

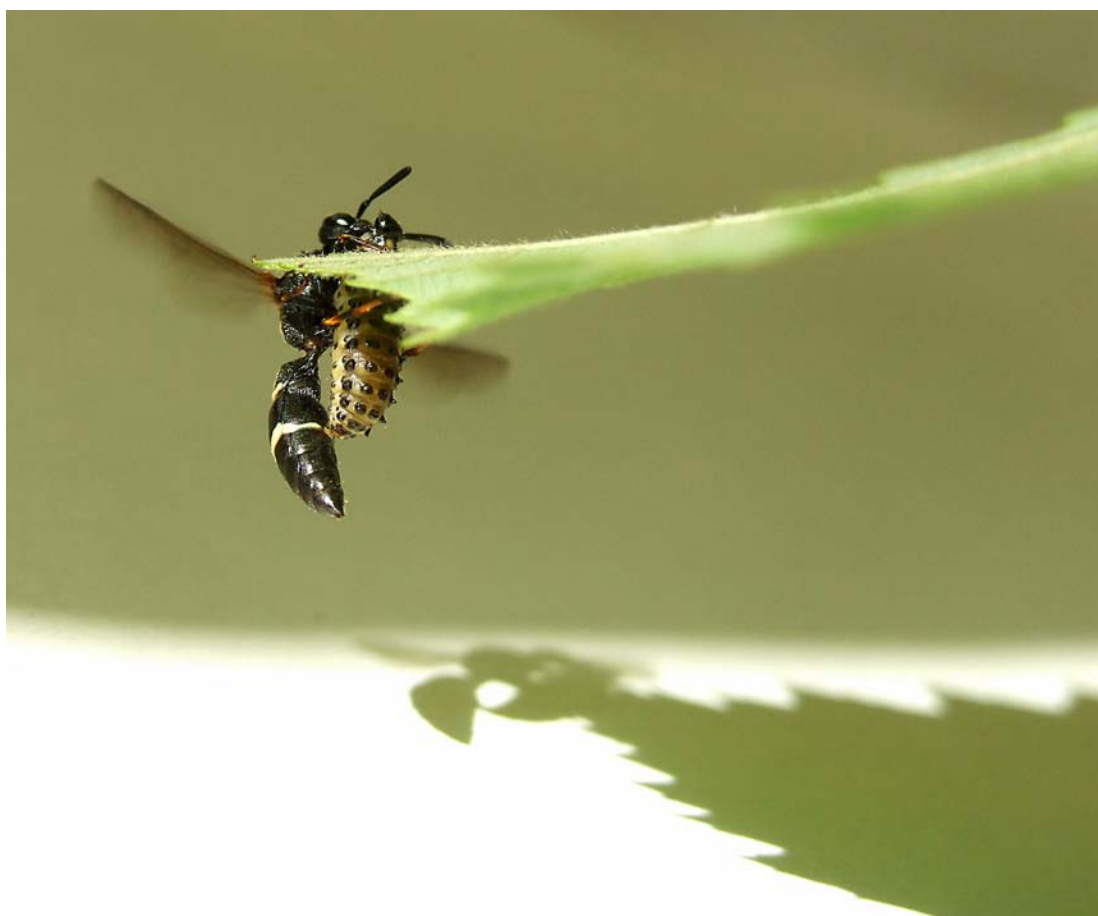
VILNIAUS UNIVERSITETAS

Žaneta Nevronytė

**LIZDAVIETĖSE-GAUDYKLĖSE
APSIGYVENANČIŲ KLOŠČIAVAPSVIŲ
(HYMENOPTERA: VESPIDAE: EUMENINAE)
VYSTYMASIS IR RŪPINIMOSI PALIKUONIMIS
ELGSENA**

Daktaro disertacija

Biomedicinos mokslai: zoologija (05 B)



Vilnius, 2009

Disertacija rengta 2005–2009 metais Vilniaus universitete ir Vilniaus universiteto Ekologijos institute.

Mokslinis vadovas

Doc. dr. **Eduardas Budrys** (Vilniaus universiteto Ekologijos institutas, biomedicinos mokslai, zoologija - 05 B)

TURINYS

1. ĮVADAS	5
1.1 Darbo aktualumas.....	5
1.2 Darbo tikslas ir uždaviniai.....	6
1.3 Darbo mokslinis naujumas	7
1.4 Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė	7
1.5 Rezultatų pristatymas ir aprobavimas	8
1.6 Disertacijos struktūra.....	8
1.7 Padėkos.....	9
2. LITERATŪROS APŽVALGA	10
2.1 Lizdų darymo ekologija	10
2.2. Rūpinimosi palikuonimis elgsena	11
2.2.1. Lizdavietės pasirinkimas ir jos parametrų įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai.....	11
2.2.2. Rūpinimasis palikuonimis ir palikuonių kūno dydis.....	12
2.3. Lizdavičių-gaudyklių panaudojimas moksliniuose tyrimuose.....	13
3. MEDŽIAGA IR METODAI	15
3.1. Medžiaga.....	15
3.2. Įranga.....	16
3.3. Metodai	17
3.3.1. Dirbtinėse lizdavietėse apsigyvenančių plėviasparnių lizdavietės skersmens pasirinkimo ir klosčiavapsvių lizdo statybos elgsenos tyrimai.	17
3.3.2. Optimalių lizdavietės parametrų nustatymas.	19
3.3.3. Klosčiavapsvės <i>Symmorphus allobrogus</i> vystymasis	20
3.3.4. Maisto kiekio aplinkoje įtaka <i>S. allobrogus</i> lizdo struktūrai ir rūpinimosi palikuonimis elgsenai	21
4. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS.....	29

4.1. Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių sąstatas ir jo priklausomybė nuo lizdavičių skersmens	29
4.1.1. Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių sąstatas.....	29
4.1.2. Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių lizdavičių pasirinkimo priklausomybė nuo jos skersmens	32
4.2. Lizdavičių rodiklių įtaka lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vapsvų rūpinimosi palikuonimis elgsenai.....	35
4.2.1. Lizdo statybos ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos priklausomybė nuo lizdavičių skersmens ir gylio	35
4.2.2. Optimalių lizdavičių rodiklių nustatymas.....	45
4.2.3. Lizdavičių skersmens įtaka lyčių santykiui	48
4.3. Palikuonių aprūpinimas maistu ir jų vystymasis	53
4.3.1. Palikuonių aprūpinimas maistu	53
4.3.2. Klosčiavapsvės <i>Symmorphus allobrogus</i> vystymasis	58
4.4. Grobio kiekio aplinkoje įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai (laboratorinis eksperimentas)	63
4.4.1. Grobio kiekio aplinkoje įtaka apvaisintų patelių lizdo struktūrai ...	63
4.4.2. Grobio kiekio aplinkoje įtaka palikuonių aprūpinimo maistu elgsenai ir lyčių santykiui lizde.....	69
4.4.3. Neapvaisintų patelių lizdo struktūra ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsena.....	80
5. GINAMOS IŠVADOS	83
6. LITERATŪRA	85
7. Disertacijos tema paskelbtų mokslinių straipsnių ir konferencijų tezių sąrašas.....	97

1. ĮVADAS

1.1 Darbo aktualumas

Geluoniniai plėviasparniai, būdami efektyvūs plėšrūnai ir augalų apdulkintojai (Lassalle & Gauld 1993), vaidina biologiniu ir ekonominiu požiūriu svarbų vaidmenį natūraliose ir žemės ūkio ekosistemose. Daugelis šios vabzdžių grupės atstovų yra žinomi kaip sudėtingiausios dauginimosi ir palikuonių priežiūros ekologijos ir elgsenos pavyzdžiai tarp bestuburių gyvūnų (Ayasse *et al.* 2001). Jų kaip medžiotojų efektyvumą lemia gebėjimas mokytis, pavyzdžiui ištraukti pasislėpusius vabzdžius iš jų slėptuvių (Jones *et al.* 2002) taip pat gebėjimas vaikščioti vašku padengtais augalais (Eigenbrode *et al.* 2000).

Klosčiavapsvių (Vespidae) šeimą sudaro šeši pošeimiai: Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae ir Vespinae (Carpenter 1982). Dauguma šeimos rūšių (daugiau nei 180 genčių ir 3000 rūšių) priklauso Eumeninae pošeimii (Carpenter 1986). Šios klosčiavapsvės yra žinomos kaip svarbūs entomofagai, valdantys tokių augalėdžių vabzdžių kaip drugiai-lapsukiai (Tortricidae) (Jennings & Houseweart 1984; Klein *et al.* 2004; Harris 1994; Yamane 1990), vabalai-lapgraužiai (Chrysomelidae) (Sears *et al.* 2001; Schenk & Bacher 2002; Smiley & Rank 1986) ir straubliukai (Curculionidae) (Bohart *et al.* 1982) populiacijas.

Mūsų tyrimų objektas — pavienės ksilikolinės (darančios lizdus medienoje), Eumeninae pošeimio klosčiavapsvės, apsigyvenančios dirbtinėse lizdavietyse. Šioms klosčiavapsvėms reikalingas tam tikrų augalų buvimas ekosistemoje: augalų, kurių nektaru jos maitinasi ir ant kurių dalis rūšių poruojasi, taip pat augalų, kuriais minta jų palikuonims aprūpinti reikalingos vabzdžių lervos. Joms reikalinga statybinė medžiaga išoriniam kamščiui ir pertvaroms tarp akelių lipdyti. Be to, pavienių klosčiavapsvių populiacijas valdo specializuotų parazitoidų ir inkvilinų bendrija. Atlikti tyrimai parodė, kad dirbtines lizdavietyes užimančių pavienių geluoninių plėviasparnių

bendrijos yra potencialūs ekologinių pokyčių ir buveinių kokybės bioindikatoriai sausumos ekosistemose (Tschardtke *et al.* 1998, Tylianakis *et al.* 2007, Budrys 2005).

Klosčiavapsvių (Vespidae) šeimoje Eumeninae pošėmis yra bendruomeninių klosčiavapsvių (Stenogastrinae, Polistinae ir Vespinae) seserinė grupė (Carpenter 1981; Brothers 1999; Carpenter & Wheeler 1999; Hines *et al.* 2007), todėl jos naudojamos kaip išorinė grupė bendruomeninių vapsvų filogenetiniuose tyrimuose.

Bendruomeninio gyvenimo prielaidos, aptinkamos kitose pavienėse vapsvose (Miller & Kurczewski 1973; Brockmann 1997), yra būdingos ir Eumeninae atstovams (Kurzenko 1980; Itino 1986; Cowan 1991; Chapman & Stewart 1996). Jų reprodukcinė elgsena atskleidžia įvairius vapsvų etologinės evoliucijos aspektus ir etapus. Todėl Eumeninae pošėmio atstovų dauginimosi elgsenos ir elgsenos ekologijos tyrimai pateikia lyginamuosius duomenis plėviasparnių bendruomeninio gyvenimo būdo kilmės ir evoliucijos išaiškinimui (pvz., Schwarz *et al.*, 2003; Seger 1983; Brockmann & Grafen 1992).

1.2 Darbo tikslas ir uždaviniai

Darbo tikslas – įvertinti lizdavietės parametrų ir maisto resursų kiekio aplinkoje įtaką lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių klosčiavapsvių rūpinimosi palikuonimis elgsenai.

Šiam tikslui įgyvendinti buvo išskelti tokie uždaviniai:

1. apžvelgti lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių sąstatą ir įvertinti, kaip skirtingų rūšių lizdavietės pasirinkimas priklauso nuo jos skersmens;
2. nustatyti, kaip kinta lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių klosčiavapsvių lizdo statybos ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsena, priklausomai nuo lizdavietės skersmens ir gylio;

3. ištirti klosčiavapsvės *S. allobrogus* vystymąsi nuo kiaušinio iki suaugėlio;
4. nustatyti, kaip maisto kiekis aplinkoje įtakoja modelinės rūšies *S. allobrogus* lizdo struktūrą ir palikuonių aprūpinimo maistu elgseną;
5. įvertinti *S. allobrogus* patelių individualių parametrų (amžiaus, kūno svorio, apvaisinimo) įtaką rūpinimosi palikuonimis elgsenai.

1.3 Darbo mokslinis naujumas

- Pirmą kartą įvertinta lizdavietės skersmens ir gylio įtaka lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių 13 rūšių klosčiavapsvių rūpinimosi palikuonimis elgsenai.
- Pirmą kartą nustatyti 5 klosčiavapsvių rūšių lervinių ūgių galvos pločiai.
- Pirmą kartą ištirtas klosčiavapsvės *Symmorphus allobrogus* vystymasis nuo kiaušinio iki suaugėlio. Palyginti skirtingų lyčių individų augimo greičiai ir svorio pokyčiai vystymosi metu.
- Pirmą kartą įvertinta grobio kiekio aplinkoje įtaka *S. allobrogus* lizdo struktūrai ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsenai. Įvertinta patelės amžiaus įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai.
- Pirmą kartą eksperimente gauti klosčiavapsvių neapvaisintų patelių lizdai.

1.4 Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė

Darbo rezultatai gali būti naudingi tolesniuose lizdavietės-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių ekologijos ir etologijos tyrimuose, taip pat pavienių plėviasparnių tyrimuose panaudojant lizdavietes-gaudykles:

- nustatyti pasirenkamos lizdo darymui ertmės parametrai gali būti naudojami rūšių nišos tyrimams;

- nustatytas ryšys tarp lizdavičių-sezonų skaičiaus ir jose aptiktų rūšių skaičiaus gali būti naudojamas bioįvairovės, panaudojant lizdavičiųse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijas, tyrimuose;
- nustatyta lizdavičių rodiklių įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai ir lyčių santykiui gali būti panaudota tolesniuose tirtų rūšių elgsenos ekologijos tyrimuose;
- nustatyti 5 klosčiavapsvių lervinių stadijų galvos pločiai gali būti naudojami apytiksliam lizdo padarymo laiko nustatymui;
- nustatyti maisto įsisavinimo dėsningumai ir svorio pokyčiai vystymosi metu gali būti pritaikyti suėsto grobio kiekio nustatymui pagal suaugusios vapsvos svorį;
- nustatytas ryšys tarp grobio gausumo ir akelių skaičiaus lizde laboratorinėmis sąlygomis, taip pat įvertinta patelės amžiaus įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai gali būti pritaikyta ekosistemų rodiklių lyginamuosiuose tyrimuose panaudojant lizdavičiųse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijas.

1.5 Rezultatų pristatymas ir aprobavimas

Disertacijos medžiaga pristatyta tarptautinėje konferencijoje “Biodiversity, Molecular Ecology and Toxicology” (Palanga, Lietuva, 2005). Tyrimų rezultatai paskelbti 3 moksliniuose straipsniuose (1 išspausdintas, 2 priimti spausdinti) ir 1 konferencijos tezėje.

1.6 Disertacijos struktūra

Disertaciją sudaro šie skyriai: įvadas, literatūros apžvalga, medžiaga ir metodai, rezultatai ir jų aptarimas (susideda iš 4 poskyrių), ginamos išvados, literatūra (133 šaltiniai) ir publikacijų, kuriose paskelbta disertacijos medžiaga, sąrašas. Disertacijos apimtis 97 psl., joje yra 21 lentelė ir 41 iliustracija. Disertacijos tekstas parašytas lietuvių kalba, su santrauka anglų kalba

1.7 Padėkos

Visų pirma, autorė reiškia nuoširdžią padėką darbo vadovui doc. Eduardui Budriui už dalijimąsi idėjomis ir patirtimi, už neįkainojamus patarimus ruošiant publikacijas bei disertacijos rankraštį, vabzdžių apibūdinimą ir už draugišką bendravimą. Taip pat už galimybę pasinaudoti jo ir dr. Anos Budrienės surinkta medžiaga apie lervų vystymąsi. Dr. Anai Budrienei taip pat už vapsvų suporavimą.

Autorė nuoširdžiai dėkoja VU matematikos ir informatikos fakulteto docentei Rūtai Levulienei ir Anastasijai Jurolait už pradinių duomenų transformavimą ir kompetentingą pagalbą pasirenkant tinkamus statistinius metodus bei juos pritaikant. Taip pat ji dėkoja Redai Garmutei, Rasai Pilkauskaitei, Aušrai Briliūtei, Daliai Kuveikytei ir Ritai Radzevičiūtei už pagalbą laboratorijoje eksperimento metu, Ievai Stasiūnaitei už angliško teksto redagavimą, Daliai Jokubauskaitei už lietuviško teksto redagavimą, bei prof. Vincui Būdai už naudingus komentarus ruošiant darbo pristatymo medžiagą.

Ypatingą padėką autorė skiria savo šeimai ir draugams už meilę, palaikymą ir kantrybę.

2. LITERATŪROS APŽVALGA

2.1 Lizdų darymo ekologija

Ksilikolinės pavienės klosčiavapsvės lizdų darymui panaudoja įvairias ertmes negyvame augaliniame substrate (vabalų-ksilofagų landas, augalų tuščiavidurius stiebus), taip pat įtrūkimus sienose ir kitokias antropogeninės kilmės ertmes (McCallan 1993, Rau 1935). Lizdai sudaryti iš akelių-kamerų (pertvaros, priklausomai nuo rūšies, gali būti daromos iš molio, saku, sukramtytų augalų lapų, pjuvenų ar pačių vapsvų išskiriamų medžiagų), į kiekvieną kurių vapsvos patelė padeda po kiaušinį ir prineša lervos vystymuisi reikalingo maisto (Weaving 1994; Cowan 1981; Fye 1965). Paprastai į giliausias akeles patelės deda apvaisintus kiaušinėlius, iš kurių vystosi patelės, o į paskutines – neapvaisintus kiaušinėlius, iš kurių vystosi patinėliai (Iwata 1979; Oku and Nishida 1999; Fye 1965). Klosčiavapsvių patelės lervų maistui į akeles suneša daugiausia paralyžiuotus drugių vikšrus ir vabalų lervas (Iwata 1976), o kai kurios rūšys – vorus, šiengraužius, amarus ar pjūklelių lervas.

Šiame darbe tiriamos rūšys palikuonims aprūpinti medžioja daugiausia vabalų-lapgraužių lervas: *Symmorphus allobrogus* (Saussure) – septynių genčių, vienuolikos rūšių Chrysomelinae pošeimio vabalų lervas, *S. bifasciatus* (Linnaeus) – daugiausia *Phratora* genties vabalų lervas, *S. murarius* (Linnaeus) ir *S. crassicornis* (Panzer) – *Chrysomela*, retkarčiais *Linaeidea* genties vabalų lapgraužių lervas, *S. gracilis* (Brullé) – straubliukų (*Cionus sp.*) lervas (Budrienė 2003), o *S. debilitatus* (Linnaeus), *A. antilope* (Panzer), *A. trifasciatus* (Müller), *D. zonalis* (Panzer) ir *D. dufourii* (Lepelletier) – drugių vikšrus, *Trypoxylon figulus* (Linnaeus) - vorus. Pertvaras tarp akelių visos mūsų tiriamos rūšys, išskyrus *Discoelius* genties vapsvas, daro iš molio. *Discoelius* genties vapsvos pertvaras daro iš sukramtytų augalų lapų.

2.2. Rūpinimosi palikuonimis elgsena

Manoma, kad pagrindinis daugelio geluoninių plėviasparnių elgsenos pokytis, padėjęs mažinti preimaginių vystymosi stadijų mirtingumą, buvo lizdo darymo elgsenos evoliucija (Evans 1977).

Tinkamos lizdavietės suradimas bei lizdo statyba, palikuonių aprūpinimas maistu (įskaitant ir maisto išteklius esančius kiaušinyje) bei lizdo gynyba nuo plėšrūnų ir parazitų yra rūpinimosi palikuonimis elgsena, būdinga lizdus darantiems plėviasparniams (Rosenheim *et al.* 1996).

Organizmai, kuriems būdinga rūpinimosi palikuonimis elgsena, turi galimybę padidinti savo reprodukcinę sėkmę ne tik nusprenddami su kuo poruotis, bet ir nusprenddami kur ir kada turėti palikuonių, kaip paskirstyti juos aplinkoje ir apsaugoti nuo nepalankių aplinkos sąlygų bei plėšrūnų. Taip jie gali smarkiai įtakoti kai kuriuos savo palikuonių fenotipinius požymius, pvz., kūno dydį ir kitus su juo susijusius požymius (Mousseau *et al.*, 1998).

2.2.1. Lizdavietės pasirinkimas ir jos parametrų įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai

Literatūroje yra tik keletas užuominų apie lizdavietės parametrų įtaką pavienių geluoninių plėviasparnių lizdo statybos elgsenai ir lizdavietės pasirinkimui: *Rynchium leucomelas* lizduose akelių ilgis nepriklauso nuo lizdavietės skersmens (Fye 1965), o Weaving (1994) nurodo, kad smiltvapsvės *Chalybion leavigatum* lizduose ilgiausios akelės būna mažiausio skersmens lizdavietėse, kuriuose dažnai ir būna tik viena akelė. Buvo pastebėta, kad kai kurios rūšys tendencingai renkasi tam tikro skersmens lizdavietes (Paini & Bailey 2002), o kai kurios rūšys (*Ancistrocerus adiabatus* ir *Euodynerus foraminatus*) į didesnio skersmens lizdavietes prineša daugiau maisto palikuonims (Cowan 1981)

Vienas iš šio darbo uždavinių buvo išsiaiškinti kaip lizdavietės rodikliai (skersmuo ir gylis) įtakoja lizdo struktūrą, palikuonių

aprūpinimo maistu elgseną ir lyčių santykį. Mes tikrinome sekančias hipotezes:

1) vapsva optimizuoja lizdo statybos elgseną: didesnio skersmens lizdavietyse daromos trumpesnės akelės, o kad pertvarų plotas, tenkantis vienam priešlėliukės svorio vienetui, liktų tokie patys, platesnėse lizdavietyse vapsva daro mažiau pertvarų;

2) kadangi patelėms auginti vapsvos naudoja platesnes ertmes, didėjant lizdo ertmės skersmeniui, turėtų didėti patelių/patinų santykis lizde;

3) egzistuoja optimalus rūšiai lizdavietyės skersmuo; tokio skersmens ertmę vapsva išnaudoja efektyviausiai – akelės daromos tankiausiai o lizdo statybai išnaudojama didžiausia lizdavietyės dalis. Egzistuoja optimalus rūšiai lizdavietyės gylis – tokiose lizdavietyėse vapsvos ilgiausiai daro lizdą (išnaudoja daugiausiai lizdavietyės ilgio), o lizdas pradamas nuo pat lizdavietyės dugno.

2.2.2. Rūpinimasis palikuonimis ir palikuonių kūno dydis

Daugelio plėviasparnių rūšių kūno dydis tiesiogiai priklauso nuo maisto kiekio, prieinamo jiems lervinio vystymosi metu (O'Neill 1985; Alcock 1979; van Assem 1971; Charnov *et al.* 1981; Cowan 1981; Cross *et al.* 1978; Freeman 1981; Jayasingh *et al.* 1982), kitaip tariant, palikuonių kūno dydis priklauso nuo to, koku kiekiu maisto juos aprūpins motina.

Kūno dydis yra svarbus individualus požymis susijęs su išgyvenamumu ir reprodukcine sėkme. Literatūroje yra nemažai duomenų, kad didesnis kūno dydis užtikrina didesnę produktyvumą: 1) stambesnės patelės turi didesnius oocitus ir gali padėti didesnius, su daugiau maisto resursų, kiaušinius (O'Neill 1985; Byers 1978, Gwynne *et al.* 1983; Laing 1979; Linsley *et al.* 1956; Kurczewski *et al.* 1978, Kim 1997); 2) gali padaryti daugiau akelių ne tik todėl, kad greičiau suranda maisto, bet ir todėl, kad ilgiau gyvena (Cowan 1981; Pyke 1978; Peruquetti *et al.* 2003); 3) gali medžioti įvairesnių dydžių grobį (Coelho *et al.* 1999), nes sugeba panešti ir didesnę grobį (Kurczewski *et al.* 1968; Field 1992; Strohm *et al.* 1997; Polidori *et al.* 2005; Linsley *et al.*

1956; Gwynne *et al.* 1983) — taip yra sutaupomas laikas ir energija, nes vapsvoms, sumedžiojančioms didesnę grobį, reikia atlikti mažiau skrydžių (Reavey 1993); 4) gali rinkti maistą esant žemesnei temperatūrai (Stone 1994; Willmer 1985); 5) gali panešti didesnius grunto gabalėlius, skirtus pertvarų statybai (Edgar *et al.* 2000); 6) esant konkurencijai dėl lizdams tinkamų ertmių – turi didesnę galimybę užimti ir apginti lizdavietę (Cowan 1981; Terpedino & Torchio 1994; Kim 1997); 7) didesni patinėliai, esant koncentruotoms kolonijoms, laimėję konkurencinę kovą gali apvaisinti daugiau patelių (Cowan 1981); 8) didesni individai sėkmingiau poruojasi (Budrienė 2004); 9) didesni individai turi daugiau šansų sėkmingai baigti vystymąsi (cit. pagal Boch & Vicens 2002; Tepedino & Torchio 1982).

Vienas iš šio darbo uždavinių – nustatyti ar vapsvų patelių kūno dydis turi įtakos rūpinimosi palikuonimis elgsenai (akelių skaičiui lizde, į akelę sunašamo grobio kiekiui, lyčių santykiui). Taip pat siekėme išsiaiškinti kaip, esant gausiems maisto resursams, jie paskirstomi palikuonims – didinama jų kiekybė (produkuojama daugiau palikuonių) ar kokybė (palikuonys aprūpinami didesniu maisto kiekiu). Taip pat mes siekėme išsiaiškinti ar nuo prieinamo grobio kiekio priklauso produkuojamų palikuonių lyčių santykis.

2.3. Lizdavičių-gaudyklų panaudojimas moksliniuose tyrimuose

Tinkamų lizdų darymui natūralių ertmių trūkumas yra vienas iš pagrindinių faktorių, ribojančių pavienių geluoninių plėviasparnių gausumą (Danks 1971; Parker 1984; Tschardtke *et al.* 1998; Klein *et al.* 2004). Tačiau daugelis negyvame augaliniame substrate lizdus darančių (ksilikolinių) pavienių klosčiavapsvių mielai apsigyvena dirbtinėse lizdavietėse (Weaving 1994), ir tai labai palengvina šių rūšių biologijos tyrimus (Fye 1965; Itino 1992; McCallan 1993; Collins & Jennings 1984).

Panaudojant lizdavietes-gaudykles yra tiriamas rūšių paplitimas ir populiacijų dinamika (Danks 1971, Freeman & Jaysingh 1975), mitybiniai ryšiai ekosistemose ir nišų formavimosi mechanizmai (Steffan-Dewenter 2002; Itino 1992), dauginimosi elgsena (Ulbrich & Seidelmann 2001), parazito – šeimininko santykių evoliucijos mechanizmai (Itino 1986; Rosenheim 1987).

Panaudojant lizdavietes-gaudykles surenkama informacija ne tik apie lizdus darančių plėviasparnių bendrą gausumą ir rūšinę sudėtį (Klein *et al.* 2002), bet ir parazitoidų bei inkvilinų gausumą (Albrecht *et al.* 2007), o tai suteikia daugiau informacijos lyginant buveines tarpusavyje ar siekiant įvertinti populiacijų parametrų pokyčius. Dėl šių priežasčių lizdavietes-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijos vis dažniau naudojamos įvairiuose tyrimuose. Buvo parodyta, kad šios bendrijos jautriai reaguoja į buveinių pertvarkymą, sukcesiją, fragmentaciją, bioįvairovės pokyčius (Gathmann *et al.* 1994; Gathmann & Tschardtke 1999, Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Morato 2001, Tylianakis *et al.* 2007, Budrys 2005) bei antropogeninį poveikį, ir klimato kaitą (Pekkarinen & Huldén 1991).

3. MEDŽIAGA IR METODAI

3.1. Medžiaga

Medžiaga tyrimams buvo renkama 2002-2007 m. Vietovių, kuriose buvo kabinamos dirbtinės lizdavietės sąrašas pateiktas 3.1.1. lentelėje. Kaip lizdavietės-gaudyklės, buvo naudojami pernykščių nendrių (*Phragmites australis*) natūralaus ilgio (19 – 322 mm) ir skersmens (1,9 – 8,6 mm, vidurkis $5,16 \pm 0,02$ mm) tarpubambliai, kurie ryšulėliais po 25-35 vienetus, buvo pakabinami ant medinių rąstų ar drėbtinių (Papiškiuose) pastatų sienų (3.1.1. pav.), kuriose natūraliai lizdus darė (vabalų-ksilofagų *Hylotrupes*, *Callidium* ir *Anobium* takuose ir kitokiose ertmėse) pavienės vapsvos ir bitės. Lizdavietės-gaudyklės buvo eksponuojamos nuo gegužės mėn. vidurio iki rugpjūčio mėn. vidurio (vienas ryšulėlis su dirbtinėmis lizdavietėmis, eksponuojamas tokį laikotarpį, šiame darbe buvo traktuojamas kaip lizdavietė-sezonas (3.1.1. lentelė)). Kas 7-20 dienų lizdavietės su baigtais vapsvų lizdais, t.y. su matomais išoriniais kamščiais, buvo surenkamos ir pakeičiamos naujais tuščiais vamzdeliais arba visas ryšulėlis buvo pakeičiamas nauju ryšulėliu.

3.1.1. lentelė Medžiagos rinkimo vietovės ir lizdavietė-sezonų skaičius jose.

Vietovė	Koordinatės	Metai, kada rinkti duomenys	Lizdavietė-sezonų sk.
Varnupys	55°24'N 25°17'E	1989-2007	137
Papiškiai	55°56'N 24°16'E	2002-2004, 2007	37
Bilšiai	55°08'N 25°16'E	2001-2007	36
Kaunas	54°54'N 23°54'E	1989-1991, 2000	7
Taraldžiai	55°46'N 25°22'E	2003-2004	7
Merkinė	54°10'N 24°10'E	1989-1992, 2000	6
Kiemeliai	54°51'N 25°01'E	2007	4
Paburgė	56°01'N 21°56'E	2007	4
Puvočiai	54°07'N 24°18'E	2007	4
Trečiokiškės	54°50'N 24°59'E	2007	4
Subartonys	54°12'N 24°11'E	2003	3
Pylimėliai	54°43'N 25°21'E	2003	2
Veržuva	54°45'N 25°26'E	2003	2
Antagavė	55°19'N 26°09'E	1989	2
		Viso	255



3.1.1. paveikslas Dirbtinės lizdavietės ant drėbtinio pastato sienos Papiškiuose (Pasvalio raj.)

Nuo pastatų nuimtos lizdavietės-gaudyklės buvo gabenamos į laboratoriją, kur buvo atliekami tolesni tyrimai.

Šiame darbe panaudotos autorės ir E. Budrio (3.1.3, 3.1.4 ir 3.3.3.1) nuotraukos.

3.2. Įranga.

Vapsvų galvų plotis buvo matuojamas naudojant binokuliarus MBS-10 ir Nikon SMZ800 esant 32× padidimui. Lizdavietės, akelių ir pertvarų gyliai buvo matuojami liniuote (1 mm tikslumu). Vapsvos įvairiose vystymosi stadijose ir grobio lervos buvo sveriamos torsinėmis svarstyklėmis BT (Kiev) 0,3 mg tikslumu ir elektroninėmis svarstyklėmis Kern ABJ — 0,1 mg tikslumu.

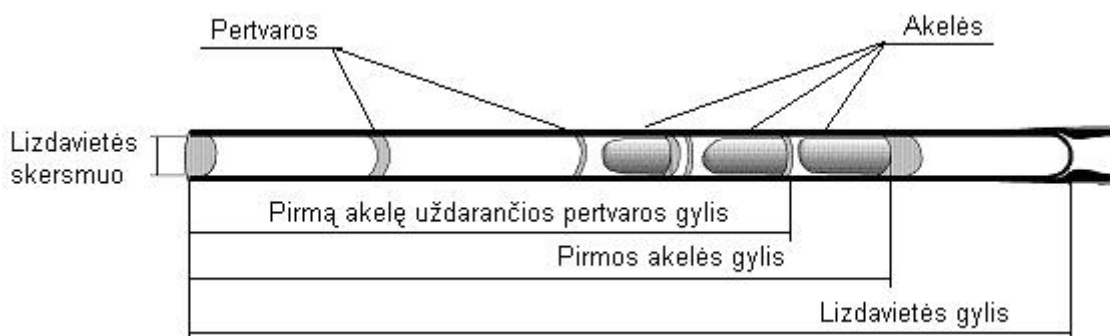
Duomenys buvo tvarkomi naudojant Microsoft Access 2000. Statistinė analizė buvo atliekama naudojant kompiuterines programas Statoft STATISTICA 6.0 ir SAS 9.1.

3.3. Metodai

3.3.1. Dirbtinėse lizdavietyse apsigyvenančių plėviasparnių lizdavietyės skersmens pasirinkimo ir klosčiavapsvių lizdo statybos elgsenos tyrimai.

Lizdavietyės pasirinkimo tyrimuose mes suskirstėme lizdavietyes pagal skersmenį į klases kas 5 mm: pvz. 3-čiai klasei priskirtos lizdavietyės, kurių skersmuo 2,6 – 3,0 mm, o klasei 3,5 — lizdavietyės, kurių skersmuo 3,1 - 3,5 mm.

Laboratorijoje dirbtinės lizdavietyės buvo perskeliamos išilgai (3.3.1.2. ir 3.3.1.3. pav.) atliekami reikalingi matavimai (3.3.1.1. pav.): matuojami lizdavietyės skersmuo ir gylis, visų akelių bei jas uždarančių pertvarų gyiliai, skaičiuojamos pertvaros. Lervos, vystymosi metu, nuo priešlėliukės stadijos buvo perkeliamos į plastikinius konteinerius. Lytis buvo nustatoma lėliukės stadijoje.



