

• • , • •

(HYMENOPTERA, APOIDEA)

• •

-

Halictinae)

, 1992), « » (,
 , 8
 13 , 3 144
 , 15
 ; 1992 . , 1991 ., 1810
 « ».
 ()
 ()
 . 1. (, « » , « » , « »)
 (») : « » , « » , « » .

(G.Soros' Foundation)

ЧАСТЬ I. ВВЕДЕНИЕ: РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПЧЕЛ. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИХ БИОЛОГИИ

ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЧЕЛ

1.1. Происхождение и разнообразие

Пчелы (Apoidea) относятся к жалоносным перепончатокрылым насекомым (Aculeata) и составляют одно из крупнейших надсемейств отряда Hymenoptera. Пчелы произошли от сфекоидных ос (Sphecoidea), от которых они, помимо питания личинок растительной пищей, отличаются наличием различного строения аппарата из волосков для сбора и переноса пыльцы (так называемой *скопы*; классификацию типов скопы см. в разделе 2.5) и уплощенным метабазитарзусом (1-м члеником задних лапок), несущим специальную щетку для счесывания пыльцы с тела и формирования ее в *обножку* (подробнее о происхождении пчел и биологическую характеристику их ближайшего общего предка см. в гл. 7).

Время появления пчел в геологической хронологии остается под вопросом. Большинство авторов (Michener, 1944, 1965a, 1979; Brothers, 1975; Расницын, 1980, 1988; Dietz, 1986, и др.) сходятся во мнении, что пчелы появились в верхнем мелу. Это совпадает с временем расцвета покрытосеменных растений, пыльца и нектар цветков которых служит пищей для имаго и личинок пчел. Верхнемеловой датировке времени возникновения пчел не противоречат и палеонтологические данные – наиболее ранние находки ископаемых пчел датируются эоценом (Zeuner, Manning, 1976; A. Müller, 1978; Michener, 1979; Расницын, 1980, 1988). Кстати, отметим, что все известные ископаемые пчелы (в основном описанные как включения в кусках янтаря олигоценового и эоценового возрастов) относятся к современным семействам, а большинство из них – к современным трибам и даже родам.

Настоящей научной сенсацией стало недавнее описание *Trigona (Trigona) prisca* из верхнемелового янтаря в штате Нью-Джерси (США), имеющего возраст 80 млн лет (Michener, Grimaldi, 1988a; Grimaldi et al., 1989). *T. prisca* оказалась очень близкой к *T. cilipes* – виду, широко распространенному ныне в тропической Америке. То, что столь древняя ископаемая пчела принадлежит не только к современному роду и подроду подсемейства Meliponinae – высших пчел, обладающих развитой социальной жизнью, но и к одной из продвинутых групп этого подсемейства, в принципе должно было привести к пересмотру прежних взглядов на время происхождения и становления пчел, существенно увеличив возраст Apoidea, возможно, до 130 млн лет (нижний мел) (Michener, Grimaldi, 1988a, 1988b). Датировка указанной находки, однако, подвергнута недавно сомнению самим автором сообщения (Rasnitsyn, Michener, 1991); теперь предполагается, что ее следует относить, скорее всего, к позднему эоцену.

Уникальная жизненная форма пчел как антофилов, которая свойственна также лишь очень немногим другим группам организмов (веспойдным осам семейства Masaridae, птицам-цветочницам в тропиках Старого Света и колибри – Нового), дала почти неограниченные конкуренцией и условиями среды возможности для экспансии пчел по всей Земле (табл. 1; раздел 1.2), куда проникли источники их кормовых ресурсов – цветковые растения. Пчелы вступили фактически в симбионтные отношения с растениями в момент своего появления.

Таблица 1. Распределение пчел по зоогеографическим областям

Надродовые таксоны пчел (в скобках - число родов)	Зоогеографические области					
	Афротро- пическая	Палеарк- тическая	Неаркти- ческая	Неетропи- ческая	Ориен- тальная	Австра- лийская
Colletidae (63)						
Colletinae (20)						
Paracolletini (12)	+		+	++		+++
Colletini (4)	++	++	++	++	+	-
Diphaglossinae (9)						
Caupolicanini (3)			+	+		
Diphaglossini (3)	-	-	-	+	-	-
Dissoglotini (=Mydrosomi- mini) (3)	-	-	-	+		-
Euryglossinae (18)	-	-	-	-	-	+++
Hylaeinae (12)	++	+	+	+	+	+++
Xeromelissinae (=Chilicolini- linae) (4)	-	-	+	++	-	-
Stenotritidae (2)	-	-	-	-	-	+
Andrenidae (41)						
Panurginae (35)	+	+	+++	+++		-
Andreninae (6)	+	+++	+++	+	+	
Oxaeidae (4)	-	-	++	-	-	
Halictidae (77)						
Rophitinae (=Dufoureae- nae) (14)	+	++	++	+	+	
Halictinae (62)						
Halictini (35)	+++	+++	+++	++	+	++
Nomioidini (3)	++	++	-	-	+	+
Augochlorini (24)	-	-	+	+++	-	-
Nominae (1)	+++	++	+	+	+	+
Melittidae (17)						
Meganomiinae (4)	+					
Melittinae (5)	+	++	+	-	-	-
Dasypodinae (8)						
Promelittini (1)	?+	+				
Sambini (2)	+	-	-	-	-	-
Dasypodini (5)	+	+	+	-	-	-
Ctenoplectridae (2)	+	+	-	-	+	+
Fideliidae (3)	+	+	-	+	-	-
Megachilidae (118)						
Lithurginae (3)	+	+	+	++	+	+
Megachilinae (115)						
Megachilini (10)	+++	+++	+++	+++	++	++
Osmiini (22)	++	+++	+++	+	+	+
Anthidiini (76)	++	++	++	++	+	+
Dioxini (7)	+	+	+	-	-	-

. 1

(-)						
	-	-	-	-	-	-
Anthophoridae (163)						
Anthophorinae (93)						
Pararhophitini (1)	-	+	-	-	-	-
Ancylini (2)	-	+	-	-	+	-
Exomalopsini (10)	-	-	+	+	-	-
Osirini (-Epeoloidini) (7)	-	+	+	+	-	-
Eucerinodini (1)	-	-	-	+	-	-
Tetrapediini (2)	-	-	-	+	-	-
Anthophorini (6)	++	+++	++	+	++	+
Habropodini (5)	+	++	+	+	+	-
Eucerini (35)	+	++	++	+++	+	-
Canephorulini (1)	-	-	-	+	-	-
Emphorini (-Melitomini) (3)	-	-	+	+	-	-
Centridini (3)	-	-	+	++	-	-
Melectini (12)	+	++	+	+	+	+
Ericrocidiini (-Cteniosche- lini) (13)	-	-	+	++	-	-
Rhathymini (1)	-	-	-	+	-	-
Protepeolini (2)	-	-	+	+	-	-
Isepeolini (1)	-	-	-	+	-	-
Nomadinae (37)						
Nomadini (7)	+	++	++	++	+	+
Epeolini (8)	+	+	+	+	-	-
Caenoprosopidini (2)	-	-	-	+	-	-
Neolarrini (1)	-	-	+	-	-	-
Townsendiellini (1)	-	-	+	-	-	-
Ammobatini (12)	++	++	+	-	-	-
Holcopasitini (2)	-	+	+	-	-	-
Biastrini (3)	-	+	+	-	-	-
Ammoba toidini (1)	-	+	-	-	-	-
Xylocopinae (21)						
Manuelini (1)	-	-	-	+	-	-
Ceratinini (4)	++	+	+	+	++	-
Allodapini (13)	+++	+	-	-	+	+
Xylocopini (3)	++	+	+	++	++	+
Apidae (30)						
Euglossinae (5)	-	-	-	++	-	-
Bombinae (2)		+++	++	+	+	.
Meliponinae (22)	++	-	-	+++	+	+
Apinae (1)	+	+	.	.	- -	.
(11)	9	9	8	8	7	7
(44),	-					
(14),						
(4), - 63	33	36	40	43	24	18
(520)	175	243	260	315	89	127

(2.5),
 « — »,
 21 520 11 (1).
 20%
 30% (: McGin-
 ley, 1989) 3%

12.

