

Чуканова Нина Вячеславовна

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ СУБСОЦИАЛЬНЫХ ВИДОВ ПЧЕЛ
НА ПРИМЕРЕ *HALICTUS QUADRICINCTUS* (F.)
(HYMENOPTERA; HALICTIDAE) В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ
ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА
«ВОРОНЕЖСКИЙ»**

03.02.08—экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Воронеж – 2019

Работа выполнена на кафедре экологии и систематики беспозвоночных животных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Воронежский государственный университет»

Научный

руководитель:

Голуб Виктор Борисович

доктор биологических наук, профессор,
профессор кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета

Официальные

оппоненты:

Саттаров Венер Нуруллович

доктор биологических наук, профессор,
профессор кафедры биоэкологии и биологического образования Башкирского государственного педагогического университета им. М. Акмуллы

Драполюк Инесса Сергеевна

кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии растений и животных Воронежского государственного педагогического университета

Ведущая

организация:

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Белгородский государственный национальный исследовательский университет»

Защита состоится «19» декабря 2019 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.034.01 при Воронежском государственном лесотехническом университете имени Г.Ф. Морозова по адресу: 394087, Воронеж, ул. Тимирязева, д. 8

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке или на сайте ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова» <http://vgltu.ru/nauka/dissertacionnye-sovety/sovet-d-21203401/>.

Автореферат разослан «___» _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Тихонова Елена Николаевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Род *Halictus* относится к трибе *Haictini*, включающей 48 родов. Эта триба охватывает широкий спектр видов, от одиночных до достаточно продвинутых эусоциальных и занимает особое положение среди социальных насекомых, что дает богатый материал для анализа закономерностей эволюции социальности у пчел. Социальное поведение продолжает занимать центральное место в области биологии. Социально-полиморфные виды, проявляющие социальное или одиночное поведение в различных частях своего ареала, дают важную информацию об экологических и эволюционных причинах и последствиях социального поведения.

Актуальность и важность настоящего исследования определяются и огромной биоценотической значимостью пчел: они являются важнейшими опылителями дикорастущих и сельскохозяйственных растений. При этом до 80-90% в опылении сельскохозяйственных энтомофильных культур принадлежит медоносным пчелам. Наблюдаемое в последнее время резкое сокращение пчел (коллапс пчелиных семей – КПС (Саттаров, Туктаров и др., 2014)), рассматривается учеными как реальная угроза, в связи с чем изучение вопросов биологии и экологии одиночных видов, в особенности полилектов, является актуальным с целью восполнения недостатка опылителей.

Решение вопросов экологии пчелиных, в том числе влияния абиотических и биотических факторов и их изменений, на особенности биологии видов, формирование и смену форм социального поведения важно для понимания механизмов поддержания стабильности популяций и экосистем, в целом.

Особенности биологии и экологии подавляющего большинства видов галиктин остаются не изученными или изучены недостаточно. Это в полной мере относится к широко распространенному в среднерусской лесостепи, но малочисленному – *H. quadricinctus*.

Изученность галиктин в отношении наличия или отсутствия у отдельных видов эусоциальной жизни очень низка. Помимо общей причины – изученности биологии лишь около 5% видов пчел, здесь имеет значение также открытие эусоциальности у галиктин и необходимость проведения углубленных и специальных исследований (включая изучение овариев) для доказательства одиночного или эусоциального образа жизни. Разные аспекты биологии *H. quadricinctus* исследовали Eversmann E. (1846), Breitenbach W. (1878), Verhoeff C. (1891, 1892, 1897), Scholz J.R. (1912), Благовещенская Н.Н. (1956), Атанасов Н. (1960, 1962), Осичнюк Г.З. (1966), Vasic Z. (1967), Ebmer A.W. (1969), Мариковская Т.П. (1972), Песенко Ю.А. (1972), Ситдииков А.А. (1987), Tomozei B. (2002), Лопатин А.В. (2005).

В связи сизложенным выше представляется необходимым детальное рассмотрение вопросов гнездования, развития, этологии и других вопросов биологии как *H. quadricinctus*, так и других видов пчел.

Степень разработанности. За последние 50 лет имеются лишь единичные работы, посвященные отдельным аспектам биологии и экологии *H. quadricinctus*. В частности, хорошо освещен вопрос гнездования этого вида в работах Ситдикова А.А. (1987), Лопатина А.В. (2005), где представлено подробное описание строения камерных гнезд. В литературе фрагментарно встречаются данные о трофических связях этого вида. Исследование, проведенное в 2009 г. Северовой Е.Э., Лопатиным А.В. и др., позволило выявить для *H. quadricinctus* предпочтительные кормовые растения. В литературе отсутствуют данные о влиянии экологических факторов на строение гнезд и развитии преимагинальных фаз *H. quadricinctus*, о фуражировочном поведении вида. Также недостаточно изучен вопрос, касающийся характерных для *H. quadricinctus* форм социального поведения.

Цель и задачи исследования. Цель диссертационного исследования – выявить особенности экологии и биологии социально полиморфного вида *H. quadricinctus* в стабильных условиях и в условиях экзогенных нарушений. В ходе работы решали следующие задачи:

- 1) исследовать и описать особенности формирования агрегации гнезд *H. quadricinctus* в стабильных условиях и в условиях экзогенных нарушений;
- 2) изучить строение гнезд, выявить влияние типа почвы, продолжительности использования гнезда, степени антропогенной нагрузки и формы социального поведения на их архитектуру;
- 3) провести анализ влияния колебаний влажности почвы и развития в ячейках гнезда *H. quadricinctus* грибов-микромикетов на выживаемость преимагинальных фаз;
- 4) проследить суточную динамику активности и исследовать фуражировочное поведение; исследовать трофические связи как одну из форм биоценотических взаимоотношений и выявить спектр кормовых растений;
- 5) изучить распределение функциональных обязанностей в социальных гнездах *H. quadricinctus*;
- 6) установить причинно-следственную связь между произошедшими экзогенными нарушениями среды и сменой формы социального поведения.

Научная новизна. Впервые установлено ранее не обнаруженное у данного вида пчел примитивно-эусоциальное поведение, вызванное экзогенными нарушениями среды. Впервые для данного вида зарегистрирован переход от одиночного образа жизни при формировании субсоциальных колоний к эусоциальному. Впервые описаны факторы, обуславливающие разнообразие архитектуры гнезд *H. quadricinctus*. Впервые описано гнездование вида в нетипичной гнездовой станции. Впервые обнаружено и описано многолетнее использование гнезд самками *H. quadricinctus*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты диссертационных исследований существенно дополняют сведения о биологии и экологии пчелы *H. quadricinctus*, на территории Воронежской области, расширяют представление об экологии гнездовании данного

вида, системе взаимосвязей со средой обитания. Полученные нами данные расширяют представления о воздействии грибов-микровицетов на выживаемость преимагинальных фаз *H. quadricinctus*, а также о причинно-следственных связях между произошедшими экзогенными нарушениями среды и сменой формы социального поведения изученного объекта.

Полученные сведения о трофических связях могут найти применение в практике агропромышленных (сельскохозяйственных) предприятий, реализующих методологию опыления энтомофильных «культурных» и дикорастущих представителей флоры.

Результаты проведенных исследований необходимо использовать в системе природоохранных мероприятий, в частности при мониторинге локальных популяций и субпопуляций *H. quadricinctus* в Воронежской области и других регионах с подобными природно-климатическими и физико-географическими условиями, а также при разработке мер по сохранению и поддержанию эффективной численности таксономических групп перепончатокрылых. Результаты изысканий могут использоваться в научных целях, а также в методологии образовательной системы, в части индивидуальных образовательных траекторий реализуемых высших и средних учебных заведениях.