3.3.1.1. paveikslas Dirbtinės lizdavietyės ir lizdo joje schema ir matavimai



3.3.1.2. paveikslas *S. bifasciatus* lizdas dirbtinėje lizdavietyėje: kairėje — kokonai su viduje esančiomis priešlėliukėmis, dešinėje — priešlėliukės be kokono.



3.3.1.3. paveikslas *S. murarius* lėliukė dirbtinėje lizdavietyėje

Tirdami lizdavietės skersmens įtaką akelių ilgiui, mes tikrinome keturias hipotezes, kad akelės ilgis priklauso nuo lizdavietės skersmens, išlaikant tam tikrus parametrus (akelės tūrį, akelės išilginio pjūvio plotą ir perimetrą) lygius konstantai. Hipotezę laikėme pasitvirtinusia, jeigu šie parametrai nekito kintant lizdavietės skersmeniui. Hipotezę laikėme atmesta, jeigu šie parametrai priklausė nuo lizdavietės skersmens. Hipotezės ir jas palaikančios bei atmetančios priklausomybės pateiktos 3.3.1.1. lentelėje.

Akelės ilgis buvo matuojamas nuo akelės dugno iki ją uždarančios pertvaros dugno.

3.3.1.1. lentelė. Hipotezės ir jas palaikančios bei atmetančios priklausomybės (L – akelės ilgis, D – lizdavietės skersmuo, C – konstanta).

Hipotezė	Hipotezę palaikanti priklausomybė	Hipotezę atmetanti priklausomybė
1 Akelės ilgis kinta, nes išlaikomas pastovus akelės tūris	$\pi(D/2)^2L = C,$ $L = 4C/\pi D^2$	$\pi(D/2)^2L = CD$
2 Akelės ilgis kinta, nes išlaikomas pastovus akelės išilginio pjūvio plotas	$LD = C,$ $L = C/D$	$LD = CD,$ $L = C$
3 Akelės ilgis kinta, nes išlaikomas pastovus akelės išilginio pjūvio perimetras	$2L + 2D = C,$ $L = C/2 - D$	$2L + 2D = CD,$ $L = (C/2 - 1)D$
4 Akelės ilgis nepriklauso nuo lizdavietės skersmens	-	$L = CD$

Vidutinis priešlėliukės svoris buvo skaičiuojamas sudėjus visus vienos lyties priešlėliukės stadiją pasiekusių individų svorio matavimus ir padalinus iš jų skaičiaus (lizdai, kuriuose ne visi individai sėkmingai pasiekė priešlėliukės stadiją, neįtraukti į analizę). Lyčių santykio tyrimams buvo panaudoti tik tie lizdai, kuriuose buvo nustatyta visose akelėse buvusių individų lytis.

Tais atvejais, kai duomenų skirstinys buvo normalinis arba jam artimas, dėsninumams įvertinti mes naudojome Pirsono koreliaciją, kitais atvejais – Spirmano koreliaciją.

Vertindami ryšį tarp tam tikroje vietovėje aptiktų rūšių skaičiaus ir lizdavičių-sezonų, eksponuotų toje vietovėje, skaičiaus, naudojome logistinę regresiją.

3.3.2. Optimalių lizdavietės parametrų nustatymas.

Mes išskyrėme du lizdo rodiklius, kurie galėtų atspindėti optimalų kiekvienai rūšiai lizdo ertmės skersmenį — lizdavietės gylio išnaudojimą lizdo statybai ir akelių tankį; bei du lizdo rodiklius, kurie galėtų atspindėti optimalų rūšiai lizdavietės gylį — pirmos akelės gylį (atstumą nuo lizdavietės dugno iki pirmos akelės) ir lizdavietės gylio išnaudojimą lizdo statybai.

Lizdavietės išnaudojimas lizdo statybai buvo suskaičiuotas lizdo ilgį (atstumą nuo pirmos akelės dugno iki paskutinę akelę uždarančios pertvaros dugno) išreiškus procentais viso lizdavietės ilgio atžvilgiu.

Akelių tankis buvo skaičiuojamas akelių skaičių lizde padalinus iš lizdavietės ilgio (cm).

Siekdami išsiaiškinti, kurie vapsvos lizdo parametrai tinka optimalios rūšiai lizdavietės nustatymui, mes tikrinome, ar jų priklausomybė nuo lizdavietės parametrų turi binominės regresijos pobūdį ($y = ax^2 + bx + c$), t.y. ar priklausomybės funkcija turi išreikštą minimumą arba maksimumą. Aptikę lizdo parametrus su tokia priklausomybe, mes apskaičiavome jų reikšmes optimaliose lizdavietėse. Pavyzdžiui, ieškodami didžiausio akelių tankio (y_0), kuris turėtų būti optimalaus (x_0) skersmens lizdavietėse, hipotetinę akelių tankio (y) priklausomybę nuo lizdavietės skersmens (x) išreiškėme kaip parabolinę funkciją (3.3.2.1. pav.):

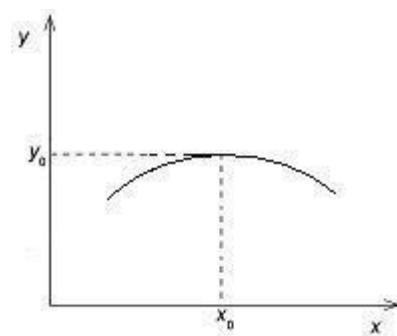
$$y = y_0 + k(x - x_0)^2,$$

kur y — akelių tankis, y_0 — ieškomas didžiausias akelių tankis, x — lizdavietės skersmuo, x_0 — ieškomas optimalus lizdavietės skersmuo, k — funkcijos parametras.

Pertvarkę šią funkciją, gauname:

$$y = (y_0 + kx_0^2) + (-2kx_0)x + kx^2,$$

kurią sulygindami su apskaičiuota pagal ištirtų lizdų duomenis polinominės regresijos lygtimi $y = c + bx + ax^2$, gauname lygčių sistemą:



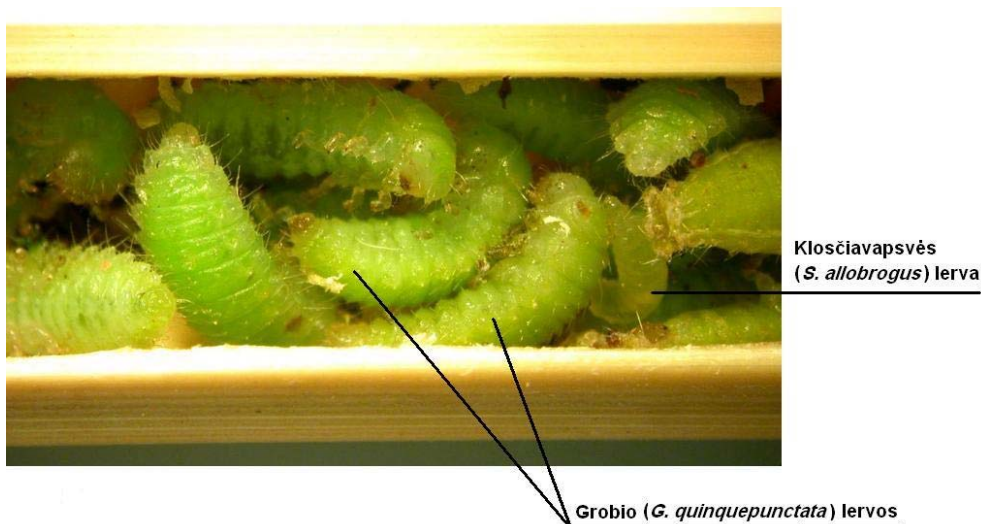
3.3.2.1. paveikslas. Lizdavietės parametras (x), turintis optimalią reikšmę (x_0).

1) $y_0 + kx_0^2 = c$; 2) $-2kx_0 = b$; 3) $k = a$. Iš šių trijų lygčių buvo apskaičiuoti mus dominantys parametrai - x_0 ir y_0 .

3.3.3. Klosčiavapsvės *Symmorphus allobrogus* vystymasis

Daugiausia lizdų lizdavietėse-gaudyklėse padariusi klosčiavapsvė *Symmorphus allobrogus* buvo pasirinkta modeline rūšimi vystymosi tyrimams ir rūpinimosi palikuonimis elgsenos eksperimentams.

Atidarius šviežiai padarytus lizdus buvo išmatuojamas kiaušinio ilgis, pasveriamą lerva, pamatuojamas jos galvos plotis ir pasveriamas į akele suneštas grobis (3.3.3.1. pav.). Augimo dinamikai nustatyti, lervos buvo sveriamos ir matuojamas jų galvos plotis kas 1-3 dienas, iki kol vapsvos pasiekdavo priešlėliukės stadiją (nupindavo kokoną ir išleisdavo mekoniją). Laiko tarpams tarp įvairių vystymosi stadijų suskaičiuoti buvo panaudoti tik tie svorio matavimai kurie, buvo atlikti kiekvieną dieną, ne mažiau nei 6 valandų tikslumu.



3.3.3.1. paveikslas *S. allobrogus* akele dirbtinėje lizdavietėje.

Svorio pokyčiams vystymosi metu nustatymui, mes pasvėrėme priešlėliukes (prieš reaktyvaciją šaldytuve ir po jos), lėliukes, ką tik išsivysčiusius suaugėlius. Vapsvos, viso vystymosi metu (išskyrus žiemojimą) buvo laikomos kambario temperatūroje.

Lervos svorio prieaugio priklausomybei nuo lervos svorio nustatyti mes naudojome regresinę analizę, kur išvestą vidurkį iš dviejų vienas po kito sekančių svorio matavimų laikėme nepriklausomu kintamuoju, o tą patį svorio vidurkį padalintą iš laiko intervalo tarp tų dviejų matavimų – priklausomu kintamuoju.

3.3.4. Maisto kiekio aplinkoje įtaka *S. allobrogus* lizdo struktūrai ir rūpinimosi palikuonimis elgsenai

Eksperimento planas: Eksperimentas buvo vykdomas 2006-2008 metais. Jame buvo panaudotos 96 *S. allobrogus* patelės. Didžioji dalis patelių, panaudotų eksperimente, (81 patelė) buvo surinktos dirbtinių lizdavičių pagalba Varnupyje (Anykščių raj., 55°24'N 25°17'N), Bilšiuose (Molėtų raj., 55°08'N 25°16'N) ir Papiškiuose (Pasvalio raj., 55°56'N 24°16'N) priešlėliukės stadijoje ir iki suaugėlių išaugintos laboratorijoje. Likusios 15 vapsvų 2008 metais buvo pagautos gegužės-birželio mėnesiais aukščiau išvardintose vietovėse. Gamtoje sugautos patelės laboratorijoje buvo bandomos suporuoti. Kadangi nei viena patelė nesiporavo, jos buvo įtraukiamos į statistinę analizę kaip apvaisintos patelės. Eksperimente dalyvavusios (laboratorijoje išaugintos vapsvos) buvo pasvertos joms pasiekus imago stadiją. Galvos plotis buvo matuojamas po jų mirties.

Vapsvos buvo laikomos insektariumuose, pagamintuose iš 5 litrų talpos plastmasinių talpų geriamam vandeniui (3.3.4.1. pav.). Į kiekviename insektariumą buvo įleidžiama po vieną vapsvą; jos buvo aprūpintos vandeniu, maistu (medaus tirpalu) ir moliu (lizdų pertvaroms daryti). Po šešias dirbtinės lizdavietės buvo patalpina į kiekvieną insektariumą. Grobio lervos buvo įdedamos į insektariumą ant šviežių šakelių su lapais. Lizdavietės su šviežiai padarytais lizdais buvo išilgai perskeliamos ir ištiriamas jų turinys: pamatuojamas lizdavietės gylis ir skersmuo, pamatuojamas kiekvienos akelės ir pertvaros gylis, suskaičiuojamas ir pasveriamas grobis akelėje. Po to grobis buvo sudedamas atgal į akeles, lizdas uždaromas ir paliekamas tolesniam vystymuisi.



3.3.4.1. paveikslas. Insektariumai laboratorijoje



3.3.4.2. paveikslas Žaliųjų alksninukų (*Linnaeidea aenea*) auginimas laboratorijoje: nuotraukoje kairėje — talpa su žaliojo alksninuko suaugėliais, dedančiais kiaušinius; nuotraukoje dešinėje — baltalksnio šakos su žaliojo alksninuko lervomis ant lapų.



3.3.4.3. paveikslas. *S. allobrogus* patelė gelia *L. aenea* lervą.



3.3.4.4. paveikslas Klosčiavapsvė *S. allobrogus* su grobiu (*L. aenea*)

Kaip grobis vapsvoms buvo duodamos dviejų, dažniausiai gamtoje medžiojamų rūšių lapgraužių lervos — *Gonioctena quinquepunctata* (renkamos gamtoje nuo paprastojo šermukšnio (*Sorbus aucuparia*) ir paprastosios ievos (*Padus avium*) ir *Linnaeidea aenea* (Budrienė, 2003) (3.3.4.3. ir 3.3.4.4. iliustracijose – *L. aenea* lervas medžiojančios *S. allobrogus* patelės eksperimento metu). Kadangi *G. quinquepunctata* tinkamo dydžio lervos gausiai randamos gamtoje palyginti trumpą laiką tarpą, mums nepavyko išsamiai ištirti grobio rūšies įtakos palikuonių aprūpinimo maistu elgsenai. Tačiau akelių skaičius lizde, esant skirtingai grobio rūšiai, nesiskyrė nei

viename iš režimų (Studento kriterijus nepriklausomoms imtims), todėl analizuojant lizdo struktūrą visi lizdai buvo analizuojami kartu.

Žaliojo alksninuko *L. aenea* suaugėliai buvo surinkti gamtoje, ir iš jų sudėtų kiaušinių ant baltalksnio (*Alnus incana*) šakų laboratorijoje buvo išauginamos lervos (pav. 3.3.4.2.). Tinkamo dydžio lervos (praėjus ne mažiau 2 dienoms nuo 3 ūgio pasiekimo) buvo įdedamos į insektariumus vieną (esant 5 ir 10 grobio individų per dieną režimui) arba du kartus per dieną (esant 20 grobio individų per dieną režimui) ant šviežių baltalksnio šakelių. Vapsvos buvo laikomos dviem skirtingais grobio režimais – pastoviu (vapsvos gaudavo po 5, 10 arba 20 grobio individų per dieną viso eksperimento metu) arba kintančiu (grobio individų skaičius duodamas per dieną buvo kaitaliojamas tarp 5 ir 20 kas du užbaigti lizdai). Iš jų 10–čiai vapsvų pradinės sąlygos buvo 5 grobio individai per dieną, 11-kai vapsvų pradinės sąlygos buvo 20 grobio individų per dieną.

Neapvaisintos patelės į insektariumus buvo įleidžiamos praėjus 1-12 dienų nuo suaugėlio stadijos pasiekimo. Apvaisintos patelės į insektariumus buvo įleidžiamos iškart arba po 1-18 dienų po apvaisinimo.

2006 metais buvo stebima lizdų statybos dinamika ir vapsvos buvo laikomos eksperimento sąlygomis iki mirties. Vapsvos pradėdavo daryti lizdus praėjus 1-14 dienų nuo eksperimento pradžios arba nepradėdavo visai. Kai kurios patelės nugaišdavo gana staiga, be ryškių lizdų statybos elgsenos pakitimų. Tačiau dauguma patelių sendamos rodė tam tikrus elgsenos pakitimus - medžiojimo efektyvumo mažėjimą (nebesugebėdavo paralyžiuoti grobio arba sunkiai benunešdavo jį į lizdą), kol visai nebesugebėdavo į lizdą nunešti nei vienos grobio lervos. Patelės nugaišdavo praėjus 10-17 dienų nuo to, kai paskutinė grobio lerva buvo nunešta į lizdą. Atsižvelgiant į šiuos dėsningumus 2007-2008 metais patelės, nepradėjusios daryti lizdų per 14 dienų buvo pašalinamos iš eksperimento, o senos patelės (nebesugebančios prinešti grobio į lizdą) buvo pašalinamos iš eksperimento, jei 7 dienas nepadarydavo nei vieno lizdo.

Statistinė analizė. Akelių skaičiaus priklausomybė nuo grobio kiekio aplinkoje. Duomenų imtis, sudaryta iš akelių skaičiaus, mūsų tyrimų atveju, buvo pasiskirsčiusi pagal Puasono skirstinį. Hipotezė apie empirinio ir teorinio skirstinių suderinamumą buvo patikrinta naudojant χ^2 kriterijų:

$$X^2 = \sum_{i=1}^3 \left[\sum_{j=1}^k \frac{(m_{ij} - n_i p_j(\hat{\lambda}_i))^2}{n_i p_j(\hat{\lambda}_i)} \right] \sim \chi^2_{(k-1)3-3}$$

čia k – įgyjamų reikšmių skaičius; $n_i p_j$ – tikėtinasis dažnis; λ – akelių skaičiaus kiekvienoje iš grobio kiekio grupių vidurkis.

Kai kurie stebėjimai (akelių skaičius lizde) turėjo labai mažus dažnius, todėl kaip rekomenduojama (Čekanavičius & Murauskas 2003 a), atlikome duomenų grupavimą, reikšmes 5, 6, 7, 8 ir 9 apjungdami.

Puasono skirstinys įgyja reikšmes 0, 1, 2 ir t.t., o akelių skaičiaus lizde mažiausia reikšmė yra 1, todėl duomenų atitikimą Puasono skirstiniui ($X \sim \mathcal{P}(\lambda)$) atlikome perslinkę duomenis — 1 buvo pakeistas į 0, 2 – 1, 3 – 2 ir t.t.

Tikimybės apskaičiuotos pagal formulę: $p(X = m | \lambda) = \frac{\lambda^m}{m!} e^{-\lambda}$, $m=0, 1, 2, 3, 4$.

Paskutinės reikšmės tikimybė buvo paskaičiuota pagal formulę $p_4 = 1 - \sum_{i=0}^3 p_i$.

Pasinaudojus formule $\sqrt{4X-1}$ (Kruopis 1993); kur X – akelių skaičius lizde, buvo atlikta duomenų transformacija.

Pastovus grobio režimas. Akelių skaičiaus lizde vidurkių skirtumams patikrinti, esant skirtingam grobio kiekiui, naudojome kovariacinę analizę (ANCOVA). Imties atsitiktinumui patikrinti (akelių ir nepriklausomumui nuo matavimo numerio (lizdo eilės numerio)), tais atvejais kai vapsvos padarė daugiau nei 3 lizdus, naudojome Spirmano koreliacijos koeficientą. Dvieju vapsvų lizduose akelių skaičius statistiškai patikimai koreliavo su lizdo eilės numeriu ($P < 0,05$), todėl jų lizdai nebuvo įtraukti į kovariacinę analizę. Daugkartiniai palyginimai buvo atlikti naudojant Scheffé kriterijų.

Kaip kovariantės kovariacinėje analizėje buvo naudojami vapsvos svoris ir galvos plotis bei lizdavietės parametrai (gylis ir skersmuo). Atlikus pradinę duomenų analizę paaiškėjo, kad regresijų tiesių krypties koeficientai tarp grobio kiekio grupių ir lizdavietės skersmens skyrėsi ($F=4,14$; $P=0,02$), todėl lizdavietės skersmuo nebuvo įtrauktas į tolimesnę analizę (Kutner & Nachtsheim 1996).

Akelių kiekis, padarytas per visą vapsvos gyvenimą buvo skaičiuojamas tik toms vapsvų patelėms, kurios eksperimento sąlygomis buvo laikomos iki nustodavo daryti lizdus.

Neapvaisintų patelių atveju akelių skaičiaus lizde skirtumams įvertinti naudojome Stjudento kriterijų nepriklausomoms imtims (naudojant transformuotus duomenis).

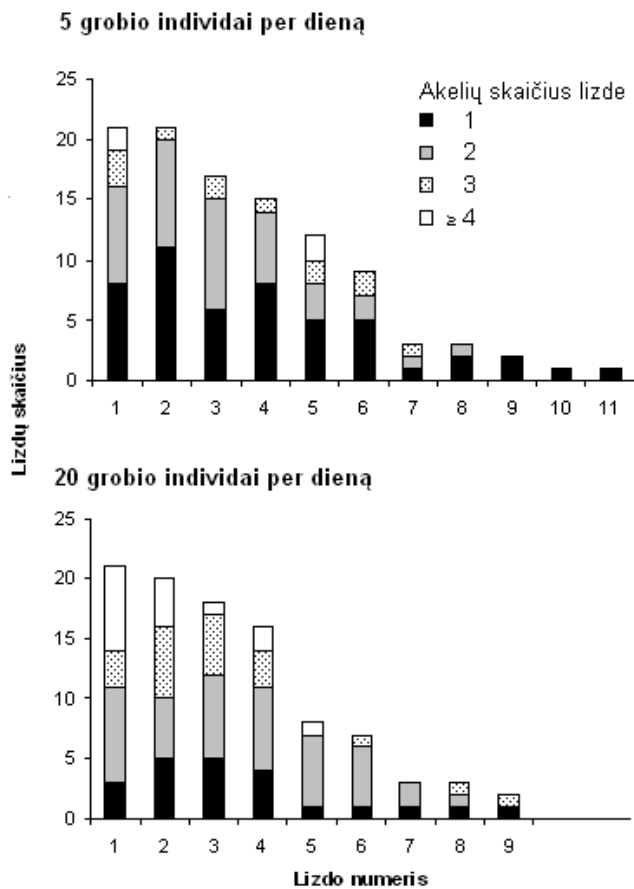
Kintantis grobio režimas. Akelių skaičiaus lizde vidurkių skirtumams, esant kintančiam grobio kiekio režimui, naudojome pakartotinių matavimų dispersinę analizę (mixed model for repeated data) ir Stjudento kriterijų nepriklausomoms imtims.

Vapsvų gyvenimo trukmė varijavo, ir laikui bėgant, pakartotinių matavimų skaičius mažėjo (kuo vapsva ilgiau gyvena, tuo daugiau lizdų ji gali padaryti) (3.3.4.5. pav.), todėl pakartotinių matavimų dispersinėje analizėje panaudojome tik pirmus 8 kiekvienos patelės lizdus (keturis lizdus, padarytus duodant 5, ir keturis lizdus duodant 20 grobio individų per dieną) (žr. 6 skyrius, 133 pozicija). Mažiausiai tiek lizdų padarė 14 patelių (67%). Likusios 7-nios vapsvos padarė 3 (1 patelė), 4 (2 patelės), 5 (1 patelė) ir 7 (3 patelės) lizdus.

Akelių skaičiaus lizde skirtumų tarp grobio kiekio grupių analizė, įtraukus visus lizdus, buvo atlikta naudojant Stjudento kriterijų nepriklausomoms imtims (naudojant transformuotus duomenis). Stjudento kriterijus priklausomoms imtims šiuo atveju buvo netinkamas, nes grobio kiekis kiekvienai iš vapsvų buvo keičiamas keletą kartų.

Akelių skaičiaus lizde priklausomybei nuo patelės amžiaus (lizdo eilės numerio), dispersinėje analizėje atskirai analizavome lizdus, padarytus duodant vapsvoms skirtingą grobio individų kiekį per dieną (5 arba 20).

Neapvaisintų patelių atveju, akelių skaičiaus lizde skirtumams kintančiame grobio kiekio režime įvertinti, naudojome Stjudento kriterijų nepriklausomoms imtims (naudoti pakartotinių matavimų dispersinę buvo netikslinga dėl nedidelio stebėjimų skaičiaus).



3.3.4.5. paveikslas Lizdų skaičius su 1, 2, 3, 4 ir daugiau akelių skaičiumi. X ašyje atidėti pakartotiniai matavimai – lizdo numeris duodant vapsvoms 5 ir 20 grobio individų per dieną.

Palikuonių aprūpinimo maistu elgsena ir lyčių santykis lizde. Grobio individų skaičius akelėje koreliavo su grobio svoriu ($r=0,81$; $P<0,001$, $N=911$), todėl palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos analizėje naudojome tik grobio svorį akelėje.

Grobio režimas (kintantis arba pastovus) neturėjo reikšmingos įtakos nei grobio svoriui akelėje, nei lyčių santykiui lizde (Mano-Vitnio testas), todėl

rūpinimosi palikuonimis elgsenos ir lyčių santykio lizde priklausomai nuo grobio kiekio aplinkoje analizę atlikome neatsižvelgdami į režimą.

Grobio svoris akelėse, esant skirtingoms grobio rūšims 10-ties grobio kiekio ($P > 0,05$; $N_{(L. aenea)} = 147$; $N_{(G. quinquepunctata)} = 23$) ir 20-ties grobio kiekio ($P > 0,05$; $N_{(L. aenea)} = 151$; $N_{(G. quinquepunctata)} = 22$) režimuose, reikšmingai nesiskyrė (Mano-Vitnio, Voldo-Volfovico testai), todėl palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos tyrimuose akelės su skirtinga grobio rūšimi buvo analizuojamos bendrai. Grobio svorio akelėje skirtumai, esant skirtingoms grobio rūšims, duodant vapsvoms po 5 grobio individus per dieną, nebuvo statistiškai patikrinti dėl per mažo stebėjimų skaičiaus su *G. quinquepunctata* rūšimi ($N_{(L. aenea)} = 61$; $N_{(G. quinquepunctata)} = 5$).

Vidutinis grobio svoris, vidutinis priešlėliukės svoris bei galvos plotis buvo skaičiuojami sudedant kiekvieno lizdo visų akelių duomenis ir padalinant iš akelių skaičiaus lizde. Lizdai su nepilnais duomenis (pavizdžiui, jei grobis pirmose akelėse buvo suėstas iki atidarant lizdą arba jei ne visose akelėse lervos pasiekė priešlėliukės stadiją) nebuvo įtraukti į šią analizę.

Grobio svorio akelėje skirtumų skirtingose grobio kiekio grupėse reikšmingumą tikrinome naudodami Mano-Vitnio ir Voldo-Volfovico testus. Šių testų rezultatams sutapus, pateikiami Mano-Vitnio testo rezultatai. Testų rezultatams išskyrus, sprendimas apie vieno ar kito testo tinkamumą buvo priimamas atsižvelgiant į skirstinių sklaidos ir formos charakteristikas (Čekanavičius & Murauskas b).

Lyčių santykio pokyčius vertinome išreikšdami jį dviem būdais: kaip patelių dalį lizde (vieno lizdo patelių skaičius padalintas iš visų tame lizde buvusių individų skaičiaus) ir kaip bendrą kiekvienos vapsvos palikuonių-patelių skaičių (vienos vapsvos palikuonių-patelių skaičius padalintas iš visų jos palikuonių skaičiaus).

4. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS

4.1. *Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių sąštas ir jo priklausomybė nuo lizdavičių skersmens*

4.1.1. Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių sąštas

Lizdavietės buvo kabinamos 14 vietovių (žr. 3 skyrius, 3.1.1 lentelė). Viso surinkta - 255 lizdavičių-sezonų, aptiktos 44 plėviasparnių rūšys (viso 17112 akelių), priklausančios 4 šeimoms: Pompilidae - 3, Vespidae – 17, Crabronidae – 11, Apidae - 13 rūšių (4.1.1.1. lentelė)

4.1.1.1. lentelė. Lizdavietėse-gaudyklėse aptiktų plėviasparnių rūšių sąrašas.

Rūšis	Grupė- mitybinis lygmuo	Vietovės, kuriose aptikta rūšis (% nuo bendro visų vietovių sk.)	Lizdavietės- sezonai, kai rūšis aptikta (% nuo bendro visų sezonų sk.)	Rūšies akelių skaičius (% nuo visų rūšių akelių sk.)
Pompilidae				
<i>Agenioideus cinctellus</i>	3	14%	0,8%	0,02%
<i>Auplopus carbonarius</i>	3	21%	3,1%	0,25%
<i>Dipogon subintermedius</i>	3	36%	3,1%	0,20%
Vespidae (Eumeninae)				
<i>Ancistrocerus antilope</i>	2	43%	44,3%	5,25%
<i>A. claripennis</i>	2	14%	1,2%	0,22%
<i>A. gazella</i>	2	7%	0,8%	0,09%
<i>A. nigricornis</i>	2	50%	5,9%	0,57%
<i>A. parietinus</i>	2	14%	1,2%	0,09%
<i>A. parietum</i>	2	7%	0,4%	0,01%
<i>A. trifasciatus</i>	2	57%	21,2%	2,16%
<i>Discoelius dufourii</i>	2	14%	5,9%	0,82%
<i>D. zonalis</i>	2	21%	30,6%	3,63%
<i>Euodynerus notatus</i>	2	21%	4,3%	0,40%
<i>Symmorphus allobrogus</i>	2	50%	72,2%	53,84%
<i>S. angustatus</i>	2	7%	1,6%	0,11%
<i>S. bifasciatus</i>	2	57%	22,7%	2,78%
<i>S. crassicornis</i>	2	36%	9,0%	1,12%
<i>S. debilitatus</i>	2	43%	8,2%	0,94%
<i>S. gracilis</i>	2	36%	4,7%	0,72%
<i>S. murarius</i>	2	50%	38,0%	7,16%

Rūšis	Grupė- mitybinis lygmuo	Vietovės, kuriose aptikta rūšis (% nuo bendro visų vietovių sk.)	Lizdaviėtės- sezonai, kai rūšis aptikta (% nuo bendro visų sezonų sk.)	Rūšies akelių skaičius (% nuo visų rūšių akelių sk.)
Crabronidae				
<i>Passaloecus corniger</i>	2	21%	2,0%	0,26%
<i>P. eremita</i>	2	7%	0,4%	0,01%
<i>P. gracilis</i>	2	14%	0,8%	0,02%
<i>P. monilicornis</i>	2	21%	1,2%	0,11%
<i>Pemphredon lugens</i>	2	7%	0,8%	0,04%
<i>Psenulus fuscipennis</i>	2	14%	1,2%	0,57%
<i>P. pallipes</i>	2	43%	3,9%	1,06%
<i>Rhopalum clavipes</i>	2	29%	1,6%	0,08%
<i>Trypoxylon clavicerum</i>	3	21%	5,9%	0,88%
<i>T. figulus</i>	3	93%	27,5%	9,69%
<i>T. minus</i>	3	29%	2,7%	0,70%
Apidae				
<i>Chelostoma florissomne</i> (<i>Ch. maxillosum</i> *)	1	43%	3,9%	0,52%
<i>Ch. rapunculi</i> (<i>Ch. fuliginosum</i> *)	1	14%	1,6%	0,29%
<i>Heriades truncorum</i>	1	14%	3,1%	1,14%
<i>Hylaeus miyakei</i> (<i>H. annulatus</i> *)	1	7%	0,4%	0,04%
<i>H. communis</i>	1	43%	8,2%	1,06%
<i>H. difformis</i>	1	29%	5,1%	0,89%
<i>H. sinuatus</i> (<i>H. minutus</i> *)	1	14%	1,2%	0,08%
<i>Hoplitis adunca</i>	1	7%	0,4%	0,02%
<i>Megachile centuncularis</i>	1	7%	0,8%	0,15%
<i>M. ligniseca</i>	1	7%	0,4%	0,01%
<i>Osmia caerulescens</i>	1	7%	0,4%	0,02%
<i>O. leaiana</i>	1	14%	2,0%	0,49%
<i>O. rufa</i>	1	43%	9,0%	1,51%

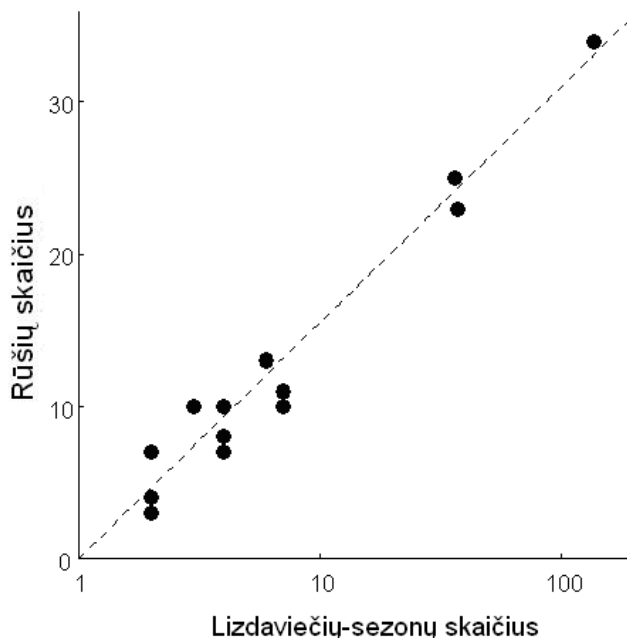
* Pavadinimas, kuriuo rūšis yra minima publikacijoje "Budrienė, A., Budrys, E., Nevronytė, Ž. 2004. 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: Nesting cavity choice and niche overlap. *Latvijas Entomologs* 41, 19-31"

Lizdaviėtėse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijas sudaro trys svarbios vabzdžių grupės: bitės, apdulkinančios laukinius ir kultūrinius augalus (Corbet *et al.* 1991), vapsvos, medžiojančios augalėdžių vabzdžių lervas ir galinčios kontroliuoti jų gausumą (Harris 1994, Klein *et al.* 2004; Yamane 1990, Sears *et al.* 2001, Bohart *et al.* 1982) ir vapsvos, medžiojančios plėšrūnus.

