

УДК 595.799: 591.563 (470.32)

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ *HALICTUS QUADRICINCTUS* (F.) (HYMENOPTERA, HALICTIDAE) В УСЛОВИЯХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Чуканова Н.В., Лопатин А.В., Голуб В.Б.

*ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный университет», Воронеж,
e-mail: chukanova.nina@yandex.ru; lopatin@bio.vsu.ru; v.golub@inbox.ru*

Проведен анализ изменения численности и социального поведения *Halictus quadricinctus* как следствие экзогенных нарушений в условиях Восточноевропейской лесостепи (Воронежская область, Усманский бор). В течение 16 лет наблюдений (1994–2010 гг.) число гнезд *H. quadricinctus* оставалось стабильным. В результате пожара в 2010 г. число гнезд в 2011 г. сократилось в 30 раз. Резкое сокращение числа гнезд значительно повлияло на социальное поведение исследуемого вида. В одном из сохранившихся после пожара гнезд была зарегистрирована ранее не встречавшаяся у *H. quadricinctus* форма социального поведения – эусоциальность. По нашим наблюдениям в эусоциальных гнездах исследуемого вида детерминация каст происходила на имагинальной фазе развития: спарившиеся самки зимовали и становились основательницами, не спарившиеся – рабочими. Сделан предварительный вывод о формировании эусоциального поведения у *H. quadricinctus* лишь в изолированных гнездах, не входящих в состав агрегаций, что имеет адаптивное значение.

Ключевые слова: Halictidae, *Halictus quadricinctus*, влияние пожаров, гнездование, эусоциальность, Воронежская область

THE IMPACT OF FIRES ON THE QUANTITY AND SOCIAL BEHAVIOR OF *HALICTUS QUADRICINCTUS* (F.) IN EASTERN EUROPEAN FOREST-STEPPE (VORONEZH REGION) (HYMENOPTERA, HALICTIDAE)

Chukanova N.V., Lopatin A.V., Golub V.B.

*Voronezh State University, Voronezh,
e-mail: chukanova.nina@yandex.ru; lopatin@bio.vsu.ru; v.golub@inbox.ru*

Changes in the population and social behavior of *Halictus quadricinctus* as a consequence of exogenous disturbances in the Eastern European forest-steppe are analyzed (Voronezh Region, Usman Forest). During the 16 years of observations (1994–2010) the number of *H. quadricinctus* nests remained stable. As a result of the fire in 2010, the number of nests in 2011 decreased by 30 times. The sharp decline in the number of nests has significantly affected the social behavior of the investigated species. In one of the remaining nests after the fire a new form of social behavior – eusociality first was detected. Eusociality has not been registered previously in *H. quadricinctus*. According to our observations in the nests of eusocial colonies *H. quadricinctus* caste determination took place at the imaginal development stage: paired females wintered and became the foundress, not paired ones became workers. We have done preliminary conclusion about the formation of eusocial behavior of *H. quadricinctus* only in isolated nests that are not included in the aggregation that has adaptive value.

Keywords: Halictidae, *Halictus quadricinctus*, the impact of fires, nesting, eusociality, Voronezh region

В обширных лесных массивах, в таежной зоне, лесные пожары представляют собой важный фактор локальной, региональной и глобальной экодинамики, обеспечивающий обновление лесной растительности и животного населения. Изменения растительности приводят к крупным преобразованиям в составе и функционировании также сообществ почвенных животных, запуская специфические послепожарные сукцессии [10].

В условиях среднерусской лесостепи с ее небольшими по площади лесами пожары практически всегда имеют антропогенное происхождение и играют разрушительную роль в функционировании экосистем. Во время прохождения пожаров уничтожается не только растительный покров, кото-

рый уже не может восстановиться в первоначальном виде, но и животное население. Выжившие же популяции сохраняются в очень низкой численности.

Целью данной работы являлось исследование изменения численности и поведения одного из социальных видов пчел, *Halictus quadricinctus* (Fabricius, 1776), после прохождения пожара в 2010 г. в Усманском бору и на прилегающей территории Воронежской области.

Род *Halictus* Latreille включает 90 видов, 14 из которых, в том числе *H. quadricinctus*, ведут социальный образ жизни [11, 12]. Типичной формой социального поведения для *H. quadricinctus* является субсоциальность [1, 13, 14].