Методология и методы исследования. При проведении исследований были использованы:

- стандартные полевые и стационарные методики, широко используемые в экологических исследованиях насекомых: прямое наблюдение, оценка состояния, измерение, описание, составление схем;
- методы картирования, раскопок без заливки гипсом, камерального анализа коллекций, индивидуального мечения и индивидуального отлова исследование видового состава растительного покрова, методы наблюдений суточной активности и фуражировки;
- традиционные методы регистрации наблюдений: словесная запись, фотографирование;
- статистические методы обработки данных.

На защиту выносятся следующие положения и результаты:

1. Число гнезд *H. quadricinctus* в исследуемой агрегации в стабильных условиях сохраняется относительно постоянным; количество гнезд в гнездовой станции в результате экзогенных нарушений максимально возрастает в первый год, после чего ежегодно основывается не более 1 нового гнезда.

2. Степень разветвленности ходов, количество камер, глубина, количество слепых ходов и наличие зимовальных камер в гнездах *H. quadricinctus* зависит от эдафического фактора, возраста гнезда, формы социального поведения и антропогенной нагрузки; гнезда *H. quadricinctus* могут использоваться до 5 лет.

3. Развитие на пыльцевом хлебе грибов родов *Saccaromyces* Meyen (1838) и *Mucor* Fresenius (1850) фактически не влияет на выживаемость преимагинальных фаз *H. quadricinctus* и служит причиной их смертности лишь в 0,9 % случаев.

4. Самки *H. quadricinctus* предпочитают растения с обильной легкодоступной пылью и посещают даже единичные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда (до 1 км), игнорируя близко растущие растения других видов.

5. В социальных гнездах *H. quadricinctus* функциональная специализация в выполняемых видах работ среди рабочих особей выражена относительно слабо.

6. Эусоциальность проявляется в изолированных от крупных агрегаций гнездах, что повышает вероятность выживания популяции.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов диссертационного исследования подтверждается достаточным количеством наблюдений, современными методами исследования, которые соответствуют поставленным в работе целям и задачам. Научные положения и выводы, сформулированные в диссертации, подкреплены убедительными фактическими данными, наглядно представленными в приведенных таблицах и рисунках. Основные положения работы докладывались автором на научных сессиях Воронежского государственного университета (г. Воронеж, 2011-2017 гг.), на XIV Съезде Русского энтомологического общества (г. Санкт-Петербург, 27 августа-1 сентября 2012 г.), на XIV Всероссийском мирмикологическом симпозиуме «Муравьи и защита леса» (г. Москва, 19-23 августа 2013 г.), на Межрегиональной конференции департамента природных ресурсов (г. Воронеж, 18 декабря 2014 г.), на III симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (г. Нижний Новгород, 6-12 сентября 2015 г.), на Научной конференции, посвященной 70-летию юбилею кафедры «Зоология и экология» ПГУ и памяти профессора В.П. Денисова (1932-1997) «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных» (г. Пенза, 15-18 ноября 2016 г.), на XV Съезде Русского энтомологического общества (г. Новосибирск, 31 июля-6 августа 2017 г.).

Публикации. Основное содержание и защищаемые положения отражены в 14 научных работах, из них 2 в изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки Российской Федерации.

Благодарности. Выражаю благодарность своему научному руководителю доктору биол. наук, профессору кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных ВГУ Виктору Борисовичу Голубу за научно-методическое руководство и консультативную поддержку; ведущему биологу биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» кандидату биол. наук Алексею Васильевичу Лопатину за постоянную помощь в подборе литературных данных, освоении полевых и лабораторных методов проведения исследований и анализе полученных результатов; ведущему сотруднику биологического факультета МГУ кандидату биол. наук Елене Эрастовне Северовой за помощь в определении образцов пыльцы; доценту кафедры ботаники и микологии ВГУ кандидату биол. наук Гавриилу Михайловичу Мелькумову за помощь в определении образцов грибов-микробиот.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

Halictus quadricinctus (Fabricius, 1776) широко распространенный вид в умеренной зоне Палеарктики. Его ареал охватывает всю Европу (кроме Англии и Скандинавии) и простирается на восток до Китая и на юг до Северной Африки. Пчела гнездится в плотных, как правило, глинистых слоях почвы, преимущественно, выбирая обрывистые участки берегов рек (Eversmann, 1846; Благовещенская, 1956; Tomozei, 2002), крутые склоны оврагов (Breitenbach, 1878; Лопатин, 2005), вертикальные стены карьеров (Scholz, 1912; Ситдилов, 1987) хорошо прогретые солнцем. Гнезда обнаружены и в нетипичных для этого вида местах – грунтовых дорогах с легкой почвой (Чуканова, Лопатин, 2011; Чуканова, Лопатин, 2013). Гнезда основаны более чем одной самкой и образуют плотные скопления – агрегации (Лопатин, 2010).

Согласно литературным данным *H. quadricinctus* один из немногих видов трибы *Halictini*, которые строят камерные гнезда с основным ходом, камерой с сотом и нижним слепым ходом (Радченко, Песенко, 1994; Ситдилов, 1987; Лопатин, 2005). В большинстве гнезд *H. quadricinctus* строится только 1 камера с сотом. Форма камеры повторяет форму сота. Нижние ячейки часто не изолированы от окружающей почвы.

Трофические связи многих видов пчел до сих пор изучены очень неравномерно и слабо. Большая часть представителей трибы *Halictini* являются полилектами: самки собирают пыльцу с растений, принадлежащих к разным ботаническим семействам (Радченко, Песенко, 1994; Алиев и др., 2005; Северова, Лопатин и др., 2009; Dikmen, 2011; Игнатенко, 2012). Наиболее предпочтительными для многих представителей рода *Halictus* являются виды семейства *Asteraceae*. Самки *Halictus eurygnathus* (Bluthgen, 1931) посещают 32 вида растений 11 семейств с предпочтением бобовых и астровых, а *Halictus maculatus* (Smith, 1848) – 25 видов растений из 6 семейств, предпочитая астровые. В состав пыльцевых хлебцев широкополилекта *Halictus hesperus* (Smith, 1862) может входить пыльца 14-22 различных видов растений из 27 семейств (Brooks, Roubik, 1983).

У всех исследованных ранее популяций *H. quadricinctus* наблюдалось только субсоциальное поведение (Ситдилов, 1987; Радченко, Песенко, 1994). *H. quadricinctus* производит одно поколение в год. Самки контролируют развитие потомства и заполняют почвой большинство ячеек, не содержащих живых преимагинальных фаз. Они могут доживать до отрождения молодых особей и часто гибнут внутри гнезда.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение биологии и экологии *H. quadricinctus* проводили в 2007-2016 гг. на территории Центрально-Черноземного региона в пределах Атлантико-континентальной европейской

области Умеренного климатического пояса европейской части России (Атлас СССР, 1986).

При изучении биологии пчел выполнялось картирование и раскопки гнезд, регистрировалось строительное, фуражировочное и другие формы поведения.

Диссертационное исследование выполнено на территории государственного природного заказника федерального значения «Воронежский». Раскопки гнезд, наблюдения и сбор имаго проведены на левом берегу р. Усмани в окрестностях биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» (Новоусманский р-н, 20-25 км к юго-востоку от Воронежа). Усманский бор, на западной границе которого проводились исследования, расположен в Восточно-европейской лесостепной провинции лесостепной зоны европейской неморальной области Палеарктики. Район исследования с высотами, не превышающими 100-150 м над уровнем моря, сложен песками и глинами неогеновой системы кайнозойской группы. Усмань – малая река на севере Воронежской области. Аллювиальные четвертичные отложения в ее долине представлены пескам, суглинками и глинами надпойменных террас. Участки 3-й надпойменной террасы имеют пологоувалистый рельеф (Атлас Воронежской области, 1994).