Didžiausią dalį (82%) mūsų ištirtose dirbtinėse lizdavietyse padarytų akelių sudarė antrajai grupei priklausančios vapsvos (25 rūšys). Bitės, priklausančios pirmajai grupei, sudarė 6,2 % (13 rūšių) visų dirbtinėse lizdavietyse padarytų akelių. Pompilidae šeimos ir *Trypoxylon* genties vapsvos (6 rūšys), medžiojančios vorus ir priklausančios trečiajai grupei sudarė 11,7 % visų dirbtinėse lizdavietyse padarytų akelių.

T. figulus rūšis buvo rasta didžiausioje dalyje visų vietovių (13 iš 14). Gausiausia rūšis buvo *Symmorphus allobrogus*. Ji buvo aptikta 7 vietovėse ir sudarė 53,84 % visų lizdavietyse-gaudyklėse padarytų akelių.

Tam tikroje vietovėje aptiktų rūšių skaičius priklausė nuo toje vietovėje surinktų lizdavičių-sezonų skaičiaus (4.1.1.1 pav.): $y = (15.5 \pm 1.0) \log_{10}(x)$ ($R^2 = 0.96$; $p < 0.001$). Bitėms šią priklausomybę aprašo lygtis $y = (3.6 \pm 0.7) \log_{10}(x)$ ($R^2 = 0.65$; $p < 0.001$), vapsvoms, medžiojančioms augalėdžių vabzdžių lervas — $y = (-1.3 \pm 0.7) + (10.2 \pm 0.7) \log_{10}(x)$ ($R^2 = 0.94$; $p < 0.001$), vapsvoms, medžiojančioms vorus — $y = (0.6 \pm 0.3) + (2.0 \pm 0.3) \log_{10}(x)$ ($R^2 = 0.77$; $p < 0.001$).



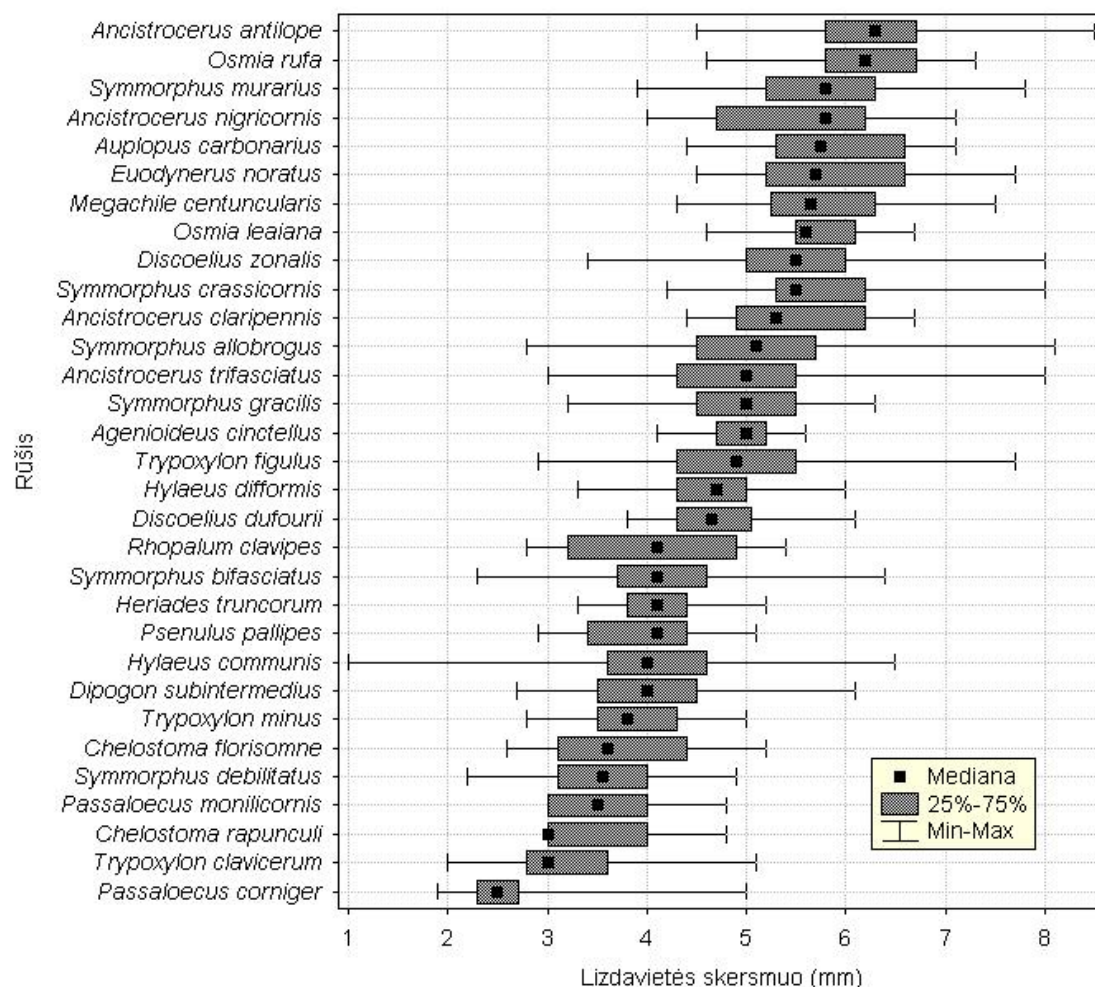
4.1.1.1. paveikslas Ryšys tarp tam tikroje vietovėje surinktų lizdavičių-sezonų skaičiaus ir joje aptiktų rūšių skaičiaus ($N = 14$); $y = (15.5 \pm 1.0) \log_{10}(x)$.

Tam tikroje vietovėje aptiktų rūšių skaičius be abejo priklauso ne tik nuo tyrimo apimties, bet ir kitų faktorių, įtakančių vienos ar kitos rūšies paplitimą ir gausumą. Tyrimų vietose vyravo agrolandšaftas, o lizdavietyse buvo

kabinamos ant pastatų sienų, todėl rūšių sąstatas pateiktas šiame darbe atspindi tik sinantropinių Lietuvos rūšių, o ne bendrą, dirbtinėse lizdavietyse galinčių apsigyventi pavienių plėviasparnių įvairovę ir gausumą.

4.1.2. Lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių lizdavietyse pasirinkimo priklausomybė nuo jos skersmens

4.1.2.1. lentelėje ir 4.1.2.1. paveiksle pateiktos 31 lizdavietyse-gaudyklėse aptiktos rūšies pasirinktų lizdavietyčių skersmens klasių modos (rodo lizdavietytės skersmens klasę, kurią rūšys dažniausiai pasirenka lizdams daryti), jų dažnių procentinė išraiška (tik 4.1.2.1. lentelėje), 25% ir 75% kvartiliai (žymintys intervalą, kuriame buvo padaryta ne mažiau nei 50% visų lizdų), bei mažiausios ir didžiausios pasirinktų lizdavietyčių skersmens reikšmės. Likusios



4.1.2.1 paveikslas. Tirtų vapsvų rūšių pasirenkamų lizdavietyčių skersmuo (mediana, kvartiliai, min-max; įtrauktos tik tos rūšys, kurios padarė daugiau nei 10 lizdų).

13-ka rūšių padarė mažiau nei po 10 lizdų.

Nors dauguma rūšių naudoja gana plataus diapazono skersmens lizdavietes (skirtumas tarp siauriausios ir plačiausios panaudotos lizdavietės svyruoja nuo 1,5 mm iki 5,5 mm), visos rūšys bent pusę visų savo lizdų padarė naudodamos lizdavietes, kurių siauriausias ir plačiausias skersmuo skiriasi ne daugiau nei 1,7 mm.

Dažniausiai pasitaikanti lizdavičių skersmens klasių moda buvo 5,5 (7-nios rūšys šioje skersmens klasėje (nuo 5,1 iki 5,5 cm imtinai) padarė daugiausia savo lizdų) ir 4,5 (5-kios rūšys šioje skersmens klasėje (nuo 4,1 iki 4,5 cm imtinai) padarė daugiausia savo lizdų).

4.1.2.1. lentelė. Įvairių rūšių, pasirinktų lizdavičių skersmens klasių modos, modų dažniai išreikšti procentais (modos pasikartojimo dažnis išreikštas procentais nuo visų rūšies reikšmių), min-max bei 25% ir 75% kvartilai (lizdavietės skersmens intervalas, kuriame padaryta ne mažiau nei 50% visų lizdų). Moda ir jos dažnis nenurodyti, jei skirstinys daugiamodalinis. Į lentelę įtrauktos tik tos rūšys, kurios padarė 10 arba daugiau lizdų.

Rūšis	N	Moda	Modos dažnis (%)	Min-Max (mm)	25%-75% kvartilai
<i>Agenioideus cincellus</i>	19	5,0	52,6	4,1-5,6	4,7-5,2
<i>Auplopus carbonarius</i>	14	6,0	28,6	4,4-7,1	5,3-6,6
<i>Dipogon subintermedius</i>	69	4,5	27,5	2,7-6,1	3,5-4,5
<i>Ancistrocerus antilope</i>	437	6,5	28,1	4,5-8,5	5,8-6,7
<i>A. claripennis</i>	11			4,4-6,7	4,9-6,2
<i>A. nigricornis</i>	27	6,0	22,2	4,0-7,1	4,7-6,2
<i>A. trifasciatus</i>	301			3,0-8,0	4,3-5,5
<i>Discoelius dufourii</i>	32	5,0	37,5	3,8-6,1	4,3-5,05
<i>D. zonalis</i>	187	5,5	29,4	3,4-8,0	5,0-6,0
<i>Euodynerus notatus</i>	12	5,5	33,3	4,5-7,7	5,2-6,6
<i>Symmorphus allobrogus</i>	3154	5,5	21,6	2,8-8,1	4,5-5,7
<i>S. bifasciatus</i>	260	4,5	29,2	2,3-6,4	3,7-4,6
<i>S. crassicornis</i>	65	5,5	29,2	4,2-8,0	5,3-6,2
<i>S. debilitatus</i>	60	3,5	35,0	2,2-4,9	3,1-4,0
<i>S. gracilis</i>	45	5,5	26,7	3,2-6,3	4,5-5,5
<i>S. murarius</i>	424	6,0	24,3	3,9-7,8	5,2-6,3
<i>Passaloecus corniger</i>	34	2,5	50,0	1,9-5,0	2,3-2,7
<i>P. monilicornis</i>	10			3,0-4,8	3,0-4,0
<i>Psenulus pallipes</i>	21	4,5	33,3	2,9-5,1	3,4-4,4
<i>Rhopalum clavipes</i>	19	3,5	26,3	2,8-5,4	3,2-4,9
<i>Trypoxylon clavicerum</i>	58	3,0	32,8	2,0-5,1	2,8-3,6
<i>T. figulus</i>	422	5,5	21,8	2,9-7,7	4,3-5,5
<i>T. minus</i>	42	4,0	31,0	2,8-5,0	3,5-4,3
<i>Chelostoma florissomne</i>	33	4,5	27,3	2,6-5,2	3,1-4,4
<i>Ch. rapunculi</i>	11	3,0	72,7	3,0-4,8	3,0-4,0

Rūšis	N	Moda	Modos dažnis (%)	Min-Max (mm)	25%-75% kvartiliai
<i>Heriades truncorum</i>	35	4,5	40,0	3,3-5,2	3,8-4,4
<i>H. communis</i>	88	4,0	27,3	1,0-6,5	3,6-4,6
<i>H. difformis</i>	21	5,0	33,3	3,3-6,0	4,3-5,0
<i>Megachile centuncularis</i>	24	5,5	37,5	4,3-7,5	5,25-6,3
<i>Osmia leaiana</i>	14			4,6-6,7	5,5-6,1
<i>O. rufa</i>	48			4,6-7,3	5,8-6,7

Tirtos rūšys savo lizdams daryti panaudoja nuo 2 iki 6 skersmens klasių. Dauguma rūšių, dažniausiai panaudojamoje skersmens klasėje padarė 21-37% visų savo lizdų. Daugiau nei 30% visų savo lizdų, dažniausiai panaudojamoje skersmens klasėje, padarė 13 rūšių; tarp jų – *H. truncorum* (40%), *P. corniger* (50%), *A. cinctellus* (52,6%) ir *Ch. rapunculi* (72,7%). Keletas rūšių (*A. trifasciatus*, *A. claripennis*, *P. monilicornis*, *O. leaiana*, *O. rufa*) neparodė prieraišumo kokiai nors vienai lizdavietės skersmens klasei.

Mūsų tiriamų rūšių tarpe, bitė *H. communis* (1,0-6,7 cm), bei klosčiavapsvės *A. trifasciatus* (2,6-8,0 cm), *S. allobrogus* (2,8-8,1 cm) naudojo plačiausio diapazono skersmens lizdavietes. Rūšys, kurios lizdams daryti naudoja plačiausio diapazono išmatavimų ertmes, paprastai būna ir pačios gausiausios (Weaving 1994). Mūsų tirtose kolonijose, *H. communis*, buvo pati gausiausia bičių, o *S. allobrogus* – klosčiavapsvių, tarpe. Siauriausio diapazono skersmens lizdavietes naudojo *A. cinctellus* (4,1-5,6 cm), *Ch. rapunculi* ir *P. monilicornis* (3,0-4,8 cm), bei *H. truncorum* (3,3-5,2 cm).

Nors dauguma rūšių daugiausia lizdų padarė tam tikroje skersmens klasėje, panaudotų lizdaviečių skersmens diapazono palyginimas parodė, kad dirbtinėse lizdavietėse apsigyvenantys plėviasparniai yra neišrankūs lizdo ertmės skersmeniui. Dažniausiai pasirenkamas lizdavietės skersmuo greičiausiai atspindi rūšių pasirinkimą, kuris gali būti įtakojamas įvairių faktorių: konkurencijos vengimo esant nišų persidengimui tarp rūšių (Cooper 1953; Itino 1997), optimalaus rūšiai lizdavietės skersmens (susijusio su vabzdžio dydžiu ar optimaliomis energijos sąnaudomis darant lizdą) ar prieinamų lizdaviečių išmatavimų įvairovės.

4.2. Lizdavietės rodiklių įtaka lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vapsvų rūpinimosi palikuonimis elgsenai

Šiems tyrimams pasirinkome 7-nias dažniausiai pasitaikančias klosčiavapsvių rūšis: *Symmorphus allobrogus* (1796 lizdai), *S. murarius* (270 lizdų), *S. bifasciatus* (164 lizdai), *S. gracilis* (42 lizdai), *S. crassicornis* (50 lizdų), *Ancistrocerus antilope* (223 lizdai), ir *A. trifasciatus* (220 lizdų). Lizdavietės skersmens įtakos lyčių santykiui ivertinimui (4.2.3. skyrius) be minėtų rūšių buvo tiriamos dar 6-šios vapsvų rūšys: *Ancistrocerus parietinus* (11 lizdų), *A. gazella* (15 lizdų), *Discoelius zonalis* (38 lizdai), *D. dufourii* (10 lizdų), *Trypoxylon figulus* (39 lizdai) ir *Symmorphus debilitatus* (7 lizdai).

4.2.1. Lizdo statybos ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos priklausomybė nuo lizdavietės skersmens ir gylio

Lizdavietės skersmens įtaka akelių ilgiui. Dauguma rūšių, apsigyvenančių dirbtinėse lizdavietėse renkasi gana plataus diapazono skersmens lizdavietes (žr. 4.1.2. skyrių), todėl gali būti, kad vapsvos optimizuoja lizdo statybos elgseną keisdamos akelės ilgį priklausomai nuo to, kokio skersmens lizdavietėje daro lizdą. Esant lizdavičių trūkumui, tokia elgsena leistų optimaliai išnaudoti lizdavietės erdvę.

Teoriškai, vapsva gali įvertinti lizdo ertmės rodiklius pildydama akele lervai skirtu grobiu arba kiaušinio dėjimo metu. Pirmuoju atveju, prinešusi į akele tam tikrą grobio kiekį, vapsva iš karto baigia akele (nulipdo pertvarą). Tokiu būdu yra įvertinamas akelės tūris — jis išliks pastovus įvairaus skersmens lizdavietėse, kai tuo tarpu akelės ilgis mažės, didėjant lizdavietės skersmeniui. Antruoju atveju (jei vapsva įvertina lizdavietės rodiklius dėdama kiaušinį, prieš pradėdama pildyti akele) vapsva įvertina lizdavietės rodiklius santykinai, naudodama savo kūno dydį kaip etaloną. Jei vapsva pagal savo kūno ilgį įvertina tik būsimos akelės ilgį, tai akelės ilgis neturėtų priklausyti nuo lizdavietės skersmens. Jeigu vapsva pagal savo kūno ilgį įvertina būsimos akelės ilgį, o naudodama antenas ir lizdo ertmės plotį, akelės išilginio pjūvio

plotas arba perimetras liks pastovūs įvairaus skersmens ertmėse, o akelės ilgis mažės didėjant lizdaviets skersmeniui.

Norėdami patikrinti šias teorines prielaidas, mes tikrinome tokias alternatyvias hipotezes:

1. Įvairaus skersmens lizdavietsė vapsvos daro apytikriai vienodo tūrio akeles, todėl didėjant lizdaviets skersmeniui akelės ilgis mažėja. Tokiu atveju, akelės ilgis teigiamai priklausys nuo dydžio, atvirkščio lizdo ertmės skerspūvio plotui, o akelės tūris nesikeis ($\pi(D/2)^2L = C$; $L = 4C/\pi D^2$)¹.
2. Vapsva keičia akelės ilgį priklausomai nuo lizdo ertmės skersmens išlaikydama apytikriai pastovų akelės išilginio pūvio plotą (akelės ilgio ir pločio sandaugą). Tokiu atveju, akelės ilgis tiesiškai ir teigiamai priklausys nuo dydžio, atvirkščio lizdo ertmės skersmeniui, o akelės pločio ir ilgio sandauga (LD) mažai priklausys nuo lizdaviets skersmens. ($LD = C$, $L = C/D$).
3. Vapsva keičia akelės ilgį priklausomai nuo lizdo ertmės skersmens išlaikydama apytikriai pastovų akelės išilginio pūvio perimetrą (akelės ilgio ir pločio sumą). Tokiu atveju, akelės ilgis tiesiškai ir neigiamai priklausys nuo lizdo ertmės skersmens, o akelės pločio ir ilgio suma ($L+D$) mažai priklausys nuo lizdaviets skersmens. ($2L + 2D = C$, $L = C/2 - D$).
4. Akelės ilgis yra apspręstas vapsvos kūno ilgio ir nepriklauso nuo lizdo ertmės skersmens.

Atsižvelgdami į tai, kad akelių su skirtingos lyties palikuonimis ilgiai skiriasi (akelės, kuriose vystosi patelės yra didesnės), aukščiau išvardintas hipotezes tikrinome kiekvieni lyčiai atskirai.

Pirmoji hipotezė nepasitvirtino nei vienam duomenų masyvui – nors koreliacija tarp akelės ilgio ir dydžio, atvirkščio lizdo ertmės skerspūvio plotui, 9 iš 14 atvejų buvo teigiama ir reikšminga, tačiau akelės tūris priklausė nuo lizdo ertmės skersmens visais atvejais (4.2.1.1. lentelė).

¹ čia ir toliau: L – akelės ilgis, D – lizdo ertmės skersmuo, C - konstanta

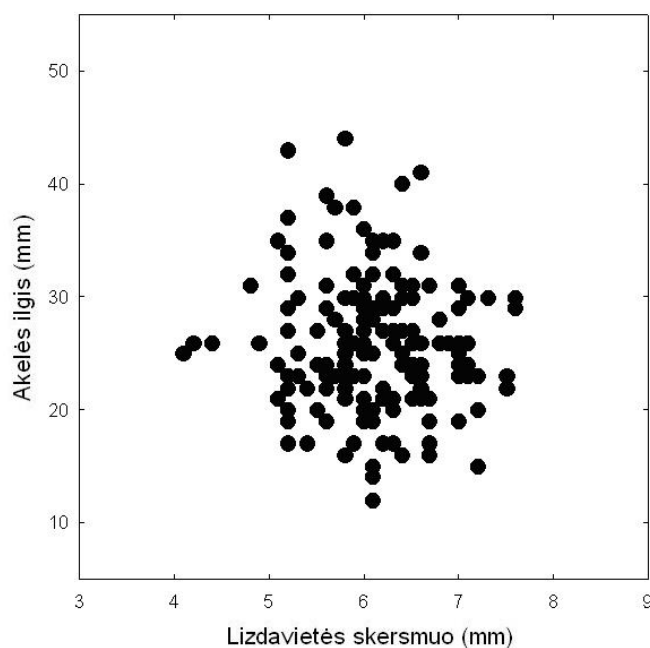
4.2.1.1. lentelė. Koreliacija tarp akelės ilgio (L), lizdavietės skersmens (D) ir išvestinių parametrų (pateikti tik statistiškai reikšmingi koeficientai).

Rūšis	n	1 hipotezė: Akelės tūris ($L\pi(D/2)^2$) nekinta		2 hipotezė: Akelės išilginio pjūvio plotas (LD) nekinta		3 hipotezė: Akelės išilginio pjūvio perimetras (L+D) nekinta 4 hipotezė: Akelės ilgis (L) yra pastovus arba atsitiktinis	
		Korel. tarp akelės ilgio ir dydžio, atvirkščio akelės skerspūvio plotui ($4/\pi D^2$)	Korel. tarp akelės tūrio ir skersmens	Korel. tarp akelės ilgio ir dydžio atvirkščio skersmeniui	Korel. tarp LD ir skersmens	Korel. tarp akelės ilgio ir skersmens	Korel. tarp L+D ir skersmens
<i>A. antilope</i> ♀	143	0.30**	0.52**	0.30**	n/s	-0.30**	-0.19
<i>A. antilope</i> ♂	155	0.29**	0.33**	0.28**	n/s	-0.27**	-0.18
<i>A. trifasciatus</i> ♀	992	0.40**	0.68**	0.40**	0.24**	-0.39**	-0.17**
<i>A. trifasciatus</i> ♂	760	0.46**	0.75**	0.46**	0.32**	-0.43**	-0.18**
<i>S. allobrogus</i> ♀	1223	0.18**	0.55**	0.18**	0.22**	-0.20*	-0.09*
<i>S. allobrogus</i> ♂	988	0.12**	0.50**	0.12**	0.22**	-0.13**	
<i>S. bifasciatus</i> ♀	540	0.21**	0.56**	0.22**	0.23**	-0.23**	-0.11*
<i>S. bifasciatus</i> ♂	416	0.37**	0.56**	0.36**	0.16**	-0.34**	-0.22**
<i>S. crassicornis</i> ♀	35	n/s	0.58**	n/s	0.36	n/s	n/s
<i>S. crassicornis</i> ♂	84	n/s	0.66**	n/s	0.42**	n/s	n/s
<i>S. gracilis</i> ♀	63	n/s	0.45**	n/s	0.25	n/s	n/s
<i>S. gracilis</i> ♂	15	n/s	0.76	n/s	0.50	n/s	n/s
<i>S. murarius</i> ♀	166	n/s	0.66**	n/s	0.38**	n/s	n/s
<i>S. murarius</i> ♂	225	0.18*	0.77**	0.18*	0.47**	-0.18*	n/s

n/s – koreliacija statistiškai nereikšminga; * – $P < 0.01$; ** – $P < 0.001$; kita - $P < 0.05$.

Antrąją hipotezę laikėme pasitvirtinusia trim duomenų masyvams — *A. antilope* (♂ ir ♀) ir *S. bifasciatus* (♂). Pastarajam duomenų masyvui visos koreliacijos (tiek atmetančios, tiek palaikančios hipotezes) buvo reikšmingos, tačiau priklausomybė tarp *LD* ir lizdo ertmės skersmens (reikšmingos koreliacijos atveju atmetanti antrąją hipotezę) buvo silpniausia, todėl šiam duomenų masyvui mes laikėme antrąją hipotezę labiausiai tikėtina.

Trečioji hipotezė pasitvirtino dviem duomenų masyvams — *S. allobrogus* (♂), ir *S. murarius* (♂). Koreliacijos, atmetančios šią hipotezę *A. trifasciatus* (♀ ir ♂), *S. allobrogus* (♀) ir *S. bifasciatus* (♀) duomenų masyvams buvo statistiškai reikšmingos, tačiau silpnos. Galima to priežastis – didelis matavimų skaičius, todėl trečiąją hipotezę pastariesiems duomenų masyvams laikėme patvirtinta.



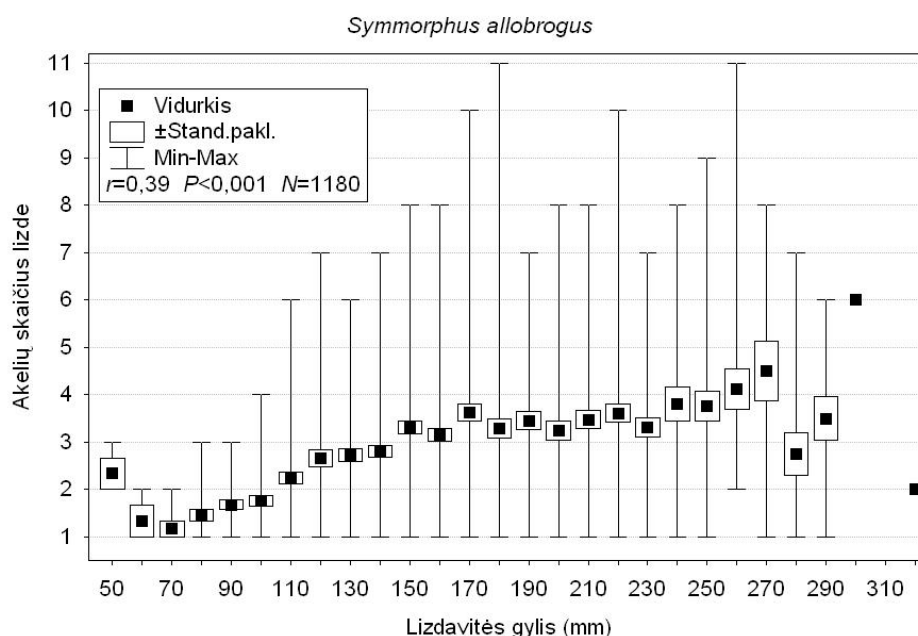
4.2.1.1. paveikslas. *S. murarius* akelių su palikuonimis-patelėmis ilgio priklausomybė nuo lizdavietės skersmens lizduose.

Ketvirtoji hipotezė pasitvirtino (koreliacija tarp akelės ilgio ir lizdavietės skersmens buvo nereikšminga) *S. crassicornis* (♀ ir ♂), *S. gracilis* (♀ ir ♂) ir *S. murarius* (♀) (4.2.1.1. pav.) atveju. Visi šie duomenų masyvai, išskyrus *S. murarius* (♀), turėjo mažiau nei 100 stebėjimų, todėl surinkus daugiau duomenų, visos hipotezės šiems duomenų masyvams turėtų būti pakartotinai patikrintos.

Apibendrinant galima teigti, kad dauguma lizdaviėtėse-gaudyklėse apsigyvenanėių klosėiavapsvių keiėia lizdo statybos elgseną ir platesnio skersmens lizdaviėtėse daro trumpesnes akeles (tik dviejų iš septynių tirtų rūšių lizduose akelės ilgis nepriklausė nuo lizdaviėtės skersmens). Šio tyrimo rezultatai atmetė prielaidą, kad akelės ilgis yra nulemiamas grobio kiekio akelėje, t.y., kad akelę uždaranėią pertvarą patelė lipdo tada, kai į akelę prineša reikiamą kiekį grobio būsimai lervai (tokiu atveju akelės tūris būtų mažesnis didesnio skersmens lizdaviėtėse). Matyt, patelė apytikriai įvertina lizdo ertmės plotį pagal savo kūno dydį ir akelę uždaranėią pertvarą lipdo arėiau akelės dugno, jeigu lizdo ertmės plotis yra didesnis.

Netikėta buvo tai, kad kai kurių rūšių lizduose (*S. bifasciatus* ir *S. murarius*) akelės ilgio priklausomybė nuo lizdaviėtės skersmens skyrėsi tarp lyėių.

Lizdaviėtės gylio įtaka akelių skaiėiui lizde. Tinkamos lizdui ertmės paieškos neabejotinai reikalauja nemažų laiko ir energijos sąnaudų, todėl ją suradusi vapsva turėtų stengtis sutalpinti joje kuo daugiau akelių. Tačiau akelių



4.2.1.2. paveikslas. *S. allobrogus* akelių skaiėiaus priklausomybė nuo lizdaviėtės gylio.

skaiėiaus priklausomybės nuo lizdaviėtės ilgio analizė parodė, kad tik trys iš septynių tirtų rūšių (*S. allobrogus* (4.2.1.2.pav.), *S. murarius* ir *A. antilope*),

ilgesnėse lizdavietsėse padaro daugiau akelių (4.2.1.2. lentelė). Vidutinis akelių skaičius tirtų rūšių lizduose pateiktas 4.2.1.2. lentelėje – daugiausia akelių lizde darė *A. trifasciatus* (~4), mažiausia – *A. antilope* (~2). Nepanašu, kad skirtingų rūšių vapsvos renkasi skirtingo ilgio lizdavietses – vidutinis pasirinktų lizdavietsių ilgis buvo panašus visų rūšių atveju (*S. allobrogus* 169±1,3; *S. murarius* 178±2,7; *S. crassicornis* 160±5,1; *S. gracilis* 156±6,2; *S. bifasciatus* 152±3,6; *A. antilope* 186±3,2; *A. trifasciatus* 165±3,2). Matyt, akelių skaičius lizde yra stipriau įtakojamas kitų veiksnių. Trys rūšys, kurių lizduose akelių skaičius teigiamai koreliavo su lizdavietsės ilgiu, buvo pačios gausiausios tirtose vietovėse — galbūt lizdavietsės ilgis gali būti efektyviau išnaudojamas esant palankių sąlygų kompleksui (gausiems maisto resursams ir grobiui, nedideliu atstumu nuo medžiojimo vietos iki lizdo ir kt.).

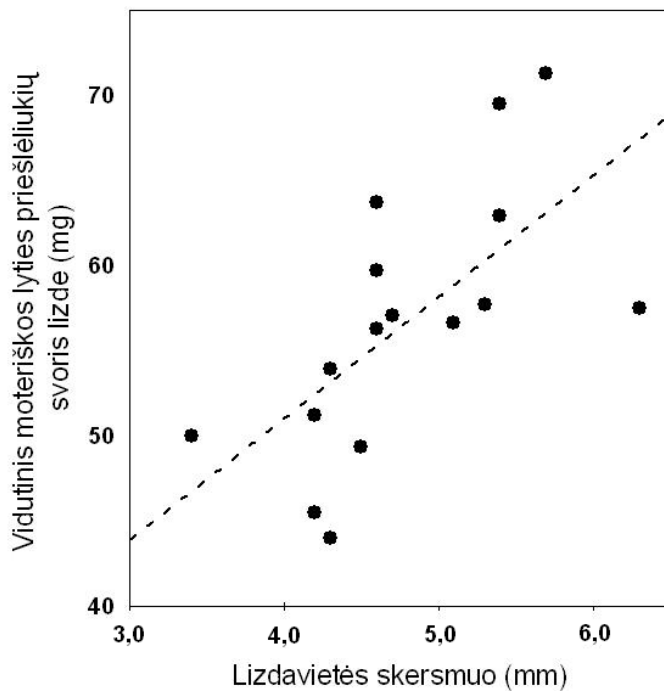
4.2.1.2. lentelė. Vidutinis akelių skaičius lizde, akelių skaičiaus priklausomybė nuo lizdavietsės gylio bei pertvarų ploto, tenkančio 1 mg priešlėliukės svorio priklausomybė nuo lizdavietsės skersmens (Spirmano koreliacijos koeficientas).

	Vidutinis akelių skaičius lizde ±stand.pakl.	Akelių skaičiaus priklausomybė nuo lizdavietsės gylio	Pertvarų ploto tenkančio 1 mg priešlėliukės svorio, priklausomybė nuo lizdavietsės skersmens
<i>S. allobrogus</i>	3,1±0,04 N=1180	r=0,39** N=1180	r =0,56** N=1796
<i>S. murarius</i>	2,9±0,09 N=243	r=0,27** N=243	r =0,31** N=255
<i>S. bifasciatus</i>	2,7±0,16 N=131	n/s N=131	r =0,78** N=164
<i>S. gracilis</i>	3,4±0,18 N=41	n/s N=41	r =0,72** N=41
<i>S. crassicornis</i>	2,9±0,20 N=39	n/s N=39	n/s N=50
<i>A. antilope</i>	2,3±0,09 N=221	r=0,20* N=221	r =0,24** N=223
<i>A. trifasciatus</i>	4,1±0,23 N=157	n/s N=157	r =0,59** N=220

n/s – koreliacija statistiškai nereikšminga; * – $P < 0.01$; ** – $P < 0.001$.

Palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos priklausomybė nuo lizdavietsės skersmens. Kaip parodė akelės ilgio priklausomybės nuo lizdavietsės skersmens analizė (žr. 4.2.1. skyriaus pradžia), platesnio skersmens lizdavietsėse yra daromos didesnio tūrio akelės. Palikuonio dydis priklauso nuo grobio kiekio prinešto į aklelę (Bosch & Vicens 2002), todėl vapsvoms turėtų

būti naudinga į didesnio tūrio akeles prinešti daugiau grobio ir užauginti stambesnius palikuonis.



4.2.1.3. paveikslas. *S. gracilis* vidutinio moteriškos lyties priešlėliukių svorio lizde priklausomybė nuo lizdavietės skersmens. Lygtis aprašanti priklausomybę: $y=22,5+7,13x$.

