

УДК 595.799:591.563

## КЛАССИФИКАЦИЯ ГНЕЗД ПЧЕЛ-МЕГАХИЛИД (HYMENOPTERA: APOIDEA: MEGACHILIDAE)

*Иванов С. П.*

Исключительное разнообразие гнездовых построек пчел всегда привлекало внимание исследователей. В настоящее время известно более 15 классификаций пчелиных гнезд [см. обзоры 1 – 4]. В первых классификациях [5; 6] деление гнезд пчел на отдельные группы проводилось в зависимости от взаимного расположения ячеек и их связи с субстратом. Наиболее полная классификация такого рода включала 8 типов гнезд [7], которые затем вошли (в укрупненном или, напротив, в разделенном на дополнительные подтипы виде) во многие последующие классификации [8 – 10]. Принципиально новый подход к выделению классификационных подразделений гнезд пчел был использован А. Гутбиром [3], а затем и С. Малышевым [2]. В этих классификациях на первый план вышли особенности строения ячеек и способы их изготовления, при этом авторы определенно стремились придать всей системе естественный (отражающий генезис гнездостроительных инстинктов) характер. Число подразделений в этих классификациях значительно увеличилось. В классификации А. Гутбира гнезда пчел распределялись уже по 32 подразделениям, каждое из которых получило квадриномиальное название. Развитие этого в целом плодотворного подхода, по мере накопления все новых и новых данных по биологии гнездования пчел, привело в конечном итоге к появлению весьма громоздких классификаций с еще большим числом подразделений с пространственными названиями [11; 12]. Замена названий индексами делало их более компактными, но не снимало главную проблему – нарастающее противоречие этих классификаций с самим смыслом их существования, состоящим, как известно, в облегчении распознавания гнезд по немногим руководящим признакам.

Кроме того, детальный анализ всех известных, в том числе и самых последних классификаций гнезд пчел, показал, что ни одна из них не отражает в полной мере их филогенетических отношений [4]. Причины такой ситуации носят объективный характер и заключаются в том, что в ходе эволюции гнездостроительных инстинктов пчел слишком часто имели место случаи параллелизмов с одной стороны, и сильного расхождения по признакам строения гнезд в родственных группах с другой. В результате этого, сходные по своему строению гнезда обнаруживаются в явно неродственных группах пчел, а представители

близкородственных групп наоборот нередко строят совершенно разные гнезда. Дополнительные причины – гибкость гнездостроительных инстинктов пчел, а также отсутствие объективной основы для ранжирования признаков гнезд по их важности для всех пчел [4]. Именно на этом основании многие авторы независимо друг от друга пришли к выводу, о принципиальной невозможности создания подлинно естественной классификации гнезд пчел [11; 4]. В тоже время нельзя не отметить, что трудности представленные выше в качестве аргументов, поддерживающих этот вывод, по своей сути идентичны проблемам, которые довольно часто возникают и при разработке общей классификации насекомых, в том числе перепончатокрылых [13 и др.]. Преодоление этих трудностей, как известно, более или менее успешно осуществляется по мере выявления новых признаков, а также расширения их круга за счет включения в анализ признаков строения личинок, и признаков, выявленных на молекулярном и генетическом уровне. Эти обстоятельства дают основания предположить, что, следуя аналогичным образом по пути накопления данных по более широкому спектру признаков строения гнезд пчел, поведения самок при их строительстве, а также личинок в ходе питания и плетения коконов, можно рассчитывать на успех и в решении задачи создания естественной классификации гнезд пчел. Первым шагом в этом направлении может стать построение иерархической системы гнезд в пределах отдельных филетических линий пчел. Дальнейшее объединение полученных классификаций в единое «филогенетическое» дерево, возможно, окажется приемлемой основой для создания и их общей классификации.

Мегахилиды (Megachilidae) – одно из самых обширных семейств пчел. Оно включает более 3 тысяч видов, распространенных по всему миру, и характеризуется исключительным разнообразием гнездостроительных инстинктов [14 – 17]. После недавнего включения в его состав подсемейства *Fideliinae* [18], представители которого сооружают уникальные по целому ряду признаков гнезда, разнообразие гнезд пчел-мегахилид достигло максимума, и охватывает теперь все известные типы пчелиных построек.