(*Bombus*)
 82°30' (,) 81°50' (),
 5000 (, 1988).
 1,
 (315 , 43
 (243 36); (260 40) (18).

1. 1 : « » - (2.7), ; ().
2. (Michener, 1986b) (McGinley, 1989). : Sakagami, Michener, 1987 (Xylocopinae); Brooks, 1988 [Habropodini (1976), Anthophorini]; Roig-Alsina, 1989b (Osirini Anthophorinae); Rozen, 1991 (Protepeolini Isepeolini Apidae).
 3. (Michener, 1979) (McGinley, 1989). : Colletinae (Michener, 1989), Diphaglossinae (Michener, 1986c), Andreninae (Michener, 1986a), Halictini (, 1984, 1986; Moure, Hurd, 1987; Roberts, Brooks, 1987; Cure, 1989), Nomioidini (Pesenko, 1993), Megachilini (King, Exley, 1985; Gupta, 1988a, 1988b), Dioxini (, 1947), Osirini (Roig-Alsina, 1989b), Tetrapediini (Roig-Alsina, 1990), Anthophorini Habropodini (Brooks, 1988), Eucerini (, 1988), Melectini (Liefstinck, 1972), Epeolini (Roig-Alsina, 1989a), Biastini (Roig-Alsina, 1991), Xylocopinae (Sakagami, Michener, 1987; Daly, 1988), Apidae (Moure, 1989; Michener, 1990c). : Michener, 1979, . 328.
4. (Michener, 1965, . 10; 1979, . 296-323). : Ctenoplectridae (-*Ctenoplectra davidi* - ; : Warncke, 1980).
 Fideliidae (*Fidelia ulrekei*)

Известны всего 30 голарктических видов пчел (по данным «Каталога Hymenoptera Америки северней Мексики», Hurd, 1979; с дополнениями): *Hylaeus bisinuatus* (по-видимому, завезен из Европы в район Fargo, штат Северная Дакота, до 1912 г.), *Andrena clarkella*, *A. wilkella* (вероятно, завезен в Америку из Европы), *Halictus rubicundus*, *Lasioglossum leucozonium*, *L. zonulum*, *Evylaeus rufitarsis*, *Anthidium manicatum* (относительно недавно из Европы попал в Северную Америку, где пока имеет очень ограниченный ареал в штате Нью-Йорк; был завезен также в Аргентину, Бразилию и Уругвай), *Hoplitis anthocopoides* (относительно недавно попал из Европы в Америку, где известен пока только в ряде пунктов штата Нью-Йорк), *H. robusta*, *Chelostoma campanularum*, *Ch. fuliginosum* (оба вида относительно недавно попали из Европы в Америку, где отмечены пока только в ряде пунктов штата Нью-Йорк; Eickwort, 1980), *Osmia bucephala*, *O. coeruleascens*, *O. cornifrons* (целенаправленно интродуцирован из Японии в штат Юта в 1965 г. для опыления плодовых), *O. inermis*, *O. nigriventris*, *Lithurge chrysurum* (недавно завезен в штат Нью-Джерси, по-видимому, из Средиземноморья; Roberts, 1978), *Megachile apicalis* (возможно, случайно завезен из Европы), *M. centuncularis*, *M. concinna* (по-видимому, в начале XIX в. завезен в Вест-Индию, откуда после 1945 г. проник в Северную Америку, где широко распространился), *M. rotundata* (завезен случайно из Европы в Северную Америку в 1940-50-е гг., в 1970-е гг. как опылитель люцерны интродуцирован в Аргентину и Чили), *Chalicodoma lanata* (относительно недавно завезен из Европы в Вест-Индию, откуда проник в южную Флориду; Eickwort, 1971), *Clisodon furcatus*, *Ceratina dallatorreana* (интродуцирована в Калифорнию из Южной Европы), *Bombus lucorum*, *B. balteatus*, *B. hyperboreus*, *B. polaris*, *Apis mellifera*.

Как видно из комментариев к приведенному списку, большинство видов пчел, обитающих ныне как в Палеарктике, так и в Неарктике, случайно завезены в Северную Америку из Европы человеком с различными строительными и иными материалами в течение последних 100 лет. К списку голарктических видов, вероятно, скоро придется добавить ряд североамериканских видов рода *Coelioxys*, которые в 80-е годы были завезены из Канады в бывший СССР вместе с партиями ячеек *Megachile rotundata*. В частности, один из авторов данной книги (Ю.А.Песенко), обрабатывая материал, выведенный из ячеек *M. rotundata* в Киргизском НИИ пастбищ и кормов А.В.Ганагиным в 1982 г., обнаружил среди прочих паразитов и разрушителей гнезд самку неарктического вида *Coelioxys modesta*.

Обзор фауны России и сопредельных стран. Территория бывшего Советского Союза в отношении фауны пчел может считаться относительно хорошо изученной, хотя современными монографическими обработками (обычно в объеме Палеарктики) охвачены лишь немногие таксоны: Dioxini (Попов, 1936, 1947), *Pararhophites* (Попов, 1949), *Amegilla* (Попов, 1950), Xylocopini (Попов, Пономарева, 1961), *Kumobia* (Попов, 1962а), *Systropha* (Пономарева, 1967), *Andrena* (Warncke, 1967), *Thyreus* (Lieftinck, 1968), *Melecta* (Lieftinck, 1980), Nomioidini (Песенко, 1983), Ammobatini (Warncke, 1983), *Halictus* (Песенко, 1984б, 1984в, 1984г, 1985, 1986а), *Cubitalia* (Ткалџ, 1984), *Lasioglossum* (Песенко, 1986б), *Rophites* (Ebmer, 1986), *Lithurge* (Zanden, 1986), Osmiini (Zanden, 1988), *Eucera* (Ситдигов, Песенко, 1988), Anthophorini (Brooks, 1988). Еще для десятка родов имеются ревизии видов, обитающих в западной части Палеарктики.

В следующем ниже списке родов в скобках указано число видов, известных с территории бывшего СССР. Во многих случаях, особенно для таких крупных родов, как *Nomada*, *Megachile*, *Colletes*, *Hylaeus*, *Sphécodes*, *Hoplitis*, *Anthidium*, *Nomia*, *Anthophora*, *Osmia*, дано примерное число видов, полученное в результате просмотра коллекций Зоологического института РАН и основной литературы. Внутри семейства роды приведены по алфавиту, принадлежность каждого рода к трибе и подсемейству можно найти в «Аннотированном указателе латинских названий пчел» в конце книги.

Colletidae (165): *Colletes* (15), *Hylaeus* (90).

Andrenidae (434): *Andrena* (около 400, по оценке А.З.Осычнюк, личное сообщение), *Camptopoeum* (9), *Epimethea* (3), *Melitturga* (4), *Panurginus* (14), *Panurgus* (4).

Halictidae (438): *Ceylalictus* (1), *Dufourea* (3), *Evylaeus* (+*Dialictus*) (150), *Halictoides* (6), *Halictus* (53), *Lasioglossum* (64), *Morawitzia* (1), *Nomia* (20), *Nomioides* (21), *Rhophitoides* (1), *Rhophites* (6), *Seladonia* (24), *Sphecodes* (70), *Systropha* (4), *Trilia* (2), *Vestitohalictus* (23).

Melittidae (26): *Dasypoda* (6), *Eremaphanta* (7), *Macropis* (5), *Melitta* (8).

Ctenoplectridae (1): *Ctenoplectra* (1).