Halictus quadricinctus (Fabricius) – один из самых крупных палеарктических видов сем. Halictidae. Гнезда камерного типа, образующие скопления, строятся в глинистых или уплотненных супесчаных почвах. Гнездовые станции *H. quadricinctus* обычно расположены на вертикальных участках: обрывах берегов рек, склонах оврагов, реже на грунтовых дорогах [1, 14, 15, 16].

Материалы и методы исследования

Агрегация гнезд *H. quadricinctus* исследовалась в местообитании с координатами N 51°48'33,9", E 039°22'19,1", расположенном на левом берегу р. Усмани на грунтовой дороге с сильно утрамбованной супесчаной почвой. Это единственное место гнездования *H. quadricinctus*, известное на территории Усманского бора. Все гнезда были обозначены номерами. Для оценки численности пчел, населяющих гнезда, использовали индивидуальное мечение. Для этого использовали корректирующую жидкость на водной основе. Метки наносили на пчел, отловленных у гнезд, либо на самок, которые выполняли строительные работы или блокировали вход. Относительный возраст самок определяли по степени изношенности опушения и крыльев. Исследование архитектуры гнезд проводилось методом раскопок без заливки гипсом [3].

Результаты исследования и их обсуждение

В исследуемой гнездовой станции ежегодно (1994–2010 гг.) основывалось около 100 гнезд пчёл рода *Halictus*, из них до 68 гнезд *H. quadricinctus* [4, 9]. До пожара в исследованной агрегации гнезд у *H. quadricinctus* были зарегистрированы следующие формы социального поведения:

- 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 – самка-основательница ухаживает за потомством и доживает до его отрождения;
- 5) эусоциальность – молодые самки до конца августа (иногда до середины сентября) остаются материнском гнезде и принимают участие в охране и обустройстве входа в гнездо [2, 6, 7]. Около 1/4 гнезд использовались пчелами не менее 2 лет [1, 15].

Стабильная численность гнезд в агрегации поддерживалась за счет отсутствия экзогенных нарушений и высокой степени филопатрии населяющих ее видов пчел. В августе 2010 г. пойма и лес вблизи агрегации сильно пострадали в результате пожара. На следующий год после пожара нами было установлено, что число гнезд сократилось в 30 раз (найдено всего 2 гнезда).

Резкое сокращение численности гнезд значительно повлияло на социальное поведение исследуемого вида. В одном из сохранившихся после пожара гнезд была зарегистрирована ранее не встречавшаяся у данного вида форма социального поведения – эусоциальность. Гнездо было основано в 2011 г. не менее чем 2 самками и населено не менее чем 8 рабочими особями. В состав гнезда входили 2 сотовидные группы ячеек и одна группа ячеек, не изолированных от почвы (рисунок).

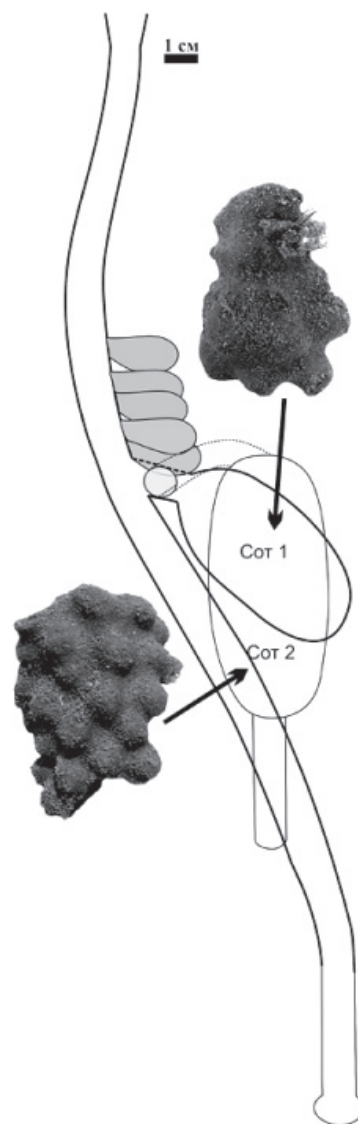


Схема строения гнезда *H. quadricinctus* [7]

У *H. quadricinctus* детерминация каст, вероятно, происходит в имагинальной фазе развития: спарившиеся самки зимуют и становятся основательницами, не спарившиеся – рабочими. В условиях агрегаций гнезда *H. quadricinctus* в период отрождения молодых особей обычно не закрыты пробками.