Климат региона умеренно-континентальный. В районе исследований годовое количество осадков около 550 мм, из них весной – более 100 мм и летом более 175 мм. Среднегодовая температура воздуха 5-5,5 °С. Средний абсолютный максимум температур +34 °С. Средний абсолютный минимум температур -29 °С. 107 дней в году средняя суточная температура воздуха превышает +15 °С, вегетационный период растений продолжается с 12 апреля по 18 октября (Там же).

Агрегация гнезд *H. quadricinctus* с координатами N 51°48'33.9" E 039°22'19.1" (Рисунок 1) была обнаружена в 1994 г. на грунтовой дороге с сильно утрамбованной супесчаной почвой. Компактные группы гнезд *H. quadricinctus* занимают участок дороги длиной 27 м и шириной около 4 м. Исследованная территория подвергается сильной рекреационной нагрузке.

Биология пчел изучалась в естественных условиях, после чего проводилась камеральная обработка собранного материала. Изучение архитектуры гнезд проводили методом раскопок без заливки гипсом. Группы ячеек извлекали и препарировали в лаборатории. Препараты для споро-пыльцевого анализа изготавливались из экскрементов личинок и пыльцы, снятой с опущения пчел. Палиноморфологические типы определялись с помощью светового микроскопа при 100-кратном увеличении. Определение принадлежности пыльцы к тому или иному таксону проводили по работам Куприяновой Л.А. и Алешиной Л.А (Куприянова, Алешина, 1972, 1978).



Рисунок 1 – Исследуемая агрегация гнезд *Halictus quadricinctus* (высота 2 км)

Идентификацию грибов проводили по методикам Ellis, Sutton и deHoog с изменениями, соответствующими настоящему исследованию (Ellis, 1971; Sutton, 1980; Hoog, Guarro, Gene, Figueras, 2000). Для определения грибов использовали микроскопы МБС-10 и Микромед-1 с последующей фотосъемкой микроскопированных объектов при помощи цифровой камеры CanonPowerShot SX 260 HS.

Связь зараженности гнезда грибами с глубиной гнездования, размером гнездовой камеры и числом ячеек в гнезде оценивали с помощью теста корреляции Спирмена. Под зараженностью гнезда понимали число ячеек, заселенных грибами какого-либо вида, выраженное в процентах от общего числа ячеек в гнезде. Полученные результаты были статистически обработаны с помощью программы Statistica, v. 6.0 (StatsoftInc, USA 1984–2001). Описание выборочного распределения признаков приведено в виде «Me [25; 75] [min; max]» (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили; min и max – минимальное и максимальное значения).

Систематика галиктин (р. *Halictus*, *Seladonia*, *Lasioglossum*) приведена по работам Ю.А. Песенко (Песенко, 2007; Pesenko, Banaszak, Radchenko, Cierzniak, 2000).

ГЛАВА 3. АГРЕГАЦИИ ГНЕЗД *HALICTUS QUADRICINCTUS* И ВАРЬИРОВАНИЕ ИХ ПЛОТНОСТИ

Описываемая агрегация – единственная обнаруженная на обследованной территории природного заказника «Воронежский» агрегация. На обрывистом левом берегу реки Усмани и примыкающей к нему грунтовой дороге отмечалось до 300-500 гнезд различных видов пчел и ос (*Lasioglossum sexnotatum*(Nylander, 1852), *Seladoniasubaurata* (Rossi, 1792), *Halictus sexcinctus*(Fabricius, 1775), Dasypodaidae, Andrenidae, Melittidae, Megachilidae, Anthophoridae. Кроме того, были зарегистрированы гнезда нескольких родов роющих ос

(сем. Sphecidae). Ежегодно до 2010 г. в агрегации основывалось около 100 гнезд пчел рода *Halictus*, из них наибольшая часть (до 68 гнезд) принадлежала *H. quadricinctus*. Гнезда этого вида сосредоточены на всем протяжении грунтовой дороги, преимущественно в центральной её части. В 2007 г. было основано не менее 30-40 гнезд, в 2008 и в 2009 гг. картировано расположение около 60 гнезд, в 2010 – не менее 30. В результате пожара в конце июля 2010 г. пойма и лес вблизи агрегации сильно пострадали. Число гнезд *H. quadricinctus* резко сократилось: в 2011 г. их было зарегистрировано не более 5, в 2012 – не менее 9 гнезд, в 2013-2015 гг. – не менее 10. К 2016 году количество гнезд возросло до 11 (Рисунок 2).

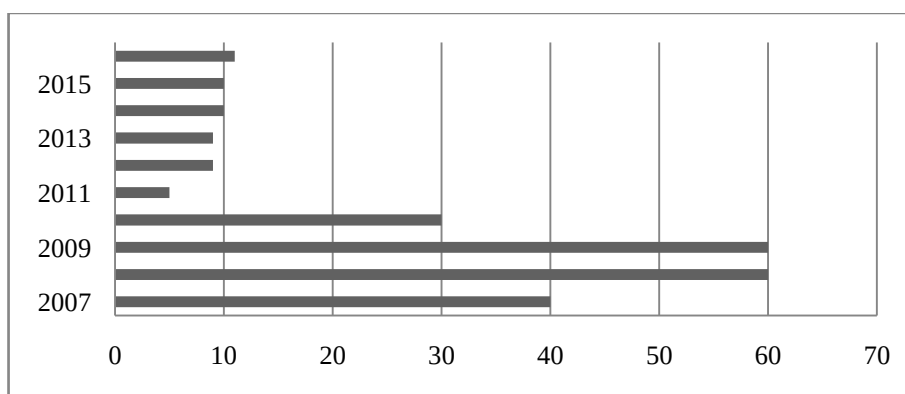


Рисунок 2 – Число зарегистрированных гнезд *Halictus quadricinctus* в исследуемой агрегации в 2007-2016 гг.

Характерная для самок *H. quadricinctus* филопатрия обуславливает образование компактных групп гнезд в пределах одной агрегации, внутри которых расстояние между ближайшими гнездами составляет 7-50 см. В период наблюдений до 2010 г. расположение этих скоплений сохранялось относительно постоянным. Молодые самки основывали собственные гнезда вблизи материнского. Расстояние между 70% гнезд в агрегации не превышало 50 см до 2010 г. В 2011 г. небольшое количество сохранившихся после пожара гнезд занимали центральную часть грунтовой дороги. Гнезда располагались на расстоянии около 1,5 м друг от друга. К 2016 г. число гнезд возросло в 2 раза. На участке 2,5х7 м располагалось 11 гнезд, образующие группу по 2-3 гнезда. Расстояние между гнездами внутри группы 50-70 см. Расстояние между отдельными гнездами одного сезона могло достигать 5 м.

ГЛАВА 4. СТРОЕНИЕ ГНЕЗД *HALICTUS QUADRICINCTUS*

Все изученные гнезда *H. quadricinctus* принадлежат к типу камерных гнезд с основным ходом, камерой, примыкающей к боковой стенке основного хода, и нижним слепым ходом (Рисунок 3). Камера представляет собой полость, окружающую сот с ячейками. Характер ветвления основного хода зависит от влажности, механического состава и других особенностей

субстрата, окружающего гнездо. Углубление гнезд прекращается, если ходы достигают почвы неподходящей структуры либо сырых слоев почвы.

