

УДК 595.799:591.512.12

Лопатин А. В., Чуканова Н. В.

**ЭУСОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПЧЕЛЫ *HALICTUS QUADRICINCTUS* (F.) (HYMENOPTERA, HALICTIDAE)**

Воронежский государственный университет, г. Воронеж, Россия;  
e-mail: lopatin@bio.vsu.ru; chukanova.nina@yandex.ru

**Ключевые слова:** *Halictidae*, *Halictus quadricinctus*, социальное поведение, гнездование.

Род *Halictus* Latreille включает 90 видов, 12 подродов. Среди 17 видов с изученной биологией 14 — эусоциальные [7, 8, 9, 14]. Сравнительно недавно эусоциальное поведение отмечено еще у одного вида — *H. sexcinctus* (Fabricius) [17, 18]. *H. quadricinctus* (Fabricius) — широко распространенный в Палеарктике, крупный и относительно хорошо изученный представитель сем. Halictidae. Гнезда камерного типа с длинными ходами, большими по объему полостями и группами ячеек, подвешенных на тонких опорах, могут быть построены только в связных глинистых или очень уплотненных супесчаных почвах. Гнездовые станции *H. quadricinctus* обычно расположены на обрывистых берегах рек и склонах оврагов, реже на грунтовых дорогах [1, 3, 10, 12, 13, 14, 19]. В Воронежской области самки летают с первой декады мая по третью декаду августа (иногда до 2 декады сентября), самцы — с третьей декады июня по третью декаду августа. Самки посещают цветки растений различных семейств [5, 11].

Пчелы трибы Halictini уникальная по разнообразию форм социального поведения группа насекомых. Триба включает как одиночные виды (забота о потомстве ограничивается строительством гнезда, провиантацией и запечатыванием ячеек), так и эусоциальные виды, производящие несколько выводков рабочих особей. Весьма разнообразны переходные формы социального поведения галиктин. Из них наиболее часто встречается субсоциальность — самки-основательницы заботятся о потомстве в период его преимагинального развития, но молодые особи не выполняют никаких работ в материнском гнезде. Эусоциальные виды различаются по числу производимых семей выводков и общей численности рабочих особей в гнезде. Особый интерес представляют социально полиморфные виды, у которых в разных гнездах одной популяции отмечаются различные формы социального поведения.

Цель данной работы: исследование неизвестных ранее форм социального поведения *H. quadricinctus*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Биология *H. quadricinctus* в Воронежской обл. исследовалась в 1994–2011 гг. Социальное поведение изучалось в агрегации гнезд № 2 (51°48'33.9" с.ш., 39°22'19.1" в.д.), расположенной на левом берегу р. Усмани в окрестностях биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново». На обрывистом берегу реки и грунтовой дороге с сильно утрамбованной супесчаной почвой отмечалось до 300–500 гнезд различных видов пчел и ос. В 1994–2010 гг. основывалось около 100 гнезд пчел рода *Halictus*, из них до 68 гнезд *H. quadricinctus*. Последний вид гнезвился только на грунтовой дороге, около 25% гнезд существовали не менее 2 лет [2, 3, 4].

Социальное поведение *H. quadricinctus* изучали в агрегации № 2. В 2007–2011 гг. найдено около 200 гнезд. Гнезда маркировали гвоздями с номерами, нанесенными на шляпку (рис. 1) или крышками от пластиковых бутылок. Препарировано 26 гнезд. Исследование архитектуры гнезд проводили методом раскопок без заливки гипсом.



Рис. 1. Самка *Halictus quadricinctus*, охраняющая вход в гнездо.

Наблюдения за поведением пчел выполняли с мая по сентябрь. Для отлова вылетающих из гнезда пчел использовали энтомологический сачок, стеклянные банки и сетчатые ловушки. Для

мечения пчел — корректирующую жидкость на водной основе и тонкие цветные нити. Метки краской наносили на грудь и тергиты брюшка. Нити завязывали на стебельке брюшка или между головой и грудью пчелы. Возраст самок определяли по индивидуальным меткам, а также степени изношенности опушения и крыльев. Эусоциальность зарегистрирована только в одном гнезде, которое наблюдалось с 21.05 по 13.08.2011. Раскопки данного гнезда выполнены 13.08.2011. В других гнездах не наблюдалось провиантирование ячеек материнского гнезда молодыми самками.