Megachilidae (425): *Anthidiellum* (2), *Anthidium* (+*Paranthidium*) (70), *Anthocopa* (30), *Archianthidium* (2), *Chalicodoma* (+*Archimegachile*) (17), *Chelostoma* (8), *Coelioxys* (35), *Creightonella* (1), *Dianthidium* (1), *Dioxoides* (1), *Dioxys* (5), *Ensliniana* (1), *Heriades* (12), *Hoplitis* (+*Formicapis*) (50), *Icteranthis* (3), *Jaxartinula* (1), *Kumobia* (4), *Liothyrapis* (1), *Lithurge* (3), *Megachile* (75), *Meganthidium* (2), *Mesanthidium* (4), *Metadioxys* (2), *Metallinella* (1), *Osmia* (65), *Paranthidiellum* (3), *Protosmia* (3), *Protostelis* (1), *Pseudoanthidium* (3), *Pseudostelis* (1), *Radoszkowskiana* (1), *Stelidomorpha* (1), *Stelis* (12), *Stenosmia* (2), *Trachusa* (1).

Anthophoridae (527): *Amegilla* (25), *Ammobates* (17), *Ammobatoides* (3), *Ancyla* (2), *Anthomegilla* (6), *Anthophora* (70), *Biastes* (3), *Ceratina* (20), *Clisodon* (1), *Cubitalia* (2), *Epeoloides* (1), *Epeolus* (12), *Eucera* (48), *Eupavlovskia* (1), *Habropoda* (5), *Heliophila* (6), *Melecta* (20), *Melissina* (1), *Nomada* (150), *Notolonia* (1), *Opacula* (1), *Paracrocisa* (1), *Paramegilla* (+*Solamegilla*) (20), *Parammobatodes* (1), *Pararhophites* (2), *Pasites* (1), *Proxycopa* (+*Ancylocopa*) (9), *Pseudeucera* (1), *Pseudomelecta* (3), *Schmiedeknechtia* (1), *Tarsalia* (2), *Tetralonia* (48), *Thyreus* (21), *Triepeolus* (1), *Xylocopa* (+*Coptorthosoma*) (11).

Apidae (145): *Apis* (2), *Bombus* (125), *Psithyrus* (18).

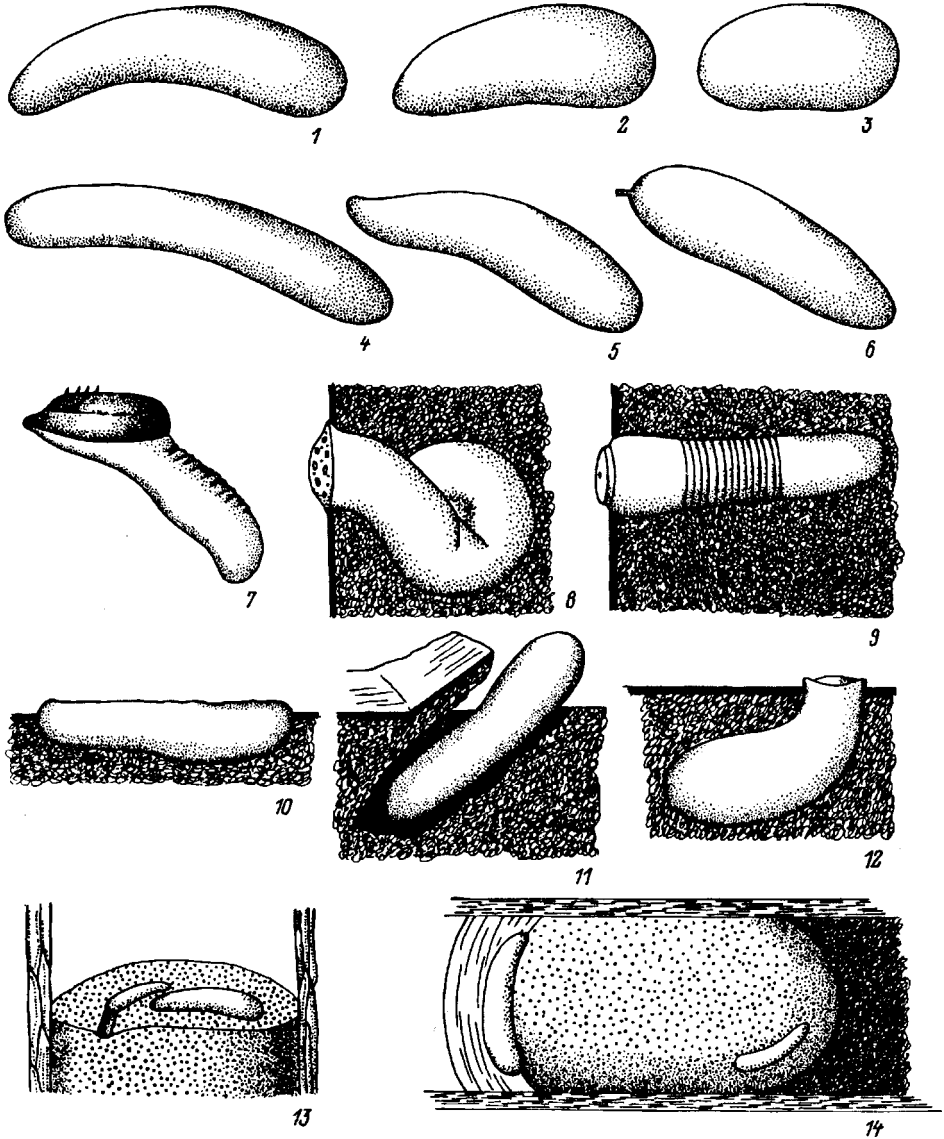
Из списка следует, что хотя территория бывшего СССР и занимает 1/6 часть суши, она относительно небогата пчелами (102 рода – 20.9% мировой фауны, чуть более 2000 видов – 9.5% мировой фауны); причина этого – ее внутропическое расположение. Отметим, что нахождение 2-го вида рода *Apis* (*A.cerana*) на территории России недавно подтверждено новыми находками в Приморском крае (см.: Песенко и др., 1989).

1.3. Жизненный цикл и индивидуальное развитие

Образ жизни. Генетическое определение пола. По образу жизни пчелы делятся на одиночных, социальных и паразитических (так называемые *клентопаразиты*). Для выведения своего потомства непаразитические пчелы сооружают гнезда, как правило, содержащие ячейки (гл. 6), в которые самки запасают корм для личинок. Преимагинальное развитие потомства, вплоть до выхода имаго, проходит внутри ячеек. Пчелы относятся к насекомым с полным превращением – из куколки отрывается полностью сформированное имаго, за частичным исключением, связанным с тем, что рабочие особи безжальных пчел (подсемейство *Meliponinae*) появляются на свет еще не до конца развитыми (раздел 9.5).

