

УДК 595.799 : (477.6) : 638.19

© А. В. Амолин

К ИЗУЧЕНИЮ ЭКОЛОГИИ И БРАЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ ЧЕТЫРЕХ
ГНЕЗДОСТРОЯЩИХ ВИДОВ ПЧЕЛ (HYMENOPTERA: APOIDEA: APIFORMES)
В ДОНБАССЕ

ГОУ ВПО «Донецкий национальный университет»
283050, г. Донецк, ул. Щорса, 46; e-mail: a.amolin@mail.ru

Амолин А. В. К изучению экологии и брачного поведения четырех гнездостроящих видов пчел (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes) в Донбассе. – В статье приведены результаты многолетних исследований по ландшафтно-биотопическому распределению, брачному поведению, относительному обилию, фенологии, трофическим связям, станциям гнездования и гнездовым паразитам четырех видов пчел: *Colletes cunicularius*, *Camptopoeum friese*, *Lithurgus cornutus* и *Anthidium manicatum* в Донбассе. Впервые описано брачное поведение редкого степного вида *Camptopoeum friese*, а также уточнены известные в литературе данные по экологии и брачному поведению *C. cunicularius*, *L. cornutus* и *A. manicatum*. У всех исследуемых видов пчел (кроме *A. manicatum*) перед началом спаривания отмечена конкурентная борьба между самцами за обладание самкой. Характерным элементом этой борьбы является кратковременное появление предкопуляционного клубка, состоящего из нескольких (2-4) самцов и одной самки. У *A. manicatum* конкуренция между самцами, по-видимому, проявляется в борьбе за куртину кормового растения, куда прилетают самки и где происходит копуляция.

Ключевые слова: *Colletes cunicularius*, *Camptopoeum friese*, *Lithurgus cornutus*, *Anthidium manicatum*, экология, брачное поведение.

Введение

В процессе многолетних исследований фауны, экологии и биологии жалящих перепончатокрылых на территории Донецкой и Луганской областей, автором был получен целый ряд сведений по экологии некоторых видов пчел и ос. В данном сообщении приведены данные по ландшафтно-биотопическому распределению, брачному поведению, встречаемости, относительному обилию, фенологии, трофическим связям, местам гнездования (станциям гнездования) и гнездовым паразитам четырех видов пчел: *Colletes (s. str.) cunicularius* (Linnaeus, 1758) (Colletidae), *Camptopoeum (s. str.) friese* Mocsary, 1894 (Andrenidae), *Lithurgus (s. str.) cornutus* (Fabricius, 1787) и *Anthidium (s. str.) manicatum* (Linnaeus, 1758) (Megachilidae). Нами не приводится подробный анализ всех имеющихся публикаций, касающихся экологии и биологии гнездования этих видов. Следует отметить, что среди указанных видов наиболее изученными являются *C. cunicularius* и *A. manicatum*. Также особенности гнездования *L. cornutus* были показаны в работах С. И. Малышева [21] и А. А. Гутбира [5, 16]. Широкий круг вопросов, касающихся этологии и экологии гнездования пчел этого вида, освещен в работе Т. П. Мариковской [11]. Гораздо менее изученным видом, главным образом из-за его редкости и относительно небольшого ареала, является *C. friese*.

Цель данного сообщения – представить данные по экологии и брачному поведению четырех гнездостроящих видов пчел, полученные в ходе собственных многолетних наблюдений на территории Донецкой и Луганской областей. Результаты этого исследования могут быть использованы при планировании мероприятий по охране редких и практически значимых видов пчел на территории Донбасса.

Материал и методы исследования

Исследования экологии и брачного поведения *C. cunicularius* проводили в период с 1996 по 2001 гг., а также спорадически в 2002, 2005 и 2016 гг., в г. Донецке (48°00' с.ш., 37°48' в.д.) и его ближайших окрестностях. Изучение видов *A. manicatum* и *L. cornutus* проводили с 2005 по 2015 гг. на стационарном приусадебном участке в г. Донецке.

Наблюдения по экологии гнездования *C. friese* были выполнены в 2012 г. в окр. с. Дроновка Донецкой области (48°55' с.ш., 38°02' в.д.).

Распространение всех исследуемых видов изучали в ходе многолетних (1996-2016 гг.) эколого-фаунистических исследований жалоносных перепончатокрылых на территории Донецкого края и прилегающих территорий.

В целях изучения ландшафтно-биотопического распределения проводили сбор пчел в различных биотопах в пределах основных геоморфологических областей (Старобельское плато, Донецкая возвышенность, Приазовская возвышенность, Придонецкая террасовая равнина, Приазовская низменность). Всего было обследовано 52 географических пункта. При изучении стаций гнездования в изучаемых биотопах проводили поиск гнезд, используя методики С. П. Иванова [6].