В конце июля 2010 г. пойма и лес вблизи агрегации пострадали в результате пожара. В 2011 г. было основано не более 5 гнезд *H. quadricinctus*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Основание гнезда. Плеометроз.** Гнездо, в котором впоследствии сформировалась эусоциальная колония, было обнаружено 21.05.2011. 15.06.2011 установлено, что оно основано не менее чем 2 самками. Каждая из них принимала участие, как в фуражировке, так и в охране. Самка, выполнявшая функцию сторожа, как правило, оставалась внутри основного хода на глубине 3–10 см, реже поднималась к поверхности и активно обороняла гнездо (рис. 1).



**Рис. 2.** Помеченная белой краской на груди фуражирующая рабочая особь № 2 у входа в гнездо.

**Эусоциальная стадия существования колонии.** 25.06.2011 в гнезде помечена молодая фуражирующая самка (№ 1). 02.07.2011 в фуражировке принимали участие не менее 2 недавно отродившихся самок. 03.07.2011 помечено еще 7 молодых самок. Из них № 6 и 7 вылетали только для собственного питания. № 1–5 и 8 возвращались с пыльцой (рис. 2). В дальнейшем самка № 1 принимала участие как в охране гнезда, так и в фуражировке. Остальные фуражировали или вылетали для собственного питания.

Функции и период активности рабочих особей.

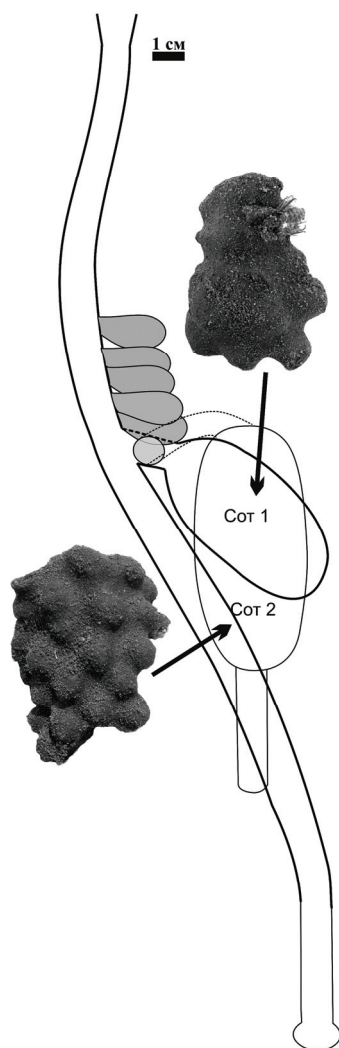
1. Фуражировала с 25.06.2011 до 16.7.2011. С 5 по 11.07.2011 принимала участие только в охране гнезда.
2. Фуражировала с 3.7 по 16.7.2011.
3. Фуражировала с 3.7 по 11.7.2011.
4. Фуражировала с 3.7 по 13.7.2011. 13.08.2011 защищала гнездо.
5. Фуражировала с 3.7 по 9.7.2011.
6. Фуражировала с 3.7 по 9.7.2011.
7. Фуражировала с 3.7 по 12.7.2011 (погибла в ловушке).
8. Фуражировала 3.7.2011.

На эусоциальной стадии существования колонии одна из самок-основательниц принимала активное участие в охране гнезда. Вторая, возможно, дожила до 20.07.2011, когда выполняла функции сторожа, но ее идентификация не была достаточно надежной.

**Отрождение репродуктивных особей и распад колонии.** После 16.7.2011 фуражирующие самки в данном гнезде не наблюдались. Сторожей у входа не отмечено. До 20.07.2011 пчелы в гнезде продолжали выкапывать новые полости и выбрасывать на поверхность почву. Одна из самок-основательниц выполняла функции сторожа до 24.07.2011. Позднее гнездо было открыто и не охранялось. 06.08.2011 из гнезда вылетел самец. В гнезде еще оставались рабочие особи. При раскопках 13.08.2011 обнаружены: рабочая особь № 4 (защищала гнездо), 1 самец, труп рабочей особи № 2 (в полости сота 1). В ячейках находились фрагменты 1–2 самок.