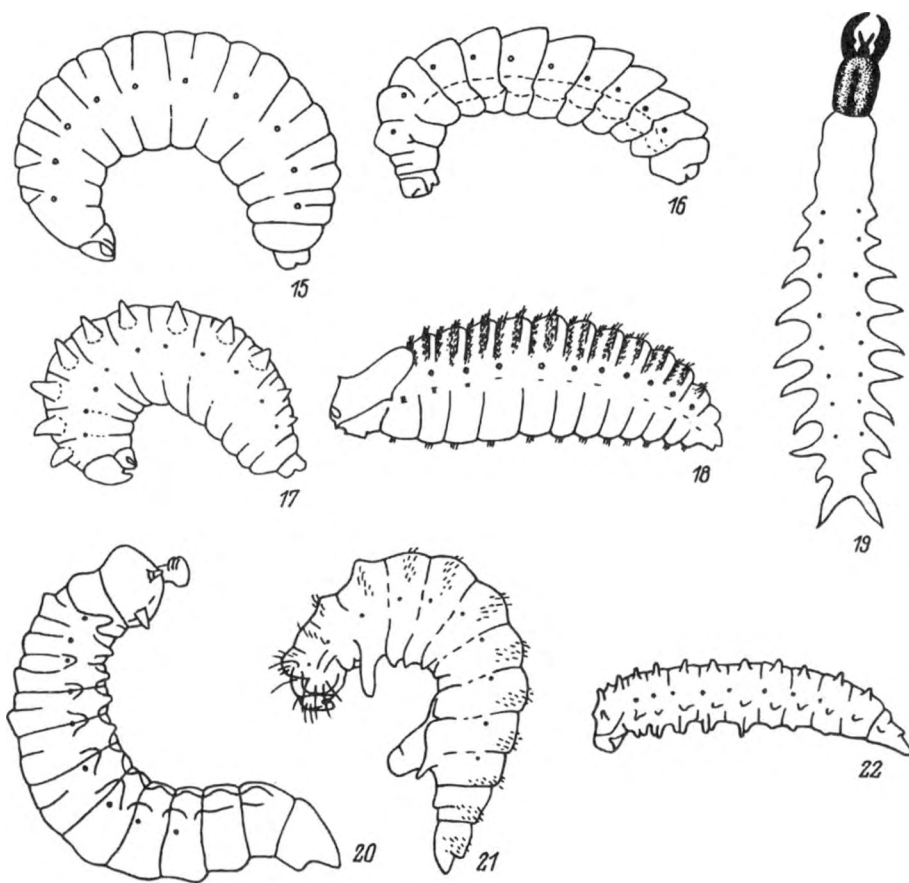
Подобно другим перепончатокрылым насекомым, пчелы характеризуются гаплодиплоидным механизмом определения пола, или аррентотокическим партеногенезом, при котором самцы отрываются из неоплодотворенных (гаплоидных) яиц, а самки – из оплодотворенных (диплоидных). Вместе с тем в этом правиле есть и исключения. В частности, в неарктических популяциях *Ceratina dallator-*

- r (), *C. acantha* (Daly, 1966, 1973, 1983)
Nomada japonica (Maeta et al., 1987) -
- (*Apis mellifera capensis*) (Ruttner, 1977). -
- (9.5). ,
- »,
 1986).
- Megachilini - « (Sihag,
- : , *Andrena chrysopus* (.1),
 - *Dasypoda braccata* (.4).
- (. 7-12).
 1 *Nomioides minutissimus* (, 1979)
 9-10 *Chalicodoma pluto* (Messer, 1984) *Xylocopa californica arizonensis*
 (Stephen et al., 1969). Apidae, -
- » , *Dasypoda braccata* (16)
 5.6 (, 1987),
 (20) 1.3-1.5
 (Snodgrass, 1956).
- 1.7 *Megachile rotundata*, 18-19 *Andrena vaga* (,
 1926) 21-35 *Colletes cunicularius* (, 1923). -
- » ,
Megachile rotundata (. : , 1982), *Osmia rufa cornigera* (Rust et al.,
 1989), (9.6, 11.2).
- » , Apocrita,
 1- (Torchio, 1988),
 (, Megachilidae) 2-
 1- «
 » 1- ,
 (Rust et al., 1989), *Osmia*
rufa cornigera ,
- » ,
 2-3
 ; - (.15-17) ,



. 1-14.

- 1 – *Andrena chrysopus* (), 2 – *Osmia californica* (: Torchio, 1989), 3 – *Braunsapis stuckenbergerorum* (: Michener, 1973), 4 – *Dasygaster braccata* (), 5 – *Allodape dapa* (: Michener, 1973),
 6 – *Nomada vicina* (: Alexander, Rozen, 1987), 7 – *Ammobates carinatus* (: Alexander, Rozen, 1987),
 8 – *Pasites maculatus* *Nomia diversipes* (: Rozen, 1986), 9 – *Triepeolus remigatus*
Xenoglossa sp. (: Stephen et al., 1969), 10 – *Neopasites cressoni* *Dufourea*
mulleri (: Torchio et al., 1967), 11 – *Holcopasites* sp. *Pseudopanurgus aethiops* (:
 Rozen, 1965b), 12 – *Protepeolus singularis* *Diadasia olivaceae* (: Rozen et al., 1978),
 13 – *Coelioxys afra* () *Megachile* sp. (: Ferton, 1897), 14 – *Stelis lateralis* ()
) *Hoplitis pilosifrons* (: Michener, 1955;)



. 15-22.

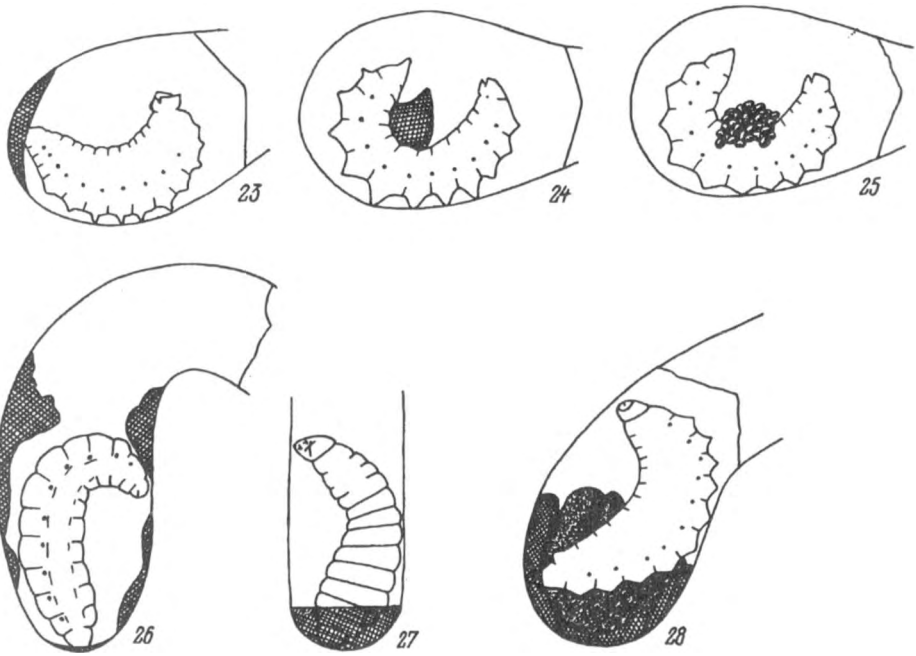
15 - *Anthophora bomoides* (: Michener, 1953), 16 - *Dasypoda altercator* (: Rozen, McGinley, 1974a), 17 - *Nomadopsis euphorbiae* (no: Michener, 1953a), 18 - *Protepeolus singularis* (no: Rozen et al., 1978), 19 - *Triepeolus grandis* (no: Rozen, 1989;), 20 - *Exoneura subbaculifera* (: Michener, 1965b), 21 - *Allodape mucronata* (no: Michener, 1975a), 22 - *Allodapula melanopus* (no: Michener, 1975b).

Systropha planidens *S. curvicornis*,

(, 1925).

Rhophitoides canus (, 1985), *Rophites hartmanni* (, 1927), *D. braccata* (, 1987), *Hesperapis regularis* *H. carinata* (Stephen et al.,

1969).
Diadasia enavata (Anthophorinae),
 (Stephen et al., 1969).
 (Norden et al., 1980),
Pararhophites orobinus (Fideliidae)
 4
Hylaeus, *Nomia melanderi*, *Exomalopsis solani*,
Trigona 5 (Oliviera, 1966; Stephen et al., 1969; Rozen, 1984b;
 .).
Hylaeus (Torchio, 1984).
 1-3
 60
 et al., 1985) *Colletes cunicularius* (*Braunsapis sauteriella* (Allodapini; Maeta
 , 1923a).
 Megachilidae Anthophoridae (*Osmia cornuta*;
Ceratina callosa)
 (Rophitinae), (, 1913). *Conanthalictus dicksoni*
 McGinley, 1976). *Meganomia binghami* (Rozen,
 (Rozen, 1977).
 (*Panurgus calcaratus* *Hylaeus communis*)
 (*Colletes* , 1923 ; , 1988).
 (. 26) (. 23,
 27, 28).
Hoplitis tridentata (, 1982). *Paranthidiellum lituratum*
Tetralonia (, *T. pollinosa*) (, 1985; . 34).
 1984).
Proxycopa olivieri *Ceratina laevifrons* (, 1916).
Eremapis parvula (Exomalopsini)
 (Neff, 1984).