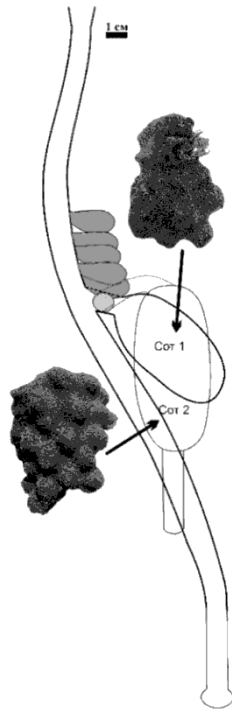


Рисунок 3 – Схема строения гнезда *Halictus quadricinctus*

Самка-основательница строит гнездо в песчаной и глинистой почве, предпочитая хорошо освещенные, лишенные растительности обрывистые участки, реже грунтовые дороги, тщательно утрамбовывая стенки полостей.

Почва, которую самки *H. quadricinctus* выносят из гнезда, может образовывать конический гнездовой холмик высотой около 2,5 см. Вход в гнездо округлый, диаметром 7-11 мм. Основной ход имеет суженную верхнюю часть. Встроенные стенки хода сглаженные, толщиной около 1 мм. Длина основного хода в гнездах *H. quadricinctus* составляет 1-7 см. Диаметр варьирует от 7 до 15 мм. Гнездовая камера имеет неправильную форму и шероховатые не сглаженные стенки. Ширина и длина камер исследованных гнезд составляет 2,2-3,8 см и 3,8-10,5 см соответственно. Форма камеры повторяет форму сота с впадинами, соответствующими отдельным ячейкам. Нижние ячейки часто не изолированы от окружающей почвы. Камеры с сотом, как правило, располагаются на одной глубине, в среднем 9-12 см. Это обусловлено небольшой толщиной пригодного для их строительства слоя уплотненной почвы. В

большинстве гнезд этого вида пчёл строится одна камера, однако в исследованной агрегации обнаружены гнезда, содержащие 2 и более камер. В многолетних гнездах число камер может достигать 5.

Строительство сота самка начинает с нижних ячеек. Длина сота 38-77 мм, ширина 21-40 мм. Поверхность сота тщательно обработана. Сот состоит из 2-6 вертикальных рядов по 2-7 ячеек каждый (в общей сложности 3-34 ячеек). По отношению друг к другу ячейки расположены в шахматном порядке. Минимальное расстояние между внутренними стенками двух соседних ячеек 1 мм. Ячейка типичной для галиктин формы билатерально симметричная, более выпуклая с верхней стороны. Общая длина ячейки 16-21 мм, максимальный диаметр 9-10 мм. Объем полости завершенной ячейки вместе с горлышком 1 см³. Внешняя длина ячейки 17-23 мм, внешний диаметр 11-12 мм. Горлышко ячейки относительно длинное – 4-5 мм, 4,5-5,5 мм в диаметре, несколько сплющенное с боков. У относительно коротких ячеек сокращение общей длины происходит за счет горлышка. Как правило, горлышко ячейки расположено почти горизонтально, а дно несколько ниже входа. Наклон ячейки около 20°. Весь сот, включая опоры, на которых он постоит, имеет секреторную пропитку. Его верхняя поверхность более сглаженная, чем поверхность ходов и гнездовой камеры. Внутренняя поверхность ячейки матово блестящая, формируется встроенными почвенными стенками, а внешняя поверхность

сота состоит из тонкого слоя не переработанной пчелами почвы. У завершённых ячеек строится пробка в виде относительно тонкой диафрагмы толщиной 0,8-2 мм. Ее внешняя поверхность сглаженная и не отличается от остальной поверхности сота по плотности и фактуре. Толщина стенок ячейки от 0,5-1,4 мм с внешней стороны сота, до 3-5 мм между горлышками и ближе к донной части ячеек. Таким образом, горлышко ячейки окружает прочный «манжет» шириной около 5 мм. При такой конструкции сота пчелы могут вскрывать прочную пробку ячейки, не разрушая ее стенок. Выходя из ячеек, молодые пчелы проделывают в пробке отверстие диаметром 3,5-5 мм.

Слепой ход является продолжением основного хода, несколько сужается к концу и не имеет встроенных почвенных стенок. Его длина может достигать 33-37 см при диаметре 9-12 мм. В период распада колонии самки прекращают строительную деятельность, и слепые ходы частично заполняются осыпавшейся сверху почвой. В некоторых гнездах имеются боковые слепые ходы, которые по длине соответствуют полости, выкапываемой для строительства ячеек (около 10 мм), а наиболее длинные достигают 3 см.

Архитектура гнезд *H. quadricinctus* зависит от ряда факторов: эдафических, антропогенной нагрузки, возраста гнезда и формы социального поведения (Рисунок 4). Влияние этих факторов, совместное или по отдельности, определяет степень разветвленности ходов, количество камер, глубину и количество слепых ходов, наличие зимовальных камер.

Влияние влажности почвы на состояние содержимого ячеек.

Существенную роль в развитии потомства у гнездящихся в почве пчел играет влажность. В камерных гнездах *H. quadricinctus* сотовидные группы ячеек, как правило, отделены от окружающей почвы полостью (гнездовой камерой). Гнездовая камера и секреторная облицовка ячеек в гнездах *H. quadricinctus* играют значительную роль в регуляции влажности внутри ячейки. Предполагается, что гнездовая камера может облегчать вентиляцию и дренаж ячеек (Michener, 1964; Knerer, 1980). Высокая влажность может стать причиной развития грибов-микровицетов на содержимом ячеек: пыльцевом хлебце и экскрементах личинок. Пыльца растений богата углеводами, белками, витаминами, микроэлементами и представляет собой полноценный питательный субстрат для грибов (Илларионов, Деркач, 2008). Попадая в такие благоприятные для развития условия, споры быстро прорастают, в результате развития грибов изменяются цвет, форма и структура пыльцевого хлебца или экскрементов в ячейках *H. quadricinctus*.

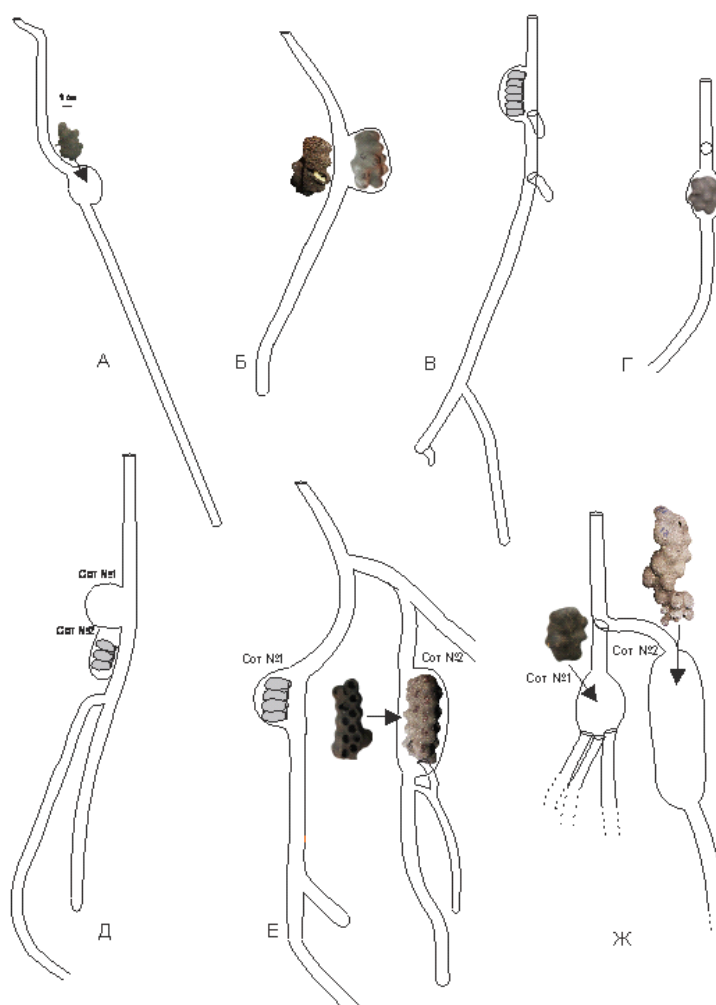


Рисунок 4 – Схемы строения гнезд *Halictusquadricinctus*:

А, В – однолетнее гнездо в период отрождения молодых особей;

Б – гнездо после завершения строительства ячеек;

Г – гнездо в конце первого сезона существования;

Д, Ж – гнездо в конце второго сезона существования;

Е – двухлетнее гнездо в период отрождения молодых особей.