Vidutinis moteriškos lyties priešlėliukių svoris koreliavo su lizdavietės skersmeniu tik trijų rūšių lizduose – *S. allobrogus* ($r=0,19$; $P<0,01$; $N=243$), *S. murarius* ($r=0,46$; $P<0,01$; $N=37$) ir *S. gracilis* ($r=0,79$; $P<0,001$; $N=16$) (4.2.1.3. pav.). Lizdavietės skersmuo neturėjo įtakos likusių rūšių moteriškos lyties ir visų rūšių vyriškos lyties palikuonių svoriui (vidutinis abiejų lyčių priešlėliukių svoris pateiktas 4.3. skyriuje, 4.3.1.1. lentelėje).

Pertvarų statybos elgsena. Pertvarų skaičius tenkantis vienai akelei yra tuo mažesnis, kuo daugiau lizde akelių (*S. allobrogus* $r=-0,43$, $P<0,001$; *S. murarius* $r=-0,62$, $P<0,001$; *S. bifasciatus* $r=-0,55$, $P<0,001$; *S. gracilis* $r=0,46$, $P<0,001$; *S. crassicornis* $r=-0,50$, $P<0,001$; *A. antilope* $r=-0,64$, $P<0,001$; *A. trifasciatus* $r=-0,47$, $P<0,001$). Taip yra todėl, kad be pertvarų, skiriančių akeles tarpusavyje, paprastai yra padaromos dar 2 pertvaros: viena — prieš pirmąją akele, kita — po paskutiniosios akelės. Tokiu būdu, vienos akelės lizdui reikia 2 pertvarų, dviejų akelių lizdui — 3 pertvarų, trijų akelių lizdui — 4 pertvarų ir t.t., o pertvarų skaičius, tenkantis vienai akelei yra tuo mažesnis, kuo daugiau lizde yra akelių — vienos akelės lizde 1 akelei tenka

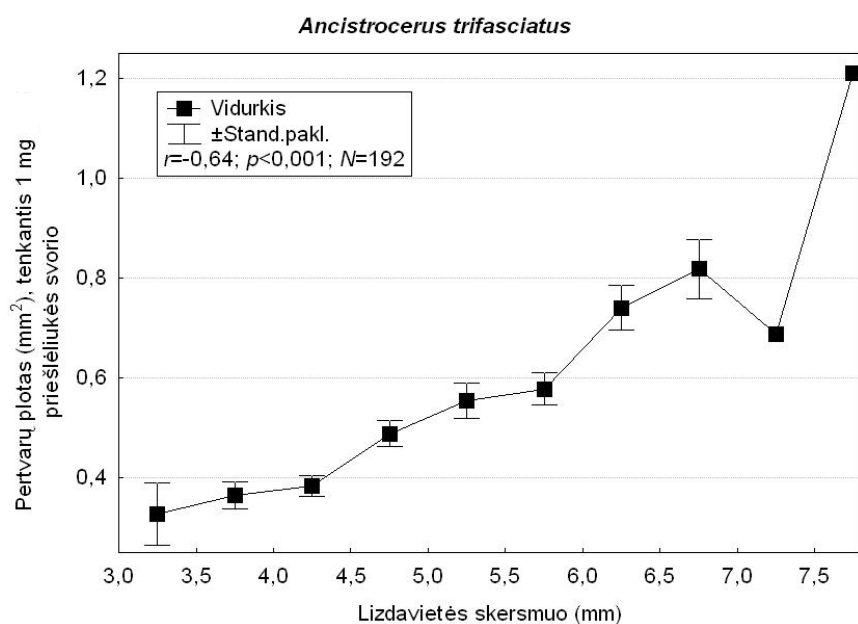
2 pertvaros, dviejų akelių lizde 1 akelei tenka 1,5 pertvaros, trijų akelių lizde, 1 akelei tenka 1,3 pertvaros ir t.t.

4.2.1.3. lentelėje pateikti pertvarų skaičiaus, tenkančio 1 akelei, vidurkiai, esant įvairiam akelių skaičiui lizde. Beveik visais atvejais klosčiavapsvės darė daugiau pertvarų, negu reikia padaryti dugninei ir uždarančiai pervarai bei atskirti vieną akele nuo kitos. Daugiausia “nereikalingų” pertvarų visos rūšys darė lizduose, sudarytuose iš vienos akelės. Daugiausiai pertvarų, tenkančių vienai akelei darė *S. murarius*, mažiausiai — *S. crassicornis*. Pastaroji rūšis lizduose iš trijų akelių ir daugiau darė mažiau pertvarų, negu mūsų paskaičiuotas maksimalus reikalingas pertvarų kiekis (4.2.1.3. lentelė).

Priežastys, dėl kurių ksilikolinės klosčiavapsvės daro daugiau pertvarų, nei reikia atskirti vieną akele nuo kitos, yra neaiškios. Dauguma parazitų ar plėšrūnų į lizdą patenka dar jo statybos metu, pvz., inkvilinai-auksavapsvės, kiti pasiekia akele iš išorės ilgo kiaušdėčio pagalba, pvz., Ichneumonidai (Fye 1965; Camillo 1999). Didesnis pertvarų skaičius gali sumažinti nebent *Melittobia* genties parazitinių vapsvų patekimo į lizdą tikimybę, nes šis parazitas į lizdą patenką prasigraudamas per išorinį kamštį ir pertvaras (Camillo 1999).

Kuo daugiau maisto palikuonims aprūpinti ir statybinės medžiagos pertvaroms lipdyti vapsva turi surasti, tuo daugiau ji sugaišta laiko ir tuo daugiau išėikvoja energijos. Jei laikas ir energija išėikvoti surasti kuo daugiau maisto pasiteisina išsivysčius stambesniems palikuonims, tai daugiau nei vienos pertvaros tarp akelių lipdymo nauda yra abejotina (ilgesnis laiko tarpas praleistas už lizdo ribų didina parazito patekimo į lizdą tikimybę (Goodel 2003; Ulbrich & Seidelmann 2001; Rosenheim 1987)). Taigi laiko, skirto vienos akelės pertvaroms padaryti, mažinimas turėtų būti naudingas. Tačiau nei viena iš tirtų rūšių, nedarė mažiau pertvarų didesnio skersmens lizdavietyse (Spirmano koreliacijos koeficientas tarp pertvarų skaičiaus ir lizdavietyės skersmens buvo arba statistiškai nereikšmingas arba reikšmingas ir teigiamas (*S. allobrogus* lizduose su 1 ($r=0,13$, $P<0,05$), 2 ($r=0,15$, $P<0,01$) ir 3 ($r=0,12$,

$P < 0,05$) akelėmis ir *A. antilope* lizduose su 3 akelėmis ($r = 0,49$, $P < 0,01$)), o, pertvarų plotas, tenkantis vienam palikuonio svorio vienetui, didėjo, didėjant lizdaviatės skersmeniui visų tiriamų rūšių lizduose (4.2.1.4. paveiksle pateikta minėta priklausomybė *A. trifasciatus* lizduose), išskyrus *S. crassicornis* (4.2.1.2. lentelė). Taigi norėdamos išauginti tam tikrą palikuonių masę didesnio skersmens lizdaviatėse, vapsvos (išskyrus *S. crassicornis*) turi investuoti į pertvarų statybą kur kas daugiau, nei mažesnio skersmens lizdaviatėse.



4.2.1.4. paveikslas. *A. trifasciatus* pertvarų ploto, tenkančio 1 mg priešlėliukės svorio, priklausomybė nuo lizdaviatės skersmens.

4.2.1.2. lentelė. Vidutinis pertvarų skaičius, tenkantis 1 akelei \pm stand.paklaida ir imties dydis (N), esant įvairiam akelių skaičiui lizde. Skliaustuose šalia akelių skaičiaus pateiktas maksimalus pertvarų skaičius, tenkantis vienai akelei, kurio reikia dugninės ir uždarančios pertvarų padarymui ir akelių atskyrimui.

Rūšis Akelių sk. lizde	<i>S. allobrogus</i>	<i>S. murarius</i>	<i>S. bifasciatus</i>	<i>S. gracilis</i>	<i>S. crassicornis</i>	<i>A. antilope</i>	<i>A. trifasciatus</i>
1 (2)	3,14 \pm 0,07; 243	5,04 \pm 0,37; 47	3,32 \pm 0,22; 59	3,50 \pm 1,50; 2	2,20 \pm 0,37; 5	4,18 \pm 0,24; 79	2,49 \pm 0,21; 49
2 (1,5)	2,44 \pm 0,04; 352	3,03 \pm 0,08; 74	2,43 \pm 0,22; 40	1,50 \pm 0,13; 6	1,57 \pm 0,08; 15	3,07 \pm 0,17; 64	1,92 \pm 0,11; 45
3 (1,3)	2,25 \pm 0,03; 333	2,70 \pm 0,07; 68	2,06 \pm 0,16; 26	1,14 \pm 0,06; 14	1,28 \pm 0,06; 13	2,23 \pm 0,07; 40	1,52 \pm 0,08; 30
4 (1,25)	2,07 \pm 0,03; 218	2,29 \pm 0,07; 42	1,64 \pm 0,14; 11	1,05 \pm 0,05; 14	1,20 \pm 0,05; 5	2,12 \pm 0,12; 23	1,32 \pm 0,08; 24
5 (1,2)	1,92 \pm 0,03; 132	2,29 \pm 0,09; 30	1,26 \pm 0,09; 10	1,00 1	1,16 \pm 0,04; 5	1,65 \pm 0,12; 11	1,13 \pm 0,03; 15
6 (1,17)	1,75 \pm 0,04; 69	2,10 \pm 0,08; 5	1,33 \pm 0,15; 4	1,06 \pm 0,06; 3	1,16 \pm 0,00; 2	2,17 \pm 0,09; 3	1,32 \pm 0,09; 14
7 (1,14)	1,62 \pm 0,05; 36	2,21 \pm 0,07; 2	1,24 \pm 0,08; 7			1,62 \pm 0,13; 3	1,12 \pm 0,05; 11
8 (1,13)	1,64 \pm 0,12; 13	2,13 1	1,25 \pm 0,13; 2				1,22 \pm 0,07; 9
9 (1,11)	1,48 \pm 0,13; 3						1,17 \pm 0,07; 6
10 (1,1)	1,30 \pm 0,10; 2		1,10 \pm 0,10; 2				1,15 \pm 0,07; 6
>10 (<1,1)	1,55 \pm 0,09; 2		1,18 1				1,11 \pm 0,04; 11

4.2.2. Optimalių lizdavietės rodiklių nustatymas

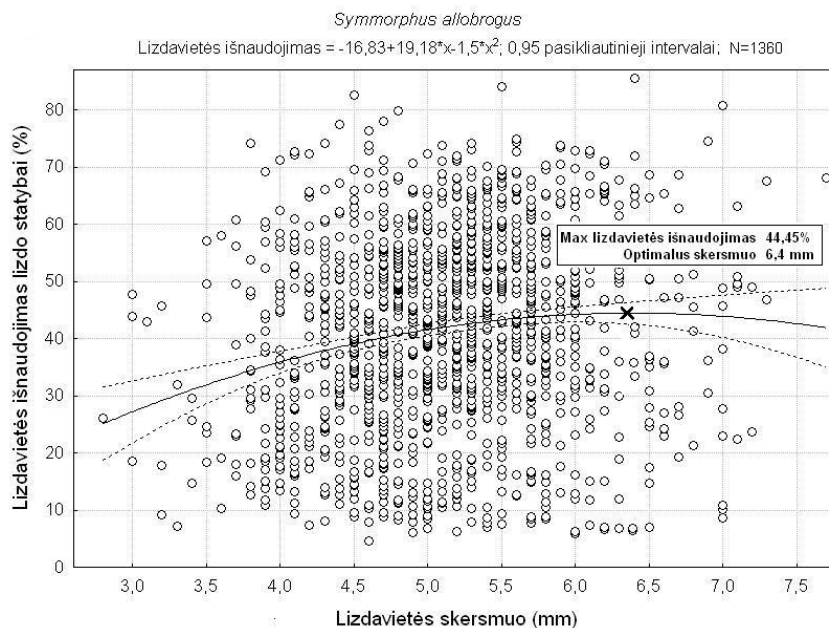
Stambesnėms rūšims reikia platesnio skersmens lizdavičių, ir jos gali būti maksimaliai efektyviai išnaudojamos prinešant palikuonims daugiau maisto. Tuo tarpu smulkesnėms rūšims plataus skersmens lizdavietėse, energetiškai brangesnė pertvarų statyba “neatsiperka” dėl genetiškai apspręsto mažesnio kūno dydžio. Lizdavietės gylis taip pat gali būti mažiau ar daugiau tinkamas lizdo statybai – tikėtina, kad labai ilgos lizdavietės negali būti pilnai išnaudotos, nes patelei reikia poilsio ir ji nepajėgi daryti lizdo labai ilgai. Per trumpos lizdavietės gali būti mažiau tinkamos dėl vietos trūkumo tinkamo lyčių santykio sudarymui.

Mes iškėlėme hipotezę, kad egzistuoja optimalūs rūšiai lizdavietės ertmės išmatavimai (skersmuo ir gylis). Tokių išmatavimų lizdavietės vapsvos efektyviausiai išnaudoja palikuonių auginimui. Tinkamiausio skersmens ertmėje vapsva ilgiausiai daro lizdą ir stengiasi sutalpinti joje kuo daugiau akelių, todėl lizdo statybai išnaudotas lizdavietės ilgis ir akelių tankis tokioje lizdavietėje yra didžiausi. Optimalaus gylio lizdavietėse, lizdo statybai išnaudojama didžiausia lizdavietės ilgio dalis, o lizdas pradamas nuo pat lizdavietės dugno.

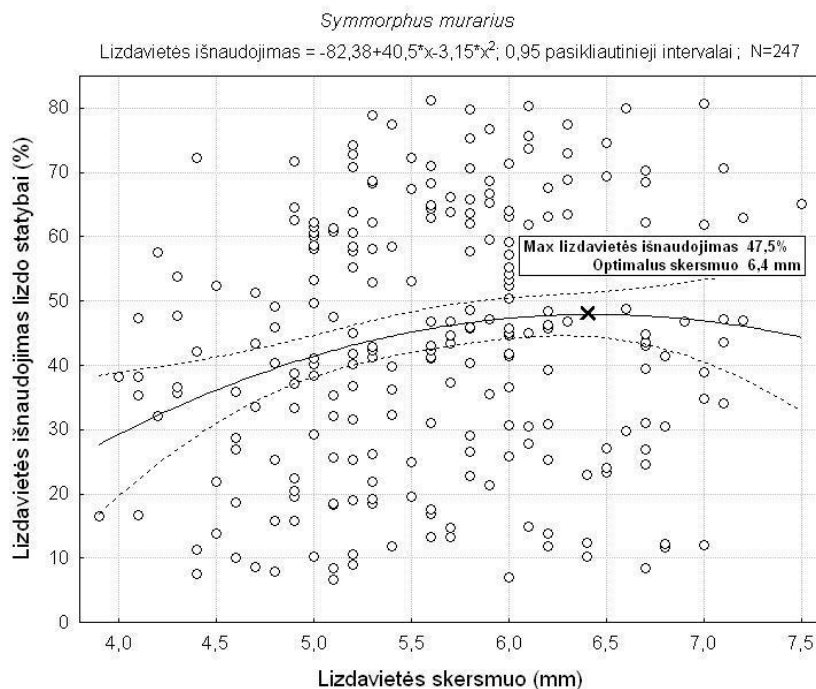
Trijų rūšių (*S. allobrogus* (4.2.2.1. pav.), *S. murarius* (4.2.2.2. pav.) ir *S. crassicornis*) lizdavietės panaudojimo lizdo statybai ir akelių tankio priklausomybė nuo lizdavietės skersmens turėjo išreikštą maksimumą.

Dviems rūšims, pagal skirtingus parametrus apskaičiuotas optimalus lizdavietės skersmuo, nevisiškai sutampa: *S. allobrogus* daugiausia lizdavietės gylio (44,5%) išnaudoja ~6,4 mm skersmens lizdavietėse, o didžiausias akelių tankis (0,21 akelės/cm) yra ~6,6 mm skersmens lizdavietėse, *S. murarius* didžiausias lizdavietės gylio išnaudojimo procentas (47,5%) yra ~6,4 mm, o didžiausias akelių tankis (0,18 akelės/cm) - ~6,8 mm skersmens lizdavietėse. *S. crassicornis* optimalus lizdavietės skersmuo apskaičiuotas pagal abu parametrus sutampa - daugiausia lizdavietės gylio (47,9%) išnaudoja ~6,04

mm skersmens lizdavietėse, o didžiausias akelių tankis (0,20 akelės/cm) yra ~6,06 mm skersmens lizdavietėse.



4.2.2.1. paveikslas. *S. allobrogus* lizdavietės panaudojimo lizdo statybai priklausomybė nuo lizdavietės skersmens.

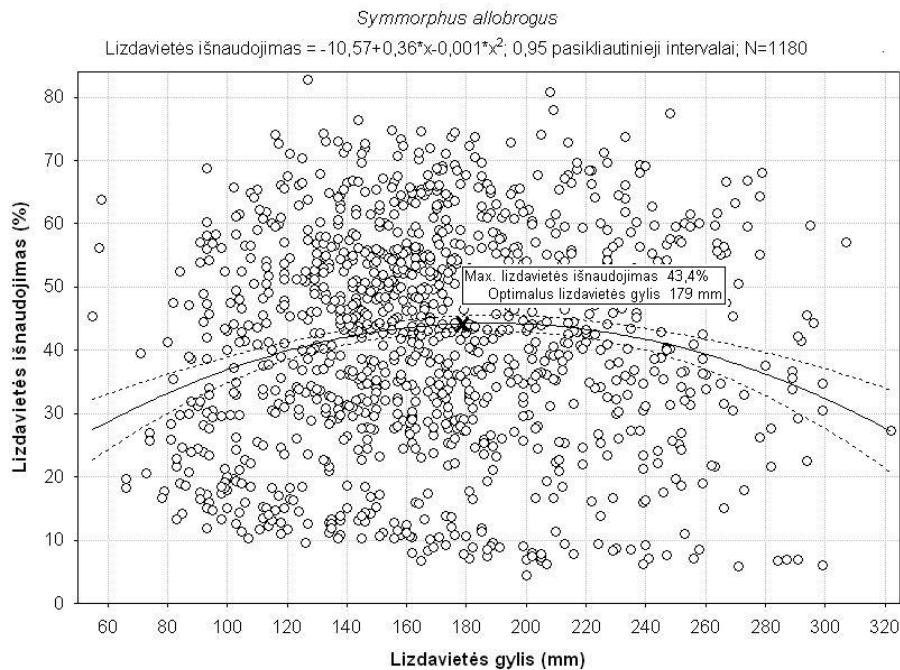


4.2.2.2. paveikslas. *S. murarius* lizdavietės panaudojimo lizdo statybai priklausomybė nuo lizdavietės skersmens

Kitų rūšių lizduose lizdavietės išnaudojimas ir akelių tankis nepriklausė nuo lizdavietės skersmens. Vidutinis lizdavietės panaudojimas ir akelių tankis buvo atitinkamai: *S. bifasciatus* $38,1\pm 1,8\%$ ($N=131$), $0,19\pm 0,01$ ($N=162$),

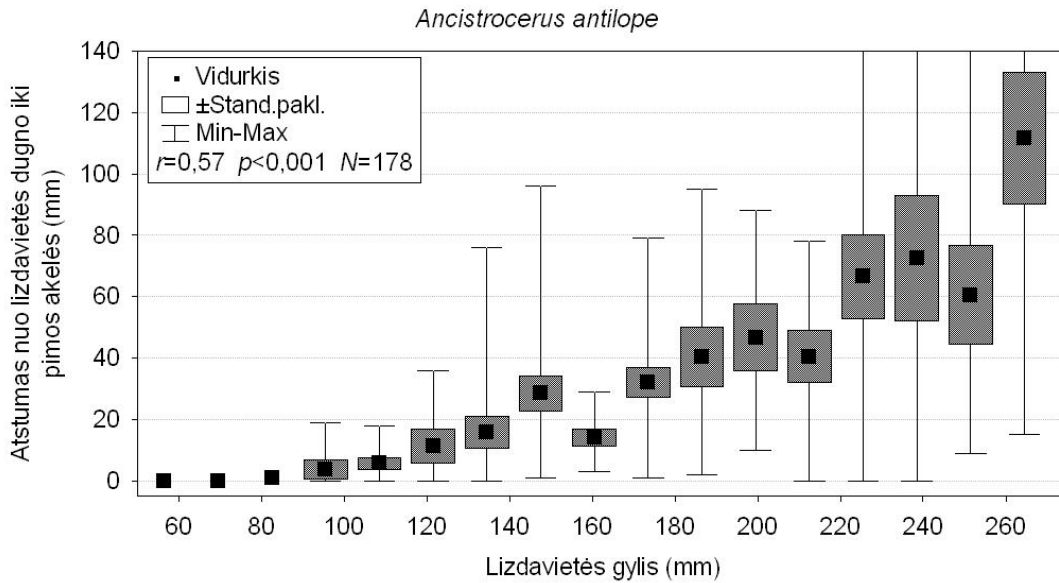
S. gracilis — $52,0 \pm 5,4\%$ ($N=12$), $0,22 \pm 0,01$ ($N=41$), *A. trifasciatus* — $36,0 \pm 1,8\%$ ($N=156$), $0,26 \pm 0,01$ ($N=220$), *A. antilope* — $34,7 \pm 1,6\%$ ($N=178$), $0,13 \pm 0,004$ ($N=221$).

Dviejų rūšių (*S. allobrogus* (4.2.2.3. pav.) ir *A. antilope*) lizdavietės panaudojimo lizdo statybai priklausomybė nuo lizdavietės gylio turėjo išreikštą maksimumą. *S. allobrogus* daugiausia lizdavietės gylio (43,4%) išnaudoja ~179 mm, *A. antilope* (37,7%) ~181 mm ilgio lizdavietėse. Kitų rūšių lizdavietės išnaudojimas lizdo statybai nepriklausė nuo lizdavietės gylio.



4.2.2.3. paveikslas. Lizdavietės išnaudojimo lizdo statybai priklausomybė nuo lizdavietės gylio *S. allobrogus* lizduose.

Trumpose lizdavietėse vapsvos yra linkusios pradėti lizdą nuo pat lizdavietės dugno — didėjant lizdavietės gyliui, didėja atstumas nuo lizdavietės dugno ir pirmos akelės visų tirtų rūšių lizduose (*S. allobrogus* - $r=0,46$; *S. murarius* - $r=0,43$; *S. bifasciatus* - $r=0,27$; *S. gracilis* - $r=0,77$; *S. crassicornis*: $r=0,61$; *A. antilope* - $r=0,57$; *A. trifasciatus* - $r=0,33$; visais atvejais $P < 0,001$; imčių dydžiai sutampa su pateiktais 4.2.1.2. lentelėje). Grafiškai ši priklausomybė visų rūšių lizduose atrodo panašiai. 4.2.2.4. paveiksle pavaizduota *A. antilope* atstumo tarp lizdavietės dugno ir pirmos akelės priklausomybė nuo lizdavietės gylio.

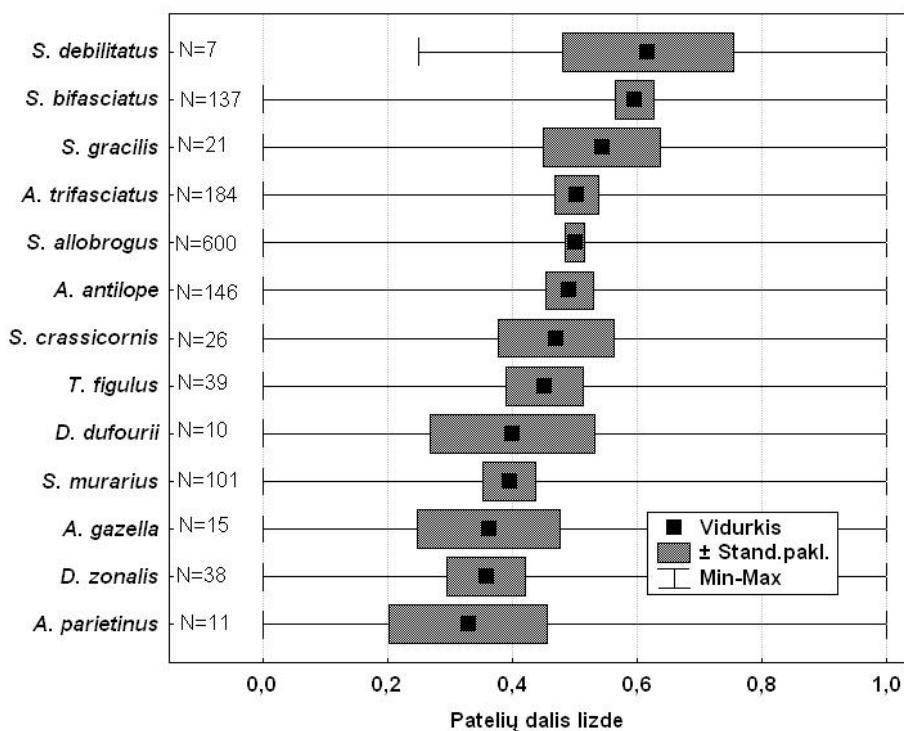


4.2.2.4. pav. Ryšys tarp lizdavietės gylio ir atstumo nuo lizdavietės dugno iki pirmos akelės *A. antilope* lizduose.

Optimalūs lizdavietės parametrai greičiausiai yra lemiami ne tik tinkamumo pagal fizinius išmatavimus, bet ir papildomų veiksnių (tokių kaip tarprūšinė konkurencija dėl lizdavičių ar maisto resursų gausumas). Todėl esant skirtingoms aplinkos sąlygoms optimalūs kiekvienai rūšiai lizdavietės skersmuo ir gylis gali būti skirtingi.

4.2.3. Lizdavietės skersmens įtaka lyčių santykiui

Pavieniai geluoniniai plėviasparniai yra haplodiploidai — dėdamos apvaisintus arba neapvaisintus kiaušinėlius, patelės nulemia būsimų palikuonių lytį. Pagal Fišerio (Fisher 1930) teoriją, patelių ir patinėlių reprodukcinė vertė yra vienoda — kiekviena lytis sudaro po pusę indėlio į sekančias generacijas, o natūrali atranka turėtų veikti vienodo investavimo į abi lytis kryptimi, kas užtikrintų lygų lyčių santykį (Trivers & Willard 1973). Mūsų tiriamų rūšių patelės yra didesnės, todėl moteriškos lyties palikuonių auginimas yra energetiškai “brangesnis”. Tam, kad bendros pastangos įdėtos kiekvienai lyčiai išauginti būtų lygios, patelės turėtų produkuoti didesnę kiekį mažesniosios lyties individų (mūsų atveju, patinų). 4.2.3.1. paveiksle pavaizduotas santykinis patelių skaičius (dalimis nuo visų individų) tirtų rūšių lizduose: 7 iš 13 rūšių

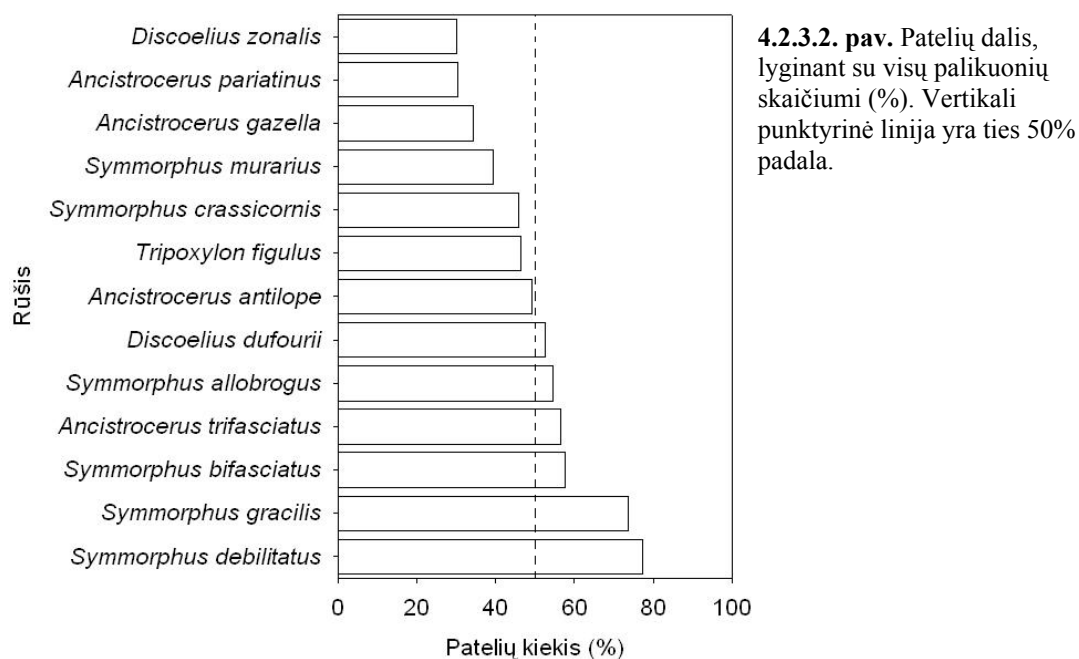


4.2.3.1. pav. Patelių dalis įvairių klosčiavapsvių rūšių lizduose.

lizduose, vidutinis patelių/patinų santykis buvo paslinktas patinų naudai (patelių dalis lizduose buvo vidutiniškai 0,33 - *A. parietinus*, 0,36 - *D. zonalis*, 0,36 - *A. gazella*, 0,39 - *S. murarius*, 0,40 - *D. dufourii*, 0,45 - *T. figulus* ir 0,47 - *S. crassicornis*). Trijų rūšių lizduose vidutinis lyčių santykis buvo apytikriai 1:1 – patelės sudarė vidutiniškai 0,49 - *A. antilope*, 0,50 - *S. allobrogus* ir *A. trifasciatus*. Trijų rūšių lizduose patelių dalis buvo didesnė: *S. gracilis* – 0,54, *S. bifasciatus* – 0,60 ir *S. debilitatus* – 0,62.

Tačiau net 43% – 93% visų lizdų sudarė lizdai su vienos lyties palikuonimis - 28% *S. allobrogus* lizdų sudarė lizdai, sudaryti tik iš akelių su palikuonimis-patinais, 25% - tik akelių su palikuonimis-patelėmis, atitinkamai: *S. murarius* (25% ♂, 46% ♀), *S. bifasciatus* (56% ♂, 31% ♀), *S. gracilis* (43% ♂, 24% ♀), *S. crassicornis* (35% ♂, 46% ♀), *S. debilitatus* (43% ♂), *A. trifasciatus* (42% ♂, 41% ♀), *A. antilope* (40% ♂, 43% ♀), *A. gazella* (60% ♂, 33% ♀), *A. parietinus* (18% ♂, 55% ♀), *D. zonalis* (14% ♂, 50% ♀), *D. dufourii* (20% ♂, 40% ♀), *T. figulus* (21% ♂, 33% ♀). Todėl lyčių santykis lizde gali netiksliai nusakyti realų patelių/patinų santykį populiacijose.

Suskaičiavus, kurių palikuonių dalį sudaro patelės, paaiškėjo, kad bendras patelių skaičius tirtose populiacijose yra didesnis 6 rūšių atveju: *S. debilitatus* patelės sudarė 77,3%, *S. gracilis* – 73,5%, *S. bifasciatus* – 57,7%, *A. trifasciatus* – 56,6%, *S. allobrogus* – 54,4%, *D. dufourii* – 52,5% visų palikuonių. Likusios rūšys produkavo daugiau patinų – patelės sudarė 49% (*A. antilope*), 46% (*T. figulus*), 45,7% (*S. crassicornis*), 39,3% (*S. murarius*), 34,4% (*A. gazella*), 30,5% (*A. parietinus*), 30% (*D. zonalis*) (4.2.3.2. pav.).