23-28.

23 - *Panurginus potentillae* (: Rozen, 1967 ;), 24 - *Perdita zebrata* (: Rozen, 1967), 25 - *Perdita sexmaculata* (: Rozen, 1967), 26 - *Triepeolus* sp. *Ptiloglossa arisonensis* (no: Rozen, 1984a), 27 - *Chilicola ashmeadi* (no: Eickwort, 1967), 28 - *Melanomada sidaefloris* *Exomalopsis sidae* (no: Rozen, 1984b).

Perdita zebrata *P. sexmaculata* -
 (Rozen, 1967; .24, 25).

(.) .

(. 7.6).

(, , *Ctenoplectra*; Rozen, 1978)

Megachilidae

)

dicksoni (Rozen, McGinley, 1976), *Lithurge corumbae* (Mello et al., 1986) *L. huberi* (Mello et al., 1987),

Exomalopsis sidae (Rozen, 1984b). Exomalopsini,

Megachilidae,

11.6).

32, 35, 36, 39).

Pararhophites orobinus

(McGinley, Rozen, 1987; , 1989).

Fideliidae (Rozen, 1977b).

chilidae,

Fideliidae

Pararhophites orobinus

Mega-

(. 35, 36),

(Rozen, 1969)

(,).

Tetralonia minuta
2

(, .)

Anthidiini (,

1985).

Diphaglossinae.

[Claude-Joseph, 1926 (Claude-Joseph –
Janvier, 1933, 1955),

Caupolicana pubescens,

. albiventris, *. gaullei* *Diphaglossa gayi*,

(*. albiventris* (*D. gayi*,
. pubescens; . 38),
(, *. gaullei*).

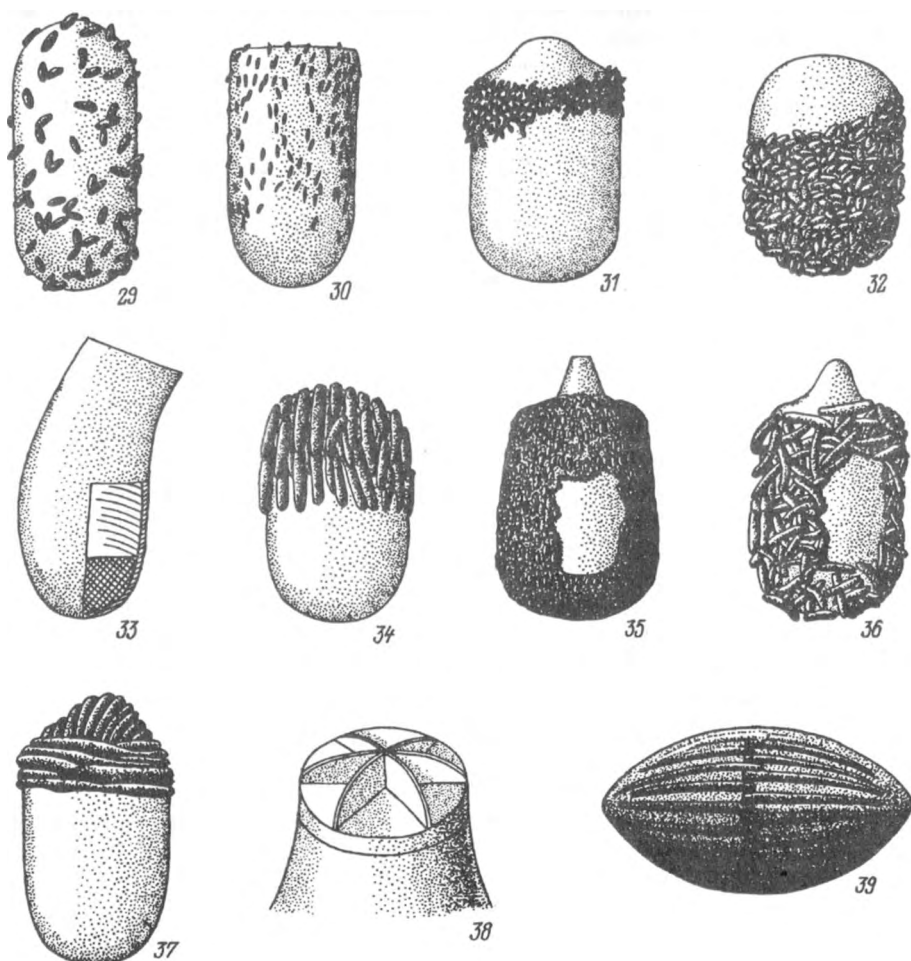


Рис. 29-39. Строение коконов.

29 – *Heriades variolosus* (по: Fisher, 1955; с изменениями), 30 – *Megachile perfervida* (по: Yasumatsu, 1931; с изменениями), 31 – *Megachile rotundata* (по: Stephen et al., 1969; с изменениями), 32 – *Osmia californica* (по: Stephen et al., 1969; с изменениями), 33 – *Crawfordapis luctuosa* (по: Rozen, 1984a; с изменениями), 34 – *Paranthidiellum lituratum* (по: Радченко, 1985; с изменениями), 35 – *Anthidium florentinum* (по: Stephen et al., 1969), 36 – *Stelis punctulatissima* (по: Радченко, 1985; с изменениями), 37 – *Melissodes robustior* (по: Linsley et al., 1955a; с изменениями), 38 – *Caupolicana albiventris* (по: Janvier, 1955; интерпретацию кокона см.: Rozen, 1984a), 39 – *Parafidelia pallidula* (по: Rozen, 1977a).

Роузен (Rozen, 1984a), исследуя биологию *Ptiloglossa arizonensis* – другого представителя Diphaglossinae, пришел к выводу, что пленочные крышки-мембраны в ячейках этого подсемейства в действительности являются головной частью (названной им «орегскулум») коконов, сплетенных взрослыми личинками. Попутно отметим, что ошибочное представление о наличии пленочных крышек ячеек у Diphaglossinae успело войти и в некоторые монографии по пчелам (например: Plateaux-Quénu, 1970).

1988) *Paramegilla deserticola* (, *Colletes* (, 1923 ; , 1989),

(Torchio, 1965) . *daviesanus* (, 1988) « » *Colletes ciliatoides* (Torchio, 1965) , -

’ (.) .

’ , .

’ . - Allodapini: -

’ (9.4). -

Megachilinae () . -

’ , « » , - (Torchio, Tepedino, 1982; Sihag, *Pararhophites orobinus*, -

1984). 5 (Rozen, 1990). -

’ , 4-5 (Mayamoto, 1960; Sihag, 1986 , 1986b; ., 1993). , -

’ . :

’ , , , , .

Anthidium manicatum *A. banningense* , (Ward, 1928) 8 (Jaycox, 1967; Wirtz et al., 1988). , -

A. manicatum. - (9.4, 9.5, 9.6, 10.5, 11.6).

’ , . : 1) , 2) -

(
), *Colletes*
cunicularius, *Andrena haemorrhoa*, *A. helvola*, *A. taraxaci*, *A. varians*, *Osmia cornuta*,
O. rufa, *Tetralonia vernalis*, *Anthophora plumipes*.

(
 2.2),
 (
Osmia)
)
) : *Andrena*
figurata, *A. humilis*, *A. truncatilabris*, *A. wilkella*, *Panurginus sculpturatus*, *Epimethea*
samarcanda, *Chelostoma maxillosum*, *Megachile circumcincta*, *Metallinella brevicornis*,
Tetralonia altetrans, *T. hungarica*, *T. tricincta*, *T. velutina*, *Eucera caspica*,
E. curvitaris, *E. sogdiana*, *Clisodon furcatus*, *Anthophora erschowi*, *A. radoszkowskyi*,
A. retusa.