Цель настоящей работы – создание классификации гнезд пчел-мегахилид, отражающей основные направления и этапы эволюции их гнездования. Актуальность создания такой классификации помимо указанных выше причин продиктована необходимостью воплотить в этой области мелиттологии большое количество новых данных по строению гнезд пчел-мегахилид, полученных в последнее время, а также новую гипотезу эволюционного становления их гнездостроительных инстинктов [19].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящих исследований послужили сведения о строении гнезд представителей более чем 50 родов пчел-мегахилид мировой фауны, почерпнутые из множества литературных источников, а также данные детального изучения строения гнезд 33 видов крымских пчел-мегахилид из 9 родов: *Lithurgus cornutus* (Fabricius, 1787); *Anthidium cingulatum* Latreille, 1809; *Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775); *Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758); *Anthidium oblongatum*

(Illiger, 1806); *Pseudoanthidium lituratum* (Panzer, 1801); *Megachile albisecta* (Klug, 1817); *Megachile apicalis* Spinola, 1808; *Megachile centuncularis* (Linnaeus, 1758); *Megachile ericetorum* Lepeletier, 1841; *Megachile lagopoda* (Linnaeus, 1761); *Megachile lefebvrei* Lepeletier, 1841; *Megachile maritima* (Kirby, 1802); *Megachile octosignata* Nylander, 1852; *Megachile parietina* (Geoffroy, 1785); *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787); *Megachile versicolor* Smith, 1844; *Heriades crenulatus* Nylander, 1856; *Chelostoma mocsaryi* Schletterer, 1889; *Hoplitis manicata* Morice, 1901; *Hoplitis mocsaryi* (Friese, 1895); *Hoplitis tergistensis* (Ducke, 1897); *Hoplosmia bidentata* (Morawitz, 1876); *Osmia andrenoides* Spinola, 1808; *Osmia aurulenta* (Panzer, 1799); *Osmia brevicornis* (Fabricius, 1798); *Osmia cerinthidis* Morawitz, 1876; *Osmia coerulescens* (Linnaeus, 1758); *Osmia cornuta* (Latreille, 1805); *Osmia dimidiata* Morawitz, 1870; *Osmia leaiana* (Kirby, 1802); *Osmia niveata* (Fabricius, 1804); *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758). Гнезда пчел этих видов были получены из трех основных источников – поиск гнезд в местах естественного гнездования пчел; выставление гнезд-ловушек и искусственное разведение некоторых видов в ульях Фабра. В общей сложности за время исследований разобрано и подвергнуто морфометрии более 3 тысяч гнезд пчел-мегахилид.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Терминология.** В ходе проведенного нами изучения строения гнезд пчел-мегахилид были выявлены некоторые новые и детализированы многие известные признаки их строения и состава. В результате чего сложилась новая терминология и выделены новые классификационные подразделения гнезд, без предварительного аннотирования которых дальнейшее изложение результатов данных исследований было бы затруднительным.

*Первично неполнокомпонентные ячейки* – ячейки, стенки которых не подвергаются обработке, а пробки представляют собой завал из необработанного (или частично обработанного) строительного материала.

*Полнокомпонентные ячейки* – дно, стенки, горловина и пробка таких ячеек выстраиваются с использованием различных привнесенных в гнездо материалов.

*Вторично неполнокомпонентные ячейки* – ячейки, построенные в заимствованном гнездовом канале, разделенном перегородками; стенки, а иногда и горловина ячеек отсутствуют.

*Псевдополнокомпонентные ячейки* – ячейки, которые внешне выглядят как полнокомпонентные и содержат все элементы строения, перечисленные выше, однако стенки ячеек на самом деле представляют собой сомкнувшиеся дно и горловину, то есть, по сути, такие ячейки являются неполнокомпонентными.

*Константно пропорциональные (гомоморфные) ячейки* – ячейки, соотношение длины и ширины которых относительно постоянно. К ним относятся все полнокомпонентные и выгрызаемые в субстрате ячейки.

*Эквиллинейные ячейки* – вторично неполнокомпонентные ячейки, длина которых относительно постоянна и не зависит от диаметра полости, соответственно в узких полостях объем ячеек меньше, чем в широких.

*Эквиобъемные ячейки* – вторично неполнокомпонентные ячейки, длина которых находится в обратной зависимости от диаметра полости, соответственно и в узких и в широких полостях такие ячейки имеют одинаковый объем.

*Ячейки неопределенные по длине* – вторично неполнокомпонентные ячейки, расположенные, как правило, в предельно узких полостях, их ширина изменяется в относительно узких пределах изменения ширины головной капсулы пчел, а длина изменяется в очень широких пределах.