Ячейки, в которых были обнаружены грибы, располагались приблизительно на равной глубине в верхних, средних и нижних частях «сотов». Доля ячеек, в которых личинки погибли в результате роста грибов на пыльцевом хлебце, составила 0.9 % от общего числа ячеек (2 из 223). Доля ячеек, в которых личинки погибли по неизвестным причинам (вероятно в результате бактериальных инфекций), составила 0.5 % от общего числа ячеек (1 из 223) (Рисунок 5). Доля ячеек, в которых грибы развились после отрождения имаго – 1.8 % (4 из 223).



Рисунок 5 – Соотношение личинок *Halictus quadricinctus* в исследуемых ячейках

Некоторые открытые ячейки в гнездах *H. quadricinctus* заполнены экскрементами нетипичной структуры. В этих ячейках корочка экскрементов распалась на мелкие фрагменты, похожие на «стружку» длиной 1–4 мм. 80% подобных ячеек расположены в нижней части сотов.

В результате микологического обследования 10 проб были обнаружены грибы родов *Mucor* Fresenius, *Beiträge zur Mykologie* 1: 7 (1850) и *Saccharomyces* Meyen: 100 (1838), относящиеся, соответственно, к классам *Zygomycetes* и *Saccharomycetes*, порядкам *Mucorales* и *Saccharomycetales*, семействам *Mucoraceae* и *Saccharomycetaceae* (Таблица 1).

Таким образом, колонии грибов родов *Saccharomyces* и *Mucor* обнаружены как на пылевых хлебцах, так и на экскрементах типичной и нетипичной структуры. Колонии грибов рода *Saccharomyces* определены в двух из 7 ячеек с экскрементами и в двух из 3 ячеек с пылевым хлебцем. В одной из 5 ячеек с экскрементами нетипичной структуры обнаружены только гифы *Mucor* sp., в одной ячейке – только колонии *Saccharomyces* sp., в трёх ячейках грибов не обнаружено.

ГЛАВА 5. ВНЕГНЕЗДОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ *HALICTUS QUADRICINCTUS*

Суточный цикл активности, влияние солнечного освещения и погоды. В пределах исследуемой агрегации могут встречаться одиночные гнезда, населенные несколькими самками-основательницами, производящими одно поколение и социальные гнезда с двумя выводками (рабочий и репродуктивный). Забота о потомстве при небольшой численности особей в колонии требует больших затрат времени, что вызывает необходимость практически круглосуточной деятельности самок. Наблюдаемые ранним утром холмики из свежесброшенной земли у входа в гнезда *H. quadricinctus* – результат активной строительной деятельности самок ночью. Самцы не участвуют в фуражировке и охране гнезда. Значительную часть времени они летают в пределах агрегации в поисках готовых к спариванию самок.

Около 8.00 (с 7.30 до 9.00) временная гнездовая пробка удаляется, и гнездо открывается.

Готовые к вылету самки занимают позу наблюдения за окрестностями. Фуражировочные полеты начинаются около 8.30 и могут продолжаться до 17.00. В некоторых гнездах в наиболее жаркий период (с 11.00-12.00 до 13.00-14.30) полеты прекращаются, а вход в гнездо закрывается временной земляной пробкой. Атмосферные факторы оказывают важное влияние на внегнездовую активность. В дождливую и пасмурную погоду пчелы не покидают гнезд, а при переменной облачности вылетают лишь отдельные особи. Сильный ветер также препятствует активному лету пчел. Самцы и самки покидают гнезда только после того, как вход освещается прямыми лучами солнца. Пчелы не разрушают временные пробки и не выходят на поверхность почвы при температуре воздуха ниже 20 °С. Наиболее интенсивный лет происходит в солнечную, безветренную погоду при температуре 22-28 °С. При высоких дневных температурах (>30 °С) утренний вылет фуражирующих самок может смещаться на более раннее время, а вторая половина дня занята строительными работами в гнезде.

Время фуражировочного полета варьирует в широких пределах от 10 мин до нескольких часов, при этом самки, отсутствующие более 1 часа, чаще возвращались в гнездо без пыльцы. Промежуток между фуражировочными полетами от 6 до 40 мин. В социальных гнездах, в июле населенных несколькими самками, все фуражиры возвращались с пыльцой, находились в гнезде не более 10 мин и на сбор пыльцы им требовалось около 60-90 мин.

Снижение или прекращение фуражировочной активности приходится на период завершения провиантирования ячеек (в социальных гнездах ячеек 1-ого выводка). В этот период самки-основательницы покидают гнездо только для питания.

Появление первых самцов в агрегации регистрируется в конце июня-начале июля. Перед вылетом из гнезд самцы принимают типичную позу наблюдения за окрестностями. В солнечную погоду они появляются у входов в гнезда после 9.30. Период массовой активности самцов приходится на наиболее жаркие часы (10.00-16.00) и совпадает со временем лета фуражирующих самок.

Возвращающиеся после питания или фуражировки пчелы иногда не сразу обнаруживают вход в гнездо. В таком случае наблюдается более или менее продолжительный поисковый полет. Самки кружат над участком агрегации около 1 м², садятся в нескольких местах и раскапывают поверхностный слой почвы. «Заблудившиеся» фуражиры посещают гнезда, удаленные от своего, но через несколько минут обычно обнаруживают вход. Такая дезориентация, как правило, характерна для молодых особей или в случае изменения привычного для пчел вида окрестностей гнезда.

Трофические связи и фуражировочное поведение. После возобновления внегнездовой активности и закладки новых гнезд (1-2 декада мая) у *H. quadricinctus* наступает стадия строительства и провиантирования ячеек. Эта стадия занимает последнюю декаду мая, весь июнь и первые две декады июля.

Самки *H. quadricinctus* – полилекты и формируют хлебец из пыльцы растений разных семейств. Общее количество палиноморфологических типов в составе хлеба варьирует от 4 до 12 в каждой ячейке.

В пойме р. Усмани произрастает около 500 видов энтомофильных и ветроопыляемых растений (Барабаш, Камаева, Майоров, Хлызова, 2008). В радиусе 150 м вокруг исследуемой агрегации гнезд отмечено не менее 50 видов обильно цветущих энтомофильных растений из 18 семейств.

Трофические связи *H. quadricinctus* изучали в июне-июле 2009-2016 гг. Для исследования был изучен состав растительности в окрестностях агрегации, проанализирован состав пыльцы обножки фуражирующих пчел и пыльцевого хлеба из ячеек гнезд. По результатам обследования характера растительности вблизи места гнездования составлены схемы, произрастающих цветущих растений в окрестностях агрегации (в радиусе 150 м) и выделены преобладающие растительные семейства. В качестве примера представлена схема произрастающих растений на 24 июня 2016 г. (Рисунок 6), а также диаграммы споро-пыльцевого анализа проб пыльцы обножки фуражиров и пыльцевого хлеба из ячеек гнезд (Рисунок 7, 8).