При определении встречаемости и относительного обилия использовали методику Ю. А. Песенко [16].

Фенологию лёта *C. cunicularius* изучали на основе ежегодных систематических наблюдений (ведение полевого дневника) за временем основных периодов жизни изучаемых видов на стационарных участках. Трофические связи изучали путем визуальных наблюдений за питанием пчел на цветках кормовых растений (с применением фото- и видеорегистрации) с последующим отловом насекомых и гербаризацией растений для их точной видовой идентификации.

Результаты и обсуждение

Ниже приводим расширенные аннотации для четырех видов пчел, содержащие сведения о распространении, фенологии, ландшафтно-биотопическом распределении, стациях гнездования, трофических связях, брачном поведении, гнездовых паразитах.

Colletes (s. str.) cunicularius (Linnaeus, 1758) – Коллет пушистый

Транспалеарктический вид [9]. Единственный из всех видов данного рода, лёт которого проходит в весенний период года. На исследуемой территории широко распространенный, среднечисленный вид.

Биологию и экологию гнездования коллета пушистого на территории европейской части России (Курская область) подробно и основательно изучал С. И. Малышев [10, 20]. Еще раньше были опубликованы сведения А. Гутбира о строении гнезда данного вида [4]. Кроме того, в небольшой статье В. С. Гребенникова приведены оригинальные данные о строении гнезда, стациях гнездования и брачном поведении самцов коллета пушистого [3]. В работе С. П. Иванова отражены результаты специальных исследований по изучению отдельных вопросов экологии гнездования этого вида в Крыму [7]. Для исследуемой территории оригинальные сведения о гнездовании данного вида приводит В. Г. Радченко [17], а также автор данной статьи [2].

По нашим наблюдениям, период лёта данного вида в окр. г. Донецка длится 1,5 месяца (с начала апреля до конца второй декады мая). Наибольшую активность имаго отмечали во второй и третьей декадах апреля. Сроки начала и окончания лёта имаго могут смещаться в зависимости от климатических условий конкретного года (прежде всего годовой динамики температуры и влажности воздуха). Самцы, по-видимому, выходят раньше самок. Выход имаго самцов и самок фенологически сопряжен с зацветанием ранневесенних энтомофильных растений, в том числе ив (рис. 1, А).

На территории Донбасса вид встречали в различных биотопах, однако, большей частью в долинах рек (опушки сосновых боров на надпойменной песчаной террасе Северского Донца, склоны степных балок в долинах рек Грузская, Богодуховка, опушки байрачных лесов и искусственных рекреационных лесных массивов, песчаные карьеры, городские парки). Относительная численность этого вида может варьировать по годам от категории малочисленных до среднечисленных видов.

Гнезда находили в долине р. Грузская (восточные окр. г. Донецка) в виде небольших агрегаций на пологих склонах степной балки (северная экспозиция склона).



А

Б

Рис. 1. *Colletes cunicularius*: А – самец питается нектаром на цветках ивы (фото Оголь И. Н.);
Б – гнездовой холмик гнезда (фото автора)

На 1 м² было обнаружено около 11 гнезд. При этом гнёзда располагались в легкосуглинистой почве с разреженным травостоем (проективное покрытие 30-40%) без затенения. Гнездование отмечали также в песчаном карьере в окр. г. Ясиноватая на хорошо освещенной, горизонтальной поверхности в песчаной почве, лишенной растительного покрова (рис. 1, Б). В парках г. Донецка вид может также образовывать относительно крупные агрегации гнезд. Например, одна из таких агрегаций была найдена в 2017 г. студентом биологического факультета Е. Г. Пономаревым в небольшом сквере возле биологического факультета в центре города (рис. 2). Гнёзда в этой многолетней агрегации были устроены в суглинистой почве, как с разреженным травостоем, так и на открытой, полностью лишенной травостоя поверхности почвы.



А

Б

Рис. 2. *Colletes cunicularius*: А – станция гнездования в г. Донецке; Б – самка *C. cunicularius* при входе в гнездо (фото Пономарев Е. Г.)