*Коммунальные ячейки* – первично неполнокомпонентные ячейки пчел рода *Lithurgus*, часто не разделенные перегородками. Имеется только конечная перегородка-пробка последней по ходу закладки ячейки из ничем не скрепленных опилок – по существу являющаяся завалом. Хлебцы в таких ячейках примыкают друг к другу и заполняют большую часть гнездового хода или боковой отнорок, яйца расположены в специальных полостях внутри массы провизии и прикреплены к ней.

*Виртуальные ячейки* – вторично неполнокомпонентные ячейки, не разделенные перегородками (часто имеется только дно первой ячейки и иногда перегородка, перегородаживающая канал за последней ячейкой); заполняющая гнездовой ход масса пыльцы при извлечении их полости четко распадается на отдельные хлебцы, внутри каждого из которых в специальной полости помещено не прикрепленное к массе пыльцы яйцо.

*Формовой хлебец* – хлебец, заполняющий большую часть полости ячейки и повторяющий ее форму.

*Лепной хлебец* – хлебец, который вылепливается самкой в виде шара (или другой фигуры) свободно лежащий в ячейке.

*Ложно-лепной хлебец* – хлебец, который не вылепливается самкой, но принимающий свою форму (например, форму слегка приплюснутого шара) самопроизвольно за счет сил поверхностного натяжения по мере прибавления к нему все новых порций пыльцы и нектара.

*Коммунальный хлебец* – формовой хлебец, полностью заполняющий полость ячейки, внутри которого в специальных полостях размещены несколько яиц.

**Принципы классификации.** В предлагаемой классификации (табл. 1) реализован подход, соединяющий в себе три известных и один новый принцип. Гнезда пчел, как и в некоторых известных классификациях, разделяются по способу изготовления ячеек, строению ячеек, а также по их расположению относительно друг друга и субстрата. В качестве нового руководящего признака использовано соотношение размерных показателей ячеек. Гнезда пчел-мегахилид разделены на 2 типа по способу изготовления ячеек, на 3 подтипа по строению ячеек, 4 класса по размерным показателям. В таблице представлены также 17 подразделений более низкого порядка выделенных по некоторым другим признакам и их сочетаниям. В последнем столбце таблицы в качестве примеров приведены отдельные виды, группы видов, подрода, группы подродов и другие систематические подразделения пчел, представители которых строят гнезда соответствующего строения.

**Характеристика типов гнезд.** *Гнезда с выгрызаемыми ячейками* – гнезда, ячейки которых выгрызаются в субстрате, стенки ячеек гнезд не подвергаются никакой

обработке, пробки ячеек представляют собой завал из необработанного строительного материала, добытого, как правило, из стенок гнездового хода, который также выгрызается. Гнезда этого типа имеют наиболее примитивные по ряду морфологических признаков представители подсемейства Fideiinae (Pararhophitini, *Neofidelia* gen., *Parafidelia* subgen.), а также трибы Lithurgini из подсемейства Megachilinae (рис. 1–7), также считающиеся наиболее генерализованными пчелами в пределах подсемейства пчел-мегахилин.

*Гнезда с возводимыми ячейками* – ячейки таких гнезд выстраиваются (вылепливаются или выкладываются) из специально подготовленного строительного материала, добытого, как правило, вне гнездового хода (рис. 8–16), гнездовой канал выгрызается в субстрате, или отсутствуют по причине закладки ячеек в готовых полостях или на поверхности субстрата.

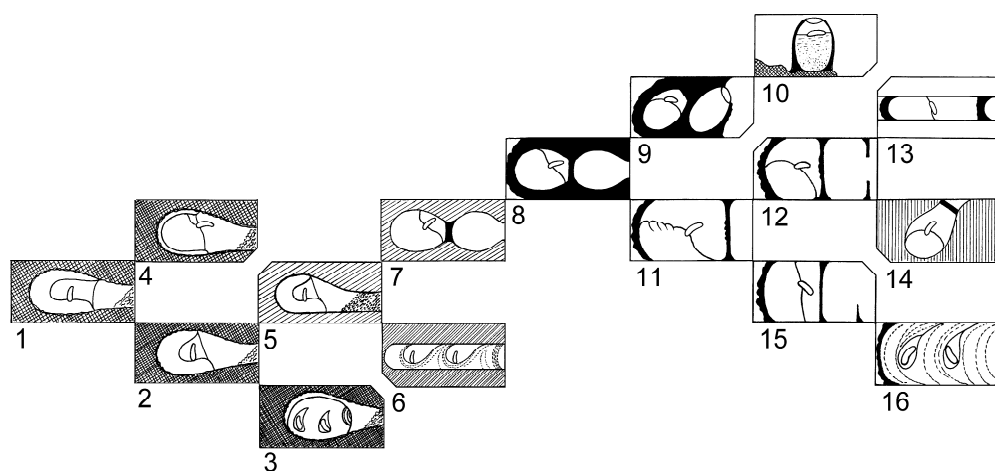


Рис. 1–16. Схематические изображения ячеек гнезд пчел-мегахилид различных классификационных групп.

