

Г. С. Вовейков

ЕСТЕСТВЕННАЯ СМЕНА САМОК В СЕМЬЯХ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, BOMBIDAE)

В течение многих лет автор попутно со своей основной работой вел как энтомолог-любитель наблюдения над шмелями в целях изыскания путей повышения их эффективности в опылении красного клевера. Некоторые из сделанных наблюдений, по мнению автора, представляют интерес; к таким, в частности, относятся наблюдения над естественной сменой самок в семьях шмелей; этому вопросу и посвящено настоящее предварительное сообщение.

При изучении биологии шмелей с 1927 г. сперва в Калининской, а затем в Ленинградской области, наше внимание привлек факт существования у шмелей крупных и мелких самок. В процессе работы удалось до известной степени вскрыть биологическое значение этого явления и обнаружить связанную с ним естественную смену самок в семьях шмелей у всех исследованных видов. Оказалось, что в результате смены самок численность семьи увеличивается: в семье воспитывается больше молодых самок, а ее распад отодвигается на более поздний срок. Наоборот, семьи, в которых смены самок не происходит, не дают большой численности и часто гибнут в начальной стадии развития.

Отродившиеся в конце лета или начале осени самки после вылетов для ориентировки и неоднократных вылетов в брачный период приступают к поискам места для зимовки и к его устройству — отрыванию в земле норки длиной в среднем от 10 до 20 см с небольшой камерой в конце. Выход из камеры закупоривается уходящей на зимовку самкой. Весной перезимовавшая самка затрачивает много энергии, чтобы выбраться из обвалившегося за зиму выхода из камеры, после чего начинает поиски хорошей кормовой базы и места для устройства гнезда. Для воспитания первой партии рабочих особей самка должна налетать много километров, чтобы собрать 30—50 г нектара и 1—2 г пыльцы, расходуемых на выкармливание детки и на обогревание расплода до 32—36° путем пережигания в своем организме питательных веществ. От откладки яиц до появления первой партии рабочих особей, способных освободить самку от вылетов и помогающих ей в обогревании расплода, проходит от 18 до 24 суток и более, в зависимости от температурных условий и от вида шмелей. К этому времени напряженная работа приводит к физиологическому старению самки. Самка теряет в весе, ее волосяной покров стирается, а крылья сильно изнашиваются. Истощенная самка не способна откладывать достаточное количество яиц, что приводит к слабой деятельности отродившихся рабочих семьи. Если в это время не происходит смены самки, то часть рабочих особей (трутовки) приобретает способность

к откладке яиц и отстраняет самку от яйцекладки. Такая семья быстро воспитывает молодых самок из последних отложенных самкой яиц и самцов из яиц, отложенных трутовками. Семья распадается, оставляя малочисленное и слабое потомство, в связи с тем, что в слабой семье нет необходимых условий питания и температуры для воспитания полноценных особей. Только в особо благоприятную погоду и в теплых гнездах (например в древесине или в жилых постройках) самки менее изнашиваются и дают большую численность семьи. Но в природе такие условия встречаются редко: чаще самки полностью изнашиваются еще до появления рабочих особей.