В период брачного поведения, которое наступает во время массового выхода из гнезд самок (вторая и третья декады апреля), самцы низко летают над землей в пределах гнездовой станции. Копуляцию в трёх из шести случаев наблюдали на земле, в остальных трёх случаях – на сухих стеблях травянистых растений, прилегающих к земле. В одном случае наблюдали копуляцию в норке жука-кравчика (*Lethrus apterus*) (при этом самка кравчика выталкивала из своей норки копулирующую пару наружу). Спаривание наблюдали всегда поблизости от гнёзд, как в солнечную, так и в пасмурную погоду (иногда в ветреную, с переменной облачностью) при температуре воздуха +21°С. Время копуляции для трёх измеренных

случаев в среднем составило 5,6 минут (максимальное время около 9 минут отмечено в пасмурную погоду). Перед спариванием и во время начала копуляции наблюдали конкуренцию среди самцов за обладание самкой. При этом несколько самцов (2-3) и одна самка образуют предкопуляционный клубок, распадающийся после начала спаривания. Подобные клубки ранее были описаны В. С. Гребенниковым [3]. Минимально конкурировало два самца, максимально – восемь. Не исключено, что копуляция может проходить на кормовых растениях. По-видимому, в пределах конкретной гнездовой станции вида (субпопуляции), часть самцов сразу после выхода из материнских гнезд мигрируют в поисках соседних станций (субпопуляций) и спариваются там с самками, обеспечивая, таким образом, перекрёстное скрещивание в пределах всей популяции. В антропогенных ландшафтах с нарушенными экосистемами перекрёстное скрещивание, по-видимому, ослаблено, и в таких условиях часто происходит близкородственное скрещивание в пределах одной субпопуляции. Вопрос о степени инбридинга у различных видов пчел в условиях урбололандшафтов требует специального исследования.

Питание самцов отмечали на цветках *Gagea* sp., *Corydalis solida*, особенно большие скопления отмечены на цветущих ивах (*Salix* sp.). При этом посещениях массово цветущего в это же время и в этом же месте чистяка весеннего (*Ficaria verna*) ни самцами, ни самками нами не отмечено. Сбор пыльцы самками отмечали на плодовых розоцветных деревьях (абрикос, яблоня) и кустарниках (терн). В частности, начало гнездостроительных работ и фуражировочной активности самок, по нашим наблюдениям, фенологически сопряжено с зацветанием терна (*Prunus spinosa*).

Возле гнезд встречали известного для этого вида гнездового паразита – *Sphcodes albilabris* (Fabricius, 1793).

Анализируя экологию и распространение этого вида можно предположить, что он является реликтом плейстоценовых перигляциальных ландшафтов (тундростепей) [2].

***Camptopoeum* (s. str.) *friese* Mocsary, 1894**

Позднелетний, моновольгинный вид [14]. Узкоареальный вид, по-видимому, имеющий средиземноморско-западноскифский тип ареала.

На территории Донецкой и Луганской областей малочисленный, локально встречаемый вид.

Для Донецкой области приводится с территории заповедника «Хомутовская степь» [14]. Нами локально отмечен в Луганской (заповедник «Провальская степь») и Донецкой (окр. с. Безыменное и с. Дроновка) областях.

Лёт вида отмечали с середины июля до конца второй декады августа.

В окрестностях с. Дроновка нами была обнаружена небольшая агрегация гнёзд, расположенная возле заброшенной доломитной шахты на пологом степном склоне правого берега р. Бахмутка (рис. 3). Гнезда размещались на ровном, ориентированном на юго-восток, слабонаклонном участке, с плотной глинистой почвой и слабо развитым травостоем. Плотность гнёзд в агрегации составила ≈ 15 гнёзд на 1 м². По-видимому, вид приурочен к гнездованию на хорошо освещенных солнцем, горизонтальных участках с разреженным травостоем и глинистой почвой.

Брачный лёт самцов и копуляцию отмечали 27 июля 2013 г. в вышеописанной гнездовой станции в солнечную погоду во второй половине дня (15 ч. 40 мин.). Самцы низко летают над землей возле гнёзд (иногда бегают возле гнёзд) и при выходе самки из гнезда, спариваются с ней (рис. 3). Важно отметить наличие конкуренции между самцами за обладание самкой. Обычно самцы ожидают выхода самки возле гнезда (до 4 экз.). При выходе из гнезда самки, ожидающие её самцы сразу набрасываются на неё, при этом часто образуется предкопуляционный клубок, состоящий из нескольких самцов (2-3 экз.) и самки (рис. 4, Б). После того как одному из самцов удаётся начать копулировать с самкой, клубок распадается (через 5-6 сек.), хотя преследование конкурентными самцами (или самцом) может продолжаться (рис. 4, А). Время копуляции для одного измеренного случая составило около 4 мин.



А

Б

Рис. 3. Гнездовая станция *Camptopoeum friese* (окр. с. Дроновка): А – общий вид гнездовой станции; Б – вход в гнездо



А

Б

Рис. 4. Копуляция *C. friese*: А – копулирующая пара возле гнезда с самцом-конкурентом (в левом нижнем углу виден вход в гнездо); Б – предкопуляционный клубок

Как редкий степной вид *C. friese* нуждается в охране, в частности, в охране его гнездовых станций.