1 – ячейка ближайшего предка Megachilidae; 2 – ячейка *Neofidelia longirostris*; 3 – многояйцовая коммунальная ячейка *Fidelia villosa*; 4 – ячейка *Pararhophites orobinus*; 5 – ячейка ближайшего предка *Megachilinae*; 6 – многояйцовая коммунальная ячейка *Lithurgus cornutus*; 7 – первично неполнокомпонентная ячейка ближайшего предка Anthidiini, Megachilini и Osmiini; 8 – полнокомпонентная ячейка Anthidiini, Megachilini и части Osmiini; 9 – ячейка *Hoplitis manicata*; 10 – свободная ячейка *Megachile parietina*; 11 – вторично неполнокомпонентная эквилинейная ячейка *Osmia rufa*; 12 – эквиобъемная ячейка *Osmia coerulea* с ложнолепным хлебцем; 13 – неопределенная по длине ячейка *Chelostoma mocsaryi*; 14 – заимствованная ячейка *Osmia cerinthidis*; 15 – эквиобъемная ячейка *Osmia niveata* с формовым хлебцем; 16 – виртуальные ячейки *Osmia brevicornis*.

Таблица 1.

**Классификация гнезд пчел-мегахилид по способу изготовления,  
строению и расположению ячеек**

Типы гнезд	Подтипы гнезд	Классы гнезд	Другие подразделения гнезд		Обладатели соответствующих гнезд
Ячейки выигрышаемые в субстрате	Ячейки первично неполнокомпонентные	Ячейки гомоморфные	Ячейки однояйцовые	Хлебец формовой, с небольшой впадиной для яйца, яйцо полулежит, кокон однососковый	<i>Pararhophitini</i>
				Хлебец формовой, с большой камерой для яйца, яйцо стоит, кокон однососковый	<i>Neofidelia</i> gen.
			Ячейки многояйцовые	Хлебец формовой, коммунальный, яйца стоят в небольших отдельных камерах, кокон двусосковый	<i>Parafidelia</i> subgen.
		Ячейки неопределенные по длине	Ячейки многояйцовые, хлебец формовой, коммунальный, яйца стоят в больших отдельных камерах, кокон безсосковый, тонкий	<i>Lithurgini</i>	
Ячейки возводимые с использованием специальных строительных материалов	Ячейки полнокомпонентные	Ячейки гомоморфные	Ячейки расположены линейно, их оси совпадают с продольной осью гнездового канала, хлебец формовой, кокон плотный	<i>Megachile</i> subgen.gr.	
			Ячейки расположены произвольно, в широких полостях или открыто, хлебец формовой, кокон тонкий	<i>Chalicodoma</i> subgen.gr.	
			Ячейки расположены линейно, в широких полостях их продольные оси не совпадают с продольной осью гнездового канала, хлебец ложнолепной, кокон тонкий	<i>Hoplitis</i> subgen.	
			Ячейки расположены одиночно или линейно в коротких сериях, хлебец формовой, кокон плотный особой формы	<i>Anthocopa</i> subgen.	
	Ячейки вторично неполнокомпонентные	Ячейки эквивалентные	Ячейки расположены линейно в узких и мозаично в широких полостях, хлебец ложнолепной	<i>Osmia rufa</i> sp.gr.	
			Ячейки имеют перегородки, расположены линейно, хлебец формовой, яйцо прикреплено на хлебце	<i>Osmia niveata</i> sp.gr.	
		Ячейки эквивалентные	Ячейки без перегородок, расположены линейно в узких и мозаично в широких полостях, хлебец формовой, яйцо лежит в отдельной полости	<i>Metallinella</i> subgen.	
			Ячейки в предельно узких полостях, хлебец формовой	<i>Heriades</i> subgen.; <i>Chelostoma</i> subgen.	
		Ячейки неопределенные по длине	Ячейки заимствованные, хлебец ложнолепной	<i>Osmia cerinthidis</i>	

