вопрос далеко не праздный, поскольку первопчела, скорее всего, приносила в ячейку несколько жертв и откладывала яйцо на первую.

Гнезда в растительном субстрате

Для первопчел, чаще гнездящихся в растительном субстрате (древесине), не существовало проблемы загрязнения корма, если древесина не была слишком рыхлой. Древесина по известным причинам не должна была быть и слишком влажной. Поэтому эти пчелы вынуждены¹ были осваивать все более твердую и сухую древесину. Именно с этого момента начинается история пчел мегахилид и формируется первый специфический морфологический признак этих пчел – шипы на вершинах передних и средних голеней самок. Этот признак выявлен Радченко и Песенко [15] и определен ими как синапоморфия для всех мегахилид. Необходимость выгрызать основной ход гнезда и ячейки в твердой древесине, и использование при этом ног в качестве опоры привело к тому, что основные структуры для транспортировки пыльцы (скопа) начали формироваться на стернитах брюшка. Так возник еще один общий для пчел мегахилид признак – брюшная щетка.

При описании образа жизни первопчелы мы допустили, что уже она могла использовать древесину как субстрат для гнездования. Столь раннему переходу к гнездованию в древесине нет никаких заметных препятствий. Более поздний переход, наоборот, затруднен теми специфическими навыками обработки ячейки, которые сразу же начали развиваться у земляных пчел. Таким образом, гнездо промегахилиды могло иметь строение, схема которого приведена на рисунке 1.

В соответствии с пчелиной техникой выгрызания канала (ее можно сравнить с работой стамеской, но не сверлом), гнездовой канал такого гнезда всегда шел поперек волокон ствола дерева. Расширение хода для полости ячейки требовало несколько больших усилий, поскольку в этом случае часть работы приходилось делать вдоль волокон. Вероятно, по этой причине пчелы вскоре отказались от выгрызания специальной полости для ячеек и приобрели способность устраивать ячейки в цилиндрических каналах (рис. 2). Переход к закладке ячеек в конце цилиндрического канала инициировал процесс формирования более компактного хлебца, а большие затраты времени и сил на выгрызание хода в твердой древесине не могли не подтолкнуть пчел к попыткам перейти к размещению хотя бы небольшого числа ячеек в линию. Это стало возможно по мере придания завалу у входа в ячейку некоторой компактности (возможно за счет добавления в опилки немного нектара). Так произошло появление первых линейных гнезд (рис.3).

ПЕРЕХОД В ГОТОВЫЕ ПОЛОСТИ

Способность закладывать линейные гнезда в цилиндрических полостях позволила самкам пчел почти без перестройки инстинктов перейти к заселению готовых

¹ Здесь и далее, употребляя подобные выражения, автор лишь отдает дань привычному для восприятия стилю изложения, не подразумевая ни принуждения, ни стремления пчел к какой-либо цели. Механизм возникновения любых новых поведенческих актов – выживание пчел, обладающих наиболее рациональным, а значит конкурентно способным, поведением.

полостей и в древесине, и в полых стеблях (рис. 4). Переход пчел в готовые полости значительно расширил их экологическую нишу, это был переход в новую обширную адаптивную зону. Ее освоение сдерживалось только одним – дефицитом строительного материала для пробок ячеек. Выход был найден – переход на строительный материал, собираемый вне полости гнезда. Материала, подходящего для этих целей, оказалось в избытке. В качестве основных материалов пчелы стали использовать тонкие растительные волокна (счищая опушение с листьев некоторых растений), листья растений в пережеванном виде или в виде пластинок круглой формы, смолу, влажную землю. Все эти материалы достаточно пластичны и при определенном навыке их применения давали прочные и не занимающие много места пробки ячеек. Именно в это время в ходе строительной специализации возникли предки *Megachilini* (пчелы-листорезы), *Anthidiini* (пчелы-шерстобиты), *Osmiini* (пчелы-лепщицы).

Благодаря пластичности нового строительного материала, пробке ячеек с внешней стороны стала придаваться форма дна ячейки. Так впервые появилось дно ячейки, построенное (а не выгрызенное) самкой. Функции крышки ячейки и дна следующей за ней ячейки слились в новом образовании – перегородке. Вместе с этим появилась возможность заселять очень длинные полости “без дна”, ограничивая их специальной перегородкой (дно первой ячейки – дно гнезда). И, наконец, появилась настоящая пробка гнезда в виде одной из перегородок, закрывающих вход в полость трубки (рис.5). Следует отметить, что многоячейковые гнезда с линейным расположением ячеек появились не сразу, а по мере формирования ряда приспособлений, обеспечивающих беспрепятственный выход молодого поколения. На этом этапе сформировался механизм обратного вытлада пчел [4], а также определенный порядок расположения полов в последовательном, теперь уже немалом ряду ячеек.