Lithurgus (s. str.) *cornutus* (Fabricius, 1787)

Западнопалеарктический полизональный вид [9]. Летний, моновольтинный вид. В г. Донецке, по восьмилетним наблюдениям в пределах стационарного участка (пос. Калинкино), лётный период вида в среднем длится с начала второй декады июня до конца августа (сроки лёта могут смещаться). Максимальный лёт самцов (брачный лёт) отмечали с начала второй декады июня до конца этого месяца. При этом лёт самцов быстро нарастает, достигая максимума, а затем постепенно снижается, полностью прекращаясь обычно к концу первой декады июля (максимальная дата – 17 июля). Самки обычно выходят из гнезд во второй декаде июня и после спаривания приступают к строительству гнезд (обычно в начале первой декады июля). Начало гнездостроительной активности самок фенологически сопряжено с зацветанием лопуха войлочного (*Arctium tomentosum* Mill.) – одного из кормовых растений этого вида. В августе лёт самок заметно ослабевает и к концу этого месяца полностью прекращается. Таким образом, лёт самок длится около 2,5 месяцев, самцов – около одного месяца (обычно 20 дней).

Вид отмечен нами в пойменных и байрачных лесах по всей изучаемой территории, а также в селитебных городских и сельских ландшафтах. В пределах гнездовых станций

является среднечисленным видом. Облигатный ксилобионт, топически приуроченный к старым, усыхающим или усохшим деревьям. При этом гнездовые станции, как правило, представляют усыхающие старовозрастные деревья (чаще виды *Salix*) растущие как в естественных, так и в антропогенных ландшафтах. Например, в ландшафтах Северного Приазовья гнездование вида отмечали в усохших и усыхающих ивах в поймах небольших рек. В г. Донецке одна гнездовая станция была обнаружена на обочине оживленной городской улицы (в стволе усыхающей ивы), ещё одна – на приусадебном участке возле жилого дома. Последняя станция представляла собой фрагмент нижней части полностью усохшего ствола груши обыкновенной, в котором, кроме этого вида, гнездились также ксилобионтные виды ос-крабронид (*Pemphredon* sp., *Ectemnius* sp., *Lestica clypeata*) и пчела-плотник (*Xylocopa valga*). В указанной станции гнезда *L. cornutus* в виде агрегации (в 2014 г. было обнаружено 14 гнездовых входов) были расположены на высоте от 0,96 до 2,13 м от поверхности земли, в основном, с южной, восточной и юго-восточной сторон ствола дерева. Диаметр отверстий, ведущих к гнездовым ячейкам, варьирует от 6 до 12 мм (в среднем – 8 мм). Остаётся открытым вопрос о способе проникновения самок в ствол дерева. Нами отмечено использование некоторыми самками входов в ствол дерева, сделанных пчелой-плотником. Данная агрегация гнезд *L. cornutus* была многолетней и начала формироваться с 2007 г.

По нашим наблюдениям, самцы вылетают раньше самок примерно на неделю. Во время брачного лёта самцов, концентрировано летающих возле гнезд, довольно отчетливо слышен гул, стихающий на расстоянии не менее 7-8 м. Наличие гула является хорошим показателем максимального лёта самцов. Он наблюдается при их достаточно высокой численности (от 30 до 40 экз.), а также служит показателем выхода самок из гнезд. Перед первым выходом из гнезд неоплодотворенных самок, а также во время их выхода, вылетевшие несколько раньше самцы держатся большей частью возле гнёзд, формируя иерархию в борьбе за право спариться с самкой (рис. 5, А). При этом между ними часто происходят стычки за лучшее место возле входа в гнездо, удобное для «нападения» на самку (ближайшая точка к входу в гнездо). Иногда такая иерархия кратковременно приобретает геометрический порядок (рис. 5, Б). Самый активный и сильный самец обычно в течение долгого времени удерживает ближайшую точку возле входа в гнездо и никого не подпускает на это место. Копуляция обычно проходит возле гнезда на стволе дерева (рис. 5, В, Д) или на поверхности почвы под деревом (при сильной конкуренции копулирующая пара часто сваливается на землю) (рис. 5, Е). Во время выхода самки из гнезда в большинстве случаев формируется предкопуляционный клубок (рис. 5, Д, Е), состоящий из нескольких самцов (может включать более шести) и одной самки, быстро распадающийся после начала копуляции. Время копуляции для одного измеренного случая составило 5 минут.

При копуляции самец и самка могут перелетать с одного места на другое. Также отмечен факт стимуляции самки к копуляции самцом, выражающийся в том, что самец обхватывает самку сверху ногами, при этом шпоры передних ног самца фиксируют костальную жилку передних крыльев самки, средние ноги фиксируют заднегрудь самки, а задними ногами самец интенсивно потирает прегенитальные сегменты брюшка самки, издавая характерный звук. Иногда находили самцов и одну самку с повреждениями, вероятно обусловленными брачным поведением. В частности у самки и у одного самца было вывихнуто переднее крыло (перелом костальной жилки). Находили также самцов без одного жгутика усика, а также одного мертвого самца. У самок отмечена характерная поза отказа копулировать, самки при этом высоко поднимают брюшко вверх и прижимают его сверху к груди.

