

А.А. Лакотко

Анализ фауны пчелиных (Hymenoptera, Apidae) Белорусского Поозерья

IV. Биоценотические связи. Черты поведения

Прогрессивный характер энтомофилии по сравнению с анемофилией состоит в том, что она стимулирует развитие обоих компонентов: совершенствуется строение цветка в зависимости от агента, изменяются строение тела и поведение насекомого-опылителя. Многие важные проблемы, такие, как значение экологии опыления для видообразования, роль опыления в биоценозах, изучены недостаточно [1].

Немногие цветки специализированы до такой степени, что их может опылять только один вектор. В основном цветки адаптированы к опылению многими агентами. Как правило, существуют цветки, опыляемые определенной группой, например, бабочками, пчелами, мухами и т.д., что говорит о том, что такие группы насекомых имеют морфологическое и этологическое сходство. В условиях Арктики, например, бобовые опыляются только шмелями, поэтому границы их распространения сопряжены [2].

С ранней весны до осени в ценозах Поозерья присутствует апидофильная растительность. Исходя из представлений о сопряженной эволюции цветковых растений и опыляющих их насекомых напрашивается вывод о корреляции между составом фитоценоза и пчелиными. Для этого надо исследовать биоценотические связи между качественными и количественными характеристиками компонентов в системе цветки – опылители. Благодаря исследованиям Ю.А.Песенко, проведенным в условиях Нижнего Дона [3], было замечено, что между составом апидофильной флоры и пчелиными (Apidae) прослеживаются небольшие, но существенные положительные связи. Причины относительно слабой связи могли заключаться в преобладании политрофных видов, в специализации большинства олиготрофов на уровне ботанического семейства. Известно, что нет связи между видовым богатством растений и составом пчелиных в географическом аспекте. По мнению многих авторов пчелиные, как и другие факторы опыления, скорее играют в настоящее время не созидающую, а дезинтегрирующую роль, обеспечивая гибридизацию растений, у которых она более обычна, чем в животном мире, и даже полезна для увеличения генетического разнообразия и пластичности [3].

Состав фауны пчелиных весьма изменчив в географическом аспекте. Род *Bombus* в тундре и восточносибирской тайге составляет основу населения всех пчелиных (85-95% особей, 6-8 видов), в европейской и западносибирской тайге – 55-70% особей, 15-20 видов, в среднеевропейских лесах и на лугах северной полосы восточноевропейских лесостепей – 20-25 видов, 40-45% особей, в степях Восточной Европы и Северного Казахстана, в полуксерофитных ландшафтах Причерноморья шмели составляют обычно малую часть населения (1-6%) [4].

Учитывая то, что доля шмелей в апидоценозах Белорусского Поозерья высока, и если прибавить морфологически и этологически близких шмелей-кукушек, то составит более 50% от всех пчелиных, значение их как опылителей очень велико. Однако микроэволюционная роль как вектора, способст-

вующего эволюции апидофильной флоры в определенную сторону, подлежит выяснению. Поскольку шмели – политрофные насекомые и растения имеют несколько опылителей, механизм отбора значительно усложняется. Скорость отбора у растений будет выше в случае конкуренции за опылителя. Далее мы приводим примеры характера выделенных нами аспектов связи между цветками и опылителями на примере ценозов Белорусского Поозерья, которые могут указывать направление эволюции.

Шмели – высокоспециализированные опылители, глубоко адаптированные к опылению. Синдром цветков, опыляемых шмелями: цветок зигоморфный, устойчивый к механическим воздействиям, с достаточно удобной посадочной площадкой и поверхностью, дающей хорошую опору; часто сложный, полузакрытый. Окраска яркая (обычно желтая или голубая); как правило имеются указатели нектара. Запах свежий, чаще не очень сильный. Нектар спрятан, но не очень глубоко, и содержится в достаточном количестве [1]. Указанный синдром можно принять, если сделать некоторые оговорки. Во-первых, шмели будут посещать любой тип цветков с большим количеством нектара и в случае, когда насекомые собирают специально пыльцу. Это нами установлено, наблюдая за работой шмелей в ботаническом саду. Из множества цветков, имеющих сильный аромат и яркую окраску, шмели сосредотачиваются лишь на определенных. По мере зацветания более обильных медоносов, шмели всегда сосредотачиваются в большей степени на них. На слабых медоносах (бархатцы) не задерживаются, залетая случайно, видимо для проверки. Таким образом, чем выше пищевая ценность цветonoса, тем большая плотность шмелей на нем обнаруживается.