Возможность именно такого пути перехода к гнездованию в готовых полостях подтверждается тем, что гнезда переходного типа (рис.4) иногда строят в трубках полых стеблей пчелы, обычно выгрызающие каналы в древесине – *Lithurge fuscipennis* (наблюдения автора).

Такие гнезда по внешнему виду ничем не отличаются от гнезд некоторых современных видов пчел-жильцов, но они имеют одно, но существенное отличие – они могут быть отстроены только в трубках определенного диаметра. И вот почему. Полость ячейки гнезда у пчел выполняет, помимо защитных, еще одну важную функцию – она служит мерой количества корма, предназначенного для одной личинки. Пчела может оценить количество корма, только соизмерив его с размером внутренней полости ячейки. Осуществляя поиск места для гнезда, и попадая в каналы большого диаметра, превышающего привычный диаметр ячейки, пчелы просто отвергают их, потому что врожденное представление пчелы о размерах ячейки и параметры такой полости не совпадают.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПОЛНОКОМПОНЕНТНЫХ ЯЧЕЕК

Обеспечить нормальный объем ячейки в полостях большого диаметра можно было, только приобретя способность строить стенки ячеек. Можно предположить, что стенки возникли как продолжение дна, поскольку именно так выглядит процесс их возведения у большинства пчел. Это означает, что изначальная функция стенок ячеек у пчел мегахилид не укрепление прочности ячейки, как считалось ранее, а обеспечение гомоморфности полости ячеек в каналах большого диаметра. Подтверждение этого мы видим в том, что у пчел, остановившихся на этой стадии развития строительных инстинктов, стенки ячеек увеличиваются с увеличением диаметра гнездовой полости до очень большой толщины (рис. 7). В самых узких полостях стенки ячеек очень тонкие, представлены фрагментарно или вообще отсутствуют, как это наблюдается в гнездах *Hoplitis adunca*, *H. bidentata*, ряд видов *Megachile*, *Anthidium florentinum*, *A. manicatum*, *Paranthidiellum lituraturatum* (наблюдения автора).

На этом этапе развития строительных инстинктов пчел впервые появились полнокомпонентные ячейки, имеющие дно, стенки и пробку. Пробка ячейки стала встраиваться в горловину ячейки.

С появлением края ячейки, оформленного в виде горловины, и пробки ячейки, обособленной от дна следующей, ячейки получили определенную независимость друг от друга. В связи с этим появилась возможность экономить строительный материал и объем полости канала за счет смещения ячеек относительно осевой линии гнезда (рис. 14). В трубках очень большого диаметра и в полостях произвольной формы ячейки в гнездах таких видов пчел располагаются мозаично (рис. 16). Гнезда этих двух типов известны для *Antocora* [24, 26]. Наклонное положение ячеек, а затем и вертикальное (рис. 17) при достаточно хорошем качестве стенок ячейки, позволило перейти к более жидкой консистенции хлебца. Именно из гнезд такого типа возникли гнезда в углублениях субстрата (рис. 18) и далее - свободные гнезда (рис. 19).

Наиболее совершенные в искусстве строительства ячеек пчелы этого направления эволюции, за счет полной обособленности ячеек друг от друга смогли перейти к спорадическому или постоянному сооружению одначейковых гнезд (рис. 20, 21 [17], 50).

Именно в этой группе пчел обнаруживаются в наибольшем числе виды, самки которых используют несколько видов строительных материалов или композиций из них.

Пчелы мегахилы (листорезы), в силу особенностей, используемого для строительства стенок материала (вырезки листьев), в своем большинстве не смогли преодолеть строго линейного расположения ячеек в гнездах. Это исключало переход мегахил к гнездованию в широких полостях за счет мозаичного расположения ячеек. Но и здесь мы обнаруживаем приемы, позволяющие этим пчелам экономить объем полости и строительный материал. Стаканчики ячеек гнезд мегахил, предназначенные для самцов, заполняются кормом наполовину, но следующая ячейка

встраивается в нее таким образом, что заполняет не использованный объем. Ячейка создается как обособленная единица гнезда, но после откладки яйца ее пространство отдается в жертву экономии общего объема гнездовой полости.

У мегахил была реализована еще одна возможность сэкономить объем полости ячейки - изготовление хлебцев, заполняющих почти всю полость ячейки и повторяющих ее форму.

В очень больших полостях ячейки гнезд мегахил могут быть расположены в несколько рядов (рис. 11) или иметь специальные подпорки (рис. 12, гнездование *Megachile genalis* [2]). Для мегахил, оказывается, возможны и свободные - трех, двух и одноячейковые гнезда (рис. 13, найдены В. Раевским в Карадагском природном заповеднике и А. Миловановым в пос. Гвардейское в Крыму).