**Характеристика подтипов гнезд.** Все гнезда пчел-мегахилид, ячейки которых выгрызаются в субстрате, относятся к подтипу *гнезд с первично неполнокомпонентными ячейками* примитивно сфероидного типа (рис. 1–7). Такое название данного подтипа продиктовано тем, что такие ячейки строят многие роющие осы: *Amorphila*, *Sphex* и другие, имеющие наиболее простые гнезда. Предполагается, что такое же гнездо строила и первопчела [4], ведущая свое происхождение от роющих ос. Процесс возведения таких ячеек заключается только в выгрызании ее внутренней полости в субстрате. Специально вылепленных дна, стенок и горловины – элементов, присущих ячейкам большинства видов пчел-мегахилид у таких ячеек нет, как нет и настоящей (вылепленной) пробки ячейки. Последний признак не относится к гнезду гипотетического предка *Megachilinae* (рис. 7), в ячейках которого впервые появилась настоящая (вылепливаемая) пробка [19].

Гнезда с возводимыми ячейками разделяются на два подтипа, исходя из особенностей их строения, а именно, наличия всех или только некоторых конструктивных элементов, входящих в их состав.

*Гнезда с полнокомпонентными ячейками.* Дно и стенки ячеек этого подтипа вылепливаются или выстилаются различными строительными материалами. В зависимости от видовой принадлежности пчел это может быть хорошо вымешанная влажная земля, пережеванная растительная масса, растительная вата, смола растений или вырезки из листовых пластинок растений или комбинация из нескольких видов материалов. Вход в ячейку оформляется как горловина в виде сужения стенок в передней части ячейки. После того, как такая ячейка заполняется провизией и на нее откладывается яйцо, ячейка запечатывается специальной пробкой из того же, а иногда – из другого материала. Таким образом, принадлежность гнезд пчел-мегахилид к этому подтипу определяется наличием в составе конструктивных элементов ячейки: дна, стенок, горловины и пробки (рис. 8–10). Следует отметить, что при заселении узких полостей в гнездах этого класса боковые стенки сужаются, а иногда и вовсе исчезают (некоторые *Hoplitis*), но их принадлежность именно к этому классу гнезд выдает характерная форма дна (всегда сильно вогнутая) и горловины (с гладко выровненными краями) ячеек.

*Гнезда с вторично неполнокомпонентными ячейками.* Такие гнезда всегда располагаются в заимствованных полостях. В гнездах *Chelostoma*, *Heriades* и *Osmia* отсутствуют боковые стенки (рис. 11–16). Ячейка начинает загружаться провизией после строительства дна и псевдогорловины в виде перегородки с не всегда четко оформленным круглым входным отверстием, построенной на определенном расстоянии от дна. По своему происхождению она может являться гомологом истинной горловины или гомологом незавершенного дна следующей ячейки.

**Характеристика классов гнезд.** Разделение гнезд на отдельные классы осуществлено исходя из размерных показателей ячеек (точнее размерных показателей внутренней полости ячеек), а именно, соотношения их длины (расстояние от дна ячейки до ее пробки) и ширины (диаметр окружности в самом широком месте ячейки). При этом отнесение ячеек к тому или иному классу определяет не столько абсолютное значение соотношения длины и ширины ячейки, сколько постоянство этого

соотношения или характер изменения этого соотношения в зависимости от изменения диаметра заимствованного гнездового канала.

*Гнезда с константно пропорциональными (гомоморфными) ячейками.* Соотношение длины и ширины константно пропорциональных ячеек относительно постоянно. Ячейки гнезд этого класса, принадлежащие разным видам, могут иметь разную форму, от почти шарообразной, до вытянуто эллипсоидной, но соотношение длины и ширины ячеек в пределах одного вида пчел остается относительно постоянным и сохраняется неизменным при закладке гнезд в субстрате разной плотности или гнездовых каналах разного диаметра. Гнезда этого класса могут относиться как к подтипу гнезд с первично неполнокомпонентными выгрызаемыми ячейками, так и к подтипу гнезд с полнокомпонентными возводимыми ячейками (рис. 1–5; 7–10).