Во-вторых, предпочтение в выборе объекта опыления также зависит от эколого-морфологических особенностей опылителя. Например, крупные длиннохоботные самки и рабочие *B. hortorum* предпочитают и более “подходящие” цветки, это, как правило, более крупные, с венчиком, имеющим удлиненную трубку (водосбор, марьянник, льнянка, клевер луговой, и др.), *B. lucorum* часто встречается на черемухе, бруснике, иве; самки шмелей-кукушек предпочитают одуванчик [5,6].

Предпочтение определенному медоносу отдает не только вид, но также и отдельные особи одного вида. При учете шмелей на мезоксерофильном лугу в середине июля, во время массового цветения погремка было отмечено 11 видов. Из них на погремке – 11 видов, самки и рабочие, наиболее высокая плотность (до 85% от всех зарегистрированных); на клевере луговом – 3 вида, в основном самки, плотность невысокая (до 10%); на черноголовке – 2 вида, только рабочие, плотность невысокая, (2-5%), на лядвинце рогатом – 1 вид, рабочие, плотность низкая (около 1%), на клевере ползучем – 1 вид, рабочие, плотность низкая (около 1%).

По результатам наблюдений в разных ценозах, где одновременно цветут несколько растений, замечено, что не все особи одного вида отдают предпочтение именно одному цветonoсу. Видимо, в случае достаточного количества пчелиных в ценозе возникает некоторая конкуренция за цветки лучшего медоноса, в результате которой некоторые особи начинают специализироваться на других видах растений. Такое поведение хорошо объясняется с точки зрения бюджета времени и энергии [7]. Растение выделяет нектар достаточно медленно, с определенной скоростью, что учитывается насекомыми. Например, *B. hortorum*, опыляя цветки водосбора, при отсутствии конкуренции прилетал постоянно на одно и то же растение через 19 ± 1 мин. Поэтому в случае достаточно сильной конкуренции за цветки некоторые особи “переквалифицируются” на другой цветonoс, где смогут собрать больше нектара в единицу времени. При наблюдении за помеченными шмелями можно заметить, что

отдельные особи стойко посещают один и тот же медонос, тогда как большинство других особей этого же вида – другой, более обильный. Учитывая, что в семье имеются особи разных размеров, видимо, каждая находит оптимальный вариант кормодобывания, соизмеряя свои морфофизиологические качества и потребность семьи. На первый взгляд совершенно хаотичное движение шмелей по цветоносам имеет определенный порядок. В целом их поведение регламентируется бюджетом времени и энергии. Каждая особь продвигается примерно по одной траектории, избирает определенный цветонос, проявляет определенный тип поведения. Наблюдая порядок вылета и возвращения помеченных шмелей в гнездо, у *B. lucorum* нами отмечена достаточно строгая временная последовательность движения каждой особи.

Из вышесказанного также следует, что между апидофильной растительностью и фауной пчелиных существуют достаточно плотные связи. В основном это количественные показатели между обилием медоноса и числом опылителей, сосредотачивающихся на нем. Чем меньше площадь участка хорошего медоноса, тем большая плотность шмелей на нем наблюдается. Плотность может быть и очень высокой, особенно во время массового вылета самцов в августе [5]. Однако это скорее тенденция, чем строгая закономерность, т. к. степень сосредоточения зависит от специфики окружающих ценозов (табл.). Здесь также не прослеживается глубокой качественной связи, в основной массе фиксируются фоновые эвротопные виды. Состав апидофильной растительности не детерминирует видовой состав опылителей, как правило меняется лишь их обилие [3,5]. Видовое разнообразие апид зависит в большей степени не от наличия определенного цветоноса, а от качества окружающего ландшафта.

Каждый вид и отдельные особи обнаруживают определенное поведение при сборе нектара. Нами были проведены наблюдения за поведением самок шмелей в разных точках на одуванчике (*Taraxacum officinalis* L.) и спирее городчатой (*Spirea crenata* L.). Цветки одуванчика посещают многие виды шмелей и шмели-кукушки. На данных цветках наиболее легко проводить наблюдения за поведением насекомого при сборе нектара. *B. hypnorum* обычно садит-

Таблица

**Концентрация диких пчелиных (Apidae) на медоносах
в момент их массового цветения**

Вид растений	Приблиз. пл. участка (м ²)	К-во видов пчелиных	Средняя плотность (экз. на 10 м ²)	Особенности произрастания
Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinalis</i> L.)	1000	8	0,5 ± 0,02	Сплошные заросли
Черника (<i>Vaccinium myrtillus</i> L.)	30	6	14,1 ± 0,03	Одинокая поляна
	1000	5	0,3 ± 0,01	Сплошные заросли
Клевер красный (<i>Trifolium pratense</i> L.)	10	5	9 ± 0,03	Редкие куртины
	5000	12	1,1 ± 0,01	Сплошные заросли
	200	8	18,6 ± 0,03	Нескошенный одинокий участок