Кроме копуляции возле гнёзд (4 случая), наблюдали также один случай безуспешной попытки копуляции самца с фуражирующей на цветке самкой (следует отметить, что кормовые растения на изучаемом приусадебном участке находились возле места гнездования). После спаривания самки начинают строить гнезда, хотя в этот период возле гнёзд их могут ожидать ещё не спарившиеся самцы (рис. 5, Г).



Рис. 5. Брачное поведение у *L. cornutus*: А – четыре самца в ожидании выхода самки из гнезда; Б – фрагмент линейной иерархии из трех самцов; В – попытка копуляции на стволе груши; Г – неспарившийся самец ожидает самку, которая уже строит гнездо (видна стружка, выгребаемая самкой из гнезда при расчистке гнездового хода); Д – предкопуляционный клубок возле гнезда на стволе груши; Е – предкопуляционный клубок на земле возле дерева

Следует отметить, что полученные нами данные о брачном поведении самцов, а также о наличии у них иерархической градации, в целом согласуются с данными наблюдений Т. П. Мариковской [11], изучавшей агрегацию гнезд *L. cornutus* в окр. г. Алма-Аты. Однако в г. Донецке мы не наблюдали выхода второго поколения, а также спаривания на цветках кормовых растений.

По нашим наблюдениям, в гнездах *L. cornutus* паразитируют: пчеложук *Trichodes apiarius* (L.) (Coleoptera, Cleridae), муха-траурница *Anthrax anthrax* Schr. (Diptera, Bombyliidae), пчела *Stelis simillima* Mor. (Hymenoptera, Megachilidae), наездник *Monodontomerus obscurus* West. (Hymenoptera, Torymidae). Последний вид оказался самым многочисленным паразитом, заметно ограничивающим численность *L. cornutus* на определенной фазе роста субпопуляции (резко ограничивает рост субпопуляции при достижении ею определенной численности). Этот наездник, в отличие от других вышеуказанных паразитов, долгое время не проявлял себя в изучаемой агрегации и массово появился только на восьмом году жизни субпопуляции *L. cornutus*, когда её численность существенно возросла. При этом массовый лёт наездника наблюдали, в пределах станции гнездования *L. cornutus*, в начале второй декады июня, перед началом вылета самцов этой пчелы. Первые два паразита (*T. apiarius* и *A. anthrax*) имели относительно постоянную встречаемость и численность в течение всего периода наблюдений, а численность *S. simillima* синхронно возрастала. При этом поисковый лет самок *S. simillima* максимален в июле, в период фуражировочной активности самок *L. cornutus*. Самки и самцы этого клептопаразита питались нектаром на лопухе войлочном – кормовом растении *L. cornutus*. Нами было отмечено, что самки *L. cornutus* замедляют фуражировку, если возле их гнёзд летают самки *S. simillima*. Не исключено, что фуражирующие самки *L. cornutus* могут охранять свои гнезда.

***Anthidium* (s. str.) *manicatum* (Linnaeus, 1758)**

Голарктический полизональный вид [8, 9], завезенный человеком также в Южную Америку и Новую Зеландию [23]. Исходный ареал этого вида, по-видимому, был расположен в области Древнего Средиземья. В пределах исследуемой территории нами ранее были опубликованы некоторые сведения по экологии этого вида, в частности, об его распространении, экологии гнездования, брачном поведении самцов [1]. Кроме того, отдельные аспекты поведения самцов этого вида описаны в работе А. Мюллера [22].

На основании многолетних наблюдений нами установлено, что *A. manicatum* на исследуемой территории является широко распространенным, среднечисленным видом, с растянутым периодом лёта, длящимся не менее трёх месяцев (июнь – август). Остаётся открытым вопрос о вольтиности данного вида.