Самцы отрождаются в части гнезд уже из первых построенных ячеек. Таким образом, в относительно крупных агрегациях гнезд самцы присутствуют при отрождении первых молодых самок. При этом практически все самки имеют возможность спариваться. В результате пожаров, произошедших в 2010 г., в изучавшейся гнездовой станции сохранились лишь единичные гнезда *H. quadricinctus*. Самцы в них появились только в первой декаде августа. Самки же первого выводка отродились еще в третьей декаде июня. Не имея возможности спариться, они стали рабочими. По-видимому, эусоциальное поведение встречается у *H. quadricinctus* лишь в изолированных гнездах, не входящих в состав агрегаций.

Подобные гнезда трудно обнаружить, и они ранее не исследовались. Эусоциальное поведение в изолированных гнездах имеет адаптивное значение:

1) к концу сезона производится большее количество потомков, чем в гнездах, населенных 1–2 самками;

2) повышается вероятность спаривания значительного числа молодых самок, т.к. они производятся ближе к концу сезона, когда в агрегации производятся самцы;

3) если рабочие особи откладывают неоплодотворенные яйца и производят самцов, то снижается степень родства между молодыми репродуктивными особями в одном гнезде, т.к. самки получают возможность спариваться не только с братьями, но и с племянниками; при этом снижается уровень инбридинга в семье.

Выводы

1. У *H. quadricinctus* выявлены 5 форм социального поведения, из которых эусоциальная встречается крайне редко, т.к. в агрегациях гнезд самки, как правило, спариваются, зимуют и становятся репродуктивными особями.

2. Прошедший в 2010 г. пожар привел к резкому сокращению численности гнезд. Установлено, что в оставшихся единичных гнездах появилась не известная ранее для данного вида форма поведения – эусоциальная. 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 более многочисленный репродуктивный выводок, состоящий из самцов и самок.

Список литературы

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

2. 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.

3. Лопатин А.В. Щадящие методы изучения биологии социальных галиктин в естественных условиях // Тр. молодых ученых ВГУ. – 2004. – Вып. 1. – С. 106–110.

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

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. – Воронеж, 2011. – С. 123–132. – (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ «Веневетинов»; вып. XXV).

6. Лопатин А.В., Чуканова Н.В. Социальный полиморфизм у эусоциальных пчел родов *Seladonia* и *Halictus* (Hymenoptera, Halictidae) // XIV Всероссийский мирмекологический симпозиум 19–23 августа 2013. – М., 2013. – С. 136.

7. Лопатин А.В., Чуканова Н.В. Эусоциальное поведение пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Природничий Альманах. Биологичні науки. – Херсон, 2011. – С. 63–71. – (36. наукових праць. Вип. 16).

8. Лопатин А.В., Чуканова Н.В. Эусоциальность и другие формы социального поведения пчелы *Halictus quadricinctus* Fabricius (Hymenoptera, Halictidae) // XIV Съезд РЭО 26 августа – 1 сентября 2012. – СПб., 2012. – С. 252.

9. 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.

10. Мордкович В.Г., Березина О.Г., Любечанский И.И., Андриевский В.С., Марченко И.И. Почвенные членистоногие послепожарных сукцессий северной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. – 2006. – Вып. 4. – С. 429–437.

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

12. 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.

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

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

15. Чуканова Н.В., Лопатин А.В. Многолетнее гнездо *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. – Воронеж, 2011. – С. 175–181. – (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ «Веневетинов»; вып. XXV).

16. 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. – T. XLVIII. – 2002. – P. 277–284.