ся на край соцветия и начинает собирать нектар, двигаясь по диагонали цветка к противоположному краю, и далее продолжает движение по краю цветка

против часовой стрелки. По такой схеме двигалось большинство насекомых (87%). И лишь некоторые, присев на край цветка, начинали двигаться по его краю, сохраняя общую закономерность направления против часовой стрелки. Движения самок *B. hypnorum* отличаются высокой скоростью. По сравнению с ними самки большого каменного шмеля *B. lapidarius* отличаются медлительностью. Движение они начинают всегда по часовой стрелке. Малый каменный шмель *B. derhamellus* двигается чаще всего против часовой стрелки, а иногда зигзагообразно, от одного края к другому через центр. Малый земляной шмель (*B. lucorum*) садится сразу в центр соцветия и, хаотично двигаясь, собирает нектар с центральных цветков и затем переползает на периферию и завершает работу, двигаясь против часовой стрелки. В некоторых случаях насекомое покидает соцветие сразу же, это, видимо, вследствие обнаружения запаховой метки отсутствия нектара [8].

Спирея городчатая цветет очень обильно, на небольшом кусте сосредотачивается по 6-7 насекомых одновременно, что позволяет достаточно просто сравнить их поведение при фуражировке. *B. hypnorum* и здесь отличается быстротой своих движений. Движения носят поверхностный характер, шмель словно скользит по поверхности соцветия. И здесь (как и на одуванчике) характер движения чаще по спирали, завернутой против часовой стрелки, и лишь иногда – хаотичный. Подобным образом двигаются и самки малого каменного шмеля (*B. derhamellus*), но их движения более медлительны. Самка малого земляного шмеля (*B. lucorum*) обследует все цветки соцветия поочередно очень медленно и аккуратно, поворачиваясь то влево то вправо.

Один и тот же вид шмелей на цветках разных растений проявляет сходные черты поведения. Это заключается прежде всего в скорости и характере движений. По всей видимости, поведение на цветках при фуражировке является достаточно определенным признаком особей каждого вида. Видимо это происходит по причине специализации определенных видов шмелей к сбору нектара с определенного круга растений. У каждого вида поведенческие стереотипы, видимо, адаптированы в большей степени на круг "излюбленных" растений, которые он посещает более охотно. Например *B. lucorum*, специализирующийся больше на розоцветных, стереотипно ведет себя на одуванчике, садясь в середину цветка.

Такая особенность поведения, как прокусывание венчика цветка у основания, позволяет короткохоботному *B. lucorum* существенно раздвинуть круг посещаемых растений [4,6]. Следствием расширения экологической ниши в сторону политрофии видимо явилось увеличение обилия вида и его эвритопность.

Посещаются шмелями и достаточно невзрачные, но богатые нектаром цветки, например, малина (*Rubus idaeus*). *B. hypnorum*, *B. agrorum* охотно посещают малину, причем, безошибочно подлетают к грозди еще не раскрывшихся цветков, и только затем находят среди них раскрывшиеся. Поскольку малина – хороший медонос [9], энергетические затраты на подлет к нераскрывшимся цветкам компенсируются.

Ранней весной, когда насекомых мало, у энтомофильных растений возникает конкуренция за опылителей. С этой точки зрения наиболее очевидным примером, видимо, может служить роль шмелей и пчел в эволюции рода ива (*Salix L.*). В Белоруссии произрастает 16 видов, которые сильно подвержены гибридизации, определено 8 межвидовых гибридов. Возможности выделения гибридов ограничены из-за трудности диагностики [10]. Ранней весной шмели активно посещают иву, сосредотачиваясь на наиболее "кормных" растениях, как мужских, так и женских; причем, по нашим наблюдениям, их интересует в большей степени нектар, расположенный у оснований цветков. На пристав-

шую к телу массу пыльцы насекомые не обращают никакого внимания. Отмеченные на женских растениях шмели были полностью в пыльце или со следами пыльцы. Ива – двудомное растение, способное к опылению ветром. Поэтому шмели, видимо, будут способствовать направленному переносу пыльцы от мужских особей к женским, которые содержат наибольшее количество нектара, выполняя таким образом определенную роль в микроэволюции данного рода, являясь вектором, направленным в сторону повышения продуктивности особей или гибридов с повышенным содержанием нектара. Учитывая, что иву активно посещают и домашние пчелы (*Apis mellifera*), очевидно, что растения получают существенные дополнительные возможности в опылении. Это косвенно подтверждают и некоторые очевидные результаты эволюции рода: цветки однополые, собраны в соцветия – сережки, большей частью прямостоящие, достаточно крупные и прочные, содержат зачаточный околоцветник в виде одной или двух (иногда более) медовых железок (нектарников), мужские цветки чаще золотисто-желтые, по отцветанию буреют. Очевидно, что в эволюции ветроопыляемых растений данные атрибуты вряд ли бы могли сохраниться. Иной вопрос о ее современном направлении.