В пределах стационарного участка (г. Донецк, пос. Калинкино) самцы и самки этого вида появляются с момента зацветания пустырника пятилопастного – одного из основных кормовых растений этого вида в г. Донецке (третья декада мая). При этом самцы вылетают раньше самок и совершают патрулирующий полет в пределах куртины кормового растения. С появлением самок самцы начинают спариваться с ними. Копуляцию наблюдали всегда в пределах куртин кормового растения (на цветках). При этом самец зависает в воздухе, выслеживая самку (в точке зависания он может поворачиваться в разные стороны на 90°, находясь при этом на одном месте) и в момент её подлета к цветку, или во время питания на цветке, совершает резкий бросок к ней, плотно обхватывая её тело сверху ногами. Средняя пара ног у самцов *A. manicatum* всегда направлена вперед (рис. 6, А), что характерно и для самцов других видов этого рода. Такое положение средней пары ног аналогично положению этой пары ног у хищных мух-ктырей (*Asilidae*) и стрекоз (*Odonata*), и является примером конвергентной адаптации, служащей для фиксации и удержания тела самки с целью спаривания, а не для захвата и удержания добычи с целью её поедания, как у мух-ктырей или стрекоз. Важным приспособлением для быстрой и точной копуляции является также наличие шиповидных выростов на прегенитальных стернумах метасомы самца, позволяющие быстро зафиксировать брюшко самки в нужном положении. По данным А. Мюллера [22], указанные шиповидные выросты используются самцами как оружие при нападении на других антофильных насекомых, питающихся в пределах контролируемой данным самцом куртины кормового растения. Время копуляции в среднем (для семи измеренных случаев) составило около 9,3 секунды. Несмотря на то, что общее соотношение полов у этого вида, по результатам сплошного вылова, составило 2 : 1 (с перевесом самцов), видимой борьбы

между самцами за обладание самкой нами не отмечено. Обычно в пределах одной куртины летают один, реже два самца (в зависимости от размера куртины), в то же время самок – в два раза больше, вероятно, поэтому видимой конкуренции не наблюдается. Однако конкуренция между самцами у этого вида (а, возможно, и между самцами разных видов этого рода), по-видимому, проявляется в борьбе за куртину кормового растения, куда прилетают самки и где происходит копуляция (за место для спаривания). Именно подобной конкуренцией, с нашей точки зрения, можно объяснить наличие патрулирующего полёта у самцов и нападение на любых антофильных насекомых (мух, пчел, ос), питающихся на цветках в пределах кормовой станции *A. manicatum*.

Гнездостроительное поведение самок в пределах указанного стационарного участка наблюдали с начала второй декады июня, при этом самки ищут подходящие для устройства гнезда полости в кирпичных стенах (рис. 6, Б), не заселяя одну и ту же полость два раза подряд. К числу характерных станций гнездования на исследуемой территории следует отнести приусадебные участки в селитебных городских и сельских ландшафтах [1], склоны степных балок с обнажениями известняка [18], опушки лесополос. С конца июля у этого вида вылетает, по-видимому, второе поколение, самцы и самки которого питаются уже на других кормовых растениях, цветущих в данный момент времени (чаще всего, на куртинах *Ballota nigra* L.). Следует отметить, что на исследуемой территории в августе имеет место дефицит кормовых растений в связи с частыми засухами. Лёт вида прекращается в конце августа – начале сентября.



Рис. 6. *Anthidium manicatum*: А – самец с характерным положением средних ног; Б – самка заканчивает строительство гнезда в кирпичной стене (строит гнездовую пробку)

Несмотря на широкое распространение, данный вид встречается локально, имея чётко выраженные гнездовые и кормовые станции.

Кормовые станции *A. manicatum* пространственно совпадают с куртинами кормовых растений этого вида, которые постоянно патрулируются одним или несколькими самцами. При этом границы этих станций часто совпадают с размерами куртин кормовых растений и обычно не превышают нескольких квадратных метров. Например, в г. Донецке характерными кормовыми станциями этого вида являются цветущие куртины *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Ballota nigra* L. и *Linaria* sp., расположенные на опушках в лесопарках и лугово-степных участках. Кроме того, в Донецком ботаническом саду на участке эфирномасличных, пряно-ароматических и редких овощных растений этот вид отмечен нами при питании на небольшой куртине *Calamintha nepeta* L. (Lamiaceae). При этом интересно, что кормовые станции *A. manicatum* и *A. florentinum* (Fabricius, 1775) (вида также достаточного обычного в г. Донецке), по-видимому, территориально разобщены (в местах, где питается *A. manicatum* нами не отмечен *A. florentinum* и наоборот). Взаимоотношения между этими видами, включая их территориальное распределение, а также межвидовые отношения внутри

этого рода, заслуживают специального изучения. Иногда кормовые станции *A. manicatum* расположены вблизи гнёзд и территориально совпадают с гнездовыми станциями (например, на приусадебных участках).

Трофические связи этого вида, по нашему мнению, изучены недостаточно. В ходе собственных наблюдений и анализа имеющейся литературы [12, 13, 15] можно констатировать, что данный вид приурочен к питанию на цветках зигоморфных венчиков различных семейств цветковых растений. При этом семейство яснотковых (*Lamiaceae*) занимает одно из ведущих мест. Важно отметить, что у данного вида хорошо выражена цветковая константность, обусловленная относительно узкой трофической специализацией этого вида и особенностями его поведенческих реакций, и проявляемая в том, что самцы и самки питаются на цветках данного вида растения в течение длительного времени его цветения. При этом самцы, как было уже показано ранее [1], могут снижать конкуренцию за кормовое растение.