**Строение гнезда.** Основной ход гнезда извилистый с участками, отклоняющимися от вертикали на угол до 13°, достигает глубины 34 см (рис. 3). Его диаметр у входа 8 мм, в средней части 11,5–13 мм. Диаметр слепого хода — 10 мм. Все ячейки данного гнезда построены в 2011 г. Группа из 5 не изолированных от окружающей почвы ячеек расположена на глубине 10–14 см. Ячейки 1, 2, 4 содержали экскременты, ячейка 3 — пыльцу, не оформленную в хлебец, содержимое ячейки 5 утрачено при раскопках. Все ячейки данной группы заполнены плотной почвой. Две изолированные от

субстрата сотовидные группы ячеек расположены на ответвлениях основного хода. Сот № 1 состоит из 11 ячеек. Полость расположена на глубине 13–18 см. В 5 ячейках обнаружены экскременты, упавшие в гнездо растительные остатки, гравий и почва; в 2 заплесневевшее содержимое и почва; в 2 почва и растительные остатки; 2 ячейки пустые. Вероятно, 8 помеченных рабочих особей отродились из неизолированных от субстрата ячеек и сота № 1.



**Рис. 3.** Схема строения гнізда *Halictus quadricinctus*.

Сот № 2 состоит из 27 ячеек. Полость расположена на глубине 11,5–20 см. Нижние ячейки не изолированы от почвы. В 15 ячейках обнаружены экскременты, упавшие в гнездо растительные остатки, гравий и почва; в 4-х заплесневевшее содержимое и почва; в 3-х только почва, растительные остатки и части трупов пчел; в 5-ти ячейках никакого содержимого не обнаружено. Вероятно, данный сот построен рабочими особями. Из его ячеек отродились самцы и самки репродуктивного выводка.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Для *H. quadricinctus* типичной формой социального поведения является субсоциальность. Самки контролируют развитие потомства и заполняют почвой большинство ячеек, не содержащих живых преимагинальных фаз. Они могут доживать до отрождения молодых особей и часто гибнут внутри гнезда [1, 3, 10, 12, 13]. Зарегистрированы полигинные гнезда, населенные 4–6 самками [3, 6, 13, 20].

В изучавшихся нами гнездовых станциях ранее отмечались следующие формы социального поведения *H. quadricinctus*: 1) агрегации гнезд; 2) совместная зимовка молодых самок в углубленных ходах материнского гнезда; 3) полигиния (плеометроз) – до 4 перезимовавших самок населяли одно гнездо и участвовали в заботе о потомстве; 4) субсоциальность; 5) эусоциальность — молодые самки до конца августа (иногда до середины сентября) остаются материнском гнезде и принимают участие в охране и обустройстве входа в гнездо. Около 1/4 гнезд использовались не менее 2 лет [1, 3, 13].

Эусоциальное поведение крайне редко встречается у *H. quadricinctus*. Вероятно, детерминация каст происходит на имагинальной фазе развития: спарившиеся самки зимуют и становятся основательницами, не спарившиеся — рабочими. Подобное поведение описано С. Плато-Кеню [15, 16] у *Evylaeus marginatus* (Brullé). У этого вида ежегодно выращивается один выводок. Если в нем присутствуют только самки, пробка гнезда не открывается, самки не спариваются и становятся рабочими. Если отрождаются самцы, пробка гнезда открывается, самки спариваются и становятся основательницами, а колония распадается.

*H. quadricinctus* обычно селится в агрегациях, а гнезда в период отрождения молодых особей обычно не закрыты пробками. Самцы могут отрождаться уже из первых построенных ячеек. В результате практически все самки имеют возможность спариваться. После пожаров, произошедших в 2010 г., в изучавшейся гнездовой станции летом 2011 г. отмечено лишь 2 гнезда *H. quadricinctus*. Самцы появились в первой декаде августа. Таким образом, самки первого выводка не имели возможности спариваться и стали рабочими. По-видимому, эусоциальное поведение встречается у *H. quadricinctus* лишь в изолированных гнездах, не входящих в состав агрегаций.