В результате разнообразных условий развития шмелиных семей наблюдается отрождение мелких и крупных самок, однако без резкой границы между этими двумя категориями самок. Мелкие самки развиваются главным образом в слабых семьях, тогда как в сильных семьях мелкие самки обычно выходят лишь в начале и в конце отрождения партии самок. Обе категории самок, при прочих равных условиях, обладают различной способностью к основанию семьи и имеют различную плодовитость. Мелкие самки по сравнению с крупными более способны к сбору корма, затрачивая на полеты меньше энергии, в связи с чем крылья и весь организм изнашиваются меньше. Эти самки работают на цветах с большей ловкостью и проворством, что особенно легко обнаруживается на цветках, неудобных для собирания нектара и пыльцы. Для мелких самок требуется меньше корма, и у них быстрее развиваются яичники и возникает побуждение к яйцекладке и к основанию гнезда. Имея меньший объем зобика, по сравнению с крупными самками, мелкие самки быстрее наполняют его нектаром и поэтому чаще возвращаются в гнездо. Последнее очень важно, так как перерывы в обогревании детки во время вылетов за кормом получаются короче, а за время коротких отлучек муравьи и другие насекомые меньше разворовывают запасы корма в гнезде. Все это приводит к тому, что мелкие самки быстрее выводят первую партию рабочих особей и у них значительно реже выводятся рабочие особи с недоразвитыми крыльями, реже наблюдается застуживание и гибель детки в фазе куколки. При равных условиях мелкие самки меньше гибнут от недостатка корма и реже бросают гнездо в начальной стадии развития. У мелких самок вначале численность семьи увеличивается быстрее, чем у крупных самок, но семья и распадается быстрее вследствие меньшей плодовитости мелкой самки.

Более позднее развитие яичников у крупных самок и связанное с этим позднее проявляющееся побуждение к откладке яиц ведет к запаздыванию поисков и устройства гнезда; часто крупная самка позже приступает и к воспитанию расплода. При плохом взятке крупные самки бросают свое гнездо на фазе яиц или куколок, реже — на фазе личинок, так как последние менее требовательны к температуре и могут дольше находиться без самки, питаясь имеющимся запасом перги. При гибели первой партии детки крупные самки не в состоянии воспитать вторую партию, поэтому они погибают или бросают свое гнездо. В последнем случае крупные самки отыскивают готовое гнездо своего вида или даже другого вида шмелей, но имеющего сходную «клиентуру» медоносов.

Различие биологических свойств мелких и крупных самок обнаруживается также и при опытах организации шмелиных семей с двумя матками. Попытки содержать в одном гнезде двух крупных самок оказались безуспешными, но крупная и мелкая самки могут жить некоторое время совместно в одном гнезде и воспитывать расплод. При этом яйца откладываются только крупной самкой, мелкая самка лишь помогает в воспи-

тании детки и к моменту появления рабочих особей или даже раньше покидает гнездо.

В опытах при подкормке несколько мелких самок могут совместно воспитывать расплод до окукливания личинок, но при этом яйца откладываются, повидимому, только одной из самок.

В неблагоприятные холодные годы с плохим взятком крупные самки не только не в состоянии воспитать первую партию рабочих особей, но даже не могут довести личинок до вылупления из яиц. Такие самки бросают гнездо и сменяют самку в чужом гнезде, из которого изгоняют самку или убивают последнюю. Часть крупных самок вообще не основывает своих гнезд, а паразитирует, овладевая гнездами других самок. К этой последней группе относятся самки с повреждением крыльев, лапок, хоботка, однако сюда относятся и такие самки, у которых видимых дефектов не обнаруживается. Если крупная самка овладевает чужим гнездом в поздние сроки, то при плохом взятке семьи воспитывает только самок и трутней; это происходит потому, что рабочие особи не дают новой самке откладывать много яиц. В этих случаях смена самки по результатам сходна с паразитизмом шмелей-кукушек рода *Psithyrus* Lep.

Смены самок в гнездах шмелей происходят при разнообразных обстоятельствах и могут делиться на ранние и поздние, однократные и многократные, нормальные (не сопровождающиеся уничтожением рабочих особей) и ненормальные, смены мелких и смены крупных самок. В зависимости от того или иного сочетания условий, при смене получаются и различные последствия для шмелиной семьи.