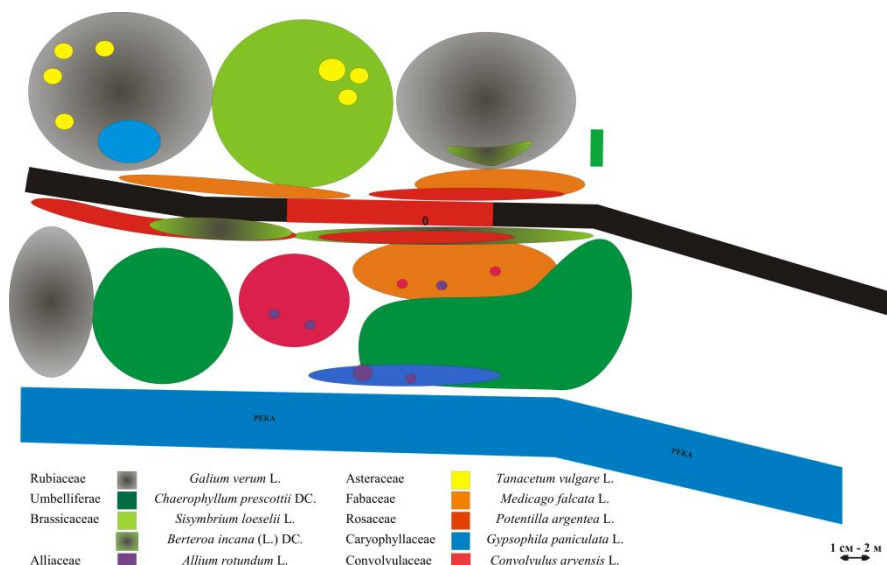


Рисунок 6 – Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* во второй декаде июня 2016 г.

Самки *H. quadricinctus* предпочитают растения с обильной и легкодоступной пыльцой в первую очередь из семейства Asteraceae. Цветки растений из семейств Convolvulaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae и Rosaceae охотно посещаются фуражирками *H. quadricinctus*.

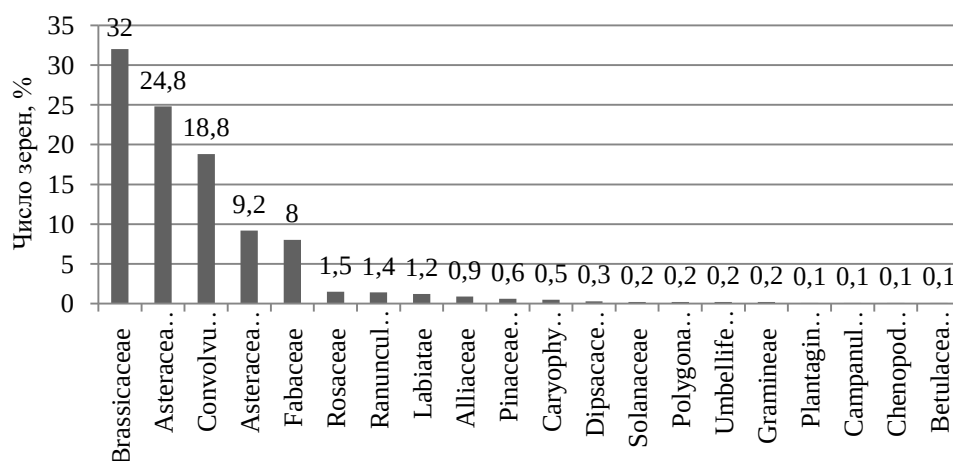


Рисунок 7 – Процентное соотношение числа пыльцевых зерен различных семейств растений в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictusquadricinctus* в период 6.06-19.06 2009 г.

Самки посещают даже немногочисленные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда, игнорируя близко растущие виды не предпочитаемых семейств. Самки могут преодолевать расстояние до 1 км в случае, если растение выделяет относительно хорошо доступные нектар и пыльцу в большом количестве. Состав собираемой пыльцы может меняться ежедневно. Более того, доминирующие виды растений в пыльцевом спектре могут меняться при каждом фуражировочном вылете. По данным исследований спектры пыльцы, собранной с фуражирующих самок *H. quadricinctus* отличаются высоким уровнем цветочного постоянства: 50-99% пыльцы принадлежит к одному морфологическому типу. В течение одного фуражировочного полета самки собирают не менее 32% пыльцы с одного вида растений.

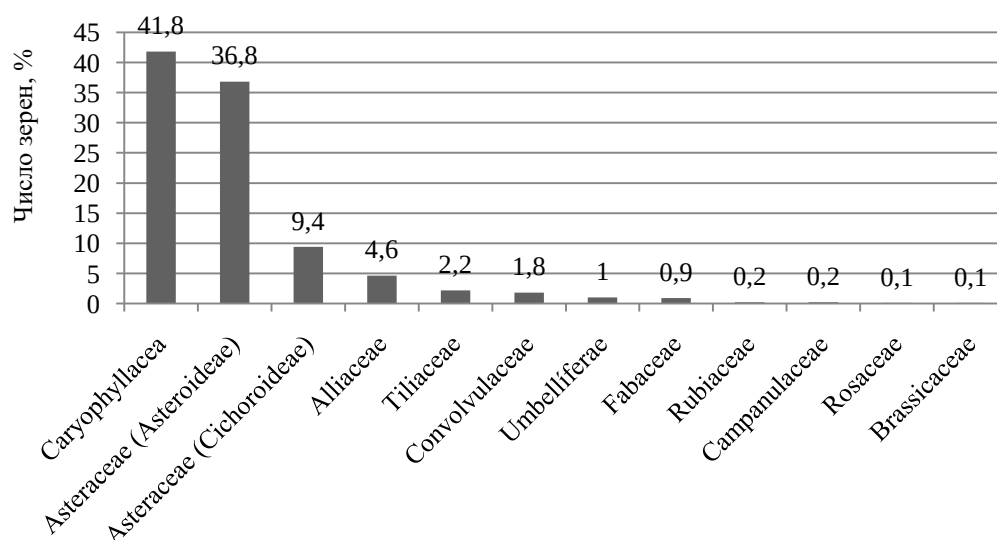


Рисунок 8 – Доля пыльцевых зерен растений различных семейств в ячейках гнезда 2010-1 *Halictusquadricinctus*

Формирование пыльцевого хлебца в каждой ячейке происходит за несколько вылетов. Размеры пыльцевых зерен доминирующих пыльцевых типов часто значительно различаются. *Umbelliferae*, *Rubiaceae*, *Filipendula* – мелкие, не более 15 мкм в диаметре, *Tilia*, *Convolvulus*, *Caryophyllaceae* – крупные, 35-50 мкм в диаметре.

При исследовании фуражировочного поведения *H. quadricinctus* средняя продолжительность фуражировочного полета составляла 47 мин. Некоторые из фуражиров отсутствовали более продолжительное время и возвращались в гнездо без пыльцы. В гнезде одновременно могут фуражировать несколько самок.

По количеству доминирующих палиноморфологических типов в исследуемых образцах выделены две группы:

1. Образцы пыльцы, собранные с тела фуражирующих пчел – монодоминантный спектр.
2. Образцы пыльцы, полученные из экскрементов – бидоминантный спектр.