Visų šių rūšių patinai yra mažesni nei patelės. Taigi bent šešių iš trylikos tirtų rūšių lizduose lyčių santykis yra ne toks, kokį prognozuoja Fišerio teorija (esant lytiniam dimorfizmui, lyčių santykis bus paslinktas mažesniosios lyties naudai). Patelių vyravimas įvairių plėviasparnių populiacijose yra gerai žinomas reiškinys (Oku & Nishida 1999). Yra keletas hipotezių, bandančių paaiškinti šį reiškinį vieną generaciją per metus turinčiom plėviasparnių rūšims: (1) rūšių, kurių patinėliai poruojasi su to paties lizdo patelėmis konkuruoja tarpusavyje. Stengdamasi sumažinti konkurenciją tarp savo “sūnų” patelė produkuoja mažiau patinų (local mate competition theory) (Hamilton 1967; Oku & Nishida 1999); (2) jei aplinkoje yra pakankamai resursų išauginti stambiams palikuonims, tai motina investuos daugiau į reprodukciškai naudingesnės lyties palikuonis (host quality hypothesis) (Charnov 1979);

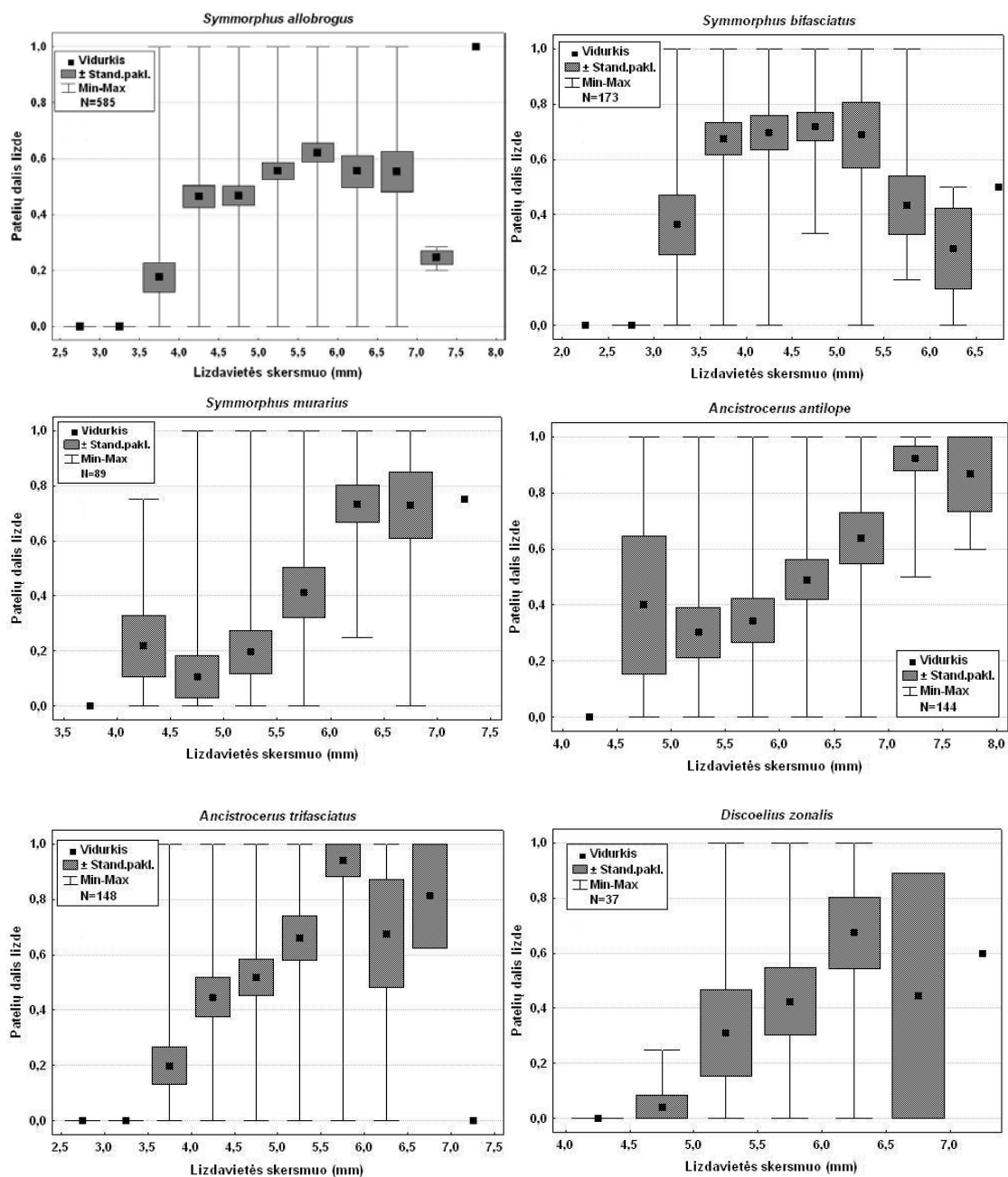
(3) neapvaisintos patelės gali produkuoti tik patinėlius, todėl apvaisintos patelės produkuoja daugiau patelių, kad būtų išlygintas susidaręs skirtumas (constrained females theory) (Godfray 1988).

Daugelio pavienių klosčiavapsvių rūšių patelės yra didesnės nei patinai, todėl vapsva į akeles, kuriose vystysis patelės turi prinešti daugiau maisto. Dėl šios priežasties lizdavietyse skersmuo yra vienas iš faktorių neabejotinai įtakančių ksilokolinių klosčiavapsvių lyčių santykį (Weaving 1994; Kombein 1967; Oku & Nishida, 1999; Paini 2004; Cowan 1981; Tepedino & Torchio 1982; Gess & Gess 1991).

Didėjant lizdavietyse skersmeniui patelių procentas mūsų tirtų rūšių lizduose didėja: *S. allobrogus* ($r=0,25$, $P<0,001$, $N=585$), *S. bifasciatus* ($r=0,24$, $P<0,01$, $N=173$), *S. murarius* ($r=0,58$, $P<0,001$, $N=89$), *S. gracilis* ($r=0,55$, $P<0,01$, $N=21$), *S. crassicornis* ($r=0,57$, $P<0,01$, $N=26$), *A. antilope* ($r=0,41$, $P<0,001$, $N=144$), *A. trifasciatus* ($r=0,46$, $P<0,001$, $N=184$), *D. zonalis* ($r=0,53$, $p<0,001$, $N=37$) (4.2.3.3. pav.). *S. debilitatus* ($N=7$), *A. gazella* ($N=15$), *A. parietinus* ($N=11$), *D. dufourii* ($N=10$), ir *T. figulus* ($N=37$) lizduose koreliacija tarp šių dydžių statistiškai nepatikima ($P>0,05$), galimai dėl per mažų imčių.

Lyčių santykis lizde yra įtakojamas momentinių aplinkos sąlygų ir gali kisti sezono bėgyje. Literatūroje, be lizdavietyse skersmens, nurodomi ir kiti faktoriai, galintys įtakoti lyčių santykį lizde: motinos kūno dydis ir amžius (Ulbrich & Seidelmann 2001; Cowan 1981; Johnson 1990; Tepedino & Torchio 1982; Frohlich & Tepedino 1986, Sugiura & Maeta 1989), sezoniniai vados dydžio svyravimai ir populiacijos tankis (West *et al.* 1999, Danforth B. N. & Visscher P.K. 1993), parazitų tankis (Danforth B. N. & Visscher P.K. 1993). Coville & Coville (1980) iškėlė hipotezę, kad Crabronidae šeimos vapsvos *Trypoxylon tenocitlan* lizduose lyčių santykį gali įtakoti lizdavietyse gylis nes, atsižvelgiant į tai, kad pavienių geluoninių plėviasparnių patelės gilesnėse akelėse deda neapvaisintus kiaušinėlius, akelėms su apvaisintais kiaušinėliais nebeužteks vietos. Tačiau mūsų tirtose imtyse (koreliacija tarp lyčių santykio ir lizdavietyse gylio nereikšminga

($P > 0,05$), taip pat ir Cowan (1981) atliktuose Eumeninae pošeimio klosčiavapsvių tyrimuose lizdavietės gylis neįtakoja lyčių santykio.



4.2.3.3. pav. Patelų dalis skirtingo skersmens lizduose *S. allobrogus*, *S. bifasciatus*, *S. murarius*, *A. antilope*, *A. trifasciatus*, *D. zonalis*.

4.3. Palikuonių aprūpinimas maistu ir jų vystymasis

Klosčiavapsvių palikuonių aprūpinimo maistu ir jų vystymosi tyrimuose išanalizavome 5 klosčiavapsvių rūšių akelių turinį: *S. allobrogus* (366 akelės), *S. murarius* (90 akelės), *S. gracilis* (29 akelės), *S. crassicornis* (29 akelės), *A. antilope* (43 akelės). Lervinio augimo bei svorio pokyčių vystymosi metu tyrimuose modeline rūšimi buvo *Symmorphus allobrogus*.

4.3.1. Palikuonių aprūpinimas maistu

Ištyrėme 5 klosčiavapsvių rūšių lizdų akelių turinį. Abiejų lyčių priešlėliukės svoris buvo tiesiog proporcingas į akelę prinešto grobio svoriui (*S. gracilis* grobio svorio akelėje ir vyriškos lyties priešlėliukės svorio ryšys statistiškai nereikšmingas, greičiausiai dėl per mažos imties) (4.3.1.1. lentelė). Galvos plotis matyt mažiau priklauso nuo suėsto grobio kiekio — ryšys tarp grobio svorio akelėje ir priešlėliukės galvos pločio statistiškai reikšmingas buvo tik *S. allobrogus* ir *S. murarius* (patelių atveju) lizduose, o determinacijos koeficientas (r^2) buvo gana žemas.

S. allobrogus į akeles su palikuonimis–patelėmis prinešė 35% daugiau grobio, *S. murarius* – 41,8%, *S. crassicornis* – 37%, *S. gracilis* – 43%, *A. antilope* – 27,9%, nei į akeles su palikuonimis–patiniais, tačiau patinai iki priešlėliukės stadijos užaugo: *S. allobrogus* – 40,4%, *S. murarius* – 48,8%, *S. crassicornis* – 51,7%, *S. gracilis* – 42,4%, *A. antilope* – 40,3% lengvesni nei patelės.

Maisto kiekis *S. allobrogus* akelėse su palikuonimis–patiniais neigiamai koreliavo su akelės eilės numeriu ($r=-0,25$; $P<0,001$; $N=310$) — kuo vėliau daryta akelė, tuo mažiau joje buvo grobio. “Moteriškose” *S. allobrogus* akelėse ($N=296$) ir likusių rūšių abiejų lyčių akelėse maisto kiekis akelėje nepriklausė nuo akelės eilės numerio (*S. murarius* ♀ $N=53$; ♂ $N=53$; *S. gracilis* ♀ $N=22$; ♂ $N=8$; *S. crassicornis* ♀ $N=34$; ♂ $N=31$; *A. antilope* ♀ $N=28$; ♂ $N=19$).

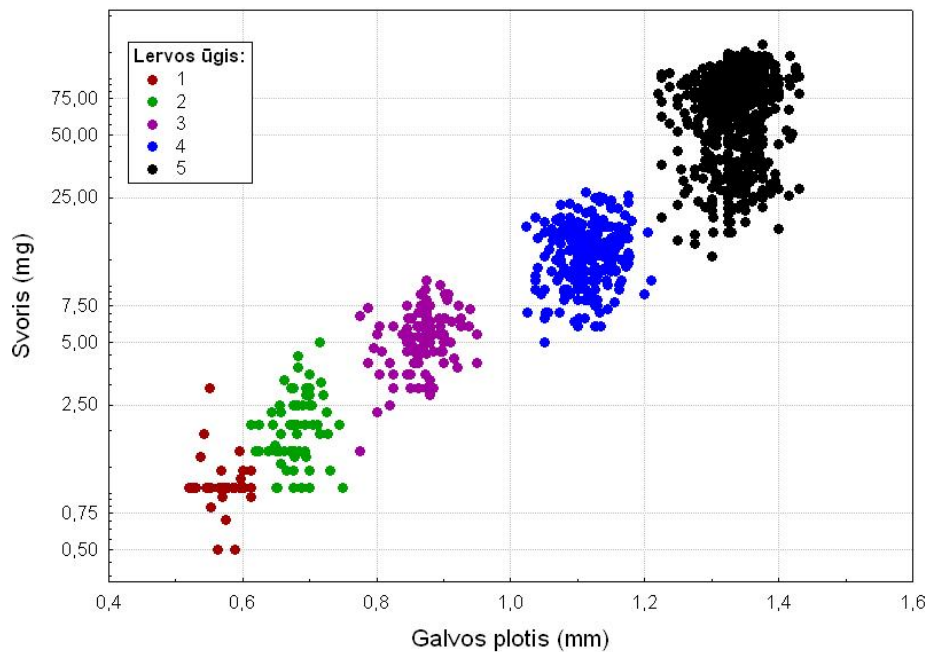
4.3.1.1. lentelė. Vidutinis grobio kiekis akelėje, priešlėliukės svoris ir galvos plotis ± stand.pakl., minimalios ir maksimalios reikšmės. Taip pat pateikti ryšį tarp grobio svorio bei priešlėliukės svorio ir galvos pločio aprašantys regresijos bei determinacijos koeficientai. Pateiktos tik statistiškai reikšmingos reikšmės ($P < 0,001$ – paryškintos ir pabrauktos, $P < 0,05$ - neparyškintos)

Rūšis	Grobio svoris akelėje (mg)	Priešlėliukės svoris (mg)	Priešlėliukės galvos plotis (mm)	Ryšys tarp grobio svorio ir priešlėliukės svorio	Ryšys tarp grobio svorio ir priešlėliukės galvos pločio
<i>S. allobrogus</i> ♀	134,2±1,4 74,0-195,0 N=228	47,8±0,6 21,8-73,3 N=228	1,33±0,003 1,22-1,41 N=202	<u>B=0,65</u> <u>r²=0,42</u> N=228	B=0,15 r ² =0,02 N=202
	♂	87,2±2,0 45,0-168,0 N=138	28,5±0,6 1438-53,0 N=138	1,23±0,005 1,08-1,46 N=117	<u>B=0,76</u> <u>r²=0,57</u> N=138
<i>S. murarius</i> ♀	250,9±12,2 60,0-436,0 N=49	97,1±3,6 26,0-69,9 N=49	1,54±0,01 1,36-1,70 N=48	<u>B=0,79</u> <u>r²=0,42</u> N=49	B=0,47 r ² =0,22 N=48
	♂	146,0±4,7 77,0-214,0 N=41	49,7±1,9 26,0-69,9 N=41	1,35±0,01 1,20-1,45 N=39	<u>B=0,64</u> <u>r²=0,42</u> N=41
<i>S. crassicornis</i> ♀	222,5±1,4 147,0-351,0 N=15	69,6±4,9 40,0-97,8 N=15	1,52±0,02 1,36-1,60 N=12	<u>B=0,88</u> <u>r²=0,78</u> N=15	N=12
	♂	140,7±9,0 99,0-196,0 N=14	33,5±1,8 22,0-46,0 N=14	1,33±0,02 1,25-1,45 N=12	<u>B=0,68</u> <u>r²=0,47</u> N=14
<i>S. gracilis</i> ♀	157,8±5,8 113,0-209,0 N=22	49,5±1,3 40,0-62, N=22	1,26±0,01 1,19-1,33 N=19	<u>B=0,66</u> <u>r²=0,43</u> N=22	N=19
	♂	88,9±4,0 80,0-110,0 N=7	28,5±0,9 25,9-31,0 N=7	1,16±0,02 1,12-1,21 N=5	N=7
<i>A. antilope</i> ♀	273,8±15,7 103,0-479,0 N=27	125,6±5,1 42,2-160,0 N=27	1,86±0,01 1,64-1,95 N=26	<u>B=0,78</u> <u>r²=0,60</u> N=27	N=26
	♂	196,0±20,1 91,0-407,0 N=16	75,0±5,3 40,0-123,8 N=16	1,65±0,01 1,49-1,72 N=16	<u>B=0,80</u> <u>r²=0,64</u> N=16

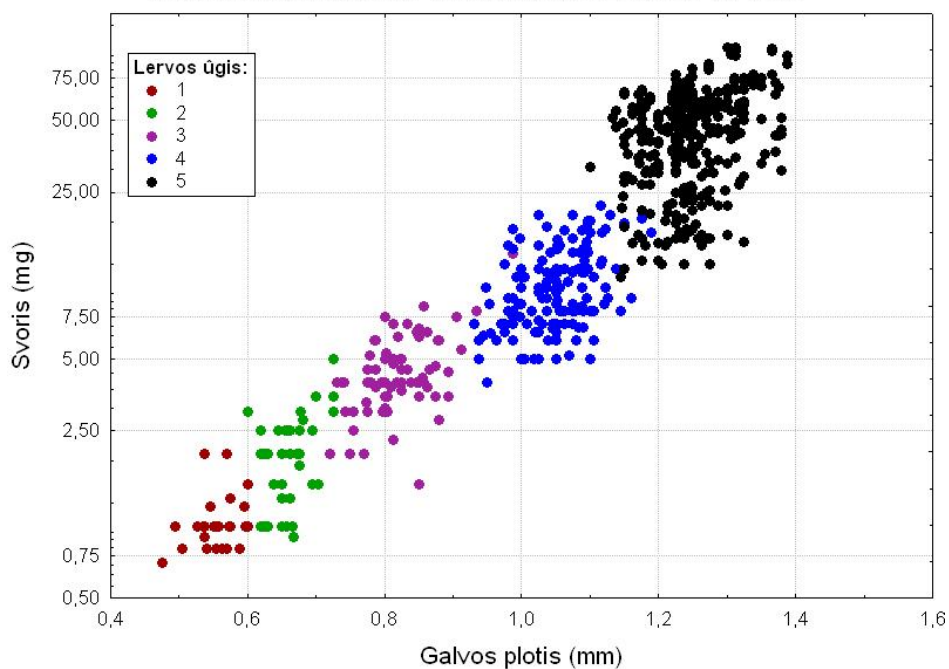
Visos 5 tirtos klosčiavapsvių rūšys neriasi 4 kartus (yra 5 lervinės stadijos). Kiekvieno lervinio ūgio vidutiniai svoriai ir galvos pločiai pateikti atitinkamai 4.3.1.3. ir 4.3.1.2. lentelėse. *S. allobrogus* moteriškos lyties lervų galvos pločio ir svorio ryšys pavaizduotas 4.3.1.1. paveiksle, vyriškos lyties lervų – 4.3.1.2. paveiksle.

Minimalios ir maksimalios visų lervinių ūgių svorio reikšmės smarkiai persidengė, tuo tarpu lervų galvos plotis, pradedant 3-čiu lerviniu ūgiu, patikimai nusakė lervos ūgį (4.3.2.2. lentelė). Lervų svoris gali tarnauti kaip pagalbinė priemonė lervos amžiui nustatyti tais atvejais, kai vieno ūgio maksimalus galvos plotis persidengia su sekančio ūgio minimaliu galvos

pločiu (mūsų tirtų rūšių atveju – *S. murarius* ir *S. crassicornis* 1 ir 2 ūgio lervų galvos pločiai bei *S. allobrogus* patinų galvos pločiai visuose ūgiuose) — didesnis kūno svoris rodys didesnę lervos amžių.



4.3.1.1.pav. Ryšys tarp moteriškos lyties *S. allobrogus* lervų galvos pločio ir svorio.



4.3.1.2.pav. Ryšys tarp vyriškos lyties *S. allobrogus* lervų galvos pločio ir svorio.

4.3.1.2. lentelė 5 klosčiavapsvių rūšių 1-5 lervinių ūgių galvos pločiai (mm) (vidurkis ±stand.pakl., min-max, N). Reikšmingi vidurkių skirtumai tarp lyčių paryškinti ($P<0,001$; išskyrus: *S. crassicornis* 1 ir 2 ūgiams $P<0,05$; *A. antilope* 3 ūgiui $P<0,01$; Mano-Vitnio testas)

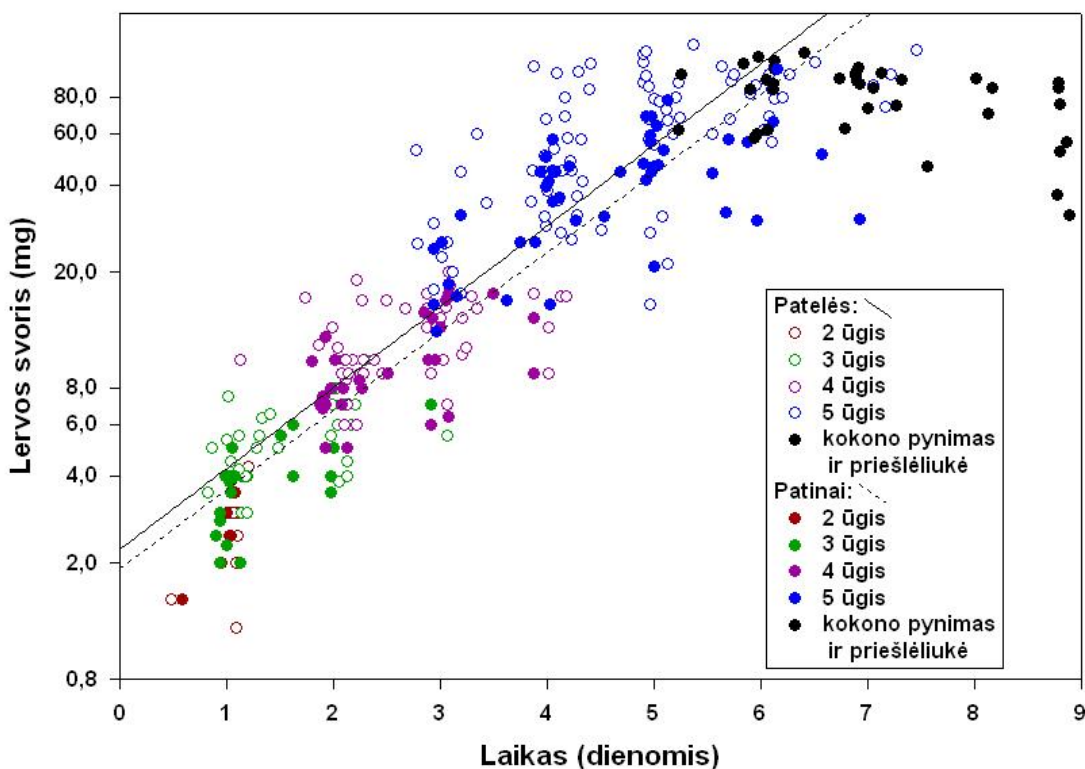
Patelės					Patinai				
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>S. allobrogus</i>									
0,57±0,01 0,52-0,66 N=36	0,68±0,00 0,61-0,78 N=66	0,87±0,00 0,78-0,95 N=107	1,11±0,00 1,02-1,21 N=203	1,33±0,00 1,22-1,43 N=228	0,55±0,006 0,48-0,60 N=26	0,66±0,01 0,56-0,73 N=37	0,82±0,01 0,72-0,94 N=69	1,05±0,01 0,93-1,16 N=114	1,24±0,01 1,10-1,38 N=140
<i>S. murarius</i>									
0,61±0,02 0,59-0,64 N=4	0,73±0,01 0,73-0,78 N=8	0,98±0,08 0,85-1,05 N=28	1,27±0,06 1,10-1,35 N=36	1,54±0,06 1,36-1,63 N=46	0,63±0,04 0,58-0,68 N=6	0,73±0,02 0,67-0,79 N=9	0,98±0,01 0,85-0,97 N=18	1,15±0,01 1,08-1,27 N=36	1,37±0,01 1,30-1,52 N=52
<i>S. gracilis</i>									
0,50±0,02 0,47-0,53 N=3	0,62±0,01 0,59-0,63 N=9	0,82±0,01 0,77-0,85 N=12	1,07±0,00 1,03-1,13 N=29	1,26±0,01 1,18-1,31 N=45	0,50 N=1	0,61±0,01 0,59-0,62 N=2	0,76±0,01 0,75-0,79 N=5	0,98±0,01 0,95-1,02 N=7	1,14±0,01 1,09-1,21 N=15
<i>S. crassicornis</i>									
0,64±0,02 0,58-0,72 N=6	0,71±0,01 0,70-0,74 N=6	0,95±0,01 0,89-0,98 N=12	1,27±0,01 1,11-1,36 N=18	1,52±0,01 1,40-1,60 N=34	0,56±0,01 0,54-0,64 N=12	0,68±0,01 0,65-0,72 N=7	0,88±0,01 0,85-0,91 N=11	1,14±0,01 1,08-1,20 N=19	1,36±0,01 1,25-1,45 N=36
<i>A. antilope</i>									
0,71±0,03 0,57-0,80 N=7	0,91±0,01 0,85-0,97 N=10	1,19±0,01 1,05-1,28 N=15	1,58±0,01 1,40-1,63 N=28	1,88±0,01 1,66-1,98 N=28	0,72±0,04 0,68-0,76 N=2	0,90±0,00 0,89-0,91 N=4	1,04±0,01 1,04-1,13 N=8	1,40±0,01 1,31-1,47 N=16	1,65±0,01 1,61-1,73 N=22

4.3.1.3. lentelė 5 klosčiavapsvių rūšių 1-5 lervinių ūgių svoris (mg) - min-max, N.

Patelės					Patinai				
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>S. allobrogus</i>									
0,50-3,00 N=36	1,00-5,00 N=66	2,30-10,0 N=107	5,00-25,3 N=203	13,0-137,0 N=228	0,70-2,00 N=26	0,80-5,00 N=37	1,50-8,50 N=69	4,00-20,0 N=116	8,00-67,0 N=140
<i>S. murarius</i>									
1,00-1,80 N=4	2,50-5,00 N=9	3,50-15,5 N=28	11,3-50,0 N=36	29,0-232 N=46	0,80-2,00 N=6	2,00-4,00 N=9	4,00-12,0 N=18	7,00-38,0 N=36	21,0-125 N=52
<i>S. gracilis</i>									
0,50 N=1	1,00-3,20 N=9	2,50-9,90 N=12	7,00-28,0 N=29	20,0-152,3 N=45	N=1	1,50-2,50 N=2	1,03-5,00 N=5	6,00-16,9 N=7	17,0-69,0 N=15
<i>S. crassicornis</i>									
0,80-3,2 N=6	2,00-4,50 N=5	5,50-12,5 N=12	7,10-74,0 N=18	35,0-163,0 N=34	0,80-1,50 N=6	1,40-4,00 N=7	3,00-8,5 N=11	6,50-23,0 N=19	22,0-119,0 N=36
<i>A. antilope</i>									
1,30-3,50 N=7	2,00-9,00 N=10	5,00-28,3 N=15	17,0-68,0 N=28	49,0-291,0 N=28	1,50-2,00 N=2	2,50-5,50 N=4	6,30-14,0 N=8	16,0-45,0 N=16	34,5-202,5 N=22

4.3.2. Klosčiavapsvės *Symmorphus allobrogus* vystymasis

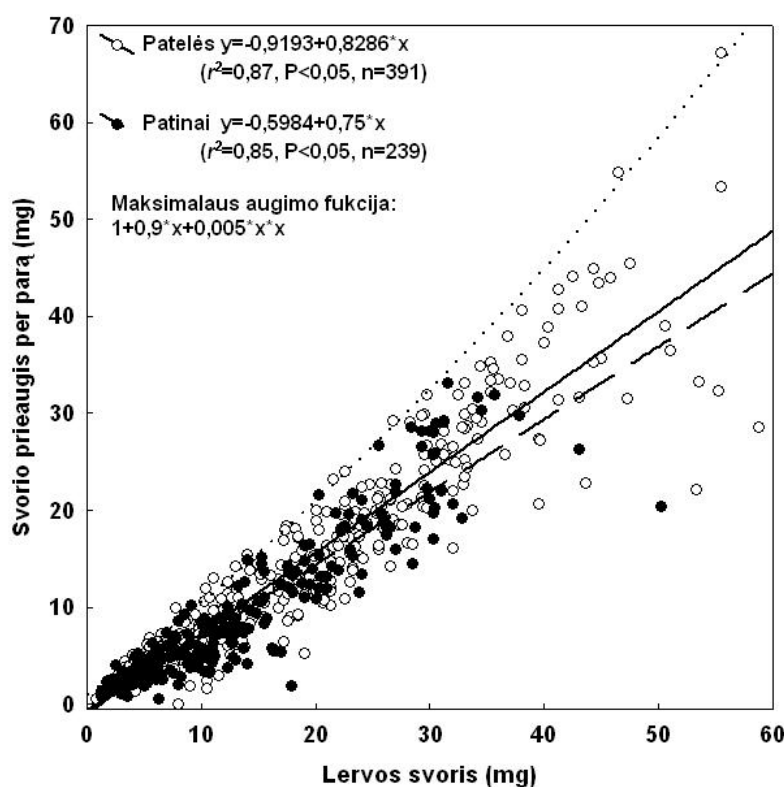
Kaip ir daugumos vabzdžių (Brough *et al.*, 1990; Roff, 1992), klosčiavapsvės *S. allobrogus* augimas yra eksponentinis (4.3.2.1. pav.).



4.3.2.1. pav. Lervų augimas nuo pirmos lervinės stadijos išsiritimo iki maitinimosi pabaigos. Grafike taip pat atidėti lervų svorio pokyčiai kokono pynimo metu. Augimo kreivė patinams - $(1,92 \cdot \exp(0,63 \cdot x))$, patelėms - $(2,2322 \cdot \exp(0,64 \cdot x))$.

Patelės geriau įsisavina joms atneštą maistą — didesnė dalis grobio svorio virsta lervos svoriu (4.3.1. skyrius), be to, patelės, per tokį patį laiką priaugo daugiau svorio (svorio priaugio per laiko vienetą regresijos tiesių koeficientai skyrėsi tarp lyčių (Čou testas), 4.3.2.2. pav.). Toks su lytimi susijęs maisto įsisavinimo efektyvumo skirtumas yra gana dažnas reiškinys plėviasparnių tarpe (Field 1992, Helm 1994, Strohm 2000, Cowan 1981, Boch & Vicens 2002). Šio reiškinio priežastys nėra galutinai išaiškintos — literatūroje yra pateiktos dvi paaiškinimų kategorijos: pirma — patinų augimas yra apribotas — mažesnis patinų kūno dydis yra adaptyvus. Pirmuoju atveju mažesnis maisto įsisavinimo efektyvumas gali būti nulemtas didesnio metabolizmo lygio patinų, kaip mažesniosios lyties, tarpe (Bosch & Vicens

2002; Cowan 1981, Boomsma & Isaaks 1985, Boomsma 1989, Danforth 1990 apžvalga). Mūsų eksperimente augimas matuotas tik tol, kol lervų svoris didėjo, todėl skirtingas maisto kiekis negalėjo būti skirtingo svorio prieaugio tarp lyčių priežastimi. Skirtingas galimybes suėsti tą patį maisto kiekį, galėjo lemti nebent stiringos pradinės sąlygos. Kiaušinių ilgiai mūsų tirtoje imtyje reikšmingai nesiskyrė tarp lyčių (Mano-Vitnio testas; $P > 0,05$); patelių vidutinis kiaušinio ilgis buvo $-1,78 \pm 0,15$ (N=28), patinų $-1,71 \pm 0,13$ (N=33) mm, tačiau galimai skirtinga jų turinio kokybė galėjo lemti mažesnę pradinę patinų kūno arba galvos (o kartu ir burnos organų dydį), kas savo ruožtu ir galėjo nulemti mažesnes jų maitinimosi galimybes.



4.3.2.2. pav. Svorio prieaugio priklausomybė nuo lervos kūno svorio. Pateiktos regresijos tiesės abiem lytims. Taškinė linija žymi maksimalų augimo greitį. Patelės: $B=0,83$; $r^2=0,87$; $N=391$; patinai: $B=0,75$; $r^2=0,85$; $N=239$.

Antrojo paaiškinimo atveju (jei mažesnis patinų svoris yra adaptyvus), patinai turėtų maitintis nepilna jėga (lėčiau, nei leidžia jų anatomicinės galimybės) arba nepilnai suėsti jiems sunęštą maistą. Tokių tyrimų mes neatlikome, tačiau 4.3.2.2. paveiksle pavaizduotos skirtingų lyčių lervų augimo tiesės rodo, kad patinų svorio prieaugis yra mažesnis viso lervinio augimo metu. Mažesnis patinų svoris gali būti sąlygotas skirtingos susidarančių audinių kokybės ar santykio, kaip buvo parodyta bičių vilkų (*Philantus*

triangulum) atveju, kur patinai turėjo 10-15% daugiau riebalinio audinio ir 4% daugiau vandens nei patelės (Strohm 2000).

Lervų augimas buvo stebimas kambario temperatūroje, todėl temperatūros svyravimai neabejotinai lėmė didesnę duomenų išsibarstymą 4.3.2.1. ir 4.3.2.2. paveiksluose. Tačiau visos lervos buvo laikomos tose pačiose sąlygose, todėl temperatūros svyravimai neturėjo nulemti augimo skirtumų tarp lyčių.

Dar vienas veiksnys, galėjęs įtakoti lervų augimo greitį ir lemti didesnę duomenų išsibarstymą, yra augalų sintetiniai cheminiai junginiai, esantys grobio (*S. allobrogus* atveju lapgraužių lervų) sudėtyje, kurie priklausomai nuo temperatūrinio režimo, cheminių junginių sąveikos (Stamp *et al.* 1991, Stamp *et al.* 1997) ar vystymosi stadijos (Stamp *et al.* 1997) gali labai įvairiai paveikti plėšrūno vystymąsi. Didžioji dauguma svorio matavimų buvo atlikta klosčiavapsvių lervoms maitinantis lapgraužių *Linnaeidea aenea* (51%) ir *Gonioctena quinquepunctata* (36%) lervomis. Kitos rūšys (*Plagiodera versicolora*, *Phratora atrovirens*, *Ph. laticolis*, *Ph. vitelinae*, *Gastrophysa viridula*, *Hydrothassa hannoverana*, *Gonioctena viminalis*) sudarė likusius 13%. Taip pat buvo 14 svorio matavimų, atliktų lervoms maitinantis dviejų ar trijų rūšių grobiu. Deja, nėra žinoma kaip šių rūšių cheminė sudėtis veikia *S. allobrogus* augimą ir vystymąsi, tačiau daugumoje atvejų, augalų toksinų įtaka yra smarkiau išreikšta plėšrūnų-generalistų atveju (Barbosa, *et al.* 1991; Paradise & Stamp 1993; Vinson 1999). Tuo tarpu *S. allobrogus*, kaip plėšrūno-specialisto, vystymasis neturėtų būti stipriai įtakojamas augalų toksinų.

4.3.2.1. lentelė. Laiko periodai (paromis) tarp kiaušinio išsiritimo, 5 lervinio ūgio pasiekimo, maitinimosi pabaigos ir mekonijaus išskyrimo pradžios. Skirtumai tarp lyčių nereikšmingi ($p > 0,05$).