Весьма благоприятной для развития численности семьи является двукратная, но разновременная нормальная смена самок. Первая, обычно мелкая самка, основавшая гнездо в ранний период гнездования (в конце апреля или начале мая), к моменту отрождения первой партии рабочих особей сильно изнашивается и, не обладая большой плодовитостью, не может обеспечить дальнейшего развития семьи. Перед отрождением рабочих особей или при наличии еще молодых нелетных рабочих смена первой самки благоприятна для семьи. Обычно в это время мелкая самка сменяется крупной, которая еще не основала или бросила свое гнездо. Крупная самка заблаговременно находит гнездо мелкой самки и выжидает появления в нем одного-двух первых рабочих. В это время она живет поблизости, хорошо питается и в теплую погоду ежедневно посещает найденное гнездо, не трогая при этом «хозяйку» и, при нападении последней, без сопротивления покидает чужое гнездо. В момент появления первых рабочих особей крупная самка проникает в гнездо и после борьбы выгоняет, реже — убивает, мелкую самку, овладевая чужим гнездом. В первые дни самка вылетает за кормом для молодых рабочих и расплода. С началом вылета рабочих особей, при достаточном обеспечении ими семьи необходимым кормом, самка освобождается от вылетов и увеличивает яйцекладку. Вторая партия детки требует много корма и большей затраты энергии на обогревание. Рабочие особи быстро изнашиваются или теряются по разным причинам. Возникает недостаток корма, вынуждающий самку возобновить вылеты и затрачивать больше энергии на обогревание увеличивающегося расплода. В результате этого вторая самка, как и первая, изнашивается и может быть сменена третьей самкой, не имеющей еще своего гнезда. Появление рабочих второй партии, требующих много корма, увеличивает летнюю деятельность оставшихся немногих рабочих из первой партии. Этот момент наиболее благоприятен для второй смены самки, при которой, в отсутствие летних рабочих в гнезде, третья самка убивает вторую, а при возвращении и сопротивлении рабо-

чих часть из них выгоняет или убивает поодиночке. При недостатке корма новая самка производит вылеты за кормом, но вскоре прекращает вылеты, так как вторая партия рабочих, более многочисленная, чем первая, полностью снабжает семью необходимым кормом.

При достаточном тепле и корме в гнезде третья самка увеличивает яйцекладку до нескольких десятков яиц в сутки. Численность семьи быстро растет, создаются запасы корма, краткие перерывы во взятке мало отражаются на развитии семьи. Так развитие продолжается до длительных перерывов во взятке или резкого понижения внешней температуры, при котором запасы корма в гнезде быстро истощаются. Рабочие особи при этом выбрасывают детку и активно мешают самке откладывать яйца; самка в этих условиях откладывает в одну ячейку оплодотворенные и неоплодотворенные яйца, что ведет к появлению трутней, а затем и самок; семья при таких условиях идет к распаду.

При описанных благоприятных для развития семьи условиях в природе численность семьи иногда достигает до 600 особей (*Bombus lucorum* L., *B. lapidarius* L.). В такой семье к осени отрождается большое количество самок (до ста и более), большинство из которых являются крупными, мелкие же самки представлены незначительным количеством.

Описанные нормальные смены самок в природе происходят сравнительно редко. Дело в том, что смены происходят, как правило, только в хорошую погоду, которая не всегда совпадает с тем коротким периодом развития семьи, в который может произойти нормальная смена самок. Если этот период упущен и в гнезде появились уже лётные рабочие шмели первой партии, то смена сопровождается частичным уничтожением их (ненормальная смена). При появлении лётных рабочих второй партии смены самки обычно не происходит, так как многочисленные рабочие не допускают смены, убивая самку, пытающуюся проникнуть в гнездо. Только при ослаблении семьи смена в это время может произойти, но такая поздняя смена в лучшем случае только задерживает распад семьи.

Многочисленные ненормальные смены самок приводят к тому, что семья распадается преждевременно или растет медленно, оставляя незначительное потомство: неоднократные смены самок происходят в этих случаях при наличии лётных рабочих, из которых одни гибнут при первой смене, другие — при второй, третьи — при третьей и т. д. При этом каждая новая самка остается одна или с незначительным количеством рабочих особей, которые не в состоянии освободить ее от вылетов и обогрева детки, и поэтому самка вынуждена периодически задерживать яйцекладку, вследствие чего численность семьи увеличивается очень медленно и запасов корма не создается; при кратком перерыве во взятке детка выбрасывается рабочими, а при длительном перерыве во взятке такая семья идет к распаду, воспитав лишь немного молодых самок.