Самки некоторых видов пчел, в редких случаях или преимущественно в отдельных популяциях, или постоянно выгрызают в почве или в мягкой сердцевине стеблей растений каналы, которые используют для закладки (рис. 8, 9). Эту способность проявляют самки видов разных систематических групп, находящихся на разном уровне развития инстинктов. Исходя из этого, было бы не правильно рассматривать эти случаи, как отдельное регрессивное направление эволюции пчел. Эти виды пчел просто никогда не теряли способность выгрызать субстрат, а сохраняли его как дополнительный вариант гнездования. Сохранению этих навыков, возможно, способствовала необходимость чистить трубки перед заселением.

ОТКАЗ ОТ СТЕНОК

Гнезда с монолинейными ячейками

Большие затраты времени на изготовление стенок ячеек в полостях большого диаметра для какой-то группы пчел оказались слишком большими. Эти пчелы отказались от строительства стенок, но оставили их крайнюю переднюю часть – горловину ячейки. В трубках среднего диаметра она выглядит как порог перед входом в ячейку. На наличие такого порога в гнездах *O. rufa* и *O. cornuta* впервые обратил внимание Малышев [8], считая их рудиментами стенок. Порог был обнаружен и у других видов [20, 1]. На наш взгляд, это не просто рудименты. Остатки стенок в таких гнездах, как предположил Гартман, выполняют функции ориентира, позволяющего самке оценивать количество помещаемого в ячейку корма. В узких трубках порог выглядит как маленькие нащепки из земли, а в широких – как полностью оформленная горловина ячейки. В гнездах *O. rufa* порог располагается всегда на одном и том же расстоянии (в среднем 12 мм) от дна ячейки. Естественно, что при этом ячейки имеют разный внутренний объем в трубках разного диаметра (рис. 22-24). Постоянной остается только длина ячейки, но этого оказывается достаточно для оценки количества провизии. В очень узких трубках (меньше 6 мм) эти пчелы не могут заготовить пыльцы больше определенного веса. В таких гнездах мы обнаруживали только ячейки с самцами (рис. 47). Порог иногда случайно

засыпается пылью и тогда размер провизии в такой ячейке резко увеличивается, что подтверждает отмеченное предназначение порога. Строго говоря, длина ячеек в гнездах *Osmia rufa* никогда не бывает постоянной. На это обращали внимание многие исследователи [30, 12,]. Статистическая обработка данных показала, что длина ячеек в гнездах *Osmia rufa* уменьшается закономерно от первой ячейки к последней. Разница в длине первой и последней ячейки может быть существенной (иногда более чем в два раза), но никогда эти изменения не зависят от диаметра полости (неопубликованные данные автора).

Гнезда с монообъемными ячейками

Гнезда с монолинейными ячейками существенно экономят время на строительство стенок, но и они имеют недостатки – неэкономное использование объема канала в широких трубках и невозможность полноценного использования предельно узких трубок. Эти недостатки преодолели пчелы, которые отказались от постоянной длины ячеек и порога как ориентира для оценки количества провизии и перешли к оценке количества провизии по энергетическим затратам на ее сбор или, абстрагируясь от линейных параметров ячейки, перешли к оценке ее объема. В гнездах таких видов, отстроенных в узких каналах, расстояние между перегородками больше, а в широких – меньше средней величины (рис. 26-28). Такая зависимость отмечена в гнездах *Neгиades truncorum* [16,12], нескольких видов *Proteriades* [25, 27]. Непосредственные промеры параметров ячеек в гнездах *O. cornuta*, *O. coerulea*, *O. siversii*, проведенные автором, показали, что в трубках разного диаметра ячейки сохраняют постоянный объем. Иногда (*O. cornuta*), или даже, как правило (*O. coerulea* [1,], *O. georgica*, [20]), перед началом заготовки провизии в ячейку такие пчелы строят подобие порога. Однако он никогда, даже в трубках большого диаметра, не выглядит как горловина (чаще всего, это кольцо с неровными краями) и по своему происхождению является не краем данной ячейки, а началом пробки следующей. Его положение почти точно ограничивает пространство полости определенного объема в трубках любого диаметра. Это прямое свидетельство способности этих пчел непосредственно оценивать объем ячейки, абстрагируясь от ее линейных параметров.

Как и пчелы, которые строят монолинейные ячейки, такие пчелы могут заселять и трубки очень большого диаметра, и даже щелеобразные полости, переходя к нелинейному расположению ячеек (рис. 25, 29, 49). Общий вид гнезд этих двух типов абсолютно одинаков (вот почему их не различал Малышев и другие исследователи), но, по сути, это конвергентное сходство. Отличить такие гнезда в законченном виде можно только по характеру прикрепления перегородок к стенкам полости трубки.