В качестве гнездового паразита из гнёзд этого вида, отстроенных в тростниковых трубках искусственных гнездовых конструкций, нами был выведен клептопаразит *Aglaopis tridentata* (Nylander, 1848) (*Megachilidae*).

Выводы

1. На территории Донецкой и Луганской областей в ходе многолетних наблюдений нами были получены данные по ландшафтно-биотопическому распределению, относительному обилию, брачному поведению, фенологии, трофическим связям, местам гнездования (станциям гнездования) и гнездовым паразитам четырех видов пчел: *Colletes cunicularius*, *Camptopoeum friese*, *Lithurgus cornutus* и *Anthidium manicatum*.

2. Установлено что вид *C. cunicularius* является широко распространенным на исследуемой территории видом, который обитает большей частью в долинах рек, при этом самки могут строить свои гнёзда не только в песчаной и супесчаной почве, но и в легкосуглинистой почве, образуя небольшие агрегации гнёзд. Учитывая эколого-морфологические особенности этого вида, можно предположить, что этот вид является реликтом плейстоценовых перигляциальных ландшафтов (тундростепей).

3. Установлено, что вид *C. friese* является редким и малочисленным на исследуемой территории видом, который локально встречается в ксерофитных биотопах. Самки строят гнёзда на хорошо освещенных солнцем, горизонтальных участках с разреженным травостоем и глинистой почвой, образуя небольшие агрегации гнёзд.

4. Установлено, что вид *A. manicatum* является широко распространенным на исследуемой территории урботолерантным видом, самки которого могут строить гнёзда в щелях кирпичных стен на приусадебных участках г. Донецка. В качестве основных кормовых растений в г. Донецке для данного вида были выявлены цветущие куртины *Leonurus quinquelobatus*, *Ballota nigra* и *Linaria* sp., на которых у данного вида хорошо проявляется цветковая константность и территориальное поведение самцов.

5. Вид *L. cornutus* в условиях Донбасса является летним, моновольтинным видом, способным образовывать в урболандшафтах многолетние гнездовые агрегации.

6. Важной составляющей брачного поведения у *C. cunicularius*, *C. friese* и *L. cornutus* является конкуренция между самцами за обладание самкой. При этом у этих видов конкурирующие самцы и самка перед спариванием образуют предкопуляционный клубок, который распадается сразу после начала копуляции одного из самцов с самкой. У *A. manicatum* конкуренция между самцами, по-видимому, проявляется в борьбе за куртину кормового растения, куда прилетают самки и где происходит копуляция. При этом такая конкуренция позволяет этому виду одновременно конкурировать с другими антофильными насекомыми за кормовой ресурс. В брачном поведении самцов *L. cornutus* отмечена, описанная Т. П. Мариковской, иерархическая градация.

7. Для сохранения редких и исчезающих видов пчёл необходимо в местах гнездования этих видов организовывать сеть энтомологических заказников.