В неблагоприятные годы, когда крупные самки почти не основывают своих гнезд, а мелкие в большинстве случаев гибнут, не закончив воспитания первой партии рабочих особей, смены самок происходят на разных стадиях развития семьи. Это происходит потому, что на каждую основавшую гнездо самку приходится до 10 свободных самок и более. В это время часто несколько свободных самок одновременно стремятся овладеть одним гнездом, в драках повреждают друг другу крылья, лапки, хоботки и становятся неспособными не только к сбору корма, но и к нормальному питанию: повреждение ножек затрудняет правильное откладывание яиц в ячейку, а отложенные вне ячейки яйца поедаются рабочими. В такие годы численность шмелей резко падает, так как многочисленные одновременные смены самок приводят к их гибели в драках и семье распа-

даются, нередко не оставив потомства. В Оредежском районе Ленинградской области до конца августа 1952 г. наблюдались пяти-шестикратные смены самок; в драках погибали или становились неспособными к работе из-за повреждений не только самки, но и значительное число «рабочих».

Смена самок является одной из причин интересного явления сосуществования в одной семье шмелей разных видов, но имеющих, однако, сходную «клиентуру» медоносов. *B. equestris* F. особенно отличается своей способностью овладевать гнездами других видов шмелей: *B. silvarum* L., *B. muscorum* F., *B. helferanus* Seid., *B. derhamellus* Kby. и др. Мелкие самки *B. equestris* F. успешно основывают свое гнездо, а крупные самки этого вида основывают свое гнездо в виде редкого исключения. Другие виды шмелей при сменах ограничиваются гнездами своего вида и гнездами близкого вида или подвида. Так, *B. soroënsis* F. может сменить самку *B. soroënsis laetus* Schmd; *B. subterraneus latreillellus* Kby. может сменить самку *B. distinguendus* F. Mor.; *B. helferanus* Seid. может сменить самку у *B. muscorum* F.; *B. derhamellus* Kby. — у *B. derhamellus rossicus* Skor. и т. д. Обратные смены происходят, но реже. Наконец, шмели третьей группы (*B. lapidarius* L., *B. hortorum* L.) сменяют самок только у своего вида и сами никогда не сменяются самками других видов, не считая, конечно, шмелей-кукушек (*Psithyrus* Lep.).

Сосуществование в одном гнезде шмелей разных видов может возникать и независимо от смены самок. Шмели, возвращающиеся в гнезда во время покоса, теряют ориентировку и разлетаются по чужим гнездам, иногда и других видов шмелей. Подобное явление наблюдается также в результате разорения шмелиных гнезд и при распаде семьи. Надо отметить, что смешанный видовой состав может возникнуть только у слабых семей, в которые шмели, потерявшие свое гнездо, принимаются гораздо легче, особенно в осеннее время. Сильные семьи обычно не принимают в гнездо не только шмелей иного вида, но даже и шмелей своего вида из других гнезд.

В осеннее время в гнездах часто наблюдается разнообразный видовой состав, состоящий, однако, из видов, близких по обслуживаемой «клиентуре» медоносов. Отмечалось до пяти видов в одном гнезде: *B. equestris* F., *B. silvarum* L., *B. helferanus* Seid., *B. muscorum* F. и *B. derhamellus* Kby. Другое сочетание видов, находившихся совместно в одном и том же гнезде: *B. subterraneus latreillellus* Kby., *B. distinguendus* F. Mor. и *B. hortorum* L. Как и при смене самок, отдельные виды могут принимать в свое гнездо лишь определенную группу других видов и, в свою очередь, сами принимаются в гнезда определенными видами. *B. lapidarius* L. в свое гнездо не принимает особей других видов и сам никогда не наблюдался в гнездах других видов.