ГЛАВА 6. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ФОРМЫ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ *HALICTUS QUADRICINCTUS*

По результатам наблюдений перезимовавшие одиночные самки-основательницы выходят из своих зимних убежищ и появляются на цветках растений, начиная с 1-ой или 2-ой декады мая. При этом сроки закладки гнезд разных видов и даже одного вида пчел в пределах той же агрегации могут различаться на несколько недель. Период строительства и провиантирования ячеек 1-го выводка продолжался от 10 до 15 суток. Продолжительность субсоциальной стадии существования колонии составляет около 30-40 суток и более. Из них от 24 суток до 1 месяца может занимать период покоя. Строительству гнезда предшествует продолжительный период, в течение которого самки обследуют гнездовые станции, а кормовые станции посещают лишь для собственного питания. В этот период овариИ самок сохраняются в недоразвитом состоянии. Лишь спустя 2-4 недели они начинают развиваться за счет питания нектаром и пыльцой. С развитием овариев молодые пчелы приступают к закладке гнезд. Выбрав место для гнезда, самка-основательница выкапывает основной ход на всю его первичную глубину, включая нижний слепой ход. Пчела ссыпает выносимую в процессе выкапывания ходов почву у входного отверстия, образуя при этом холмик. Выкопав основной ход, самка приступает к изготовлению ячеек. Субсоциальная стадия длится от начала строительства гнезда до отрождения первой особи первого выводка. Ячейки группируются в сотоподобные скопления, окруженные камерой. Самки *H. quadricinctus* сначала запасают пищу в большинстве или во всех ячейках гнезда и лишь после этого откладывают в каждую из них по одному яйцу. Провиантированные ячейки после откладки яйца запечатываются крышками из почвы. Провиантирование ячеек продолжается с третьей декады мая по вторую декаду июля.

Завершив все работы по закладке 1-ого выводка, самка-основательница замуровывается

в гнезде. У нее прекращается или резко затормаживается функционирование ovaries и возобновляется лишь после отрождения потомства. Не исключено, что иногда самка активируется для инспектирования развивающегося потомства. Самки-основательницы доживают до отрождения потомства (до 3 декады августа) и часто гибнут внутри гнезда.

Первые отродившиеся молодые пчелы появляются в конце июня – начале июля (Рисунок 9). На эосоциальной стадии отродившиеся особи остаются в материнском гнезде и участвуют во внутригнездовых работах. Если самка-основательница жива, некоторое время еще продолжается строительство и провиантрование ячеек. После её гибели молодые самки занимаются восстановлением входа, удаляют осыпавшуюся почву, периодически охраняют гнездо. В изученных гнездах среди самок полной дифференцировки в выполнении различных видов работ не отмечено. Однако замечено, что каждая самка занималась более активно только одним или двумя видами работ. Гнезда, как правило, охраняются взрослыми самками, т.к. молодые самки пугливы и плохо защищают гнездо.

К концу сентября часть самок улетает из материнского гнезда, часть остается и зимует в ответвлениях слепого хода – зимовальных камерах, до следующего года.

Молодые пчелы репродуктивного выводка отрождаются приблизительно через 2 месяца после закладки гнезд. К этому времени в колониях снижается активность фуражировочной и строительной деятельности. Постепенно гибнут самки-основательницы. В гнездах остаются будущие самки-основательницы и самцы. Самцы летают в пределах агрегации, проникают в гнезда в поисках готовых к спариванию самок. Днем в солнечную погоду самцы летают над скоплениями гнезд и посещают цветки растений в непосредственной близости от агрегации. Самцы сохраняют тесную связь с материнским гнездом, возвращаясь в него на ночь и при неблагоприятной погоде. В период распада колонии самки покидают гнездо только для питания и возвращаются без пыльцы.

Стадии жизненного цикла	май			июнь			июль			авг.			сент.			окт.			ноя.			дек.			янв.			фев.			март			апр.		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Возобновление строительства гнезд																																				
Строительство и провиантрование ячеек																																				
субсоциальная стадия																																				
Отрождение и спаривание молодых пчёл																																				
лёт самцов																																				
эосоциальная стадия																																				
Диапауза самок																																				

Стадии жизненного цикла	май			июнь			июль			авг.			сент.			окт.			ноя.			дек.			янв.			фев.			март			апр.		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Возобновление строительства гнезд																																				
Строительство ячеек 1 выводка																																				
субсоциальная стадия																																				
Отрождение рабочих особей																																				
эусоциальная стадия																																				
строительство яч. репродукт. выводка																																				
Отрождение репродукт. выводка																																				
Диапауза самок репродукт. выводка																																				

Рисунок 9 – Жизненный цикл *Halictus quadricinctus*

Самки *H. quadricinctus* производят одно поколение в год, контролируют развитие потомства, могут доживать до отрождения молодых особей и часто гибнут внутри гнезда (субсоциальное поведение). В период отрождения молодых особей гнезда обычно не закрыты пробками, а самцы могут отрождаться уже из первых построенных ячеек. В результате практически все самки имеют возможность спариваться.

В связи с резким уменьшением количества гнезд в исследованной агрегации в результате пожаров самцы *H. quadricinctus* появились только в первой декаде августа. Отсутствие самцов в первом выводке и малое число гнезд в агрегации привели к тому, что самки первого выводка не имели возможности спариваться и стали рабочими. Таким образом, эусоциальные колонии крайне редко встречаются у данного вида, т. к. в агрегациях гнезд самки, как правило, спариваются, зимуют и становятся репродуктивными особями. Формирование эусоциальной колонии происходит в условиях заселения новых биотопов или в результате воздействия экзогенных факторов (лесные пожары 2010г.). Выжить пострадавшей популяции позволяет относительно многочисленный репродуктивный выводок, состоящий из самцов и самок. В обнаруженной эусоциальной колонии детерминация каст, вероятно, происходила на имагинальной фазе развития: спарившиеся самки зимуют и становятся основательницами, не спарившиеся – рабочими.

В гнездах *H. quadricinctus* отмечена совместная зимовка молодых самок в углубленных ходах материнского гнезда – зимовальных камерах. Низкая агрессивность самок, филопатрия и совместная зимовка являются предпосылками для возникновения плеометроза (полигинное основание гнезд). Таким образом в исследованной гнездовой станции отмечены следующие формы социального поведения *H. quadricinctus*: 1) агрегации гнезд; 2) совместная зимовка молодых самок; 3) полигиния (плеометроз); 4) субсоциальность; 5) эосоциальность; 6) примитивно-эусоциальное поведение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Самки *H. quadricinctus* обладают высокой степенью филопатрии, в результате чего в стабильных условиях гнезда *H. quadricinctus* образуют компактные скопления на вертикальных поверхностях (обрывах берегов и т.п.) тяжелых почв, а также в нетипичных для вида местах: на горизонтальных поверхностях легких супесчаных почв. В агрегации расстояние между гнездами варьирует от 7 до 70 см. Численность гнезд в агрегации, подвергшейся экзогенным нарушениям, ежегодно возрастает, причем максимальный рост (увеличение числа гнезд в 2 раза) приходится на первый год. В результате резкого сокращения численности гнезд расстояние между отдельными может возрастать до 5 м.

2. Самки *H. quadricinctus* строят камерные гнезда с основным, нижним слепым ходами и камерой с ячейками, последние из которых в легких почвах, как правило, не изолированы от

субстрата. Диаметр входа в гнездо и основного хода – 8-11 мм. Встроенные стенки основного хода сглаженные, толщиной около 1 мм. Ширина и длина камер 2,2-3,8 см и 3,8-10,5 см соответственно. Камеры с сотом располагаются на глубине 9-12 см. Диаметр слепого хода 9-12 мм, достигает глубины 33-37 см. Ответвления слепого хода могут использоваться самками в качестве зимовальных камер.