Возможность без особых проблем заселять трубки предельно малого диаметра привела к появлению (и в этой линии эволюции) хлебцев, заполняющих почти весь объем ячейки и повторяющих ее форму (рис. 44 в сравнении с 41, 47, 48). Таким образом, был достигнут еще один уровень экономии объема гнездовой полости. При этом важно отметить, что ячейка окончательно потеряла овальную нативную

форму. Перегородка стала совершенно плоской и фактически стала выполнять только одну, последнюю функцию: защита яйца от напора пыльцы, которую загружает самка в следующую ячейку. Функция разделения провизии на порции, как оказалось, не так существенна (см. следующий раздел).

Переход во все более тонкие трубки (рис. 31) в рамках этого эволюционного направления с параллельным изменением пропорций тела (сужение и удлинение) характерен для пчел *Chelostoma* и *Heriades*. Большинство же видов пчел, строящих гнезда с монолинейными и монообъемными ячейками, относятся к роду *Osmia*.

Гнезда с виртуальными ячейками

Развитие тенденции экономии на строительных работах привела к тому, что у некоторых видов перегородки между ячейками стали очень тонкими, почти прозрачными (*O. siversii*, рис. 44). Следующий шаг был сделан пчелами *Metallinella brevicornis*. В гнездах пчел восточноевропейских популяций этого вида перегородки между ячейками не обнаружены [14, 15]. В Крыму пчелы этого вида заселяют полости самой разной формы и происхождения, в том числе и гнезда-ловушки. Наблюдения за поведением самок и вскрытие гнезд показали, что самка откладывает яйцо в специальную полость, стенки которой более пропитаны нектаром, чем остальная пыльцевая масса (рис. 52). После откладки яйца самка старательно выравнивает вертикальную поверхность пыльцевой массы и начинает приносить в гнездо следующие порции сухой пыльцы. Пыльцевая масса, предназначенная для каждой личинки отделяется с двух сторон прослойками пыльцы обильно пропитанными нектаром. При вскрытии гнездовой трубки “колбаска” пыльцы четко разделяется на отдельные цилиндрики, в каждом из которых находится по одному яйцу. Таким образом, ячейки в гнезде как бы есть, но они не имеют ни одного элемента материальной части – нет ни дна, ни стенок, ни пробки. Такие виртуальные ячейки занимают в гнездовой полости строго определенный объем, то есть по сути являются монообъемными. В узких трубках расстояние между камерами с яйцами больше, а в более широких - меньше (рис. 32–34). В очень больших каналах линейное расположение меняется на мозаичное (рис. 35).

СТРОИТЕЛЬНЫЙ “ПАРАЗИТИЗМ”

Пчелы *Osmia cerinthidis*, заселяя полые трубки, очень часто прерывают ряд ячеек пустым пространством, часто закладываются одиночные ячейки (рис. 48). Размер их ячеек по всем параметрам колеблется в необычно большом диапазоне. Пыльцевые хлебцы имеют относительно жидкую консистенцию и при соприкосновении с перегородкой ячейки теряют часть нектара, который беспрепятственно впитывается в нее. Такое крайне нерациональное использование гнездовой полости и пищевых запасов объясняется тем, что в норме эта пчела заселяет брошенные гнезда пчел *Anthophora*, запасая провизию в ячейках этих пчел. Такой способ гнездования привел к утрате способности самок оценивать объем полости будущей

ячейки и располагать ячейки в плотном последовательном ряду. Утрата самками пчел *O. cerinthidis* определенных строительных навыков и использование ими хотя и брошенных, но чужих гнезд напоминает паразитизм, хотя, по сути, таковым не является.

Трудно судить, насколько широко распространен среди мегахилид такой способ гнездования. Здесь необходимы более точные и полные сведения об обстоятельствах гнездования и строении гнезд тех видов, которые используют для закладки своих гнезд гнезда других видов. Возможно, что именно принадлежностью к этому типу гнездования, можно объяснить некоторые странные особенности гнездования *Heriades variolosa* [19], *Osmia flavicornis* [11] и *Osmia arequipensis* [21 по 15].