Список литературы

1. Амолин А. В. Гнездостроящие пчелы трибы Anthidiini (Hymenoptera : Megachilidae) юго-востока Украины / А. В. Амолин // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – 2008. – Вып. 8. – С. 96-103.
2. Амолин А. В. К изучению ландшафтно-биотопического распределения пчел семейства Colletidae (Hymenoptera: Apoidea) в Донбассе / А. В. Амолин // Эверсманния. – 2018. – Вып. 54. – С. 43-48.
3. Гребенников В. С. Коллеты / В. С. Гребенников // Пчеловодство. – 1974. – № 1. – С. 36-38.
4. Гутбир А. К биологии некоторых видов пчел одиночных; о классификации и эволюции гнезд ос и пчел (Hymenoptera Aculeata) / А. Гутбир // Любитель природы. – 1915. – № 9. – С. 257-275.
5. Гутбир А. О классификации и развитии гнезд ос и пчел / А. Гутбир // Тр. Русского энтомолог. общ-ва. – 1916 (1915). – Т. 41, № 7. – С. 1-57.
6. Иванов С. П. Методы изучения биологии и экологии диких пчел в природе и лаборатории / С. П. Иванов. – Симферополь : ТНУ, 2011. – Ч. 1. – 92 с.
7. Иванов С. П. Эдафические условия гнездования диких пчел *Colletes cunicularius* L. в Крыму / С. П. Иванов, Л. И. Головчанская, М. Г. Абдусалам // Рациональное использование и охрана экосистем Крыма : сб. науч. работ. – К. : УМК ВО, 1992. – С. 57-60.
8. Левченко Т. В. К фауне пчел (Hymenoptera, Apoidea) Московской области: предварительный список видов семейства Megachilidae / Т. В. Левченко / Исследования по перепончатокрылым насекомым : сб. науч. работ. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 153-161.
9. Левченко Т. В. Зоогеографическая характеристика фауны пчел (Hymenoptera, Apoidea) Московской области / Т. В. Левченко // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 2009. – Т. 114 (1). – С. 14-21.
10. Малышев С. И. Гнездование коллетов, *Colletes* Latr. (Hymenoptera Apidae) / С. И. Малышев // Русское энтомолог. обозрение. – 1923. – Т. 18. – С. 103-124.
11. Мариковская Т. П. Этологические особенности, структура гнезда и тенденция к становлению общественного образа жизни пчелы *Lithurgus cornutus* Fab. (Hymenoptera, Megachilidae) / Т. П. Мариковская // Энтомолог. обозрение. – 1991. – Т. 70, вып. 1. – С. 70-80.
12. Осичнюк Г. З. Бджолині (Apoidea) правобережного степу України / Г. З. Осичнюк. – К. : АН УССР, 1959. – 92 с.
13. Осичнюк А. З. Пчелиные (Hymenoptera, Apoidea) Украинских Карпат и Закарпатья. II. Семейства Melittidae и Megachilidae / А. З. Осичнюк // Вестн. зоол. – 1967. – № 2. – С. 64-71.
14. Осичнюк Г. З. Бджоли-андреніди / Г. З. Осичнюк / Фауна України. Бджолині. – К. : Наук. думка, 1977. – Т. 12, вип. 5. – 328 с.
15. Песенко Ю. А. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) степей Нижнего Дона. I. Сем. Megachilidae / Ю. А. Песенко // Энтомолог. обозрение. – 1971. – Т. 50, вып. 1. – С. 66-78.
16. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
17. Радченко В. Г. О гнездовании трех видов пчел рода *Colletes* Latr. с заметками по биологии клептопаразитической пчелы *Epeolus cruciger* Pz. (Hymenoptera, Colletidae и Anthophoridae) / В. Г. Радченко // Ред. ж. Вестник зоологии. – 1988. – 14 с. Деп. в ВИНТИ 03.06.88, № 4388-И88.
18. Ромасенко Л. П. Пчелы-мегахилиды (Apoidea, Megachilidae) Украинского госудаоственного степного заповедника (Хомутовская степь, Каменные могилы) / Л. П. Ромасенко. – К. : Ин-т зоологии АН УССР, 1990. – 64 с.
19. Gutbier A. Über einige Hymenopterenester aus Turkestan / A. Gutbier // Ztschr. Wiss. Insectenbiol. – 1914. – 10 (10/12). – S. 339-345.

20. *Malyshev S. I.* Lebensgeschichte des *Colletes cunicularius* L. / S. I. Malyshev // Ztschr. Morphol. und Öcol. Tiere. – 1927. – 9 (3/4). – S. 390-409.
21. *Malyshev S. I.* Nistgewohnheiten der Steinbienen *Lithurgus* Latr. (Apoidea) / S. I. Malyshev // Ztschr. Morphol. und Öcol. Tiere. – 1930. – 19 (1). – S. 116-134.
22. *Müller A.* Wildbienen im Schaffhauser Randen / A. Müller // Neujarhrsblatt der Naturforsch. Gesell. Schaff. – 1991. – № 43. – S. 1-78.
23. *Proshchalykin M. Yu.* Tribe Anthidiini / M. Yu. Proshchalykin, A. V. Fateryga / Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. I Symphyta and Apocrita : Aculeata. – Saint Petersburg : Zoological Institute RAS, 2017. – 300 p.

Amolin A. V. To the study of ecology and mating behavior of four nest-building species of bees (Hymenoptera: Apiformes) in the Donbass. – The article presents the results of long-term research on landscape-biotopical distribution, mating behavior, relative abundance, phenology, trophic links, nesting stations and nesting parasites of four species of bees: *Colletes cunicularius*, *Camptopoeum friese*, *Lithurgus cornutus* and *Anthidium manicatum* in the Donbass. The mating behavior of the rare steppe species *C. friese* is described for the first time, as well as known in the literature data on the ecology and mating behavior of *C. cunicularius*, *L. cornutus* and *A. manicatum* are refined. By all species of bees under study (except *A. manicatum*), a competitive struggle between males for the possession of a female before the beginning of mating was noted. A specific element of this struggle is a brief appearance of a pre-copulatory ball that consists of several (2-4) males and one female. By *A. manicatum*, a competition between males become apparent in the fighting for the clump of the fodder plant, where fly females and where copulation takes place.

Key words: *Colletes cunicularius*, *Camptopoeum friese*, *Lithurgus cornutus*, *Anthidium manicatum*, ecology, mating behavior.