*Гнезда с эквилинейными и эквиобъемными ячейками.* Характерны только для пчел, строящих вторично неполнокомпонентные возводимые ячейки в заимствованных полостях. Деление полости на отдельные ячейки самками пчел, заселяющими, например, готовые цилиндрические полости, осуществляется последовательно, по мере их сооружения. Приступая к сооружению очередной перегородки, самка выбирает место ее расположения, тем самым, задавая длину и соответственно объем ячейки. Самки видов, сооружающие эквилинейные ячейки, строят перегородки на определенном расстоянии от дна ячейки независимо от диаметра полости гнездовой трубки. Таким образом, длина эквилинейных ячеек относительно постоянна и не зависит от диаметра полости. Типичные гнезда с эквилинейными ячейками строят самки широко распространенного в Европе и части Азии вида *Osmia rufa* [20; 21]. Такие же гнезда, насколько можно судить по их описанию (к сожалению, не включающего данных о морфометрии гнезд) и фотографиям вскрытых гнезд, строят *Osmia taurus* из Японии [22] и *Osmia lignaria* в Северной Америке [23].

Самки видов пчел, сооружающих эквиобъемные ячейки, выбирают место перегородки в зависимости от диаметра полости таким образом, что в узких трубках порог оказывается дальше от дна ячейки, а в широких – ближе. Таким образом, ячейки таких гнезд и в узких, и широких полостях имеют одинаковый объем. Такие гнезда строят многие виды *Osmia* из подрода *Helicosmia* [24].

*Гнезда с ячейками неопределенными по длине.* Такие гнезда строят пчелы, заселяющие предельно узкие полости – *Chelostoma*, *Heriades*. Заселение ими узких полостей не вынужденно обстоятельствами, как это наблюдается у других пчел, например, в связи с дефицитом трубок большего диаметра. Предельно узкие полости – экологическая ниша этих пчел, освоение которой потребовало морфологических (изменение пропорций тела) и этологических перестроек. К последним относятся и навыки строительства ячеек. Заселяя предельно узкие полости, эти пчелы не могут не только построить стенки ячеек, но и горловину, так как диаметр полости сам по себе равен диаметру ее входного отверстия. Поэтому самки, построив заднюю стенку ячейки, сразу же приступают к ее провиантированию. Закончив загрузку ячейки провизией и отложив яйцо, пчела строит следующую перегородку, отступив от края хлебца на некоторое расстояние.



В данном случае перегородка не определяет ни длину, ни объем ячейки. Это приводит к широкому разбросу ячеек этого класса по длине.

Ячейки неопределенные по длине отмечены нами также в гнездах, отстроенных в цилиндрических полостях теми видами пчел, самки которых в норме заселяют ячейки гнезд других видов, брошенных или освободившихся после выхода молодого поколения хозяев. Обнаружив гнездо другого вида с пустой ячейкой, самка заготавливает в нее провизию, откладывает яйцо, и после этого ей остается только сделать пробку ячейки. Постоянное использование готовых ячеек привело к тому, что самки таких видов потеряли способность оценивать их длину и, устраивая гнезда в готовых цилиндрических полостях, строят порог ячейки на самом разном расстоянии от ее дна. Это приводит к тому, что длина ячеек их гнезд также колеблется в очень больших пределах. Такие ячейки строит *Osmia cerinthidis* при заселении тростниковых стеблей [19].

**Характеристика некоторых подразделений гнезд более низких рангов.** Деление классов гнезд пчел-мегахилид проведено с учетом совокупности признаков строения хлебца, положения яйца, строение кокона и некоторых других признаков. Наиболее оригинальным сочетанием признаков обладают гнезда примитивных мегахилид (рис. 3–6). Для всех этих пчел характерно размещение яйца в полости внутри хлебца – от небольшого углубления у *Pararhophites* [25], до полностью замкнутой камеры у *Fidelia* подрода *Parafidelia* [26] и *Lithurgus*. Гнезда *Neofidelia* [27] занимают промежуточное положение. Отличия этих гнезд состоят в строении ячеек, форме хлебца и положении яйца, что оказалось достаточным, чтобы отнести их к разным систематическим подразделениям.

Например, специфические особенности гнезд и ячеек *Lithurgus* связаны с тем, что они выгрызают их в относительно твердой древесине. Гнездовой канал или его отпорки заполняются массой почти сухой пыльцы, которая в нескольких местах перекрывается слоями опилок. Эти слои опилок определяют границы ячеек. Ширина ячейки определяется диаметром канала (который соизмерим с размерами самки), а длина варьирует в широких пределах, поскольку в каждую ячейку самка *Lithurgus* может загрузить разное количество пыльцы и отложить одно, два и более яиц. Каждое яйцо помещается в отдельную полость, стенки и дно которой пропитаны нектаром в большей мере, чем остальная масса пыльцы, и стоит вертикально, нижним концом погружившись в слой пыльцы на дне полости. Хлебец в пределах одной ячейки не разделен на порции и, таким образом, является общим (коммунальным) для личинок, развивающихся в этой ячейке. Интересно отметить, что если в гнезде *Osmia* убрать перегородки, большинство личинок не смогут благополучно закончить развитие и погибнут, не построив кокона. Благополучное развитие личинок *Lithurgus* в общей ячейке обеспечивается их неподвижностью; в течение всего времени развития личинка остается на одном месте, выедая вокруг себя хлебец, при этом вытягивая первые членики тела в виде «хобота» (неопубликованные наблюдения автора).