ГНЕЗДА С КОММУНАЛЬНЫМИ ЯЧЕЙКАМИ

Гнездование пчел рода *Lithurge* существенно отличается от всех известных способов гнездования пчел мегахилид [3, 6, 28]. Эти пчелы выгрызают ходы для гнезда в древесине; пыльца, приготовленная для питания личинок, забивается в боковые отнорки основного хода. Яйца откладываются в камеры внутри пыльцевой массы, которая не разделена на отдельные для каждой личинки ячейки (рис. 37, 38, 53). Пробки рыхлые, из мелких скорее щепок, чем опилок. Такой тип гнездования, на наш взгляд, является результатом отклонения литургов от основного пути развития гнездостроительных инстинктов пчел мегахилид на самом раннем этапе. Сразу после перехода к гнездованию в цилиндрических каналах, литурги пошли по особому пути. Перейдя на закладку ячеек в боковых отнорках, и еще не имея навыков строительства надежной пробки, литурги столкнулись с проблемой – как защитить яйцо от напора пыльцы, которой самка заполняла следующую ячейку. Самка стала откладывать яйцо все дальше в глубь ячейки, так что со временем оно оказалось внутри камеры (рис. 53). Когда края камеры сомкнулись, пчела перестала видеть яйцо после его откладки. Потеря релизера перехода на акт изготовления пробки, привела к тому, что самка вслед за откладкой яйца тут же приступала к запасанию провизии для следующей личинки. И так до конца отнорка, который только в конце забивался пробкой прямо поверх пыльцы. Такой характер пробки не требовал дальнейшего совершенствования искусства ее изготовления или перехода к более пластичному материалу. Так наши славные литурги оказались в тупике. Сходство в способе размещения яйца с пчелами рода *Metallinella* (рис. 52), в данном случае, носит конвергентный характер. И поскольку хлебец не разделяется на отдельные порции, хотя и предназначен нескольким личинкам, такие гнезда можно назвать гнездами с коммунальными ячейками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Переход предковой формы мегахилид к выгрызанию канала гнезда в древесине произошел на самой ранней стадии становления надсемейства пчел. Стремительное развитие мегахилид началось с момента выхода их в новую обширную

адаптивную зону – использование для закладки гнезд готовых каналов. Этот переход был обеспечен двумя основными преадаптациями - отказ от нативной формы ячейки и переход к использованию более пластичных, привнесенных извне строительных материалов. На этом этапе закончилось формирование основных “рукотворных” (изготавливаемых) конструктивных элементов ячейки – дна, стенок, горловины и пробки ячейки.

Дальнейшая эволюция гнездостроительных инстинктов пчел пошла по двум направлениям. Первое - упрочение структурной самостоятельности ячеек и их независимости от гнездовой полости. Вершина пути - истинные одноячейковые и многоячейковые свободные гнезда.

Второе дивергентное направление эволюции – последовательный отказ от конструктивных элементов ячейки. Максимальная реализация этих тенденций (через этапы гнезд с монолинейными и монообъемными ячейками) привела к отказу от всех конструктивных элементов ячейки и появлению гнезд с виртуальными ячейками.

В качестве отдельного направления эволюции (в силу принципиальных, отличий модуса гнездового поведения) можно рассматривать развитие строительного “паразитизма”.

Третий (первый по хронологии отхода от основного пути развития пчел) и самый короткий путь развития прошли *Lithurgiini*, остановившись на этапе гнезд с коммунальными ячейками.

В процессе эволюционного становления гнездостроительных инстинктов пчел мегахилид, нашли свое отражение большинство явлений, которые составляют суть морфогенеза - дивергентное и конвергентное развитие, преадаптации, анаболии, смена функций, преодоление лимитирующих факторов с выходом в новую адаптивную зону, олиго и полимеризация и даже своеобразная неотения (при первом отказе от нативной формы ячейки). Представленная картина эволюционного развития инстинктов пчел мегахилид, в целом, находится в соответствии с систематической дифференциацией этого семейства. Дальнейшее накопление знаний о гнездовании пчел мегахилид послужит взаимному обогащению этих двух подходов в познании эволюционной истории пчел.

Автор выражает благодарность за поддержку на всех этапах данной работы Л. Г. Апостолову, а также М. В. Ончурову за компьютерное оформление рисунков.

Список литературы

1. Волошина Т.А. Перспективы введения в культуру местных видов диких одиночных пчел – опылителей люцерны // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1984. - Т.128. - С. 87-93.
2. Гребенников В.С., Гребенников С. В. Пчелы - в...луке // Советская Сибирь. - 2000. - N. 24. - С.3.
3. Гутбир А. О классификации и развитии гнезд ос и пчел // Труды Рус. энтомол. о-ва. - 1916.- Т.41, N 7. - С.1-57.
4. Иванов С.П. О некоторых закономерностях отрождения имаго в гнездах мегахилид (*Hymenoptera, Apoidea*) – В кн.: Эколого-морфологические особенности животных и среда обитания. Сб. научн. тр. - Киев: Наук. думка, 1981. - С. 99-100.
5. Малышев С.И. К вопросу о классификации пчелиных и осиных гнезд // Рус. энтомол. обзор. - (1917) 1921. - Т.18. - С.1-19.