От явления совместного существования в одном гнезде шмелей разных видов следует отличать случаи, когда шмели одного гнезда и принадлежащие к одному виду имеют различную окраску и даже форму тела. Так, в опытах с искусственной подкормкой сахарным сиропом с добавлением белковых заменителей удается задержать распад семьи, но при этом наблюдается появление рабочих особей, самок и трутней с резко измененной окраской и формой тела. Эти случаи характерны для осеннего периода, когда шмели при недостатке корма охотно поедают заменители перги и воспитывают часть особей при резко измененном рационе.

У домашней пчелы также наблюдается сезонная изменчивость, но в слабой степени, так как здесь имеются значительные запасы кормов и потому всякие заменители сильно разбавляются. Не исключено, что

Смена самок в гнездах шмелей

Дата	Место наблюдения	Смена самок	Примечание
12—13 VI 1936	Окрестности Ленинграда	<i>B. lapidarius</i> L. — <i>B. lapidarius</i> L.	Вывелся один рабочий шмель из первой партии (12 куколок).
VI 1940	Там же	<i>B. silvarum</i> L. — <i>B. equestris</i> F.	Начало отрождения первой партии рабочих особей (9 куколок).
VI 1943	Окрестности Старой Руссы	<i>B. soroënsis laetus</i> Schmd. — <i>B. soroënsis laetus</i> Schmd.	То же (10 куколок).
VI 1943	Там же	<i>B. agrorum</i> F. — <i>B. agrorum</i> F.	То же (8 куколок).
Вторая половина июня 1946 г.	Поярково, Амурская обл.	<i>B. equestris</i> F. — <i>B. equestris</i> F.	То же (число куколок не определено).
3—5 VI 1950	Окрестности Ленинграда	<i>B. silvarum</i> L. — <i>B. equestris</i> F.	То же (9 куколок).
20 и 30 VI 1950	Там же	<i>B. silvarum</i> L. — <i>B. silvarum</i> L. — <i>B. silvarum</i> L.	Две смены через 10 дней. Первая смена — начало отрождения первой партии; вторая смена — начало отрождения второй партии.
5—6 VII 1950	Там же	<i>B. helperanus</i> Seid. — <i>B. equestris</i> F.	Начало отрождения первой партии рабочих особей.
27 V и 11 VI 1951	Там же	<i>B. lucorum</i> L. — <i>B. lucorum</i> L. — <i>B. lucorum</i> L.	Две смены: вторая через 15 дней после первой.
20 VI 1952	Оредежский р-н Ленинградской области	<i>B. derhamellus</i> Kby. — <i>B. derhamellus</i> Kby.	Начало отрождения первой партии рабочих.
25—27 VI 1952	Там же	<i>B. derhamellus</i> Kby. — <i>B. derhamellus</i> Kby. — <i>B. derhamellus</i> Kby.	Две смены одновременно в начале отрождения первой партии (9 куколок). Две рабочие особи и две самки убиты.
14 VII 1952	Там же	<i>B. helperanus</i> Seid. — <i>B. helperanus</i> Seid. — <i>B. equestris</i> F. — <i>B. equestris</i> F. — <i>B. equestris</i> F.	Четыре смены одновременно в начале отрождения первой партии рабочих особей (7 куколок); четыре самки и две рабочие особи убиты.
15 VII 1952	Там же	<i>B. subterraneus latreillellus</i> Kby. — <i>B. distinguendus</i> F. Mor. — <i>B. subterraneus latreillellus</i> Kby.	Две смены одновременно в начале отрождения первой партии. Один рабочий и одна самка убиты.

Дата	Место наблюдения	Смена самок	Примечание
15 и 23 VII 1952	Там же	<i>B. helferanus</i> Seid. — <i>B. equestris</i> F. — <i>B. helferanus</i> Seid.	Первая смена в начале отрождения первой партии рабочих особей. Вторая смена на стадии личинок второй партии, после гибели самки от личинки мухи сем. <i>Copropidae</i> .
31 VII 1952	Там же	<i>B. subter. latreillellus</i> Kby. — <i>B. subter. latreillellus</i> Kby. — <i>B. subter. latreillellus</i> Kby.	Две смены одновременно после отрождения 7 рабочих особей из 14 куколок первой партии. Две самки и 3 рабочих особи убиты.