: *Colletes nasu-*
tus, *Andrena curvungula*, *Melitturga clavicornis*, *Panurgus calcaratus*, *Panurginus*
labiatus, *Camptopoeum frontale*, *Halictoides dentiventris*, *Nomia diversipes*, *Rhophi-*
toides canus, *Rophites quinquenspinosus*, *Systropha curvicornis*, *Melitta tricincta*,
Dasypoda altercator, *Macropis europaea*, *Lithurge fuscipenne*, *Anthidium inter-*
ruptum, *Icteranthis laterale*, *Trachusa byssina*, *Stelis breviscula*, *Chelostoma*
foveolatum, *Heriades truncorum*, *Hoplitis adunca*, *Anthocopa papaveris*, *Ammobates*
vincius, *Ammobatoides abdominalis*, *Pasites maculatus*, *Biastes brevicornis*, *Epeolus*
coecutiens, *Tarsalia hirtipes*, *Tetralonia pollinosa*, *Melissina nigriceps*, *Amegilla och-*
roleuca, *Anthophora pubescens*, *Paramegilla podagra*, *Heliophila bimaculata*, *Thyreus*
histrionicus.

6
) : *Andrena marginata*, *Dasypoda braccata*, *D. suripes* (
 Dipsacaceae), *Melitta nigricans* *Tetralonia salicaria* (
 Lythrum salicaria), *Andrena colonialis* (Asteraceae).
 2- 1-

3)
Hylaeus, *Ceratina* *Xylocopa*.
Megachile, *Anthidium* Anthidiini,
Megachile, *Chalicodoma*, *Osmia*, *Sphecodes*,
Stelis, *Coelioxys*, *Nomada*, *Melecta* ..

Ceratina flavipes (Sakagami, Maeta, 1977) *Xylocopa sonorina* (Gerling, 1982)

некоторых других одиночных (точнее субсоциальных; см. раздел 9.3) моновольтинных видов *Ceratinini*, *Xylocorini*, а также *Halictini*.

Класс би- и поливольтинных видов определяется не столько наличием у них двух или более генераций (не выводков, как у эусоциальных видов !) в сезон, сколько отсутствием обязательной (зимней) диапаузы перед отрождением (или выходом из ячейки) имаго в каждой генерации. В связи с этим, к данному фенологическому классу следует относить, во-первых, также виды, которые дают 2-ю генерацию даже в наиболее южных частях своих ареалов не каждый сезон и лишь частью популяции. Во-вторых, бивольтинными (часто потенциально), по существу, являются все одиночные представители подсемейства *Halictinae* (в Палеарктике это виды из родов *Halictus*, *Seladonia*, *Vestitohalictus*, *Lasioglossum*, *Evylaeus*, *Nomioides*, *Ceylalyctus*). Так, хотя у одиночных галиктин в умеренной зоне обычно развивается 1 генерация в сезон, потомство этой генерации отрождается в конце данного сезона. Самки и самцы копулируют, после чего самцы отмирают, а оплодотворенные самки, перезимовав, составляют генерацию следующего года. Все би- и поливольтинные виды, за немногими исключениями, – полилекты.

Типично бивольтинными видами (в южных частях ареалов часто дающих также 3-ю генерацию) среди палеарктических пчел являются *Hylaeus difformis*, очень многие *Andrena*, *Sphexcodes monilicornis* и некоторые другие виды этого рода, *Anthidium florentinum*, *A. manicatum* и ряд других видов рода, *Paranthidiellum lituratum*, *Megachile rotundata* и большинство других видов рода, *Coelioxys mandibularis*, *Osmia coerulescens* и многие другие виды рода, *Nomada distinguenda* и многие другие виды рода, паразитирующие в гнездах бивольтинных *Andrena*, некоторые представители других родов.

Большинство социальных видов пчел летают на протяжении всего сезона, иногда с небольшими промежутками в период развития их отдельных выводков. Исключением из этого правила в Палеарктике является, по-видимому, только *Evylaeus marginatus*. У данного вида семьи существуют до 6 лет и репродуктивное потомство выращивается лишь в последний год жизни семьи, при этом каждый год летает только один выводок (полностью состоящий из рабочих особей) весной (ссылки см. в разделе 10.5). Очередной выводок отрождается осенью, но эти особи не вылетают из гнезда до весны. К числу палеарктических видов с многолетними матками (помимо 2 видов *Apis*) относятся также *Ceratina japonica*, *C. okinawana* и 3 вида *Xylocopa* (раздел 9.4). В семьях этих видов, однако, репродуктивное потомство производится каждый год.

Необычное явление, напоминающее парсивольтинизм (см. выше), отмечено у *Halictus rubicundus*. Некоторые самки из 1-го (рабочего) выводка этого очень примитивного в социальном плане вида копулируют и сразу выпадают в диапаузу до следующего года (Yanega, 1988). В результате часть особей в популяции *H. rubicundus* ведет одиночную моновольтинную жизнь. Другие особи остаются с матерью в гнезде и принимают участие в выведении 2-го (полностью репродуктивного) выводка. По-видимому, такая особенность встречается и у некоторых других социальных видов *Halictinae*.

Apis mellifera, как и другие виды этого рода, обладает круглогодичной активностью. Правда, виды *Apis*, обитающие в умеренных зонах и высоко в горах, в зимний период проявляют минимальную активность, связанную с поддержанием жизнеспособности семьи.

В тропических условиях многие виды пчел летают круглогодично, при этом в каждый момент популяция такого вида представлена всеми фазами развития и

() ()
.: Michener, 1954; Linsley, 1958; Sakagami et al., 1967).

14.

3 : 1) ;
; 2) ;
; 3) (-
(. : Macfarlane, 1973; Pouvreau, 1973, 1974; Alford, 1975; , 1989),
- *Megachile rotundata* (. : , 1982;
, 1984) *Nomia melanderi* (Johansen et al., 1978).

(, Linsley, 1958; Stephen et al., 1969),
(5.3).

() (),
() ().

(Chalcidoidea).

() (Eulophidae) *Melittobia*,
M. acasta (F. Smith, 1854 ; Tasei, 1975 , 1978; Maeta, 1978), *M. chalybii*
(Hasselrot, 1960; Holm, 1960; Torchio, 1963; Hobbs, 1968), *M. megachiles* (Packard, 1864, 1869)
(. Bou ek, Askew, 1968; , , 1986).

100
Megachilidae *Tetrastichus* (Butler, Ritchie, 1965; Domenichini, 1966; Parker, 1979a).

Megachilidae

Leucospidae (, *Leucospis affinis* – Medler, 1958; Waters, 1971; G.Bohart, 1972; *L.japonica* – Maeta, Kitamura, 1965; Maeta, 1978; *L.dorsigera* – Manninger, 1972; *L.turkestanica* – , 1970, – . : Vou ek, 1974), а также Pteromalidae (прежде всего *Pteromalus venustus* – Hobbs, 1968; Holm, Skou, 1972; Tasei, 1975a; *Dibrachys conjusus* – Hobbs, 1968; Waters, 1971). Самки этих хальцидоидов прокалывают яйцекладом ячейку хозяйина, парализуют личинку и откладывают на нее яйца. Отродившиеся личинки паразита питаются на личинке хозяйина.

Сходным образом ведут себя и хальцидоиды из семейств Eurytomidae (например, *Eurytoma rubicola* – Hoppner, 1904b; *E.modularis* – Bonelli, 1967b) и Torymidae (например, *Monodontomerus nitidus* – F.Smith, 1857; *M.obscurus* – Johansen, Eves, 1966a, 1966b, 1967a; Hobbs, 1968; Holm, Skou, 1972, и мн. др.; *M.montivagus* – Michelbacher, Hurd, 1954; *M.dentipes* – Rudow, 1901a; *M.osmiae* – Maeta, Kitamura, 1965; и ряд других видов этого рода, а также родов *Diomorus*, *Axima*, *Microdontomerus* – Linsley, 1958). Самки этих эктопаразитов откладывают яйца, прокалывая стенку кокона хозяйина (в основном пчел семейства Megachilidae) и обездвиживая его личинку. *Monodontomerus mandibularis* паразитирует на личинках *Anthophora abrupta* (Norden, Scarbrough, 1982), которые не плетут коконов.