6. [Мальшев С.И.] Malyshev S.J. Nistgewohnheiten der Steinbienen *Lithurgus Latr.* (Apoidea) // *Ztschr. Morphol. u. Okol. Tiere.* - 1930. - Bd.19, H.1. - S.116-134.
7. [Мальшев С.И.] Malyshev S.J. The nesting habits of solitary bees. A comparative study. // *Eos.* - (1935) 1936. - Т.11, cuad.3. - P.201-309.
8. [Мальшев С.И.] Malyshev S.J. Lebensgeschichte der Osmien (*Osmia Latr.*) (Hymen. Apoidea) // *Zool.Jb. (Abt.Syst.).* - 1937. - Bd 69, H.2. S.93-176.
9. Мальшев С.И. Пути и условия возникновения инстинктов пчел (Hymenoptera, Apoidea) в процессе эволюции // *Труды Всес. энтомол. о-ва.* - 1951. - Т.43. - С.83-114.
10. Мальшев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. - М.; Л.: Наука, 1966. - 326 с.
11. Мариновская Т.П. Новые данные по биологии некоторых видов колониальных пчелиных (Hymenoptera, Megachilidae) Юго-Востока Казахстана // *Энтомол. Обзор.* - 1968. - Т.47, вып.4. - С.796-805.
12. Мариновская Т.П. Пчелиные-опылители сельскохозяйственных культур. - Алма-Ата: Наука, 1982. - 115 с.
13. Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. // *Труды Палеонтол. ин-та АН СССР.* - 1980. - Т.174. - 191 с.
14. Радченко В.Г. Новый тип гнезда без ячеек, обнаруженный у пчелы *Metallinella atrocaerulea* (Hymenoptera, Megachilidae) // *Энтомол. обзор.* - 1978. - Т. 57, вып.3. - С.515-519.
15. Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). - Санкт-Петербург, 1994. - 350 с.
16. Correia M.M. Notes sur la biologie d'*Heriades truncorum L.* (Hymenoptera Megachilidae) // *Apidologie.* - 1976. - Vol.7, N 2. - P169-187.
17. Eickwort G.C. Biology of the European mason bee, *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) in New York State. *Search Agric. Entomol. (Ithaca)* - 1973. - Vol.3, N2. - 31 p.
18. Eickwort G.C., Matthews R.W., Carpenter J. 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) // *J. Kansas entomol. Soc.* - 1981. - Vol.54, N 3. - P557-570.
19. Fisher R.L. A nest of *Heriades variolosus* (Cress.); (Hymenoptera: Megachilidae) // *Canad. Entomol.* - 1955. - Vol.87, N 1. - P.33-36.
20. Hartman C.G. Note on the habits of *Osmia georgica* Cresson as ascertained by the glass-tube method // *Psyche.* - 1944. - Vol.51, N 3/4. - P.162-165.
21. Janvier H. Le nid et la nidification chez quelques abeilles Andres tropicales // *Ann. Sci. Nat. (Zool.).* - 1955. - (Ser.11), t.17, fasc.2. - P.311-349.
22. Michener C.D. Evolution of the nests of bees // *Amer. Zool.* - 1964. - Vol.4, N 2. - P.227-239.
23. Nielsen E.T. Quelques procedes ameliores a employer a l'etude de nids des hymenopteres solitaires // *Entomol. Medd.* - 1931. - Bd.17, h.5. - P.312-318.
24. Parker F.D. A Nest description and associates of three american bees of the genus "Anthocopa" Lepelletier (Hymenoptera: Megachilidae) // *Pan-Pacific Entomol.* - 1975. - Vol.51, N 2. - P.113-122.
25. Parker F.D. A new *Proteriad*es reared from trap stems, its biology and nest associates (Hymenoptera: Megachilidae) // *Pan-Pacif. Entomol.* - 1976. - Vol.52, N 1. - P73-80.
26. Parker F.D. Nest of *Anthocopa enceliae* (Cockerell) and *A. Elongata* (Michener) // *Pan-Pacific Entomol.* - 1977. - Vol.53, N 1. - P.47-52
27. Parker F.D. Biology of the bee genus *Proteriad*es Titus (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* - 1978. - Vol.51, N 2. - P.145-173.
28. Roberts R.B. The nesting biology, behavior and immature stages of *Lithurge chrysurus* an adventitious wood-boring bee in New Jersey (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* - 1978. - Vol.51, N 4. - P.735-745.
29. Sakagami S.F., Michener C.D. The nest architecture of the sweat bees (Halictinae). A comparative study of behavior. // *Lawrence: Univ. Kansas Press,* 1962. - VI. - 135 p.
30. 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.