References

1. Lopatin A.V. Gnezdovanie subsocialnoj pchely *Halictus quadricinctus* (Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae) v Voronezhskoj oblasti // Sostojanie i problemy jekosistem srednerusskoj lesostepi. Voronezh, 2005, pp. 81–87.
2. Lopatin A.V. Socialnoe povedenie pchely *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // II Simpozium stran SNG po pereponchatokrylym nasekomym. 8-j Kollokvium Rossijskoj sekcii Mezhdunarodnogo sojuza issledovatelej obshhestvennyh nasekomy (IUSSI). Sankt-Peterburg: Zoologicheskij institut RAN, 2010, pp. 89.
3. Lopatin A.V. Shhadjashhie metody izuchenija biologii socialnyh galiktin v estestvennyh uslovijah // Tr. molodyh uchenyh VGU. 2004, Vyp. 1, pp. 106–110.
4. Lopatin A.V., Rusina L.Ju. Filopatija kak odin iz faktorov formirovanija agregacij gnezd zhaljashhij pereponchatokrylyh (Hymenoptera: Halictidae, Vespidae) // Sovremennye problemy bioraznoobrazija: materialy Mezhdunar. nauch. konf., Voronezh: Izdatel'sko-poligraficheskij centr VGU. 2009, pp. 207–214.
5. Lopatin A.V., Chukanova N.V. K izucheniju fauny pchel Voronezhskoj oblasti: rod *Halictus* Latreille. (Hymenoptera, Halictidae, Halictini) // Sostojanie i problemy jekosistem srednerusskoj lesostepi. Voronezh, 2011, pp. 123–132.
6. Lopatin A.V., Chukanova N.V. Socialnyj polimorfizm u jeusocialnyh pchel rodov *Seladonia* i *Halictus* (Hymenoptera, Halictidae) // XIV Vserossijskij mirmekologicheskij simpozium. Moskva, 2013, pp. 136.
7. Lopatin A.V., Chukanova N.V. Jeusocialnoe povedenie pchely *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Prirodnichij Almanah. Biologični nauki. Herson, 2011, pp. 63–71.
8. Lopatin A.V., Chukanova N.V. Jeusocialnost i drugie formy socialnogo povedenija pchely *Halictus quadricinctus* Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae) // XIV Sez'd RJeO. Sankt-Peterburg, 2012, pp. 252.
9. Lopatin A.V. Agregacii gnezd pchel-galiktin (Hymenoptera, Halictidae, Halictini): prichiny formirovanija i ustojčivost k dejstvu neblagoprijatnyh faktorov sredy // XXV Ljubishhevskie chtenija. Sovremennye problemy jevoljucii. Sbornik materialov mezhdunarodnoj konferencii. Uljanovsk: UIGPU, 2011, pp. 360–366.
10. Mordkovich V.G., Berezina O.G., Ljubchanskij I.I., Andrievskij V.S., Marchenko I.I. Pochvennye chlenistonogie poslepozhar'nyh sukcesij severnoj tajgi Zapadnoj Sibiri // Sibirskij jekologičeskij žurnal. 2006. Vyp. 4. pp. 429–437.
11. Pesenko Ju. A. Sem. Halictidae – Galiktidy // Opredelitel nasekomy Dal'nego Vostoka Rossii. T.IV. Setchatokryloobraznye, skorpionicy, pereponchatokrylye. Ch.5. Vladivostok: Dalnauka, 2007, pp. 745–878.
12. Pesenko Ju.A. Sravnitelnyj analiz rasprostranenija pchel iz rodov *Halictus* Latreille s. str. i *Lasioglossum* Curtis s. str. (Hymenoptera, Halictidae) v Palearktike // Svjazi jentomofauny Sibiri i Severnoj Evropy. L.: Zool. institut AN SSSR, 1988, pp. 126–141.
13. Radchenko V.G., Pesenko Ju.A. Biologija pchel (Hymenoptera, Apoidea) // Pod red. O.A. Skarlato. SPb, 1994, 350 p.
14. Sitdikov A.A. Gnezdovanie pchely *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Jentomologičeskoe obozrenie. 1987. T. 66, vyp. 3, pp. 529–539.
15. Chukanova N.V. Lopatin A.V. Mnogoletnee gnezdo *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Sostojanie i problemy jekosistem srednerusskoj lesostepi. Voronezh, 2011, pp. 175–181.
16. Tomozei B. Nest architecture and external morphological description of pupa of the sweat bee *Halictus quadricinctus* F. (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) // Analele Stiintifice ale Universitatii «A.I. Cuza» Iasi, s. Biologie animala. T. XLVIII, 2002, pp. 277–284.

Рецензенты:

Негробов О.П., д.б.н., заведующий кафедрой экологии и систематики беспозвоночных животных, ФГБОУ «Воронежский государственный университет», г. Воронеж;
 Добрынин Н.Д., д.б.н., профессор кафедры ботаники, защиты растений, биохимии и микробиологии, ФБГОУ ВПО «Воронежский государственный аграрный университет им. Императора Петра I», г. Воронеж.

Работа поступила в редакцию 10.04.2015.