В отличие от приведенных выше хальцидоидов представители семейства Encyrtidae, паразитирующие на пчелах, проявляют себя как эндопаразиты. Так, самки *Coelopencyrtus malyshevi* и *C.manningeri* проникают в ячейку пчелы через прогрызенное отверстие и откладывают яйцо в личинку хозяйина – соответственно видов *Hylaeus* (Малышев, 1966) и *Megachile rotundata* (Manninger, 1977).

Наездники-ихневмониды (Ichneumonidae) из подсемейств Cryptinae (в частности, *Aritranis imitator* – Tepedino, Parker, 1984; *Hoplocryptus signatorius*, *Gamburus dentata*, виды рода *Xylophrurus*) и Pimplinae (виды родов *Ephialtes*, *Townesia*, *Perithous* – Каспарян, 1981) являются эктопаразитами пчел семейства Megachilidae. Они откладывают яйца на взрослых личинок пчел, прокалывая стенки их ячеек.

Осы-немки (Mutillidae) *Myrmilla bipunctata*, *M.dorsata* и *Myrmosa brunripes* проникают в гнезда галиктин и откладывают яйца на личинок или куколок (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970; Knerer, Schwarz, 1976). Немки *Mutilla europaea*, *M.marginata* (Bischoff, 1923a; Hasselrot, 1960), *Hoplomutilla xanthocerata* (Roubik, 1990) и *Sphaerophthalma unicolor* (Torchio, Trostle, 1986), как и приводимые ниже другие перепончатокрылые, проявляют себя в гнездах пчел, скорее, как клептопаразиты, чем паразиты преимагинальных фаз, или занимают промежуточное положение.

Так, виды рода *Gasteruption* (Evanoidea, Gasteruptionidae), прокалывают с помощью яйцеклада ячейки пчел, поселяющихся в стеблях растений (в частности Colletidae, Megachilidae и виды рода *Ceratina* из Anthophorinae) и откладывают в них яйца (Малышев, 1937, 1966; Krombein et al., 1979). Молодая личинка гастерупции прокалывает своими острыми шиловидными мандибулами оболочку яйца и поглощает его содержимое, после чего съедает запасенную пчелой провизию. Среди других эваноид в качестве клептопаразитов отмечены *Grotea*. Виды этого рода, как и ихневмониды из рода *Macrogrotea* (Labeninae), помещают яйца в ячейки пчел рода *Ceratina* (Graenicher, 1905; Rau, 1922; Cushman, 1926; Slobodchikoff, 1967). Личинка инквилина съедает яйцо или молодую личинку пчелы, после чего питаются хлебцем. Представители *Labium* – 3-го рода этого подсемей-

- Halictidae (Gauld, 1983).
 (Chrysididae) *Chrysis*
 : Megachilidae (Bischoff, 1923 ; Taylor, 1963; Bonelli, 1967b; Manninger, 1972; Maeta, 1978, .), Halictidae (Maneval, 1929a, 1932), Anthophoridae (Norden, Scarbrough, 1982).
- Sapyga* (Sapygidae) Megachilidae (Linsley, 1944b; Pate, 1947).
S. quinquepunctata (Hallett, 1920; Manninger, 1972; Tasei, 1975a; , 1981a, .),
 –*S. pumilla* (Torchio, 1974, 1979).
- (. 3).
- (Bombyliidae) *Villa heterostylum* (Frick, 1962; Torchio, Trostle, 1986)
- Bombylius vulpinus* *B. fuliginosus*
Evylaeus. *Anthrax* (
A. anthrax –Tasei, 1975 ; *A. irroratus* –Telford et al., 1972; Correia, 1976; Maeta, 1978; Minckley, 1989)
- (Diptera, Sarcophagidae)
 (Tuck, 1896).
- Miltogramma*, *Miltogrammidium* *Cylindrothecum*,
Amobia, *Euphyto*, *Senotainia*, *Metopia*
 (, 1984).
- murinum* *Osmia coerulescens* (Bonelli, 1967b) *Miltogramma*
data (Tasei, 1975a). *Megachile rotundata* (Batra, 1980), *Lasioglossum* (Melander, rues, 1903) *Colletes* (Batra, 1980), *Cacoxenus*
indigator (Drosophilidae), *Osmia cornuta*
 (Coutin, Chenon, 1983),
 2.7). *Leucophora obtusa* (Anthomyiidae) (
 (Davis, LaBerge, 1975). *Brachycoma devia* (Tachinidae) *Andrena erigeniae*

(Phoridae) *Megaselia*

: Muscidae (Rudow, 1901), Scenepinidae () Bibionidae ()
(Stephen et al., 1969).

Nemognatha, Zonitis, Lytta (Coleoptera, Meloidae)

»)

(Linsley, MacSwain, 1952; G.Bohart, 1972; Tasei, 1975a; Torchio, Trostle, 1986).

(: Erickson et al., 1976): Colletidae (Batra, 1980), Andrenidae (Cros, 1933), Halictidae (Seiander, Bohart, 1954; Mayer, Johansen, 1978), Megachilidae (Cros, 1912a, 1912b; Linsley, 1958), Anthophoridae (Cros, 1939a; Torchio, Trostle, 1986), *Bombus* (Hasselrot, 1960; Holm, 1960).

Tricrania stansburgi (Tepedino, Parker, 1984) *T.sanguinipennis* (Batra, 1980), (Cleridae) *Trichodes* (, *umbellatarum* –Cros, 1913; *ornatus* –Linsley, Mac-Swain, 1943; G.Bohart, 1972; Tepedino, Parker, 1984; *T.alvearius* –Marechal, 1933; *T.favarius* –Bonelli, 1967b; *T.aparius* –Manninger, 1972; Carre, 1980; Tasei, 1975a)

Mutilla, Villa, Heterostylum (.)

Plega.

Anoetus (Anoetidae)

Halictidae,
(Woodring, 1973, Mahunka, 1974).

Pyemotes. *Tyrophagus laevis*
(Tyroglyphidae) *Scutacarus acarorum* (Scutacaridae) (Chmielewski, 1971).

Tropilaelaps *Apis dorsata* *A.laboriosa* (Delfinado-Baker, 1985), *Varroa jacobsoni* (Dermanyssidae)

A.cerana *A.mellifera* (. : . 1989).

« » (, ,

), *A.mellifera* . r n -

60- (. : , 1977; , 1977).

60- 70- *V. jacobsoni*

Mallophora orcina
1930, 1936).

(Diptera, Asilidae) *Asilus crabronifrons*
(Bromley,

Bombomima, Callinicus, Diogmites, Proctocanthus, Promachus,

Dasyopogon (= *Selidopogon*), *Stenopogon*, *Sarapogon* (Linsley, 1944a, 1958; Knerer, Plateaux-Quénu, 1970). Все они обычно захватывают пчел в полете.

Роющая оса *Palarus variegatus* (Sphecidae) затаскивает в гнезда пчел из разных родов, включая многих клептопаразитических. «Пчелиные волки» – *Philanthus triangulum* и *Ph.bicinctus* (F.Smith, 1862; Fabre, 1891; Pouvreau, 1974; Alford, 1975), а также многие осы рода *Cerceris* (например, *C.ornata* – F.Smith, 1862; Bischoff, 1923a; и *C.rybiensis* – Marchal, 1887) ловят пчел на цветках и инактивируют их, жаля и кусая в горло, после чего поглощают мед из зобика. Умерщвленная пчела в дальнейшем транспортируется в гнездо и запасается в ячейку. Шершни (род *Vespa*; Vespidae) нередко занимаются поимкой медоносных пчел вблизи ульев и также доставляют их в качестве пищи для своих личинок.