Summary

Ivanov S. P. Origin and evolutionary development of nest construction instinct megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae)

The scheme of evolutionary development of megachilid bees on the base of nests construction and females behaviour data. Two stades and four basic directions of construction instincts were distinguished. The first stage is formation of basic constructive elements of the nest and cells. The second one is divergent development in two directions: intensification of structural independency of cells (to nesting on exposed surfaces) and successive rejection from constructive elements of cells (to nests with virtual cells). The new direction – development of constructive "parasitism" was distinguished. The position of Lithurgini as dead lock branch of megachilid was determined.

Key words: evolution, bee, nesting, behaviour.

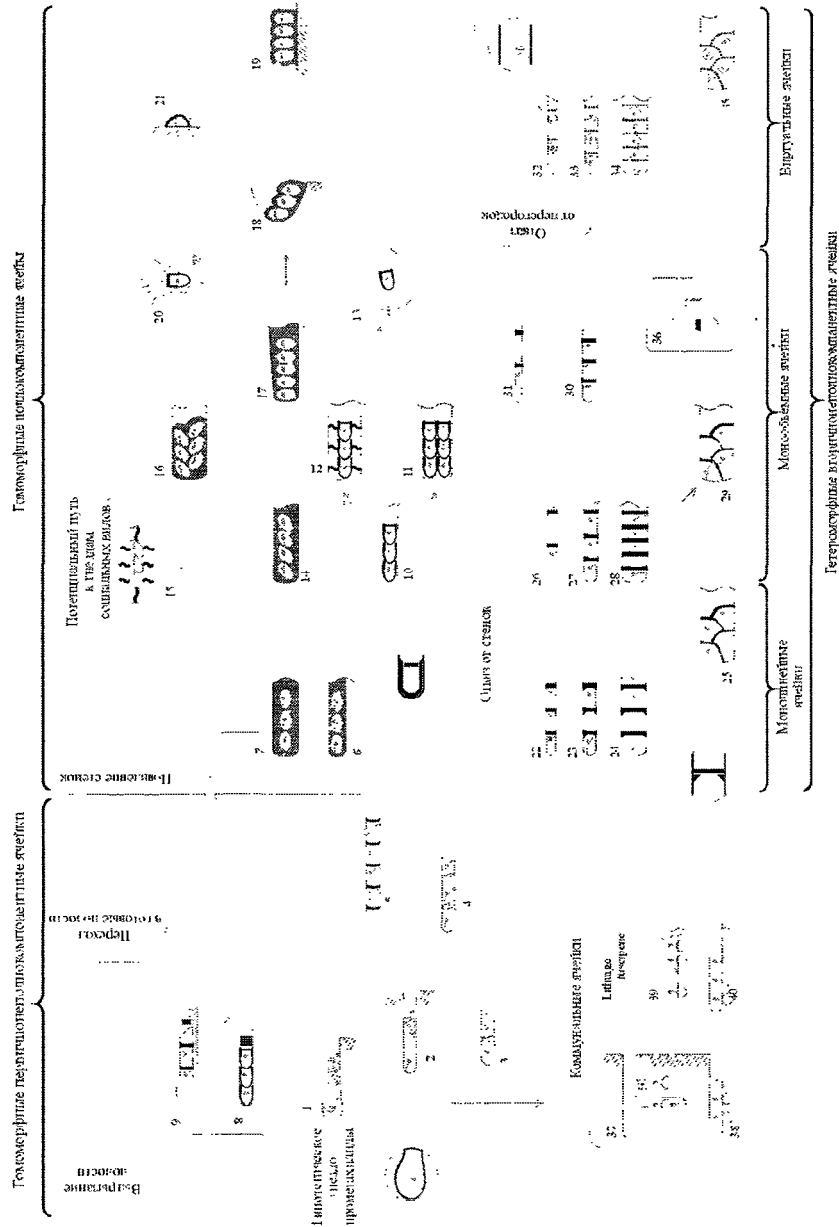


Рис. 1- 40. Схема эволюционного развития гнездостроительных инстинктов пчел мегахилид.

1 - гипотетическое гнездо промегахилиды; 2 - гнездо без специальной ячейковой полости; 3 - мало-ячейковое линейное гнездо; 4 - гнездо в готовой полости; 5 - многоячейковое гнездо предковых форм *Megachilini*, *Anthidiini*, *Osmiini*; 6, 7 - гнезда мегахилид на стадии появления стенок (в круге - профиль стилизованной ячейки); 8 - гнезда *Megachile maritima*, *M. lagopoda* и других видов, выгрызающих каналы в почве; 9 - гнездо *Paranthidium lituratum* в стебле *Asphadeline*, канал выгрызен самкой; 10-13 -

гнезда *Megachile* в узких и широких полостях и гнездо, расположенное открыто на листике; 14, 16 - гнезда *Anthosora* в широких и очень широких или щелевидных полостях; 17-19 - последовательные стадии перехода к свободным гнездам; 20, 21 - одноячейковые гнезда *Anthosora* и *Hoplitis anthosoroides* на вертикальной стенке; 22-25 - гнезда *Osmia rufa* в полостях разного диаметра; 26-29 - гнезда *Osmia cornuta* в полостях разного диаметра; 30 - гнезда *Osmia* с новым типом хлебца и предельно утонченными перегородками; 31 - гнезда *Chelostoma* в тончайших трубках; 32-35 - гнезда *Methallinella brevicornis* в полостях разного диаметра; 36 - гнездо *Osmia cerinthidis* в ячейке гнезда *Anthophora*; 37-40 - гнезда *Lithurge fuscipennis* в древесине и полых трубках.