Однолетние гнезда *H. quadricinctus* состоят из одной камеры с сотом и неразветвленных ходов. При использовании гнезда более одного сезона число камер, степень ветвления основного, боковых и слепых ходов в гнезде увеличиваются с каждым последующим годом. Впервые зарегистрировано использование гнезда *H. quadricinctus* в течение 5 лет. Архитектура многолетних и социальных гнезд сходна, за исключением строительства двух камер с ячейками (рабочего и репродуктивного выводков) в течение одного сезона самками эусоциальной колонии.

3. В ячейках гнезд *H. quadricinctus* обнаружены грибы родов *Saccaromyces* Meyen (1838) и *Mucor* Fresenius (1850). Развитие на пылевом хлебце грибов этих родов фактически не влияет на выживаемость преимагинальных фаз *H. quadricinctus* и служит причиной их смертности лишь в 0,9 % случаев.

4. В суточном цикле гнездовой активности фуражировка происходит обычно в утренние и дневные часы, а строительство новых ячеек и ходов в наиболее жаркое время суток, в вечерние и ночные часы. Наиболее интенсивный лет наблюдается в солнечную, безветренную погоду при температуре 22-28 °C. При высоких дневных температурах (>30 °C) утренний вылет фуражирующих самок может смещаться на более раннее время. Время фуражировочного полета варьирует в широких пределах от 10 мин до нескольких часов.

H. quadricinctus – широкий полилект. Самки в ходе сбора провизии на цветках предпочитают растения с обильной и легкодоступной пылью, в первую очередь из семейств Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae. Самки *H. quadricinctus* посещают даже единичные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда (до 1 км), игнорируя близко растущие виды других семейств. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу преимущественно одного палиноморфологического типа. Кормовые участки разных пчел из одного гнезда не совпадают. В спектрах проб пыльцы с опущения фуражирующих особей пчел, доминирует, как правило, один палиноморфологический тип пыльцы. Споро-пыльцевые спектры проб пыльцы, полученных из экскрементов личинок, как правило, бидоминантны. Общее количество палиноморфологических типов в каждой ячейке – от 4 до 12.

5. В социальных гнездах *H. quadricinctus* функциональная специализация в выполняемых видах работ среди рабочих особей выражена относительно слабо. Каждая из самок принимает участие как в фуражировке, так и в охране гнезда. Яичники рабочих особей развиты слабо.

6. *H. quadricinctus* – социально полиморфный вид, у которого существуют 6 форм

социального поведения (по классификации Радченко, Песенко, 1994), 3 из которых отмечены впервые. Эусоциальность – редкая форма поведения, впервые установленная нами для *H. quadricinctus*. Проявляется в изолированных от крупных агрегаций гнездах, повышая вероятность выживания популяции. В течение сезона в примитивно-эусоциальной колонии производятся 2 выводка: рабочий и репродуктивный. Детерминация каст в примитивно-эусоциальных колониях происходит на имагинальной фазе развития. В таких гнездах осуществляется охрана гнезда. Для самок, выполняющих функцию сторожа, отмечены 2 формы оборонительного поведения: оборона при помощи мандибул, оборона при помощи мандибул и жала.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки Российской Федерации

1. **Чуканова, Н.В.** Влияние пожаров на численность и социальное поведение *Halictusquadricinctus* (F.) в условиях восточноевропейской лесостепи (Воронежская область) (Hymenoptera, Halictidae) / Н.В. Чуканова, А.В. Лопатин, В.Б. Голуб // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2-14. – С. 3091-3094.
2. **Чуканова, Н.В.** Изменение состояния содержимого ячеек *Halictusquadricinctus* (Fabricius, 1776) (Hymenoptera:Halictidae) под воздействием абиотических и биотических факторов среды / Н.В. Чуканова, А.В. Лопатин, Г.М.Мелькумов// Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Т. 11. – № 1. – С. 79-84.

В рецензируемых журналах и сборниках вне списка ВАК

3. **Чуканова, Н.В.** Многолетнее гнездо *Halictusquadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) / Н.В. Чуканова, А.В. Лопатин // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”). – Воронеж. – 2011. – Вып. XXV. – С. 175-181.
4. Лопатин, А.В. Эусоциальное поведение пчелы *Halictusquadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) / А.В. Лопатин, **Н.В. Чуканова** // Природничий Альманах. Біологічні науки (Зб. наукових праць). – Херсон. – 2011. – Вип. 16. – С. 63-71.
5. Лопатин, А.В. К изучению фауны пчел Воронежской области: род *Halictus* Latreille. (Hymenoptera, Halictidae, Halictini) / А.В. Лопатин, **Н.В. Чуканова** // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”). – Воронеж. – 2011b. – Вып. XXV. – С. 123-132.
6. Лопатин, А.В. Эусоциальность и другие формы социального поведения пчелы *Halictus quadricinctus* (Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae) / А.В. Лопатин, **Н.В. Чуканова** // XIV Съезд РЭО (26 августа – 1 сентября 2012). – Санкт-Петербург. – 2012. – С. 252.
7. Лопатин, А.В. Социальный полиморфизм у эусоциальных пчел родов *Seladonia* и *Halictus* (Hymenoptera, Halictidae) / А.В. Лопатин, **Н.В. Чуканова** // XIV Всероссийский

- мирмекологический симпозиум «Муравьи и защита леса» 19-23 августа 2013г. – Москва. – 2013. – С. 136.
8. Лопатин, А.В. Редкие для Воронежской области виды пчел (Hymenoptera, Apoidea) в окрестностях Биоцентра ВГУ «Веневитиново» / А.В. Лопатин, **Н.В. Чуканова**, В.Б. Голуб // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”). – Воронеж. – 2013. – Вып. XXVII. – С. 82-91.
 9. **Чуканова, Н.В.** Архитектура гнезд пчелы *Halictusquadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) / Н.В. Чуканова, А.В. Лопатин // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Тр. биол. учеб.-науч. центра ВГУ “Веневитиново”). – Воронеж. – 2013. – Вып. XXVII. – С. 120-127.
 10. **Чуканова, Н.В.** Редкие виды пчел (Hymenoptera, Halictidae) как объект исследования учащихся с целью экологического просвещения сохранения / Н.В. Чуканова, А.В. Лопатин // Межрегиональная научно-практическая конференция "Современные проблемы особо охраняемых природных территорий регионального значения и пути их решения" 18 декабря 2014 г. – Воронеж. – 2014. – С. 291-293.
 11. Лопатин, А.В. Мировая уникальность гнездовых стаций диких пчел в пойме реки Усмани и проблема их сохранения / А.В. Лопатин, **Н.В. Чуканова** // Межрегиональная научно-практическая конференция "Современные проблемы особо охраняемых природных территорий регионального значения и пути их решения" 18 декабря 2014 г. – Воронеж. – 2014. – С. 151-154.
 12. **Чуканова Н.В.** Степень развития яичников рабочих и репродуктивных особей *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) различного возраста / Чуканова Н.В. // Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III-й симпозиум стран СНГ) 6-12 сентября 2015 г. – Нижний Новгород. – 2015. – С. 224.
 13. **Чуканова, Н.В.** Зависимость архитектуры гнезд *Halictusquadricinctus* от эдафического фактора, возраста и структуры семьи / Н.В. Чуканова // Всероссийская научная конференция «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных, посвященной 70-летию юбилею кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти профессора В.П. Денисова» 15-18 ноября 2016 г. – Пенза. – 2016. – С. 109.
 14. **Чуканова, Н.В.** Взаимосвязь характера растительности вблизи гнезд и спектров пыльцы, собранной самками пчелы *Halictusquadricinctus* (F) (Hymenoptera, Halictidae) в условиях Воронежской области / Н.В. Чуканова // XV съезд РЭО 31 июля-7 августа 2017 г. – Новосибирск – 2017. – С. 536.