Laiko periodas	Patelės				Patinai			
	N	Min	Max	Vidurkis ±Stand.pakl.	N	Min	Max	Vidurkis ±Stand.pakl.
Nuo kiaušinio išsiritimo iki 5 lervinio ūgio pasiekimo	27	2,77	5,12	3,83±0,14	15	2,94	5,00	3,84±0,18
Nuo 5 ūgio pasiekimo iki maitinimosi pabaigos	27	0,74	3,09	1,77±0,13	14	0,83	2,09	1,41±0,14
Nuo maitinimosi pabaigos iki mekonijaus išleidimo pradžios	38	2,72	6,25	4,77±0,14	15	3,38	6,02	4,66±0,19

Aukštesnė aplinkos temperatūra vystymosi metu pilnai akele aprūpinančių maistu plėviasparnių vabzdžių tarpe paprastai lemia ir geresnį maisto įsisavinimą, o kartu ir didesnę kūno svorį (Tepedino & Parker 1986, Strohm 2000), todėl maksimalus lervų augimo greitis (taškinė kreivė, nubrėžta 4.3.2.2. paveiksle), matyt, buvo esant optimaliai aplinkos temperatūrai ir tinkamiausiam maistui.

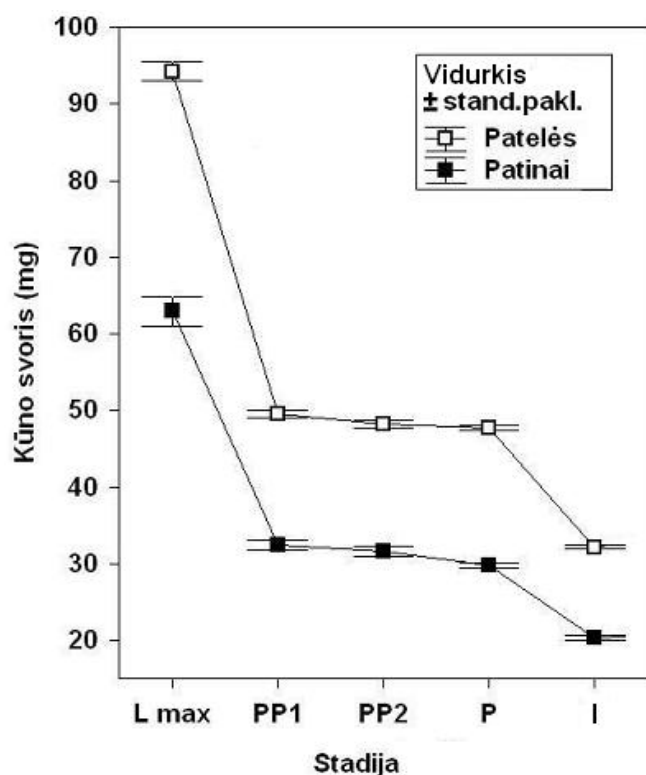
Kasdieniai lervų svorio matavimai nebuvo atliekami tuo pačiu paros metu, o tik 6 valandų tikslumu, todėl laiko periodai tarp skirtingų vystymosi fazių 4.3.2.1. lentelėje nėra tikslūs, o svorio matavimai, atidėti 4.3.2.1. paveiksle, atspindi tik bendrą tendenciją, bet nerodo kada tiksliai kiekviena iš lervų pasiekė vieną ar kitą ūgį. Nepaisant to, kad patelių akelėse buvo daugiau grobio (4.3.1.1. lentelė), abiejų lyčių lervos pasiekė 5 lervinį ūgį ir, baigę maitinimąsi, pradėjo leisti mekonijų po maždaug vienodo laiko tarpo (4.3.2.1. lentelė). Patelių maitinimosi periodas truko, nors ir statistiškai nereikšmingai, tačiau šiek tiek ilgiau. Panašus dėsningumas (vienoda abiejų lyčių lervinio vystymosi trukmė, nepriklausomai nuo maisto kiekio akelėse) buvo pastebėtas bičių vilkų (*Philantus triangulum*) tyrimuose. Šiam reiškiniui paaiškinti buvo iškelta hipotezė, kad galbūt egzistuoja optimalus laiko tarpas, per kurį lerva turi baigti maitintis ir nusipinti kokoną, kol maisto ir pačios lervos nepaveikė mikroorganizmų išskiriami toksinai (Strohm 2000).

4.3.2.2. lentelė. *S. allobrogus* svorio praradimas (vidurkis±stand.pakl.) vystymosi metu (procentais nuo ankstesnės vystymosi stadijos svorio). Svorio praradimas virstant priešlėliuke (iki reaktyvacijos) skaičiuotas nuo maksimalaus 5 ūgio lervos svorio. Reikšmingi skirtumai tarp lyčių paryškinti ($P<0,001$).

Stadija	Patelės	<i>N</i>	Patinai	<i>N</i>
Priešlėliukė iki reaktyvacijos	48,0±0,51	122	51,22±0,78	46
Priešlėliukė po reaktyvacijos	2,90±0,20	210	2,11±0,35	117
Lėliukė	4,90±0,23	234	5,21±0,38	133
Ką tik išsivystęs suaugėlis	32,26±0,28	446	31,59±0,47	228

4.3.2.2. lentelėje ir 4.3.2.3. paveiksle pateikti klosčiavapsvės *S. allobrogus* svorio pokyčiai nuo 5 ūgio lervos (maksimalus 5 ūgio lervos svoris) iki suaugėlio. Virsdami priešlėliuke (skaičiuojant nuo maksimalaus 5-to

ūgio lervos svorio) patinėliai prarado daugiau svorio (51%) negu patelės (48%). Nevienodas svorio paradimas tarp lyčių galėtų būti susiję ne tik su aukštesniu patinų metabolizmo lygiu (ypač aktyvios lervinės stadijos metu), bet ir kitokiomis vystymosi ypatybėmis, kurios mūsų tyrimuose nebuvo įvertintos, pvz., didesniu nesuvirškinto maisto medžiagų kiekiu ar didesniu lervos kūno svorio investavimu į kokono pynimą patinų tarpe (Bosch & Vicens 2002). Žiemojimo metu, patelės prarado vidutiniškai 1% daugiau svorio nei patinėliai. Vidutinis svorio praradimas virstant lėliuke ir suaugėliu tarp lyčių nesiskyrė.



4.3.2.3. pav. *S. allobrogus*, patinų ir patelių, svorio pokyčiai vystymosi metu. L max – maksimalus 5 ūgio lervos svoris, PP1 – priešlėliukės svoris prieš reaktyvaciją, PP2 – priešlėliukės svoris po reaktyvacijos; P – lėliukės svoris; I – ką tik išsivysčiusio suaugėlio svoris

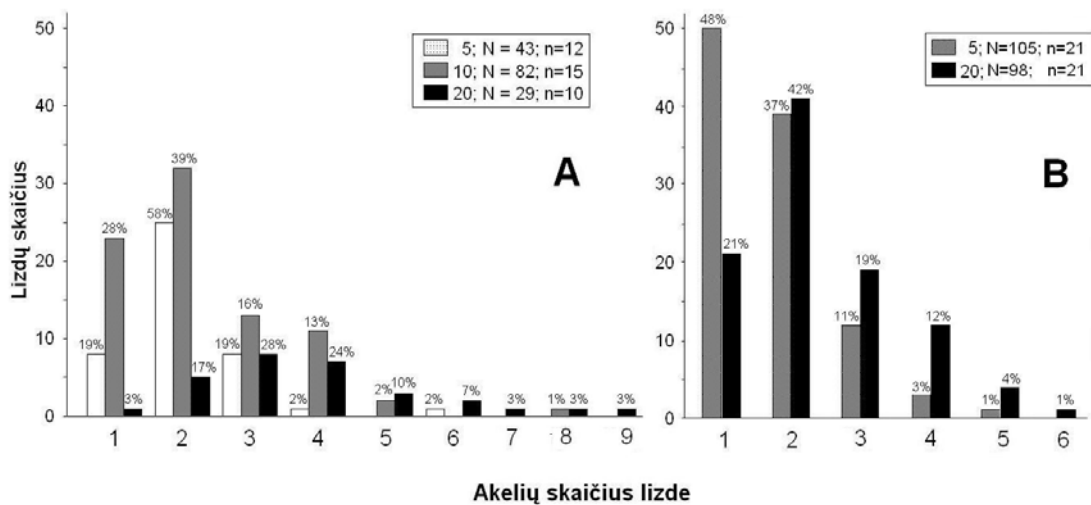
4.4. Grobio kiekio aplinkoje įtaka rūpinimosi palikuonimis elgsenai (laboratorinis eksperimentas)

Symmorphus allobrogus yra viena iš gausiausių sinantropinių pavienių klosčiavapsvių rūšių Lietuvoje. Dvi pagrindinės šios vapsvos medžiojamo grobio rūšys – *Linaeidea aenea* ir *Gonioctena quinquepunctata* yra gausios ir lengvai aptinkamos gamtoje, be to *L. aenea* palyginus lengvai galima veisti laboratorinėmis sąlygomis. Dėl šių priežasčių modeline rūšimi rūpinimosi palikuonimis elgsenai tirti priklausomai nuo grobio kiekio aplinkoje pasirinkome *S. allobrogus* klosčiavapsvę.

4.4.1. Grobio kiekio aplinkoje įtaka apvaisintų patelių lizdo struktūrai

Iš 96 laboratoriniame eksperimente panaudotų patelių, 69 padarė nuo 1 iki 20 lizdų. Iš jų 48 vapsvos buvo laikomos pastoviu grobio kiekio režimu ir 21 vapsva – kintančiu grobio kiekio režimu.

Grobio kiekio aplinkoje įtaka lizdo struktūrai. 4.4.1.1. paveiksle pavaizduotas lizdų ir juose esančių akelių skaičius, padarytų duodant vapsvoms 5, 10 arba 20 grobio individų per dieną. 4.4.1.1. lentelėje atitinkamai pateikta aprašomoji statistika.



4.4.1.1. pav. Bendras eksperimente gautų lizdų su skirtingu akelių kiekiu skaičius (procentai nuo visų lizdų pateikti stulpelių viršuje), duodant vapsvoms 5, 10 arba 20 grobio individų per dieną (A pastoviu režimui, B – kintančiu režimu). Legendoje pateikti imčių dydžiai: N – lizdų skaičius atitinkamoje grobio kiekio grupėje; n – patelių skaičius atitinkamoje grobio kiekio grupėje.

Akelių skaičiaus vidurkiams skirtingose grobio kiekio grupėse palyginti pastoviam režime naudojome kovariacinę analizę, o kintančiame režime – pakartotinių matavimų dispersinę analizę ir Stjudento kriterijų nepriklausomoms imtims. Kovariacinėje analizėje, kaip kovariantes (papildomus parametrus, galinčius įtakoti akelių skaičių lizde) naudojome lizdavietės gylį bei patelės individualius parametrus (svorį ir galvos plotį).

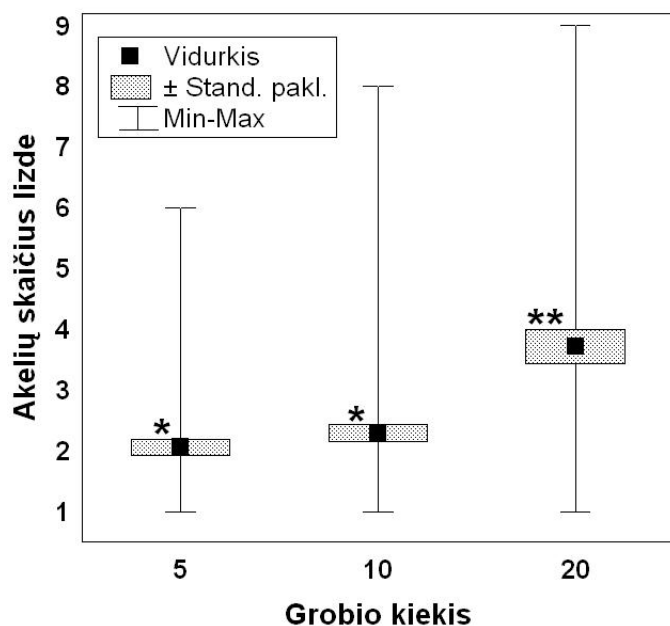
Kovariacinės analizės rezultatai pateikti 4.4.1.2 lentelėje. Gavusios 20 grobio individų per dieną, vapsvos padarė vidutiniškai daugiau akelių lizde, nei vapsvos, gavusios 5 arba 10 grobio individų per dieną. Vidutinis akelių skaičius lizde duodant vapsvoms 5 ir 10 grobio individų per dieną nesiskyrė (4.4.1.2. pav.). Vapsvų kūno dydis (kūno svoris ir galvos plotis), mūsų tirtoje imtyje, neturėjo reikšmingos įtakos akelių skaičiui lizde (4.4.1.2. lent.). Lizdavietės gylis turėjo nedidelę, tačiau statistiškai reikšmingą įtaką – gilesnėse lizdavietėse vapsvos padarė daugiau akelių (4.4.1.2. lent., 4.4.1.3. pav.).

4.4.1.1. lentelė. Akelių skaičiaus aprašomoji statistika lizduose, padarytuose esant pastoviam (5, 10 arba 20 grobio individų per dieną) ir kintančiam (5 ir 20 individų per dieną) grobio režimams.

Grobio kiekis	Pastovus režimas			Kintantis režimas	
	5	10	20	5	20
Vidurkis \pm stand. paklaida	2,12 \pm 0,12	2,29 \pm 0,14	3,93 \pm 0,35	1,72 \pm 0,08	2,39 \pm 0,11
Mediana	2	2	4	2	2
Moda	2	2	3	1	2
25%-75% kvantiliai	2-2	1-3	3-5	1-2	2-3
Min- Max	1-6	1-8	1-9	1-5	1-6
Lizdų skaičius	43	82	29	105	98
Patelių skaičius	13	15	10	21	21

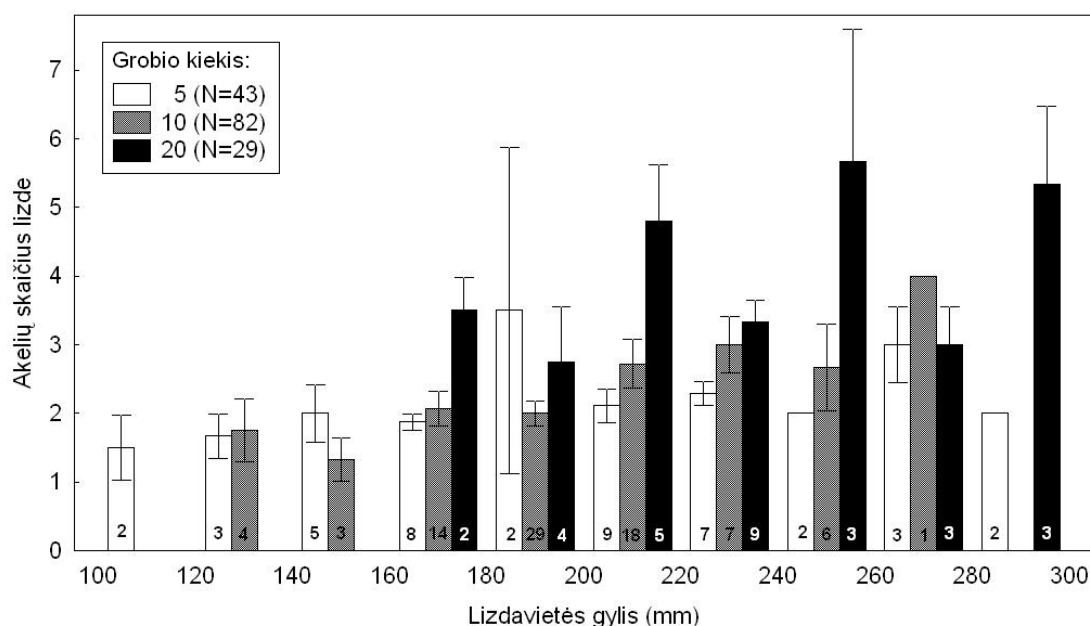
4.4.1.2. lentelė. Kovariacinės analizės rezultatai: nepriklausomas kintamasis – grobio kiekis (5, 10, 20), priklausomas kintamasis – akelių skaičius lizde, kovariantės - vapsvos svoris, galvos plotis, lizdavietės gylis. Regresijų tiesių krypties koeficientai vienodi visose trijose grobio kiekio grupėse – nėra ryšio tarp grobio kiekio aplinkoje ir vapsvų svorio ($F=0,57$, $P=0,57$), galvos pločio ($F=1,57$, $P=0,21$), bei lizdavietės gylio ($F=0,85$, $P=0,43$).

	<i>Df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Galvos plotis (beta=-1,62)	1	2,0	2,0	3,2	0,08
Grobio kiekis	2	19,7	9,9	15,6	<0,001
Paklaida	96	62,2	0,6		
Kūno svoris (beta=-0.01)	1	0,2	0,2	0,4	0,54
Grobio kiekis	2	23,9	12,0	18,6	<0,001
Paklaida	141	90,5	0,6		
Lizdavietės gylis (beta=0.01)	1	6,9	6,9	11,5	<0,001
Grobio kiekis	2	13,4	6,7	11,2	<0,001
Paklaida	150	89,9	0,6		

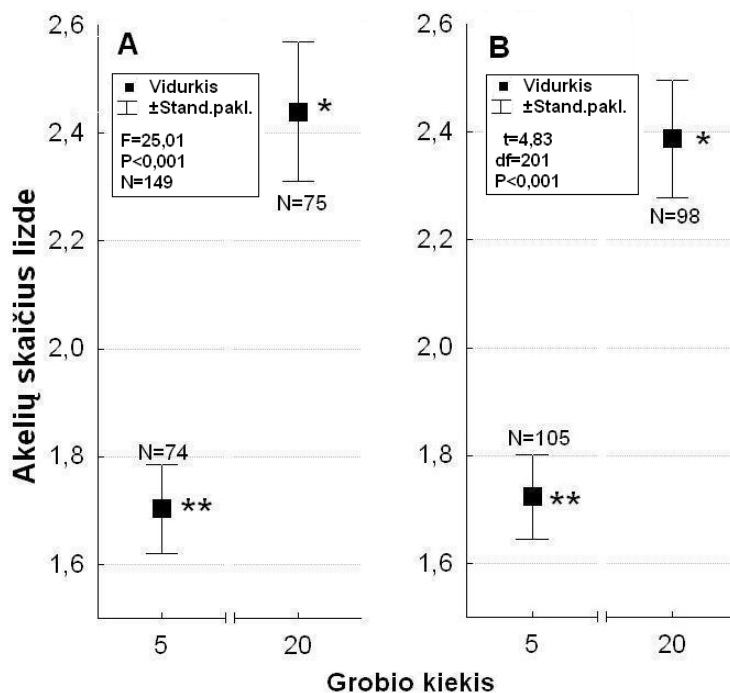


4.4.1.2. pav. Vidutinis akelių skaičius lizde duodant vapsvoms po 5, 10 ir 20 grobio individų per dieną pastoviu režimu. Vapsvos, gavusios 5 ir 10 grobio individus per dieną, padarė mažiau akelių lizde nei vapsvos gavusios 20 grobio individų per dieną (Scheffė testas). Reikšmingi skirtumai tarp grupių ($P < 0,05$) pažymėti skirtingu žvaigždučių kiekiu.

Kintančio grobio kiekio režimo, pakartotinių matavimų dispersinės analizės ir Stjudento kriterijaus rezultatai sutapo su pastovaus grobio kiekio režimo kovariacinės analizės rezultatais — grobio kiekis aplinkoje įtakoja akelių skaičių lizde — gaudamos 20 grobio individų per dieną, vapsvų patelės darė daugiau akelių lizde, nei gaudamos 5 grobio individus per dieną (4.4.1.3. lent., 4.4.1.4. paveikslas).



4.4.1.3. pav. Vidutinis (\pm stand. pakl.) akelių skaičius lizde įvairaus gylio lizdavietėse esant skirtingam grobio kiekiui (5, 10, 20) pastoviam grobio režime. Gilesnėse lizdavietėse, vapsvos padaro daugiau akelių; grobio grupė 5: $y = 1.5 - 0.0059x$; grobio grupė 10: $y = 1.56 - 0.0059x$; grobio grupė 20: $y = 2.342 - 0.0059x$. Imčių dydžiai pateikti stulpelių apačioje.



4.4.1.4. pav. Akelių skaičius lizduose, padarytuose laikant vapsvas kintančiu grobio režimu. A – įtraukti tik pirmi 8 lizdai (pakartotinių matavimų dispersinė analizė), B - įtraukti visi lizdai (Stjudento kriterijus nepriklausomoms imtims) Skirtingas žvaigždučių kiekis yra ties reikšmingai besiskiriančiais vidurkiais.

4.4.1.3. lentelė. Pakartotinių matavimų dispersinės analizės rezultatai. Priklausomas kintamasis – akelių skaičius lizde, nepriklausomas kintamasis – grobio kiekis (5 ir 20). Analizėje panaudoti tik pirmi 8 lizdai (žr. 3.3.4. skyrių).

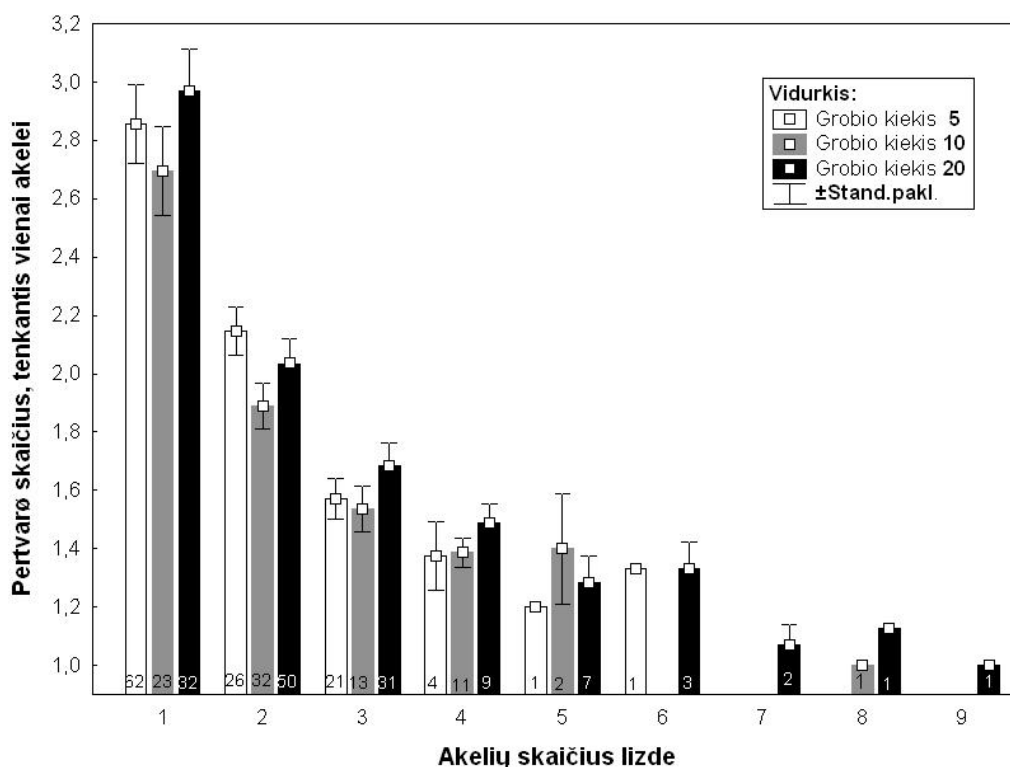
	Num Df	Den Df	F	P
Grobio kiekio aplinkoje įtaka akelių skaičiui lizde:				
Grobio kiekis	1	107	25,01	<0,001

Pertvarų statybos elgsena. Pertvarų skaičius, tenkantis vienai akelei, pastoviam ir kintančiam režimuose duodant vienodą grobio kiekį (5 arba 20) nesiskyrė (Mano-Vitnio testas; $P > 0,05$), todėl tolesnė pertvarų statybos elgsenos analizė buvo atliekama neatsižvelgiant į režimo pobūdį.

Pertvarų skaičius, tenkantis vienai akelei, koreliavo su akelių skaičiumi lizde (grobio kiekis 5 ($r = -0,62$; $N = 154$; $P < 0,001$), grobio kiekis 10 ($r = -0,70$; $N = 82$; $P < 0,001$), grobio kiekis 20 ($r = -0,66$; $N = 138$; $P < 0,001$) (4.4.1.5 pav.), todėl norėdami įvertinti grobio gausumo aplinkoje įtaką pertvarų statybos elgsenai, lizdams su skirtingu akelių skaičiumi, pertvarų skaičius tenkantis vienai akelei buvo skaičiuojamas atskirai. Statistiškai reikšmingų skirtumų tarp grobio grupių esant tam tikram akelių skaičiui lizde neaptikome (4.4.1.4 lentelė).

4.4.1.4. lentelė. Vidutinis pertvarų skaičius (\pm standartinė paklaida), tenkantis vienai akelei, 1-5 akelių lizduose. Statistiškai reikšmingų skirtumų tarp grobio kiekio grupių, esant tam tikram akelių skaičiui lizde neaptikome (Kruskalo-Voliso testas, $P>0,05$). Lentelėje pateiktos tik tos vidurkių reikšmės, kai $N>3$. Palyginimai tarp grupių atlikti tik esant 1-4 akelėms lizde.

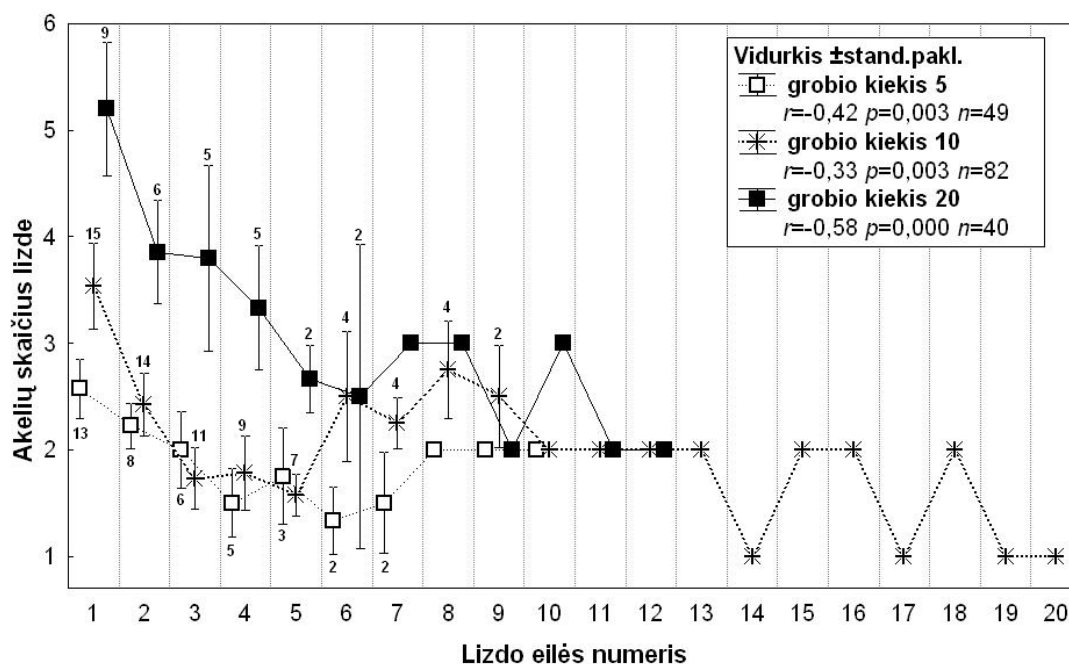
Akelių skaič. lizde Grobio kiekis	1	2	3	4	5
5	2,85 \pm 0,14 N=62	2,15 \pm 0,09 N=26	1,57 \pm 0,07 N=21	1,38 \pm 0,13 N=4	
10	2,70 \pm 0,16 N=23	1,92 \pm 0,09 N=32	1,59 \pm 0,10 N=13	1,39 \pm 0,05 N=11	
20	3,05 \pm 0,21 N=22	1,99 \pm 0,09 N=50	1,67 \pm 0,08 N=31	1,49 \pm 0,07 N=9	1,29 \pm 0,56 N=7



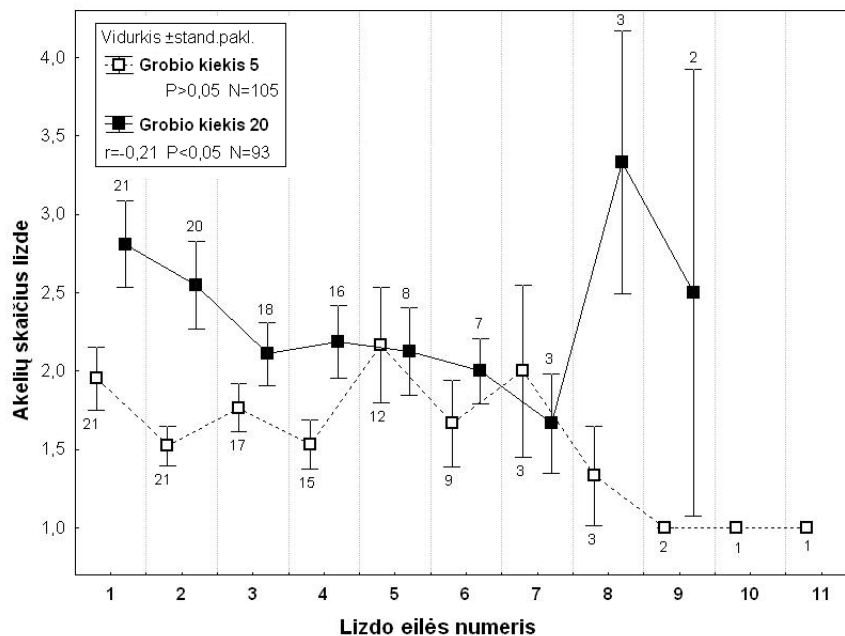
4.4.1.5. pav. Pertvarų skaičiaus, tenkančio vienai akelei, priklausomybė nuo akelių skaičiaus lizde. Pertvarų skaičius, tenkantis vienai akelei, mažėja, didėjant akelių skaičiui lizde (žr. tekstą). Imčių dydžiai pateikti stulpelių apačioje.

Lizdo struktūros priklausomybė nuo patelės amžiaus. 4.4.1.6 ir 4.4.1.7. paveiksluose pavaizduota akelių skaičiaus lizde priklausomybė nuo lizdo eilės numerio (lizdo eilės numeris atitinka lizdo padarymo seką) esant atitinkamai pastoviam ir kintančiam grobio kiekio režimams. Esant pastoviam grobio kiekio režimui, akelių skaičius lizde neigiamai koreliavo su lizdo eilės numeriu (grobio kiekis 5: $r=-0,42$, $P=0,003$, $N=49$; grobio kiekis 10: $r=-0,33$, $P=0,003$,

$N=82$; grobio kiekis 20: $r=-0,58$, $P=0,000$, $N=40$) – laikui bėgant vapsvos darė mažiau akelių lizde.



4.4.1.6. pav. Akelių skaičiaus lizde priklausomybė nuo lizdo eilės numerio esant pastoviam grobio kiekiui. Visose grobio grupėse akelių skaičius neigiamai koreliuoja su lizdo eilės numeriu. Imčių dydžiai, tais atvejais, kai $N > 1$, pateikti grafike ties vidurkių reikšmėmis.



4.4.1.7 pav. Akelių skaičiaus lizde priklausomybė nuo lizdo eilės numerio. Imčių dydžiai pateikti grafike ties vidurkių reikšmėmis.

Kintančiame grobio kieki režime, duodant vapsvoms 5 grobio individus per dieną, akelių skaičiaus lizde priklausomybė nuo lizdo eilės numerio neturi aiškios žemėjimo tendencijos (4.4.1.7 pav.): iki 8-tųjų lizdų,

kas du lizdus vidutinis akelių skaičius lizde padidėja (koreliacijos koeficientas neigimas, tačiau statistiškai nereikšmingas). Tokios tendencijos priežastis greičiausiai yra kas du lizdai keičiamas grobio kiekis, t.y. 1, 3, 5, 7 – yra pirmieji lizdai padaryti po grobio kiekio pakeitimo (prieš tai patelės gaudavo 20 grobio individų per dieną), o 2, 4, 6, 8 – antrieji lizdai padaryti po to, kai grobio kiekis buvo pakeistas į 5. Lizdai buvo surenkami iškart po kamščio užbaigimo, tačiau vapsvos nebuvo stebimos ištisa parą, todėl “pirmieji” lizdai padaryti esant grobio kiekiui 5, galėjo būti pradėti daryti dar esant grobio kiekiui 20. Tai greičiausiai ir lėmė nedidelius akelių skaičiaus lizde svyravimus matomus 4.4.1.7. paveiksle. Kitas tokios tendencijos paaiškinimas galėtų būti toks, kad vapsvos ne iš karto sureaguoja į sąlygų pakeitimą, bet tokiu atveju kreivė, žyminti akelių skaičių esant grobio kiekiui 20, turėtų turėti panašų pobūdį. Tačiau kreivė, žyminti vidutinį akelių skaičių lizde, duodant vapsvoms 20 grobio individų per dieną, iki 8-to lizdo gana tolygiai žemėja, koreliacijos koeficientas neigiamas ir statistiškai reikšmingas ($r=-0,21$; $P<0,05$; $N=93$).