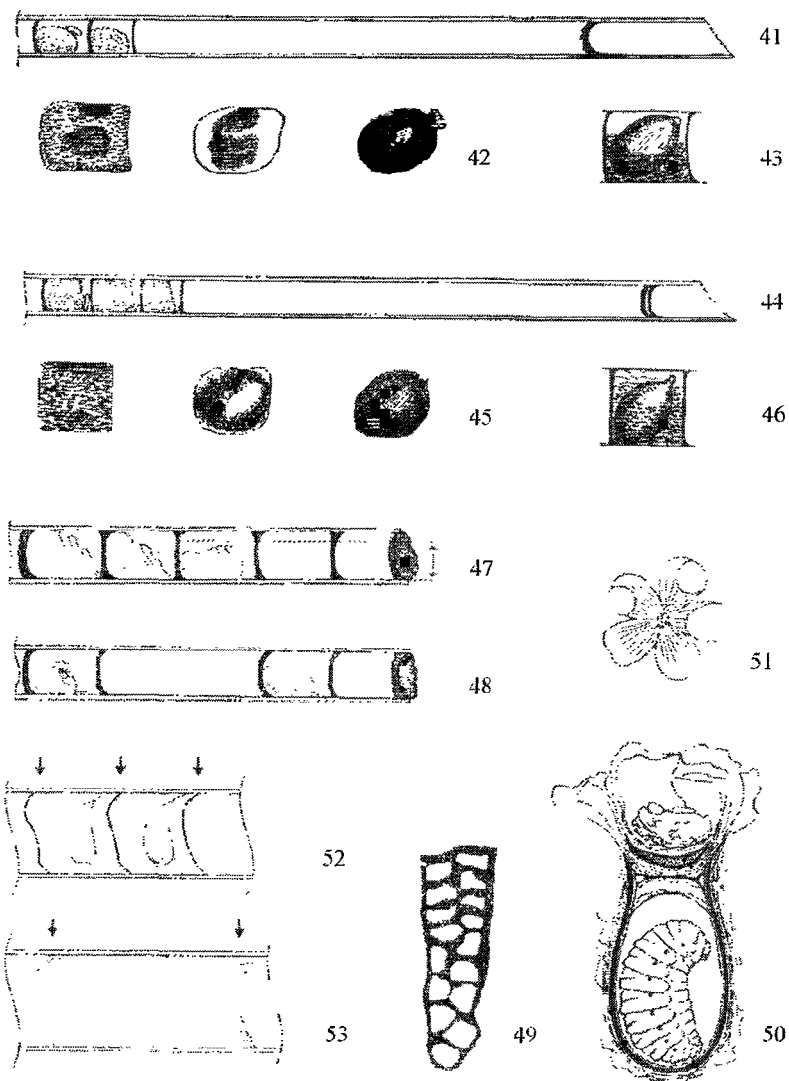


Рис. 41–53. Гнезда пчел мегахилид и элементы их строения.

Ученые записки. № 13. Том 2.
Биология. Математика. Физика. Химия.

41-43 - гнездо *Osmia aterrima*, коконы разной степени очистки от экскрементов и наружного слоя, профиль ячейки с коконом осы *Sariga*; 44-46 - гнездо *Osmia siversii*, коконы разной степени очистки, профиль ячейки с коконом *Stelis*; 47 - гнездо *Osmia rufo*, пунктирная линия указывает предельный диаметр трубок, в которых могут быть заложены ячейки самок; 48 - гнездо *Osmia cerinthidis* в полый трубке; 49 - гнездо *Osmia rufo* в шелевидной полости; 50 - одноячейковое гнездо *Anthosora* sp., отстроенное среди листиков в куртине злака *Festuca*; 51 - цветок *Geranium*, лепестки обрезаны *Anthosora*; 52 - фрагмент гнезда *Metallinella brevicornis*, стрелками показаны пропитанные нектаром слои пыльцы, разделяющие ячейки; 53 - фрагмент гнезда *Lithurge fuscipene* с редкой одноячейковой ячейкой в пустотелом стебле *Fragmites*, стрелками обозначены перегородки. Все рисунки оригинальные.