Широкий спектр форм социального поведения, отмеченный у *H. quadricinctus*, не уникальное явление для пчел рода *Halictus*. Социальный полиморфизм известен у *H. rubicundus* (Christ) [21, 22] и

*H. sexcinctus* [17, 18]. Предок рода *Halictus*, вероятно, был эусоциальным. Факультативная или облигатная потеря эусоциальности отмечена у нескольких видов рода *Halictus* [10, 17, 18]. Вероятно, у пчел родов *Halictus* и *Seladonia* Robertson социальность не дает значительных преимуществ по числу произведенных репродуктивных особей. Поэтому у ряда видов даже в пределах одной агрегации могут существовать как гнезда с одиночными самками, так и эусоциальные колонии.

### ВЫВОДЫ

1. У *H. quadricinctus* отмечено большинство известных у галиктин форм социальности. Эусоциальные колонии крайне редко встречаются у данного вида, т. к. в агрегациях гнезд самки, как правило, спариваются, зимуют и становятся репродуктивными особями.

2. Формирование эусоциальной колонии повышает вероятность успешного заселения *H. quadricinctus* новых гнездовых станций и способствует выживанию популяций, пострадавших в результате экзогенных нарушений, т. к. позволяет произвести относительно многочисленный репродуктивный выводок, состоящий из самцов и самок.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность В.Б. Голубу за научное руководство при проведении исследований и Н.И. Простакову за помощь в организации работ на территории биоцентра ВГУ «Веневитиново».

### ЛИТЕРАТУРА

1. Лопатин А.В. Гнездование субсоциальной пчелы *Halictus quadricinctus* (Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae) в Воронежской области // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Тр. учеб.-науч. центра ВГУ «Веневитиново». – Воронеж, 2005. – Вып. XIX. – С. 81–87.

2. Лопатин А.В., Русина Л.Ю. Филопатрия как один из факторов формирования агрегаций гнезд жалящих перепончатокрылых (Hymenoptera: Halictidae, Vespidae) // Современные проблемы биоразнообразия: материалы Междунар. науч. конф. Воронеж, 12–13 ноября 2008 г. – Воронеж: ИПЦ Воронежского гос. университета, 2009. – С. 207–214.

3. Лопатин А.В. Социальное поведение пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. 8-й Коллоквиум Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI). Россия, Санкт-Петербург, 13–19 сентября 2010 г. Программа и тезисы докладов. – СПб.: Зоологический институт РАН, 2010. – С. 89.

4. Лопатин А.В. Агрегации гнезд пчел-галиктин (Hymenoptera, Halictidae, Halictini): причины формирования и устойчивость к действию неблагоприятных

факторов среды // XXV Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Сборник материалов международной конференции (Ульяновск, 5–7 апреля 2011 г.). – Ульяновск: УлГПУ, 2011. – С. 360–366.

5. Лопатин А.В., Чуканова Н.В. К изучению фауны пчел Воронежской области: род *Halictus* Latreille. (Hymenoptera, Halictidae, Halictini) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”. – Воронеж, 2011. – Вып. XXV. – С. 123–132.

6. Мариковская Т.П. К биологии пчелиных (Apoidea) юго-востока Казахстана // Тр. Всесоюзного энтомол. о-ва. – 1972. – Т. 55. – С. 187–216.

7. Песенко Ю.А. Подродовая классификация пчел рода *Halictus* Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Halictidae) // Энтомол. обозр. – 1984. – Т. 63, вып. 2. – С. 340–357.

8. Песенко Ю.А. Сравнительный анализ распространения пчел из родов *Halictus* Latreille s. str. и *Lasioglossum* Curtis s. str. (Hymenoptera, Halictidae) в Палеарктике // Связи энтомофауны Сибири и Северной Европы. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. – С. 126–141.

9. Песенко Ю.А. Сем. Halictidae – Галиктиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Т. IV. – Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. – Ч. 5. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – С. 745–878.

10. Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / Под ред. О.А. Скарлато. – СПб., 1994. – 350 с.

11. Северова Е.Э., Лопатин А.В., Лепешкин А.А., Лощагина Ю.А., Пеленичкин А.Н., Брискер С.А., Исаева М.А. Спектры пыльцы растений, собранной пчелой *Halictus quadricinctus* (Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae, Halictini) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”. – Воронеж, 2009. – Вып. XXII. – С. 90–93.

12. Ситдииков А.А. Гнездование пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Энтомол. обозр. – 1987. – Т. 66, вып. 3. – С. 529–539.

13. Чуканова Н.В. Лопатин А.В. Многолетнее гнездо *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”. – Воронеж, 2011. – Вып. XXV. – С. 175–181.

14. Pesenko Yu.A., Banaszak J., Radchenko V.G., Cierzniak T. Bees of the family Halictidae (excluding *Sphcodes*) of Poland: taxonomy, ecology, bionomics. – Bydgoszcz: Wydawnictwo Uczelniane Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Bydgoszczy, 2000. – 348 p.

15. Plateaux-Quénu C. Un nouveaux type de cociété d'insectes: *Halictus marginatus* Brullé (Hymenoptera, Apoidea): Theses presentees le grade de Docteur es sci. natur. Laval, impr. Barneoud 1960a // Theses Fac. Sc. Univ. Paris Ser. A. – Paris, 1960. – 120 p.

16. Plateaux-Quénu C. Nouvelle preuve d'un determinisme imaginal des castes chez *Halictus marginatus* Brulle // Comptes rend. Acad. Sci. – 1960b. – V. 250, № 26. – P. 4465–4466.

17. Richards M.H. Variable worker behaviour in the weakly eusocial sweat bee, *Halictus sexcinctus* Fabricius // Insectes Sociaux. – 2003. – V. 50, N. 4. – P. 361 – 364.

18. Richards M.H., Von Wettberg E.J., Rutgers A.C. A novel social polymorphism in a primitively eusocial bee // PNAS. – 2003. – V. 100, N. 12. – P. 7175–7180.



19. Tomozei B. Nest architecture and external morphological description of pupa of the sweat bee *Halictus quadricinctus* F. (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) // Analele Stiintifice ale Universitatii "Al.I. Cuza" Iasi, s. Biologie animala. – V. XLVIII. – 2002. – P. 277–284.

20. Vasić Z. *Halictus quadricinctus* F. et le probleme de la polygynie // Bull. Mus. Hist. Nat. Belgrade (Ser.B). – 1967. – V. 22. – P. 181–187.

21. Yanega D. Social plasticity and early-diapausing females in a primitively social bee // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1988. – V. 85, N. 12. – P. 4374–4377.

22. Yanega D. Caste determination and differential diapause within the first brood of *Halictus rubicundus* in New York (Hymenoptera: Halictidae) // Behav. Ecol. a. Sociobiol. – 1989. – V. 24, N. 2. – P. 97–107.

**Лопатин А. В., Чуканова Н. В.**

**ЭУСОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПЧЕЛЫ *HALICTUS QUADRICINCTUS* (F.) (HYMENOPTERA, HALICTIDAE)**

**Ключевые слова:** *Halictidae, Halictus quadricinctus, социальное поведение, гнездование.*

Впервые описана эусоциальная колония *Halictus quadricinctus*. В гнезде, основанном не менее чем 2 самками, в первом выводке было произведено не менее 8 самок, выполнявших функции рабочих. Репродуктивный выводок состоял как из самцов, так и из самок и включал не менее 15 особей.

**Lopatin A. V., Chukanova N. V.**

**EUSOCIAL BEHAVIOUR OF THE BEE *HALICTUS QUADRICINCTUS* (F.) (HYMENOPTERA, HALICTIDAE)**

**Keywords:** *Halictidae, Halictus quadricinctus, social behaviour, nesting.*

Eusocial colony of the *Halictus quadricinctus* is described for the first time. The nest is built by not less than 2 gynes. The first brood consisted of not less than 8 worker individuals. Reproductive brood consisted of not less 15 males and females.