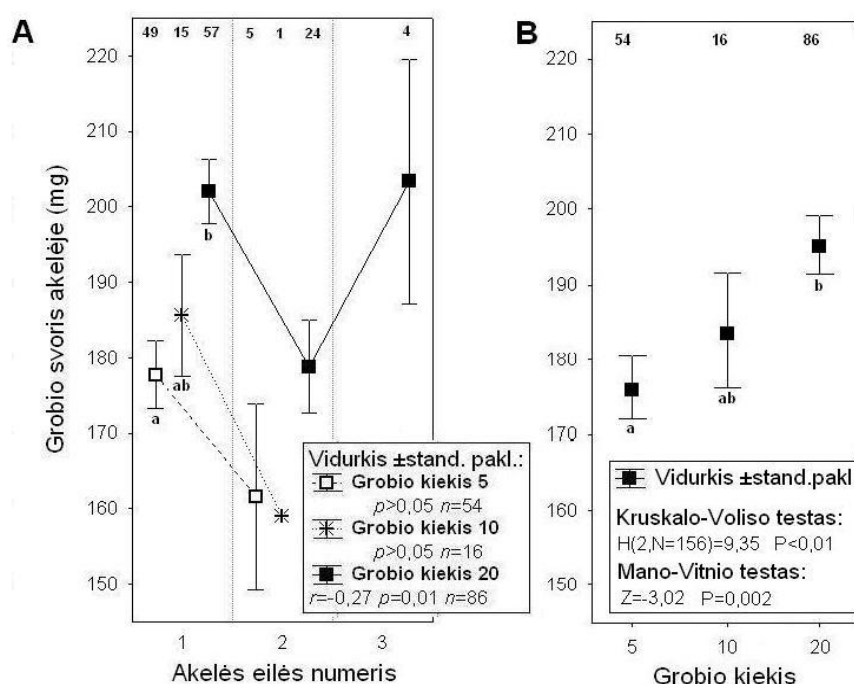
Keletas panašaus pobūdžio tyrimų (kontroliuojant maisto resursų gausumą) buvo atlikta su pavienėmis bitėmis (Tepedino & Torchio 1982, Kim J. 1999). Tačiau minėti tyrimai neparodė ryšio tarp akelių skaičiaus ir maisto resursų gausumo. Mūsų eksperimentas yra pirmasis tokio pobūdžio, atliktas su pavienėmis vapsvomis, kuris parodė priklausomybę tarp akelių skaičiaus lizde ir grobio gausumo aplinkoje.

4.4.2. Grobio kiekio aplinkoje įtaka palikuonių aprūpinimo maistu elgsenai ir lyčių santykiui lizde

Režimo pobūdis (kintantis ar pastovus) neturėjo įtakos lyčių santykiui lizde ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsenai (vidutinis grobio svoris, sunėštas į akeles ir vidutinis palikuonių dydis duodant vienodą grobio kiekį per dieną (5 arba 20) nesiskyrė kintančiame ir pastoviam režimuose (Mano-Vitnio testas; $P>0,05$)), todėl šiame skyriuje, rezultatai pateikiami neatsižvelgiant į režimo pobūdį.

Grobio svoris suineštas į abiejų lyčių palikuonių akeles, koreliavo su akelės eilės numeriu tik lizduose, padarytuose vapsvoms duodant 20 grobio individų per dieną. Palikuonių-patelių akelėse ryšys tarp šių dydžių buvo — $r=0,27$, $P=0,01$, $N=86$ (4.4.2.1. A pav.), palikuonių-patinų akelėse — $r=-0,20$, $P<0,05$, $N=106$ (4.4.2.2. A pav.).

Reikšmingi palikuonių-patelių aprūpinimo maistu elgsenos skirtumai tarp grobio kiekio grupių buvo aptikti tik pirmosiose lizdų akelėse (4.4.2.1. A pav.) — vapsvos, gavusios 20 grobio individų per dieną, į akeles su

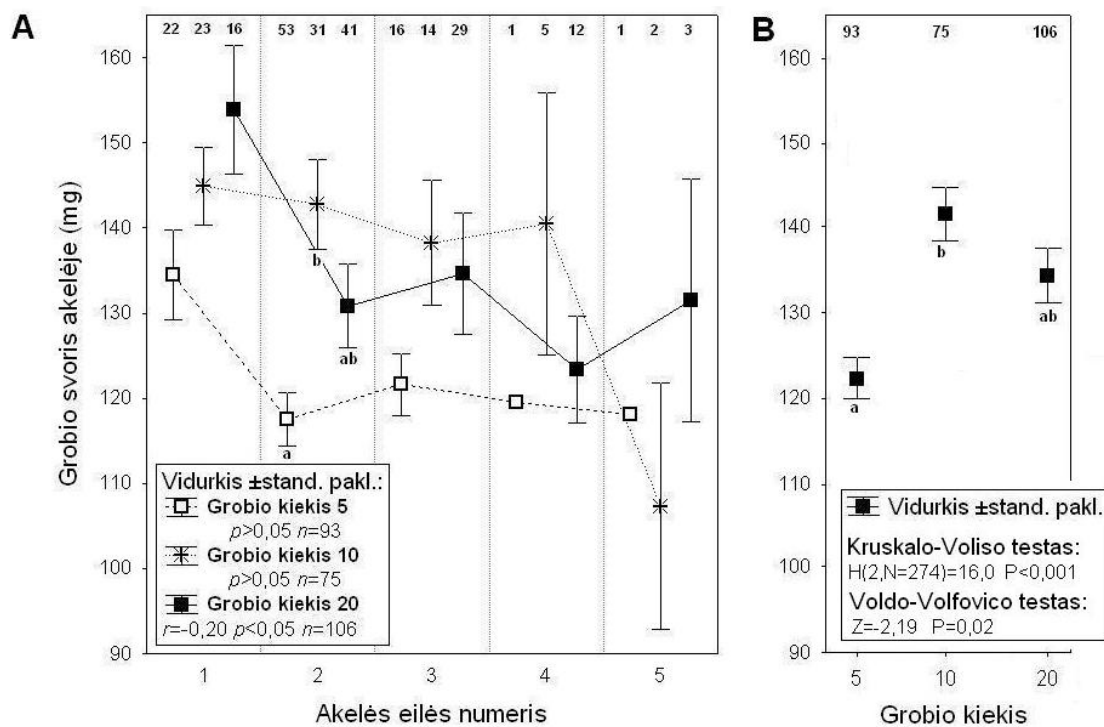


4.4.2.1. paveikslas. Palikuonims-patelėms sunėšto grobio svorio priklausomybė nuo akelės eilės numerio (A) ir vidutinis grobio svoris atneštas palikuonims-patelėms duodant vapsvoms 5, 10 ir 20 grobio individų per dieną (B). Vidurkių skirtumų reikšmingumas grobio kiekio grupėse patikrintas tais atvejais, kai $N>7$ (imčių dydžiai nurodyti grafiko viršuje). Reikšmingai besiskiriančios grupės pažymėtos skirtingomis raidėmis.

palikuonimis-patelėmis prinešė daugiau grobio negu vapsvos gavusios 5 grobio individus per dieną. Vapsvų, gavusių 10 grobio individų per dieną palikuonių-patelių aprūpinimo maistu elgsena nesiskyrė nuo vapsvų, gavusių 5 ir 20 grobio individų per dieną. Akeles su palikuonimis-patelėmis *S. allobrogus* patelės, kaip ir daugelis lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vapsvų (Krombein 1967, Jayasing & Taffe 1982, Oku & Nishida 1999), daro lizdo pradžioje, giliausioje, geriausiai apsaugotoje dalyje. Priklausomai nuo akelių skaičiaus ir lyčių santykio lizde, paprastai palikuonys-patelės *S. allobrogus*

lizduose būna pirmoje arba pirmose dviejose akelėse. Dėl nepakankamo stebėjimų skaičiaus grobio svorio vidurkių skirtumų reikšmingumas tarp grobio kiekio grupių kitose akelėse su palikuonimis-patelėmis statistiniais metodais nebuvo patikrintas.

Vidutinio grobio svorio palikuonių-patelių akelėse (nepriklausomai nuo akelės eilės numerio) priklausomybė nuo grobio kiekio aplinkoje turėjo tokią pat tendenciją kaip ir pirmosiose lizdų akelėse - vapsvos, gavusios 20 grobio individų per dieną, palikuonis-pateles aprūpino gausesniu grobio kiekiu negu vapsvos gavusios 5 grobio individus per dieną (4.4.2.1. B pav.). Vapsvų, gavusių 10 grobio individų per dieną palikuonių-patelių aprūpinimo maistu elgsena reikšmingai nesiskyrė nuo vapsvų, gavusių 5 ir 20 grobio individų per dieną (4.4.2.1. B pav.).



4.4.2.2. paveikslas. Palikuonims-patinams atnešto grobio svorio akelėje priklausomybė nuo akelės eilės numerio (A) ir vidutinis grobio svoris atneštas palikuonims-patinams duodant vapsvoms 5, 10 ir 20 grobio individų per dieną (B). Vidurkių skirtumų reikšmingumas grobio kiekio grupėse patikrintas tais atvejais, kai $n>7$ (imčių dydžiai nurodyti grafiko viršuje). Reikšmingai besiskiriančios grupės pažymėtos skirtingomis raidėmis

Grobio svorio vidurkių skirtumų reikšmingumas tarp grobio kiekio grupių, akelėse su palikuonimis-patinais buvo statistiškai patikrintas pirmose trijose lizdų akelėse. Reikšmingi skirtumai tarp grobio kiekio grupių buvo

aptikti tik antrosiose lizdų akelėse (4.4.2.2. A pav.) – vapsvos, gavusios 10 grobio individų per dieną, į antrašias akeles su palikuonimis-patinais prinešė daugiau grobio negu vapsvos gavusios 5 grobio individus per dieną. Vapsvų, gavusių 20 grobio individų per dieną palikuonių-patelių aprūpinimo maistu elgsena nesiskyrė nuo vapsvų, gavusių 5 ir 10 grobio individų per dieną.

Vidutinio grobio svorio palikuonių-patinų akelėse (nepriklausomai nuo akelės eilės numerio) priklausomybė nuo grobio kiekio aplinkoje turėjo tokią pat tendenciją kaip ir pirmosiose lizdų akelėse - vapsvos, gavusios 10 grobio individų per dieną, palikuonis-pateles aprūpino gausesniu grobio kiekiu negu vapsvos gavusios 5 grobio individus per dieną. Vapsvų, gavusių 20 grobio individų per dieną palikuonių-patelių aprūpinimo maistu elgsena nesiskyrė nuo vapsvų, gavusių 5 ir 10 grobio individų per dieną (4.4.2.2. B pav.).

Vidutinis priešlėliukės svoris bei galvos plotis kiekvienoje akelėje atskirai (vidurkių skirtumų reikšmingumas statistiškai patikrintas pirmose trijose akelėse atskirai palikuonių-patinų atveju, pirmosiose akelėse palikuonių-patelių atveju), taip pat vidutinis priešlėliukės svoris bei galvos plotis, paskaičiuotas bendrai visoms lizde esančioms, tos pačios lyties palikuonių akelėms, reikšmingai nesiskyrė tarp grobio kiekio grupių (Kruskalo-Voliso testas). Vidurkių reikšmės ir imčių dydžiai pateikti 4.4.2.1. lentelėje.

Patelės savo reprodukcinį potencialą gali paskirstyti dviem būdais: gerindamos palikuonių kokybę (užauginant stambesnius palikuonis ir taip gerinant jų išgyvenimo galimybes) arba didinant palikuonių kiekybę (didesnis palikuonių skaičius gausintų populiaciją ir taip padidintų vapsvos-motinos genotipo platesnį paplitimą ateities populiacijose).

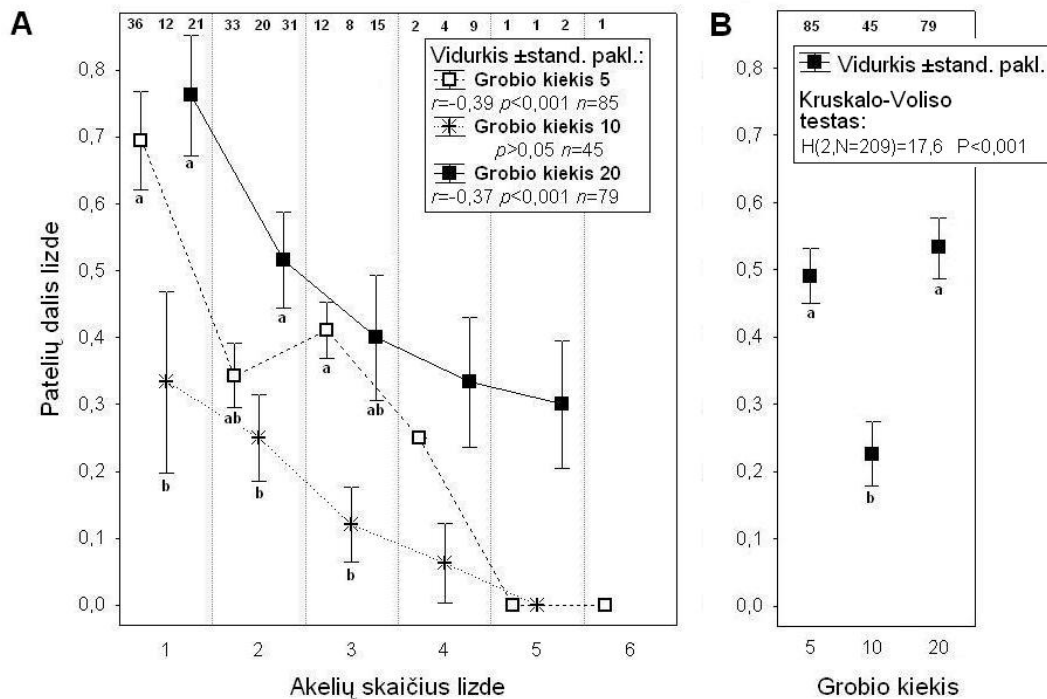
Mūsų tyrimo sąlygomis, esant įvairiam grobio kiekiui, vapsvos produkavo vienodos “kokybės” palikuonis (nors didesnis grobio kiekis dalinai sąlygojo didesnę maisto, atnešamo vienam palikuoniui, kiekį, tačiau palikuonių dydis nepasikeitė), o esant gausiems resursams didino jų kiekybę (akelių skaičius lizde buvo didesnis (žr. 4.4.1 skyrių)).

Akelės nr.		1	2	3 ♂ / >2 ♀	4	>4	Vidurkis ±stand.pakl.
Grobio kiekis							
Grobio svoris akelėje (mg)							
5	♂	134,5±5,56; N=22	117,6±3,29* ; N=53	127,6±3,86; N=16	119,6; N=1	118,1; N=1	122,3±2,47* ; N=93
	♀	177,8±4,68* ; N=49	161,6±13,0; N=9				176,3±4,43* ; N=54
10	♂	144,9±4,84; N=23	142,8±5,58** ; N=31	138,3±7,74; N=14	140,5±16,2; N=5	107,3±15,2; N=2	141,5±3,30** ; N=75
	♀	185,6±8,45; N=15	159,0; N=1				183,9±8,08; N=16
20	♂	153,9±7,92; N=16	130,8±5,22; N=41	134,6±7,54; N=29	123,3±6,58; N=12	127,6±7,91; N=8	134,3±3,33; N=106
	♀	202,1±4,47** ; N=57	178,8±6,44; N=24	192,8±16,9; N=5			195,1±3,73** ; N=86
Priešlėliukės svoris (mg)							
5	♂	37,5±1,37; N=23	35,5±0,97; N=57	37,2±2,05; N=17	43,8±2,39; N=3	37,4; N=1	36,51±0,73; N=101
	♀	57,6±1,10; N=56	50,4±3,57; N=5				57,02±1,08; N=61
10	♂	34,6±1,34; N=25	37,0±1,26; N=34	38,8±2,15; N=16	37,3±3,85; N=6	33,8±5,10; N=2	36,56±0,83; N=83
	♀	56,9±2,41; N=18	51,3; N=1				57,02±2,28; N=19
20	♂	37,4±2,16; N=20	35,7±1,25; N=43	35,9±1,92; N=29	35,7±2,13; N=12	32,6±2,71; N=8	35,84±0,84; N=112
	♀	60,6±1,29; N=59	55,6±1,99; N=24	58,4±5,03; N=6			59,13±1,08; N=89
Priešlėliukės galvos plotis (mm)							
5	♂	1,19±0,01; N=23	1,21±0,01; N=57	1,20±0,01; N=17	1,24±0,02; N=3	1,19; N=2	1,20±0,00; N=101
	♀	1,31±0,01; N=56	1,33±0,03; N=4				
10	♂	1,18±0,01; N=25	1,21±0,01; N=34	1,22±0,01; N=16	1,20±0,02; N=6	1,16±0,01; N=2	1,20±0,01; N=83
	♀	1,32±0,01; N=18	1,31; N=1				
20	♂	1,21±0,01; N=20	1,21±0,01; N=43	1,19±0,01; N=29	1,21±0,02; N=12	1,21±0,01; N=8	1,20±0,01; N=112
	♀	1,32±0,01; N=59	1,30±0,01; N=24	1,31±0,02; N=6			

4.4.2.1. lentelė. Vidutinis grobio svoris (mg), vidutinis priešlėliukės svoris (mg) ir vidutinis priešlėliukės galvos plotis (mm) akelėse (1, 2, 3, 4, ir >4 patinų atveju; 1, 2 ir >2 patelių atveju) duodant vapsvos skirtingą grobio kiekį per dieną. Grobio svorio akelėje, priešlėliukės svorio ir pagvos pločio vidutinės reikšmės (paskaičiuotos visoms lizde esančioms akelėms kartu) pateiktos dešinėje lentelės pusėje Reikšmingai besiskiriantys vidurkiai tarp grobio kiekio grupių, pažymėti skirtingu žvaigždučių skaičiumi (vidurkių skirtumų reikšmingumas grobio kiekio grupėse patikrintas tais atvejais, kai $N > 7$) (Kruskalo-Voliso, Mano-Vitnio testai).

Patelių dalis lizde priklausė nuo akelių skaičiaus lizde 5 ir 20 grobio kiekio režimų atveju (koreliacijos koeficientai pateikti 4.4.2.3. A paveikslo legendoje) – kuo daugiau vapsva padarė akelių lizde, tuo mažesnis jų procentas buvo su palikuonimis-patelėmis.

Vidutinio lyčių santykio lizde, esant tam tikram akelių skaičiui lizde, skirtumai tarp grobio kiekio grupių nebuvo pastovūs, tačiau visais atvejais, lizduose padarytuose vapsvoms duodant 10 grobio individų per dieną, patelių dalis buvo mažiausia (4.4.2.3. A pav.). Vidutinė patelių dalis lizde (nepriklausomai nuo akelių skaičiaus lizde) visuose grobio kiekio režimuose pavaizduota 4.4.2.3. B paveiksle — esant 10 grobio individų per dieną režimui patelių dalis lizde buvo vidutiniškai $0,23 \pm 0,05$ ir reikšmingai skyrėsi nuo lyčių



4.4.2.3. paveikslas. Patelių dalis lizduose su įvairiu akelių skaičiumi (A) ir patelių dalis visuose lizduose (B). Skirtumai tarp grobio kiekio grupių patikrinti kiekvienoje akelėje atskirai, jei $N > 7$ (imčių dydžiai nurodyti grafiko viršuje). Reikšmingi skirtumai rasti tik 1-3 akelėje (Kruskalo-Voliso, Mano-Vitnio testai). Reikšmingai besiskiriančios grupės pažymėtos skirtingomis raidėmis.

santykio esant likusiems dviems režimams. Vidutinė patelių dalis lizde esant 5 ir 20 grobio individų per dieną režimams reikšmingai nesiskyrė ir buvo atitinkamai $0,49 \pm 0,04$ ir $0,53 \pm 0,05$.

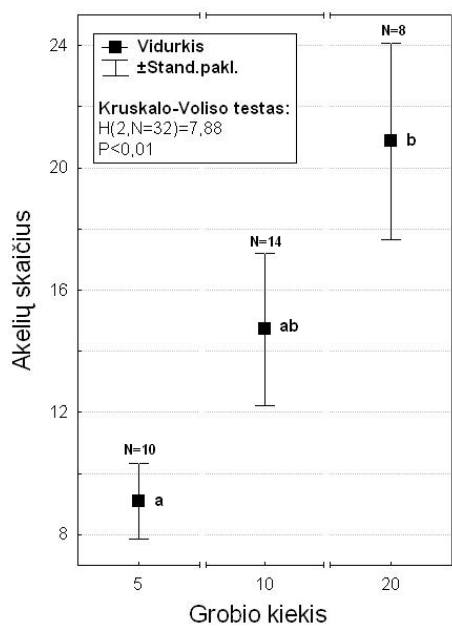
Maždaug pusė eksperimento metu padarytų lizdų buvo su vienos lyties palikuonimis: vapsvų, gavusių 5 grobio individus per dieną lizdai su

palikuonimis-patinais sudarė 29%, su palikuonimis-patelėmis – 32%; vapsvų, gavusių 10 ir 20 grobio individų, lizdai su vienos lyties palikuonimis sudarė atitinkamai – 62% ♂, 11% ♀ ir 30% ♂ 37% ♀. Todėl paskaičiavome, kurią dalį, kiekvienos eksperimente dalyvavusios vapsvos palikuonių, sudarė patelės, ir palyginome rezultatus, gautus skirtingose grobio kiekio grupėse. Patelių dalis, paskaičiuota nuo visų, kiekvienos iš vapsvų palikuonių, visose grobio kiekio grupėse buvo šiek tiek mažesnė, tačiau turėjo panašų pobūdį kaip ir patelių dalis, paskaičiuota kiekviename lizde: mažiausiai palikuonių-patelių produkavo vapsvos, gavusios 10 grobio individų per dieną – palikuonys-patelės sudarė 18,6 % visų palikuonių; vapsvų, gavusių 5 grobio individus per dieną, palikuonys-patelės sudarė 37,7% visų palikuonių, o vapsvų gavusių 20 grobio individų per dieną - 44,6% visų palikuonių.

Tai, kad mažiausiai moteriškos lyties palikuonių produkavo vidutinį grobio kiekį gavusios vapsvos yra netikėtas rezultatas, tačiau greičiausiai jis yra nulemtas ne grobio kiekio, o kitų veiksnių.

Pagal modelį, nusakantį ryšį tarp maisto resursų kiekio ir lyčių santykio, esant gausiesiems resursams, patelės turėtų produkuoti daugiau palikuonių (Rosenheim *et al.* 1996). Be to, esant gausiems maisto resursams motinos turėtų investuoti daugiau į moteriškos nei į vyriškos lyties palikuonis (Charnov 1979; Charnov *et al.* 1981; Werren 1984), t.y. esant gausiems maisto resursams, motinos turėtų auginti arba stambesnius moteriškos lyties individus arba užauginti jų daugiau. Stambesnių moteriškos lyties palikuonių auginimas galėtų būti naudingas, jei maisto kiekis teigiamai koreliuoja su būsimos vapsvos dydžiu ir jei kūno dydis turi didesnę reikšmę patelių reprodukcinei sėkmei nei patinėlių (Charnov *et al.* 1981) (tiek mažas, tiek didelis patinėlis gali apvaisinti tiek pat patelių, tačiau didelė patelė gali palikti daugiau palikuonių nei maža patelė) arba didesnę maisto kiekį patelės įsisavina efektyviau (King B.H. 1993).

Autoriai, atlikę tyrimus su pavienėmis bitėmis kontroliuojant maisto resursus, nurodo, kad esant gausesniems maisto resursams motinos investuoja daugiau į moteriškos lyties palikuonis – didina jų skaičių (Tepedino & Torchio 1982) arba didina tiek jų skaičių, tiek dydį (Kim J. 1999). Mūsų eksperimento metu gautų lizdų akelėse abiejų lyčių palikuonių svoris teigiamai koreliavo su grobio svoriu, atneštu į akele (grobio kiekis 5: ♀ $r=0,72$, $N=17$, $P<0,001$; ♂ $r=0,77$, $N=35$, $P<0,001$; grobio kiekis 10: ♀ $r=0,56$, $N=15$, $P=0,02$; ♂ $r=0,40$, $N=31$, $P=0,02$; grobio kiekis 20: ♀ $r=0,57$, $N=21$, $P<0,01$; ♂ $r=0,65$, $N=74$, $P<0,001$), ir, kaip parodė *S. allobrogus* vystymosi tyrimai (žr. 4.3. skyrių), moteriškos lyties lervos efektyviau įsisavina joms sunęstą maistą. Nėra iki galo aišku kuriai iš lyčių didesnis kūno svoris turi didesnę įtaką reprodukinei sėkmei, tačiau A. Budrienės (Budriene A. 2004) atlikti *S. allobrogus* reprodukcinės elgsenos tyrimai parodė, kad abiejų lyčių stambesni individai poruojasi sėkmingiau. Mūsų tyrimo sąlygomis didesnis



4.4.2.4. pav. Akelių skaičius padarytas per visą gyvenimą vapsvų, gavusių 5, 10 ir 20 grobio individų per dieną pastovių režimu. Skirtingos raidės yra ties reikšmingai besiskiriančiais vidurkiais (Kruskalo-Voliso, Mano-Vitnio testai).

grobio kiekis nesąlygojo nei didesnio palikuonių dydžio, nei reikšmingo lyčių santykio pokyčio, tačiau vapsvos, gavusios daugiau grobio, per visą savo gyvenimą padarė daugiau akelių, nei vapsvos, gavusios mažesnę grobio kiekį (vapsvos, kurioms buvo duodama 20 grobio individų per dieną, per visą savo gyvenimą padarė daugiau akelių, negu vapsvos, kurioms buvo duodami 5 grobio individai per dieną (4.4.2.4. pav.; Mano-Vitnio testo rezultatai — $Z=-2,89$; $P<0,01$).

Maksimalų grobio kiekį gavusios vapsvos gavo keturis kartus daugiau grobio, bet padarė apytikriai tik du kartus daugiau akelių negu vapsvos, gavusios minimalų grobio kiekį. Gali būti, kad esant gausiems resursams, reprodukciją ribojančiu veiksniu tampa oocitų brendimo

greitis (Rosenheim *et al.* 1996, Minckley *et al.* 1994). Šią prielaidą patvirtina ir pastebėjimas, kad vapsvos, gavusios maksimalų grobio kiekį, niekada nesumedžiodavo jo viso.

Vienas iš paaiškinimų, kodėl mūsų eksperimentas neparodė pakankamai ryškių palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos (tuo pačiu ir palikuonių dydžio) pokyčių (vidutinio grobio svorio akelėje skirtumai duodant vapsvoms įvairų kiekį grobio, nors ir reikšmingi, tačiau nedideli (~ 20 mg)), galėtų būti tai, kad laboratorinėmis sąlygomis buvo eliminuoti faktoriai, kurie gamtoje veikia kartu su grobio gausumo faktoriumi. Gali būti, kad egzistuoja minimalus maisto kiekis, kuris užtikrina normalų palikuonio vystymąsi, ir maksimalus maisto kiekis, kurį lerva gali įsisavinti per tam tikrą laiką (pvz.. iki to laiko, kol maistas nebuvo paveiktas mikroorganizmu). Jeigu skirtumas tarp minimalaus ir maksimalaus maisto kiekio yra labai nedidelis, tai lizdą daranti patelė, į kiekvieną akelę turėtų prinešti maždaug vienodą maisto kiekį ir tuo pačiu užauginti maždaug vienodo dydžio palikuonis (nepaisant maisto resursų gausumo aplinkoje), nes prinešamo vienam palikuoniui maisto didinimas “neatsipirks”. Tokiu atveju, maisto kiekio akelėje mažinimas galėtų pasiteisinti tik esant itin skurdiems maisto resursams, kai minimalaus maisto kiekio mažinimo žala (rizikuojant, kad palikuonys nebaigs sėkmingai vystytis) atsvers maksimalaus vienos akelės padarymo laiko didinimo žalą. Maksimalus vienos akelės padarymo laikas gali būti nulemtas parazitų tankio populiacijoje, atstumo nuo maisto ir statybinių resursų iki lizdo ir kitų faktorių. Į mūsų eksperimentą parazitai nebuvo įtraukti, o atstumas nuo maisto iki lizdo buvo ~ 20 cm. Tokios sąlygos galėjo maksimalų vienos akelės darymo laiką smarkiai prailginti, o mūsų pasirinktas ir eksperimente panaudotas minimalus grobio kiekis (5 grobio individai per dieną) galėjo būti nepakankamai mažas, kad iššauktų galimus palikuonių aprūpinimo maistu elgsenos pokyčius (mažesnę grobio kiekį akelėse ir smulkesnius palikuonis).

4.4.2.2. lentelė. Spirmano koreliacija tarp vapsvos kūno svorio ir: grobio svorio sunešto į akele, palikuonio dydžio (svorio ir galvos pločio) bei lyčių santykio lizde (pateiktos tik statistiškai patikimos reikšmės).

	5		10		20	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Grobio svoris akeleje (mg)	N=14	N=45	N=11	N=51	$r = -0,77$; $P < 0,01$ N=13	N=54
Palikuonio svoris (mg) (priešlėliukės stadijoje)	N=21	$r = 0,34$; $P = 0,01$ N=53	N=13	N=55	$r = -0,48$; $P < 0,05$ N=17	$r = 0,30$; $P = 0,02$ N=58
Palikuonio galvos plotis (mm) (priešlėliukės stadijoje)	N=20	$r = 0,31$; $P = 0,02$ N=53	N=13	N=55	N=17	$r = 0,30$; $P = 0,02$ N=58
Patelių dalis lizde	$r = 0,34$; $P < 0,05$ N=38		N=33		N=25	

Kitas paaiškinimas galėtų būti toks: palikuonių aprūpinimo maistu elgseną ir lyčių santykį labiau įtakoja individualūs vapsvų parametrai, pvz., kūno dydis ar amžius. Mūsų tyrimas davė prieštarigus rezultatus: vapsvos-motinos kūno svoris turėjo teigiamos įtakos palikuonių-patinų dydžiui (svoriui ir galvos dydžiui) esant grobio kiekiui 5 ir 20, tačiau palikuonių-patelių kūno svoris bei grobio svoris suneštas į jų akeles neigiamai koreliavo su motinos kūno svoriu, ir tik esant 20 grobio individų per dieną grobio režimui (4.4.2.2. lentelė). Tokie prieštaringi rezultatai galėjo būti gauti dėl nepakankamai reprezentatyvios patelių imties arba dėl plika akimi nepastebimų individualių fiziologinių ir anatominių trūkumų, kurie galėjo būti sąlygoti veiksnių atliktų su besivystančiais individais (perkėlimo į plastikinius konteinerius ar svėrimo metu).

Vapsvos amžius turėjo įtakos palikuonių-patinų galvos pločiui visose grobio kiekio grupėse ir palikuonių-patelių gavos pločiui tais atvejais, kai vapsvoms buvo duodamas mažiausias grobio kiekis – galvos plotis neigiamai koreliavo su lizdo eilės numeriu (4.4.2.3. lentelė). Koreliacija tarp lizdo eilės numerio ir grobio svorio akeleje, palikuonio svorio ir lyčių santykio lizde buvo neigiama, tačiau statistiškai nereikšminga ($P > 0,05$).

4.4.2.3. lentelė. Spirmano koreliacija tarp lizdo eilės numerio ir: grobio svorio sunesto į akele, palikuonio dydžio (svorio ir galvos pločio) abiejų lyčių akelėse bei lyčių santykio lizde (pateiktos tik statistiškai reikšmingos reikšmės).

	5		10		20	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Grobio svoris akelėje (mg)	N=54	N=93	N=16	N=75	N=86	N=106
Palikuonio svoris (mg) (priešlėliukės stadijoje)	N=66	N=101	N=19	N=83	N=89	N=112
Palikuonio galvos plotis (mm) (priešlėliukės stadijoje)	$r=-0,45$ $P<0,001$ N=60	$r=-0,35$; $P<0,001$ N=101	N=19	$r=-0,44$; $P<0,001$ N=83	N=89	$r=-0,23$; $P=0,01$ N=112
Patelių dalis lizde	N=85		N=45		N=79	

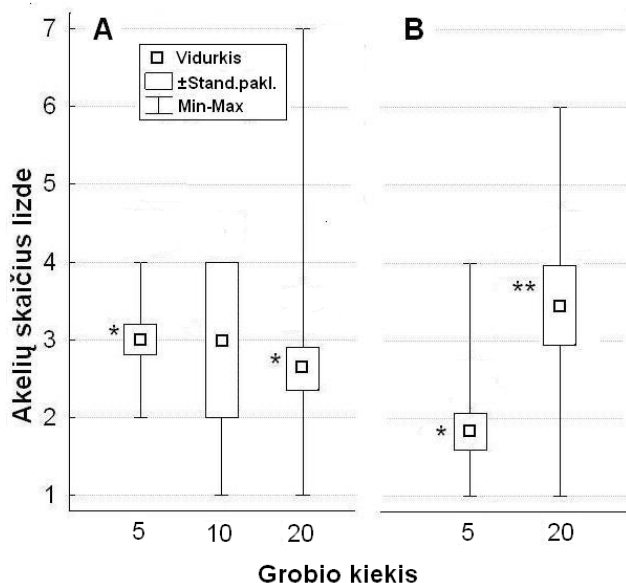
Pagal vieną iš hipotezių, aiškinančių vienodo investavimo į abi lytis nukrypimus, moteriškos lyties palikuonių produkuojama daugiau, nes tos pačios motinos “sūnūs” poruojasi su tos pačios motinos “dukterimis”, todėl mažesnis “sūnų” skaičius mažins jų konkurenciją (Hamilton 1967). Esant tokiai poravimosi strategijai, lizdų su vienos lyties palikuonimis darymas būtų nenaudingas, o minėtoji teorija nepaaiškintų patelių vyravimo populiacijoje (Oku & Nishida 2001). Kelioms lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančioms rūšims paskaičiuotas inbrydingo lygis: *Euodynerus foraminatus* – 37% (Cowan 1979), *Ancistrocerus antilope* – 91% (Chapman & Stewart 1996) rodo, kad dalis palikuonių susiporuoja už lizdo ribų, tačiau netgi tokiu atveju vienos lyties palikuonių lizdų darymas neadaptivus dėl nutolusios antros kartos palikuonių giminystės. Oku & Nishida (2001) darė prielaidą, kad lizdai, kuriuose yra tik vienos lyties palikuonys yra nenormalūs – lizdai sudaryti tik iš palikuonių-patelių atsiranda pertraukus lizdo statybą (kol dar vapsva nepadarė akelių su vyriškos lyties palikuonimis), dėl lizdo užgrobimo (Sakagami *et al.* 1990), staigaus orientacijos netekimo (Tepedino & Torchio 1994) ar parazitų invazijos (Jayakar & Spurway 1968), o palikuonių-patelių lizdai padaromi neapvaisintų patelių. Todėl lizdai su vienos lyties palikuonimis neturėtų būti įtraukti į lyčių santykio analizę.