Ячейки гнезд подрода *Parafidelia* (рис. 3) также являются коммунальными, но имеют обычную овально-яйцевидную пропорциональную форму, поэтому они отнесены к классу гнезд с константно пропорциональными ячейками. Таким

образом, уникальные по своему строению гнезда *Parafidelia* охарактеризованы как гнезда с константно пропорциональными ячейками и коммунальным хлебцем. Интересно также отметить, что гнезда с аналогичным строением ячеек сооружают и наиболее продвинутые пчелы *Osmia brevicornis* [19]. Однако и здесь при сравнительном анализе их строения (рис. 3 и 16 в сравнении) отличия становятся очевидными, что позволяет уверенно отнести их к разным классификационным подразделениям.

Как следует из описания типов гнезд, характер гнездового канала (или его отсутствие) не был использован нами в качестве идентификатора типов – высшего подразделения гнезд пчел-мегахилид. Отказ от использования этого признака сделан сознательно, исходя из намеченного принципа придания разрабатываемой классификации естественного характера. Выгрызаемый гнездовой канал имеют не только представители относительно примитивных мегахилид, но и некоторые Anthidiini, Megachilini и Osmiini. Поэтому типобразующим признаком гнезд был избран способ изготовления ячеек. Выбор альтернативных признаков (выгрызание ячейки – выстраивание ячейки) для разделения гнезд пчел на два типа основан на том, что такое разделение произошло первым в ходе развития гнездостроительных инстинктов не только пчел-мегахилид, но и всех пчел. Пчелы произошли от роющих ос, ячейки гнезд которых изначально выгрызались в земле. Первые пчелы (первопчелы по [4]) также выгрызали ячейки гнезд в земле и только позже перешли к более сложной работе по обработке стенок ячеек или выстраиванию их из привносимых извне материалов. Все примитивные пчелы подсемейства Fideiinae и наиболее генерализованные из Megachilinae – Lithurgini строят гнезда с выгрызаемыми ячейками и относятся к одному и тому же типу.

Последующие подразделения гнезд также отражают основные направления и этапы развития гнездостроительных инстинктов пчел в ходе эволюционного становления семейства Megachilidae. В частности гнезда с выгрызаемыми первично неполнокомпонентными ячейками разделяются на два класса в соответствии с двумя линиями развития гнездостроительных инстинктов пчел-мегахилид, одна из которых – развитие гнездовых навыков пчел подсемейства Fideiinae (рис. 2; 3), сохранивших гомоморфность ячеек и вторая – одной из триб Megachilinae – Lithurgini, перешедших к выгрызанию неопределенных по длине ячеек в твердой древесине (рис. 5; 6).

Разделение гнезд с возводимыми ячейками на два подтипа в зависимости от их строения (гнезда с полнокомпонентными и гнезда с вторично неполнокомпонентными ячейками) также соответствует двум направлениям развития гнездостроительных инстинктов уже более продвинутых пчел подсемейства Megachilinae. Пчелы, сохранившие гомоморфность ячеек (Anthidiini, Megachilini и часть Osmiini), пошли по пути укрепления стенок ячеек и возрастания их независимости от стенок полости (рис. 8–10). В то время, другая часть пчел трибы Osmiini, вообще отказавшись от стенок ячеек и пройдя стадию гнезд с эквилинейными ячейками (рис. 11), перешла к строительству эквиобъемных ячеек (рис. 12; 15), в конце концов, отказавшись и от разделительных перегородок между ними (рис. 16).

## ВЫВОДЫ

Иерархия и группировка классификационных подразделений гнезд пчел-мегахилид находится в соответствии с основными направлениями и этапами развития гнездостроительных инстинктов этих пчел, что позволяет считать данную классификацию естественной.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность А. В. Фатерыге за помощь в компьютерном оформлении работы.