Нельзя обойти вниманием такой фактор системы цветки-опылители, как нектаровыделение. На примере растений лесных фитоценозов Березинского биосферного заповедника [9] установлено, что у растений как одного, так и разных видов самым изменчивым показателем является вес нектара в одном цветке. Уровень изменчивости концентрации сахаров значительно ниже, однако его значения могут колебаться (от 4,0% до 80,3%). Динамика нектаровыделения зависит у разных видов в разной степени от фазы цветения, температуры, влажности воздуха, освещенности.

Таким образом, в системе цветки-опылители мы можем выделить ряд факторов:

интегрирующие – выбор пчелиными наиболее ценных объектов питания; эколого-морфологические и поведенческие адаптации на определенный круг растений; определенный синдром аттракции цветков;

дезинтегрирующие – политрофность, выбор объекта опыления с точки зрения бюджета времени и энергии особи и семьи; способность к расширению поведенческих адаптаций; высокая изменчивость нектаровыделения.

Исходя из практически равновесности факторов, скорость отбора у растений будет зависеть от колебания численности опылителей. В неблагоприятные для пчелиных годы (сезоны) будет возрастать конкуренция за опылителя, увеличивая скорость отбора у цветковых в сторону их большей “привлекательности” для апид.

Говоря об эволюционных особенностях системы цветки-опылители, нельзя упускать из виду тот факт, что единицей отбора у шмелей является семья. В состав семьи входят особи различной морфологии, поведения, ее развитие имеет сезонные особенности, что естественно усиливает политрофность вида. Исходя из вышесказанного, принцип взаимодействия в системе цветки - опылители не следует искать только на видовом уровне. Современное микроэволюционное значение апид в исследуемом регионе, видимо, следует понимать прежде всего как фактора интегрирующего фитоценоз.

Учитывая роль высших пчелиных как наиболее качественных опылителей, их высокую численность в ландшафтах Белорусского Поозерья, следует подчеркнуть их значение как естественного источника поддержания видового разнообразия апидофильной флоры. По приблизительным подсчетам шмели участвуют в опылении до 50% всего видового разнообразия цветковых растений региона. В составе флоры Поозерья самыми многочисленными являются семейства астровых – 12,5%, розоцветных – 6,1%, мотыльковых – 5,9 %, дос-

таточно многочисленны гвоздичные – 4,2%, норичниковые – 3,5%, яснотковые – 3,4%, что свидетельствует о результате прогрессивной совместной эволюции апидоценозов и апидофильной растительности.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Фегри К., Пэйл Л. ван дер.** Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. - 377 с.
2. **Панфилов Д.В., Шамурин В.Ф., Юрцев Б.А.** О сопряженном распространении шмелей и бобовых в Арктике // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии. 1960, 65, №3. С. 53-62.
3. **Песенко Ю.А.** О биоценоотическом направлении в исследованиях по экологии опыления зоофильных растений // Жур. общей биологии, 1974, №4. Т.35. С. 507-517.
4. **Панфилов Д.В.** Общий обзор населения пчелиных Евразии // Сб. трудов зоол. музея МГУ, 1968. Т. 11. С. 18-35.
5. **Лакотко А.А.** Анализ фауны пчелиных (Hymenoptera, Apidae) Белорусского Поозерья. III. Топические и трофические связи // Веснік ВДУ, 1997, № 4(6). С. 89-94.
6. **Панфилов Д.В.** К экологической характеристике шмелей в условиях Московской области // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В.П. Потемкина, 1956. Т. LXI., выпуск 4-5. С.467 - 483.
7. **Д. Мак-Фарленд.** Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. С.405 - 412.
8. **Радченко В.Г., Песенко Ю.А.** Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea), С-П., 1994. С.205.
9. **Побирушко Н.Ю.** Медоносные растения лесных фитоценозов Березинского биосферного заповедника // Тез. док. междунар. научно-практической конф. Проблемы сохранения биологического разнообразия Беларуси. Минск, 1993. С. 241-243.
10. **Парфенов В.И., Мазан И.Ф.** Ивы (Salix L.) Белоруссии: Таксономия, фитоценология, ресурсы. Мн.: Наука и техника. - 167 с.

S U M M A R Y

This article gives the analysis of the data on the pollination ecology and behaviour Apidae familie of the Northern region of the Republic of Belarus.