изменчивость окраски в некоторой степени связана и с изменением светового режима.

В таблице приведены некоторые характерные смены самок.

Изложение вопроса о сменах самок в шмелиных гнездах можно закончить кратким описанием смены самок, производимым шмелями-кукушками рода *Psithyrus* Lep. — паразитами и нахлебниками шмелей рода *Bombus* Latr.

Шмели-кукушки своих гнезд не основывают, а выращивают самцов и самок (рабочих особей у них нет), овладев гнездом строго определенного вида шмелей. Шмели-кукушки уменьшают численность не только тех видов шмелей, у которых они паразитируют, но и других видов, у которых они пожирают корм и тем самым тормозят их развитие. В условиях Ленинградской области шмели-кукушки предъявляют высокие требования к условиям существования — они паразитируют только в гнездах с большой численностью семьи и лишь у видов, гнездящихся в земле: *B. lapidarius* L., *B. hortorum* L., *B. lucorum* L., *B. soroënsis* F. и др.

Редко шмели-кукушки обнаруживаются в гнездах *B. hypnorum* L., если последние находятся в дуплах, в гниющей древесине и т. п. У видов шмелей, гнездящихся на поверхности земли, шмели-кукушки могут быть только нахлебниками. Так, *Psithyrus rupestris* F. паразитирует только у *B. lapidarius* L., а в качестве нахлебника отмечался у *B. silvarum* L., *B. derhamellus* Kby.; *P. barbytellus* Kby. паразитирует у *B. hortorum* L., а нахлебником может быть у *B. distinguendus* F. Мор., *B. subterraneus latreillellus* Kby.

Обладая способностью отыскивать гнезда шмелей, шмель-кукушка проникает в гнездо. Рабочие особи первой партии шмелей не могут бороться с крупным шмелем-кукушкой, обладающим крепкими покровами и сильными челюстями. Только после отрождения второй партии рабочих шмелей шмели-кукушки не могут завладеть гнездом. До отрождения второй партии рабочих особей они живут совместно с «хозяйкой», не отстраняя ее от яйцекладки. Шмели-кукушки поселяются в гнездах на разных стадиях их развития, но до появления второй партии рабочих, однако к яйцекладке не приступают. Только с появлением второй партии рабочих,

способных поддерживать более высокую температуру в гнезде и обеспечить гнездо достаточным количеством корма, шмели-кукушки приступают к яйцекладке, отстраняя «хозяйку» от последней или убивая ее.

В 1950 г. в окрестностях Ленинграда из 14 искусственно организованных гнезд *B. lapidarius* L. в 9 были убиты «хозяйки» поселившимися самками *P. rupestris* F. Но иногда шмели-кукушки живут все время совместно с основательницей гнезда, лишь отстранив ее от откладки яиц после отрождения второй партии рабочих; это наблюдается, например, у рано основывающих гнезда шмелей *B. lucorum* L., *B. hortorum* L., когда «хозяйка» гнезда износилась и потеряла способность откладывать большое количество яиц.

При паразитировании шмеля-кукушки в гнезде *B. lapidarius* L. «хозяйка» последнего рано или поздно убивается «кукушкой».

При вылете из гнезда молодые особи шмелей-кукушек ориентировочных полетов почти не производят и очень редко возвращаются обратно в гнездо, самки же обычных шмелей в большинстве случаев возвращаются сразу же после ориентировочных полетов в свое гнездо.

Таково, по нашему мнению, биологическое значение существования у шмелей крупных и мелких самок и связанное с этим явление естественной смены самок. Смены самок играют большую роль в выживаемости семьи, а следовательно, и в существовании видов шмелей вообще.