Mūsų tyrimo rezultatai atmetė tokią prielaidą, nes lizdus su vienos lyties palikuonimis darė apvaisintos patelės, o jokie nepalankūs aplinkos veiksniai negalėjo nutraukti lizdo statybos. Net 26 iš 30 vapsvų, padariusių bent 2 lizdus su daugiau nei viena akele, padarė lizdų su vienos lyties palikuonimis.

4.4.3. Neapvaisintų patelių lizdo struktūra ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsena

Pastoviu grobio kiekio režimu buvo laikoma 10 neapvaisintų patelių (4 patelės gavo po 5, 5 patelės po 20 ir 1 patelė – po 10 grobio individų per dieną); kintančiu grobio režimu buvo laikomos 4 patelės.

4.4.3.1. paveiksle pavaizduotas akelių skaičius neapvaisintų patelių lizduose abiejuose grobio režimuose. Aprašomoji statistika pateikta 4.4.3.1. lentelėje. Neapvaisintų patelių lizdų struktūros analizės rezultatai prieštaringi: esant pastoviam grobio kiekio režimui vapsvos padarė vidutiniškai tiek pat akelių lizde, nepriklausomai nuo grobio kiekio aplinkoje (lizdai, padaryti duodant vapsvoms 10 grobio individų per dieną, į statistinę analizę neįtraukti dėl per mažo imties dydžio); tuo tarpu esant kintančiam grobio kiekio režimui daugiau, grobio gavusios vapsvos padarė daugiau akelių lizde ($t=2,84$, $df=21$, $P<0,01$).



4.4.3.1. pav. Vidutinis akelių skaičius neapvaisintų patelių lizduose, duodant joms 5, 10, 20 grobio individų per dieną pastoviu režimu (A) ir 5 arba 20 grobio individų per dieną kintančiu režimu (B). Reikšmingai besiskiriančios grupės pažymėtos skirtingu žvaigždučių kiekiu (Stjudento kriterijus nepriklausomoms imtims). Vidutinis akelių skaičius lizde grobio kiekio grupėje 10, nepalygintas su kitomis grupėmis dėl mažo stebėjimų skaičiaus.

Nors priklausomybė tarp akelių skaičiaus ir lizdo eilės numerio dėl nedidelio stebėjimų skaičiaus nebuvo statistiškai reikšminga nei vienoje iš grobio kiekio sąlygų, tačiau ji turėjo tokią pat, kaip ir apvaisintų patelių atveju, neigiamą tendenciją.

Kaip ir apvaisintų vapsvų atveju, neapvaisintų vapsvų pertvarų statybos ir palikuonių aprūpinimo maistu elgsenai režimo pobūdis (kintantis ar

pastovus) įtakos neturėjo (Mano-Vitnio testas, $P>0,05$), todėl abiem režimais gautus duomenis analizavome kartu.

4.4.3.1. lentelė. Akelių skaičiaus aprašomoji statistika neapvaisintų patelių lizduose, padarytuose esant pastoviam (5, 10 arba 20 grobio individų per dieną) ir kintančiam (5 ir 20 individų per dieną) grobio režimams.

Grobio kiekis	Pastovus režimas			Kintantis režimas	
	5	10	20	5	20
Vidutinis akelių skaičius lizde±stand. paklaida	3,0±0,20	3,0±1,0	2,63±0,28	1,83±0,24	3,45±0,51
Mediana	3	4	3	2	3
Moda	3	4	3	2	3
25%-75% kvantiliai	3-3	1-4	1-3	1-2	3-5
Min- Max	2-4	1-4	1-7	1-4	1-6
Lizdų skaičius	13	3	27	12	11
Patelių skaičius	4	1	5	4	4

Nei vidutinis grobio svoris akeleje, nei palikuonių dydis (svoris ir galvos plotis) reikšmingai nesiskyrė tarp vapsvų gavusių skirtingą grobio kiekį. Grobio svorio akeleje (mg), palikuonio svorio (mg) ir galvos pločio (mm) vidurkiai buvo atitinkamai: 129,7±10,0 ($N=35$), 36,2±1,36 ($N=58$), 1,21±0,01 ($N=58$) vapsvoms, gavusioms 5 grobio individus per dieną; 145,8±9,29 ($N=5$); 42,4±1,19 ($N=13$), 1,25±0,01 ($N=13$) vapsvoms, gavusioms 10 grobio individus per dieną ir 131,7±4,10 ($N=74$), 32,3±0,96 ($N=81$), 1,31±0,10 ($N=82$) vapsvoms, gavusioms 20 grobio individus per dieną.

Pertvarų skaičius tenkantis vienai akelei, kaip ir apvaisintų patelių atveju, koreliavo su akelių skaičiumi lizde — grobio kiekis 5: $r=-0,62$; $N=25$; $P<0,001$; grobio kiekis 20: $r=-0,73$; $N=38$; $P<0,001$. Dėl mažo stebėjimų skaičiaus, pertvarų skaičiaus, tenkančio vienai akelei skirtumus tarp grobio kiekio grupių patikrinome tik esant 2 ir 3 akelėms lizde. Statistiškai reikšmingų skirtumų tarp grobio grupių neaptikome (4.4.3.2 lentelė).

Tai, kad neapvaisintos patelės, esant mažam grobio kiekiui aplinkoje, padaro daugiau akelių lizde nei apvaisintos patelės (apvaisintos patelės, esant 5 grobio individų per dieną režimui, padarė vidutiniškai ~ 2 akeles), galbūt būtų galima paaiškinti tuo, kad neapvaisintos patelės gali produkuoti tik vyriškos lyties palikuonis. Patinėliai yra mažesni, todėl ir grobio į akeles reikia prinešti mažiau. Tokiu būdu, esant tokiam pačiam grobio kiekiui, neapvaisintos patelės

gali padaryti daugiau akelių. Tačiau kintančiu režimu laikytos vapsvos darė mažiau akelių gaudamos mažiau grobio. Tokie prieštaringi rezultatai galėjo būti gauti dėl pernelyg mažos neapvaisintų patelių imties, todėl patikimų išvadų gavimui būtina atlikti papildomus tyrimus.

4.4.3.2. lentelė. Vidutinis pertvarų skaičius (\pm stand. paklaida) tenkantis vienai akelei neapvaisintų patelių lizduose. Statistiškai reikšmingų skirtumų tarp grobio grupių, esant 2 ir 3 akelėms lizde neaptikome (Mano-Vitnio testas). Skirtumai tarp grobio kiekio grupių esant 1 ir 4 akelėms lizde nebuvo patikrinti dėl mažų imčių dydžių. Lentelėje pateiktos tik tos vidurkių reikšmės kai $N > 3$.

Akelių skaič. lizde Grobio kiekis	1	2	3	4
5	2,75 \pm 0,25 $N=4$	2,15 \pm 0,13 $N=10$	1,81 \pm 0,12 $N=7$	1,30 \pm 0,09 $N=4$
20	2,10 \pm 0,20 $N=9$	2,00 \pm 0,13 $N=6$	1,60 \pm 0,06 $N=13$	1,49 \pm 0,07 $N=5$

5. GINAMOS IŠVADOS

1. Nendrinėse lizdavietyse-gaudyklėse aptiktos 44 lizdus darančių plėviasparnių rūšys, priklausančios 4 šeimoms. Šių rūšių panaudotų lizdavičių skersmens diapazono palyginimas parodė, kad dirbtinėse lizdavietyse apsigyvenantys plėviasparniai yra neišrankūs lizdo ertmės rodikliams — naudoja įvairaus skersmens lizdavietytes.
2. Dauguma tirtų klosčiavapsvių rūšių optimizuoja lizdo statybos elgseną ir platesnėse lizdavietyse daro trumpesnes akeles. Platesnėse lizdavietyse kai kurios klosčiavapsvės gali išauginti stambesnius palikuonis ir daugiau moteriškos lyties palikuonių, tačiau nekeičia pertvarų statybos elgsenos, dėl ko tikėtinai padidėja energijos sąnaudos tam tikro dydžio palikuoniui išauginti platesnio skersmens lizdavietyje. Lizdavietės gylis, matyt, neturi didelės įtakos lizdo struktūrai, tačiau esant palankioms sąlygoms, ilgesnėse lizdavietyse gali būti padaroma daugiau akelių. Kai kurioms tirtoms rūšims pavyko apskaičiuoti optimalius lizdavietės rodiklius pagal didžiausią akelių tankį lizde ir pagal didžiausią lizdavietės išnaudojimo lizdo statybai procentą.
3. Penkių tirtų klosčiavapsvių lervos neriasi 4 kartus, o pagal jų galvos plotį galima nustatyti jų amžių. Visos rūšys moteriškos lyties palikuonis aprūpina didesniu maisto kiekiu, o palikuonių svoris tiesiog proporcingas jiems prinešto maisto svoriui. Klosčiavapsvės *S. allobrogus* skirtingų lyčių palikuonys nevienodai efektyviai įsisavina maistą — moteriškos lyties lervos maistą įsisavina efektyviau. Svorio pokyčiai vystymosi metu skiriasi tarp skirtingų lyčių individų..
4. Esant gausesniems maisto resursams aplinkoje, vapsvos padaro daugiau akelių, tačiau palikuonių aprūpinimo maistu elgsena pakinta nežymiai. Grobio kiekis, mūsų tyrimo sąlygomis, neturėjo įtakos

palikuonių dydžiui ir palikuonių lyčių santykiui. Grobio kiekis aplinkoje tiesiogiai neįtakoja pertvarų statybos elgsenos.

5. Patelių amžius įtakoja lizdo statybos ir palikuonių aprūpinimo maistu elgseną: su amžiumi patelės padaro mažiau akelių lizde, o palikuonių dydis ir palikuonių-patelių kiekis turi mažėjimo tendenciją. Neapvaisintos patelės irgi daro lizdus.

6. LITERATŪRA

1. Alock, J. 1979. The relation between female body size and provisioning behaviour in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 52:623-632.
2. Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B., Muller, Ch. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* 76: 1015–1025
3. Ayasse, M., Paxton, R.J. and Tengö, J. 2001. Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 46: 31-78.
4. Byers, G.W. 1978. Nest, prey, behavior, and development of *Cerceris halone* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 51:818-831.
5. Barbosa, P., Gross, P., Kemper, J. 1991. Influence of plant allelochemicals on the performance of the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. *Ecology*, 72, 1567–1575.
6. Bohart, G.E., Parker, F.D. and Tepedino, V.J. 1982. Notes on the biology of *Odynerus dilectus* (Hym.: Eumenidae), a predator of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Col.: Curculionidae). *Entomophaga* 27: 23-31.
7. Boomsma, J. J. 1989. Sex-investment ratios in ants: has female bias been systematically overestimated. *Am Nat* 133: 517-532.
8. Boomsma, J. J. & Isaaks J. A. 1985. Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Behaviour Entomolgy and Sociobiology* 18: 19-27.
9. Bosch, J. and Vicens, N. 2002. Body size as an estimator of production cost in a solitary bee. *Ecological Entomology* 27: 129-137.
10. Brough, C.N., Dixon, A.F.G. & Kindlmann, P. 1990. Pattern of growth and fat content of somatic and gonadal tissues of virginoparae of the vetch aphid, *Megoura viciae*. *Ent. Exp. Appl.* 56: 269±275.
11. Brockmann, H.J., and A. Grafen. 1992. Sex ratios and life-hystory patterns of a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:7 27

12. Brockmann, H.J. 1997. Cooperative breeding in wasps and vertebrates: the role of ecological constraints. In: J. Bernard (ed) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, pp. 347-371. Cambridge, New York & Oakleigh: Cambridge University Press.
13. Brothers, D.J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28: 233-249.
14. Budriene, A. 2003. Prey of *Symmorphus* wasps (Hymenoptera: Eumeninae) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 13 (3): 306-310.
15. Budrienė, A. 2004. Reproductive ecology and behavior of predatory wasps (Hymenoptera: Eumenidae). Doctoral Thesis. Vilnius: 66 pls.
16. Budrys, E. 2005. Trap-nesting Hymenoptera as indicators of forest habitat status. In: *Research of insects: present and future. 14-15 October, 2005, Vilnius. Abstracts of the international scientific conference*. Vilnius, 46-49 (in Lithuanian).
17. Camillo, E. 1999. A solitary Brazilian mud-daubing wasp, *Brachymenes dyscherus* (Hymenoptera: Vespidae) with evidence of life-cycle polyphenism. *Revista de Biologia Tropical* 47 (4): 949-958.
18. Carpenter, J.M. 1981. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 7: 11-38.
19. Carpenter, J. M. 1982. The phylogenetic relationship and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Syst. Entomol.* 7: 11-38.
20. Carpenter, J. M. 1986. A synonymic generic checklist of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 93: 61-90.
21. Carpenter, J.M. and Wheeler, W.C. 1999. Towards simultaneous analysis of molecular and morphological data in Hymenoptera. *Zoologica Scripta* 28: 251-260.
22. Chapman, T. W. and Stewart, S. C. 1996. Extremely high levels of inbreeding in a natural population of the free-living wasp *Ancistrocenus antilope* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Heredity* 76: 65-69.
23. Charnov E.L., Los-den Hartogh, R.L., Jones W.T., van den Assem, J. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.

24. Charnov, E.L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *Am. Nat.* 113: 465-480.
25. Coelho J.R. and Ladage L.D. 1999. Foraging capacity of great golden digger wasp *Sphex ichneumoneus*. *Ecological entomology* 24: 480-483.
26. Collins, J.A. and Jennings, D.T. 1984. A simplified holder for eumenid nesting blocks (Hymenoptera: Eumenidae). *Entomological News* 95: 58.62.
27. Cooper, K.W. 1953. Biology of eumenine wasps. I. The ecology, predation, nesting and competition of *Ancistrocerus antilope* (Panzer). *Transactions of the American Entomological Society* 79: 13.34.
28. Coville, R. F., Coville, P. L. 1980. Nesting biology and mate behavior of *Trypoxylon (Trypargylum) tenocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 110-119.
29. Cowan, D.P. 1979. Sibbling matings in a hunting wasp: adaptive inbreeding? *Science* 205: 1403-1405.
30. Cowan, D.P. 1981. Parental investment in two solitary wasps *Ancistrocerus adiabatus* and *Euodynerus foraminatus* (Eumenidae: Hymenoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 95-102.
31. Cowan, D.P. 1991. The solitary and presocial Vespidae. In: Ross K.G. and R.W. Matthews (eds) *The Social Biology of Wasp*, pp.33-37. Ithaca, NY: Cornell University Press.
32. Corbet, S.; L. Williams & J. Osborne 1991. bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community. *Bee World* 72: 47 59.
33. Cross, E.A., Mostafa E.S., Bauman T.R. and Lancaster I.J. 1978. Some aspects of energy transfer between the organ pipe mud-dauber *Trypoxylon politum* and its araneid spider prey. *Environ. Entomol.* 7:647-652.
34. Čekanavičius, V., Murauskas, G. a. *Statistika ir jos taikymai I*. Vilnius: TEV, 2000, 240 p.
35. Čekanavičius, V., Murauskas, G. b. *Statistika ir jos taikymai II*. Vilnius: TEV, 2004, 272 p.
36. Danforth, D. P. 1990. Provisioning behaviour and the estimation of investment ratios in asolitary bee, *Calliopsis (Hypomacrotera)*

- persimilis* (Cockerell) (Hymenoptera: Andrenidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 159-168.
37. Danforth B. N. & Visscher P.K. 1993. Dynamics of a host-cleptoparasite relationship: *Holcopasites ruthae* as a parasite of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Anthophoridae, Andrenidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86:833-840.
 38. Danks, J.V. 1971. Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. *Transaction of the Royal Entomological Society of London* 122: 323-399
 39. Eigenbrode, S.D., Rayor, L., Chow, J. and Latty, P. 2000. Effects of wax bloom variation in *Brassica oleracea* on foraging by a vespid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97: 161-166.
 40. Edgar P.K. and Coelho J.R. 2000. Load-lifting constraints on provisioning and nest building in the cartenper wasp, *Monobia quadridens* L. (Hymenoptera: Eumenidae). *J. Hym. Res.* 9: 370-376.
 41. Evans, H.E. 1977. Extrinsic versus intrinsic factors in the evolution of insect sociality. *Bioscience* 27: 613-617.
 42. Field J. 1992. Guild structure in solitary spider-hunting wasps (Hymenoptera: Pompilidae) compared with null model predictions. *Ecological Entomology* 17: 198–208.
 43. Field, J. 1992. Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary wasp *Ammophila sabulosa*. *Ecol Entomol* 17: 43-51.
 44. Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selectrion*. Oxford University Press, Oxford.
 45. Fye, R.E. 1965. The biology of the Vespidae, Pompilidae, and Sphecidae (Hymenoptera) from trap nests in Northwestern Ontario. *The Canadian Entomologist* 97: 716-744.
 46. Freeman, B. E. & Jayasingh, D. B. 1975. Population dynamics in Jamaica of *Pachodtnerus nasidens* (Latr.) (Hymenoptera, Eumenidae). *Oikos* 26:86-91
 47. Freeman, B. E. 1981. Parental investment, maternal size, and population dynamics of solitary wasp. *Am. Nat.* 117: 357-362.

48. Frohlich, D. R. & Tepedino, V. J. 1986. Sex ratio, parentau investment, and interparent variability in nesting success in a solitary bee. *Evolution*, 40, 142-151.
49. Gathmann, A., Greiler, H. and Tschardtke, T. 1994. Trapnesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* 98: 8.14.
50. Gathmann, A. and Tschardtke, T. 1999. Landschafts-Bewertung mit Bienen und Wespen in Nisthilfen: Artenspektrum, Interaktionen und Bestimmungsschlüssel. *Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg* 73: 277-305.
51. Gess, F.W. and Gess, S.K. 1991. Some aspects of the ethology of five species of Eumenidae (Hymenoptera) in southern Africa. *Annals of the Cape Provincial Museums (Natural History)* 18: 245-270.
52. Godfray, H.C.J. 1988. Virginity in haplodiploid population: a study on fig wasps. *Ecol. Entomol.* 13: 283-291.
53. Goodell, K. 2003. Food availability affects *Osmia pumila* (Hymenoptera: Megachilidae) foraging, reproduction, and brood parasitism. *Oecologia* 129:9-17.
54. Gwynne D.T. and Dodson G.N. 1983. Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76:434-436
55. Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Scienc*e 156: 477-488.
56. Harris, A.C. 1994. *Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Plantortrix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliquana*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 22: 235-238.
57. Helm, K. 1994. Sexual size dimorphism and sex ratios in bees and wasps. *Am Nat* 143: 418-434.
58. Hines H. M., Hunt J.H., O'Connor T.K., Gillespie J. J., Cameron S.A. 2007. Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespidae wasps. PNAS. Vol. 104 no. 9 3295-3299
59. Itino, T. 1986. Comparison of life tables between the solitary eumenid wasp *Anterhynchium flavomarginatum* and the subsocial eumenid wasp

- Orancistrocerus drewseni* to evaluate the adaptive significance of maternal care. *Researches on Population Ecology* 28: 185-199.
60. Itino, T. 1992. Differential diet breadths and species coexistence in leafroller-hunting eumenid wasps. *Researches on Population Ecology* 34: 203-211.
 61. Itino, T. 1997. Comparative behavioral ecology and population dynamics of eumenid wasps. *Memoirs of Faculty of Agriculture Kagawa University* 62: 1.206.
 62. Iwata, K. 1976. Evolution of instinct: Comparative ethology of Hymenoptera. *Amerind, New Delhi*, 235p.
 63. Iwata, K. 1979. *Fifty field notes of an entomologist. Vol. 3.* Asahi-sinbun-sya, Tokyo, Japan. (In Japanese).
 64. Jayakar, S. D., & Spurway, H. 1968. The nesting activities of the vespoid potter wasp *Eumenes campaniformis esuriens* (Fabr.) compared with the ecologically similar schecoid *Sceliphron madraspatanum* (Fabr.) (Hymenoptera). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 65: 148-181.
 65. Jayasingh, D.B. and Taffe C.A. 1982. The biology of the eumenid mud-wasp *Pachodynerus nasidens* in trapnest. *Ecol. Entomol.* 7: 283-289.
 66. Jennings, D.T. & Houseweart, M.W. 1984. Predation by eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae) on spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) and other lepidopterous larvae in spruce-fir forests in Maine. *Annals of the Entomological Society of America* 49: 39.45.
 67. Johnson, M. D. 1990. Female size and fecundity in the small carpenter bee, *Ceratina calcarata* (Robertson) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Jurnal of the Kansas Entomological Society* 63: 414-419.
 68. Jones, M.T., Castellanos, I. and Weiss, M.R. 2002. Do leaf shelters always protect caterpillars from invertebrate predators? *Ecological Entomology* 27: 753-757.
 69. King, B.H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. IN: Wrensch DL, Ebbert, M (eds). *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites.* Chapman and Hall, New York: 418-441
 70. Kim, J. 1997. Female size and fitness in the leaf-cutter bee *Megachile apicalis*. *Ecol Entomol.* 22:275-282

71. Kim, J. 1999. Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavioral Ecology* 10: 552-556.
72. Klein, A-M.; I. Steffan-Dewenter; D. Buchori & T. Tschardt 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16: 1003-1014.
73. Klein, A-M., Steffan-Dewenter, I. and Tschardt, T. 2004. Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. *Journal of Animal Ecology* 73: 517-525.
74. Krombein, K.V. 1967. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. Smithsonian Press, Washington, DC
75. Kruopis J. *Matematinė statistika*. Vilnius: Mokslas, 1993, 416 p.
76. Kurczewski, F.E. and Elliot N.B. 1978. Nesting behavior and ecology of *Tachysphex pechumani* Krombein (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 54: 765-780.
77. Kurczewski F.E. & Kurczewski E.J. 1968. Host records for some North American Pompilidae (Hymenoptera) with a discussion of factors in prey selection. *Journal of the Kansas Entomological Society* 41: 1-33.
78. Kutner, M. H. & Nachtsheim, Ch. J. *Applies Linear Statistical Models. 4th Edition*. Chicago:Irwin, 1996, 1397.
79. Kurzenko, N.V. 1980. Contribution to the basic directions of evolution and phylogeny of the family Eumenidae (Hymenoptera: Vespoidea). In: B.A. Krasilov (ed) *Parallelism and Direction in Evolution of Insect*, pp. 88-114. Vladivostok, Far Eastern Scientific Center, USSR Academy of Sciences (in Russian).
80. Lassalle, J. & Gauld, I. D. 1993. *Hymenoptera and Biodiversity*, CAB International, Wallingford.
81. Laing, D.J. 1979. Studies on population of the tunnel web spider *Porrhothele antipodiana* (Mygalomorphae: Dipluridae). *Tuatara* 24:1 21.
82. Linsley E.G. & MacSwain J.W. 1956. Some observations on the nesting habits and prey of *Cerceris californica* Cresson (Hymenoptera, Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 49:71-84.

83. McCallan, E. 1993. Nesting behaviour of *Paralastor debilitatus* Perkins (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) preying on weevil larvae in Australia. *The Entomologist* 112: 95-98.
84. Miller, R.C. and Kurczewski, F.E. 1973. Intraspecific interactions in aggregations of *Lindenius* (Hymenoptera: Sphecidae, Crabroninae). *Insectes Sociaux* 20: 365-378.
85. Minckley, R.L., W.T. Wcislo, D. Yanega, S.L. Buchmann, 1994. Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability, *Ecology* 75:1406–1419.
86. Morato, E.F. 2001. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na
 87. Amazônia Central. II. Estratificação vertical. *Revista Brasileira de Zoologia* 18: 737-747.
88. Mousseau T.A. & Fox C.W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Elsevier Science* 13:403-407.
89. Oku, S. & Nishida, T. 1999. Factors affecting female-biased sex ratio in a trap-nesting wasp *Trypoxylon malaisei*. *Res. Popul. Ecol.* 41: 169-175.
90. Oku, S. & Nishida, T. 2001. Presence of single-sex broods under local mate competition in *Trypoxylon malaisei* (Hymenoptera: Sphecidae): adaptation or maladaptation? *Ann. Entomol. Soc. America* 94:550–554.
91. O'Neill, K.M. 1985. Egg size, prey size, and sexual size dimorphism in digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Canadian Journal of Zoology* 63: 2187-2193.
92. Paini, D. & Bailey, W. J. 2002. Seasonal sex ratio and unbalanced investment sex ratio in Banksia bee *Hylaeus alcyoneus*. *Ecological Entomology* 27: 713-719.
93. Paini, D. R. 2004. Nesting biology of an Australian resin bee (*Megachile* sp.; Hymenoptera: Megachilidae): a study using trap nests.
94. Paradise, C.J. & Stamp, N.E. 1993. Episodes of unpalatable prey reduce consumption and growth of juvenile praying mantids. *Journal of Insect Behavior*, 6, 155–166.

95. Parker, F. D. 1984. Nest and nest associates of two “red” *Odynerus* wasp (Hymenoptera: Eumrnidae) .*Journal of the Kansas Entomological Society* 57: 521-525.
96. Pekkarinen, A. & Huldén, L. 1991. Distribution and phenology of the *Ancistrocerus* and *Symmorphus* species in eastern Fennoscandia (Hymenoptera, Eumenidae). *Entomologica Fennica* 2: 179-189.
97. Peruquetti, R. C., Del Lama, M. A. 2003. Alocação sexual e seleção sexo-dependente para tamanho de corpo em *Trypoxylon rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47 (4): 581-588.
98. Polidori, C., Boesi R., Isola F. and Andrietti F. 2005. Provisioning patterns and choise of prey digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae): the role of prey size. *Eur. J. Entomol.* 102: 801-804.
99. Pyke, G. H. 1978. optimal body size in bumblebees. *Oecologia* 34:255-266.
100. Rau, P. 1935. Notes on the biology of certain Eumenid wasps. *Bull. Brooklyn ent. Soc.* 30: 110-112.
101. Reavey, D. 1993. Why body size matters to caterpillars. Pp. 248-279. In: N.E. Stamp and T.M. Casey (eds), *Catepillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hill, New York, 587 pp.
102. Roff, D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York.
103. Rosenheim, J. A. 1987. Nesting behavior and biomics of solitary ground-nesting wasp *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae): influence of parasite pressure. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 739-749.
104. Rosenheim J.A., Nonacs P., Mangel M. 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *Amer. Natur.* 148: 501-535.
105. Yamane, Sk. 1990. A revision of Japanese Eumenidae (Hymenoptera, Vespidae). *Insecta Matsumurana New Series* 43: 1-189
106. Sakagami, S. F. , Gobbi, N., Zucchi, R. 1990. Nesting biology of a quasisocial Sphecid wasp *Trypoxylon fabricator* I. Nests and inhabitatnts. *Jpn. J. Entomol.* 58: 846-862

107. Schenk, D. & Bacher, S. 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. *Journal of Animal Ecology* 71: 524-531.
108. Seger, J. 1983. Partial bivoltinism may cause alternating sex-ratio biases that favour eusociality. *Nature* (London) 301:499-506
109. Sears, A. L. W., Smiley, J. T., Hilker, M., Muller, F., Rank, N. E. 2001. Nesting behavior and prey use in two geographically separated populations of the specialist wasp *Symmorphus cristatus* (Vespidae: Eumeninae). *American Midland Naturalist*, Vol. 145, No. 2: 233-246
110. Shwarz MP, Bull NJ, Cooper SJB, 2003. Molecular phylogenetics of allodapine bees, with implications for the evolution of sociality and progressive rearing. *Syst Biol* 52:1-14
111. Smiley, J.T. & Rank, N.E. 1986. Predator protection versus rapid growth in a montane leaf beetle. *Oecologia* 76: 106-112.
112. Strohm, E. 2000. Factors affecting body size and fat content in a digger wasp. *Oecologia* 123: 184-191.
113. Stamp, N. E., Y. Yang, T. L. Osier. 1997. Response of an insect predator to prey fed multiple allelochemicals under representative thermal regimes. *Ecology* 78: 203-214.
114. Stamp, N. E., T. Erksine, C. J. Paradise. 1991. Effects of rutin-fed caterpillars on an invertebrate predator depend on temperature. *Oecologia* 88: 289-295.
115. Steffan-Dewenter, I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* 27: 631-637.
116. Steffan-Dewenter, I., Münnzenberg, U., Burger, C., Thies, C. Tschardtke, T. 2002 Scale-dependent effects of landscape structure on three pollinator guilds. *Ecology* 83, 1421–1432.
117. Stone, G. N. 1994. Activity patterns of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology* 19: 177-189.
118. Strohm, E., Linsenmair, K. E. 1997. Female size affects provisioning and sex allocation in a digger wasp. *Animal Behaviour* 54: 23–34.

119. Sugiura, N. & Maeta, Y. 1989. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary Mason bee, *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) (Hymenoptera, Megachilidae). *Jpn. J. Entomol.* 57:861-875.
120. Tepedino, V.J. & Torchio, P.F. 1982. Phenotypic variability in nesting success among *Osmia lignaria propinqua* females in a glasshouse environment (Hymenoptera: Megachilidae). *Ecol Entomol* 7: 453-462
121. Tepedino, V. and Parker, F. 1986. Effects of rearing temperature on mortality, second-generation emergence and size of adult in *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). *J Econ Entomol* 79:974-977.
122. Tepedino, V.J. & Torchio, P.F. 1994. Founding and usurping: agually efficient paths to nesting success in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87: 946-953.
123. Trivers, R. L. and Willard, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
124. Tschardtke, T., Gathmann, A., Steffan-Dewenter, I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* 35: 708-719.
125. Tylianakis, J.M., Tschardtke, T. Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445: 202-205.
126. Ulbrich, K., Seidelmann, K. 2001. Modeling population dynamics of solitary bees in relation to habitat quality. *Web Ecology* 2: 57-64.
127. van den Assem, J. (1971) Some experiments on sex ratio and sex regulation in the *Pteromalid Lariophagus distinguendus*. *Neth. J. Zool.* 21: 373-402.
128. Vinson, S.B. 1999. Parasitoid manipulation as a plant defense strategy. *Annals of the Entomological Society of America*, 92, 812–828.
129. Weaving, A. J. S. 1994. Nesting behaviour in three Afrotropical trap-nesting wasps, *Chalybion laevigatum* (Kohl) *Proepipona meadewaldoi* Bequaert and *Tricarinynerus guerinii* Saussure), (Hymenoptera: Sphecidae, Eumenidae). *The Entomologist* 113: 183-197.
130. Werren, J.H. 1984. A model for sex ratio selection in parasitic wasps: local mate competition and host quality effects. *Neth. J. Zool.* 34: 81-96.

131. West SA, Sheldon BC. 2002. Constraints in the evolution sex ratio adjustment. *Science* 295: 1685–1688.
132. Willmer, P. G. 1985. Thermal ecology, size effects, and the origins of communal behavior in *Cerceris* wasp. *Behavior Ecology and Sociobiology* 17: 151-160.

Internetiniai šaltiniai:

133. Consulting group of the Division of Statistics and Scientific Computing at the University of Texas at Austin. (31 July 1997). Usage Note: Stat-40. Statistical Services, 475-9372. Copyright 1995-1997, ACITS, The University of Texas at Austin. Available from Introduction to SAS. UCLA: Academic Technology Services, Statistical Consulting Group World Wide Web:
http://www.ats.ucla.edu/stat/sas/library/repeated_ut.htm.

7. Disertacijos tema paskelbtų mokslinių straipsnių ir konferencijų tezių sąrašas

Moksliniai straipsniai:

Budrienė, A., Budrys, E. & Nevronytė, Ž. 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: Nesting cavity choice and niche overlap. *Latvijas Entomologs* 41, 19-31.

Budrys, E., Budrienė, A., Nevronytė, Ž. 2009. Dependence of brood cell length on nesting cavity width in xylicolous solitary wasps *Ancistrocerus* and *Symmorphus* (Hymenoptera: Vespidae). *Acta Zoologica Lituanica* 19 (4) (priimtas spaudai).

Budrys E., Budrienė A., Nevronytė, Ž. 2009. Check-list of Eumeninae wasp species (Hymenoptera: Vespidae) collected in Lithuania using trap-nests. *New and rare for Lithuania insect species. Records and descriptions* 21 (priimtas spaudai).

Konferencijų tezės:

Nevronytė Ž., 2005. Influence of the nest cavity parameters and cleptoparasites on reproductive behaviour of the solitary wasps. *Biodiversity, Molecular Ecology and Toxicology. Palanga, Lithuania, 29-30 November, 2005*. 46 psl.