## Список литературы

1. Малышев С. И. К биологии одианеров и их паразитов // Труды Рус. энтомол. об-ва. – 1911. – Т. 40, № 2. – С. 1–58.
2. Малышев С. И. К вопросу о классификации пчелиных и осиных гнезд // Рус. энтомол. обозр. – (1917) 1921. – Т. 18. – С. 1–19.
3. Гутбир А. О классификации и развитии гнезд ос и пчел // Труды Рус. энтомол. об-ва. – 1916. – Т. 41, № 7. – С. 1–57.
4. Радченко В. Г., Песенко Ю. А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – СПб, 1994. – 350 с.
5. Waterhouse G. R. On the formation of the cells of bees and wasps // Trans. entomol. Soc. London. – 1864. – Vol. 2. – P. 115–129.
6. Graber V. Die Insekten. Teil 2. Vergleichende Lebens und Entwicklungsgeschichte der Insekten. – Munchen: Oldenbourg, 1877. – H. I. – 261 s.
7. Verhoeff C. Beitrage zur Biologie der Hymenoptera // Zool. Jb. (Abt. Syst.). – 1892. – Bd. 6. – S. 680–754.
8. Friese H. Ein Bienennest mil Vorratskammern (*Lithurgus dentipes* Sm.) // Ztschr. wiss. Insektenbiol. – 1905. – Bd. 11. – S. 118–119.
9. Friese H. Die europaischen Bienen (Apidae). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. – Berlin; Leipzig: de Gruyter, 1923. – 456 s.
10. Reuter O. M., Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. – Berlin: Friedlander, 1913. – 16. – 448 s.
11. Sakagami S. F., Michener C. D. The nest architecture of the sweat bees (Halictinae). A comparative study of behavior. – Lawrence: Univ. Kansas Press, 1962. – V. 6. – 135 p.
12. Stephen W. P., Bohart G. E., Torchio P. F. The biology and external morphology of bees with a synopsis of the genera of northwestern America. – Corvallis: Agric. Exper. Station Oregon State Univ., 1969. – 140 p.
13. Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. – 2002. – Т. 73. – 108 с.
14. Friese H. Das Tierreich. Lieferung 28: Hymenoptera. Apidae I. Megachilinae. – Berlin: Friedlander, 1911. – 440 s.
15. Krombein K. V. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. – Washington: Smithsonian Inst. Press, 1967. – 570 p.
16. Michener C. D. The bees of the World. – Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, 2000. – 913 p.
17. Banaszak J., Romasenko L. Megachilid bees of Europe (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). – Bydgoszcz, 2001. – 239 s.
18. Roig-Alsina A., Michener C. D. Classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea) // The University of Kansas science bulletin. – 1993. – V. 55, N 4, 5. – P. 123–173
19. Иванов С. П. Возникновение и развитие гнездостроительных инстинктов пчел мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae) // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – Симферополь: ТНУ, 2000. – Т. 13 (52), № 2: Серия «Биология». – С. 42–56.

20. Иванов С. П. Стратегия выбора и использования полости гнезда дикими пчелами (Apoidea, Megachilidae) // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – Симферополь: ТНУ, 2001. – Т. 14 (53), № 2: Серия «Биология». – С. 89–94.
21. Иванов С. П. Гнездование пчелы *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae) в Крыму: строение и состав гнезд // Энтомол. обзор. – 2006. – Т. 85. – Вып. 2. – С. 351–364.
22. Маета 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. – N 57. – 221 p.
23. Phillips J. K., Klostermeyer E. G. Nesting behavior of *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas, entomol. Soc. – 1978. – Vol. 51, N 1. – P. 91–108.
24. Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности гнездования пчел-опылителей вида *Osmia coerulescens* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) в искусственных гнездилищах // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь: ТНУ, 2006. – Вып. 16. – С. 52–57.
25. McGinley R. J., Rozen J. G. Nesting biology, immature stages, and phylogenetic placement of the Palaearctic bee *Pararhophites* (Hymenoptera: Apoidea) // Amer. Mus. Novit. – 1987. – N 2903. – 39 p.
26. Rozen J. G. The ethology and systematic relationships of Fideiinae bees, including a discription of the mature larva of *Parafidelia* (Hymenoptera, Apoidea) // Amer. Mus. Novit. – 1977. – N 2637. – 15 p.
27. Rozen J. G. Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fideiidae) // Amer. Mus. Novit. – 1973. – N 2519. – 14 p.

Поступила в редакцию 20.12.2006 г.