Многие клопы-хищницы (Reduviidae), например виды рода *Phymata*, питаются разными видами пчел, которых они ловят хватательными передними ногами. Клоп *Rhynocoris iracundus* в основном ловит медоносных пчел (Пучков, 1987). Некоторые хищные клопы проявляют мимикрию – внешне похожи на пчел (Jackson, 1973). В Ориентальной области клопы подсемейства Ectinoderinae для поимки пчел используют клейкую смолу, которую они собирают с определенных деревьев и наносят на голени своих передних ног. Сходное поведение проявляют и клопы подсемейства Ariomerinae, распространенные в Новом Свете и Эфиопской области (Miller, 1956). Клопы, как и ктыри, прорывают наружные покровы пчел и выпивают гемолимфу.

На взрослых пчел охотятся также многие пауки, особенно из семейств Araneidae и Thomisidae, поджидающие жертв на цветках, а также личинки и имаго жуков-скакунов (Carabidae) *Cicindella haemorrhogica* и *C.imperfecta* (Frick, 1957), стрекозы и богомолы, некоторые виды птиц, в частности золотистая и зеленая шурки, осоед, большая синица, вороны и др.

Среди других видов птиц сойка часто расклеывает гнезда мегахилид, находящиеся в стеблях растений. Кроме того, гнезда пчел разоряются муравьями (Formicidae) *Lasius niger*, *Myrmica rufa* и др. Муравьи рода *Pogonomyrmex* воруют пыльцу из еще не запечатанных ячеек пчел, гнездящихся в почве. Некоторые виды муравьев не только разрушают гнезда, но и похищают из них взрослых личинок пчел (Stephen et al., 1969). Личинки жуков-кожееда (Dermestidae) нередко разрушают гнезда различных видов пчел, преимущественно из числа поселяющихся в готовых полостях (Maeta, Kitamura, 1965; Hobbs, 1968; Waters, 1971; Tasei, 1975a; Maeta, 1978), хотя некоторые из них (в частности, *Tribolium confusum*) отмечены также в гнездах роющих пчел рода *Anthophora* (Hinton, 1943). К числу разрушителей гнезд, поедающих запасы пыльцы и преимагинальные фазы пчел семейства Megachilidae, относятся личинки и имаго жуков-притворяшек (Ptinidae) и жуков-плоскотелок (Cucujidae) (Maneval, 1929; Hobbs, 1968; Manninger, 1972; Tasei, 1975a; Maeta, 1978). Кроме того, гнезда искусственно разводимых популяций *Megachile rotundata* уничтожаются некоторыми жуками-чернотелками (Tenebrionidae) и остомидами (Ostomidae) (Waters, 1971; G.Bohart, 1972).

Социальным видам Apidae (прежде всего шмелям) существенный вред наносят различные виды мышей (домовая, полевая, лесная, мыш-малютка и др.), серая полевка, кроты, лисы, ежи, скунсы и гусеницы осинной огневки *Aphomia sociella* (Lepidoptera, Pyralididae), способные полностью уничтожить гнезда на любой стадии развития. Восковые моли, или пчелиные огневки (*Galleria mellonella* и *Achroea griesella*), повреждают соты с расплодом медоносных пчел. Ряд других видов огневков, в частности *Plodia interpunctella* и *Vitula serratilineola*,

указаны как разрушители ячеек искусственно разводимых популяций *Megachile rotundata* (Hobbs, 1968; G.Bohart, Nye, 1976). Пувро (Pouvreau, 1973) относит к числу разрушителей гнезд шмелей обыкновенную ухвертку *Forficula auricularis* (Dermaptera, Forficulidae), которая также разрушает ячейки и уничтожает преимагинальные фазы *M.rotundata* (G.Bohart, 1972; G.Bohart, Nye, 1976).

Паразиты имаго. Наиболее существенный вред взрослым пчелам наносят паразитические мухи семейства Conopidae. Так, на телах шмелей паразитируют *Conops flavipes*, *Conia fasciata*, *Macronichia polyodon*. На представителях других групп пчел отмечены виды родов *Physocephala* (Telford et al., 1972; Tasei, 1975a; Norden, Scarbrough, 1982), *Thecophora*, *Zodion* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970), *Physoconops*, *Myopa* (MacSwain, Bohart, 1946), *Dalmannia* (Stephen et al., 1969). Эти конопиды откладывают яйцо между сегментами в метасому пчелы во время ее полета, нахождения на цветке или при входе в гнездо. Отрождающаяся личинка питается гемолимфой и жировым телом пчелы, всегда приводя хозяйку к гибели. У пчел, зараженных конопидами, сильно растянута метасома, из-за находящейся внутри личинки паразита.

Муха *Senotainia tricuspis* (Sarcophagidae), обычно паразитирующая на медоносных пчелах и шмелях, размещает свою личинку на пчелу во время полета. Личинка паразита внедряется внутрь тела хозяина через тонкие мембраны у основания крыла (Бойко, 1939) или через горло (Stephen et al., 1969) и развивается в мезосоме. Взрослая личинка *S.tricuspis* покидает пчелу, не убивая ее. Интересно, что другие виды *Senotainia* являются только клептопаразитами пчел. Саркофагида *Euphytomima nomiivora* (Sarcophagidae) отмечена как паразит *Nomia melanderi* (Moradeshaghi, Bohart, 1968).

На взрослых пчел откладывают яйца или личинок (в случае живорождения) и другие двукрылые из родов *Myiapis* (Sarcophagidae) (Seguy, 1930; Simintzis, Fiasson, 1951), *Melaloncha* (Phoridae) (Ronna, 1937), *Rondanioestrus* (Tachinidae) (Skaife, 1921); их личинки развиваются на внутренних органах и окукливаются внутри хитиновой оболочки, остающейся от хозяина. Эндопаразитами взрослых пчел являются также мухи семейства Rhipiphoridae и пчелиная вошь *Braula coeca* (Diptera, Braulidae) (Bischoff, 1923a).

Среди перепончатокрылых эндопаразитов имаго пчел следует отметить *Syntretus splendidus* (Braconidae). По данным Алфорда (Alford, 1968), этим видом поражено 14.5% особей разных видов шмелей, при этом в брюшной полости хозяина в среднем находится 23.2 личинки (максимально – до 77 личинок). Другой вид браконид – *Syntretomorpha szaboi* – недавно отмеченный как паразит *Apis cerana*, заражает до 5.24% рабочих особей этого вида пчел (A.Walker et al., 1990).

В теле пчел нередко паразитируют веерокрылые (Strepsiptera, Stylopidae), которые приводят даже к изменению внешней морфологии хозяев. Таких пчел называют еще *стилопизированными*. Чаще всего на пчелах из различных семейств отмечаются представители следующих родов: *Hylecthrus*, *Eurystylops*, *Halictoxenus*, *Stylops*, *Ulrichia*, *Crawfordia* (см. обзоры: Hofeneder, 1939; Kinzelbach, 1978). *Stylops* впервые был отмечен еще Кирби (Kirby; цит. по: F.Smith, 1859) на *Andrena nigroaenea*. Личинка живородящих стилопид попадает на тело самки пчелы на цветках и переносится ею в ячейку гнезда. Здесь личинка стилопиды внедряется внутрь пчелиного яйца и впадает в диапаузу, длящуюся до окончания формирования предкуколки хозяина. Затем личинка паразита питается внутри брюшного отдела предкуколки и куколки, достигая взрослой личиночной стадии к моменту формирования имаго пчелы. После отрождения хозяина

самец стилопиды вылетает, а самка остается во взрослом личинковидном состоянии в метасоме пчелы, где копулирует (благодаря выставленному наружу концу брюшка) и отрождает сотни молодых личинок паразита. Эти личинки заносятся на цветки во время посещения их паразитированной пчелой. Из палеарктических пчел наиболее часто встречаются стилопизированные особи в роде *Andrena* (Andrenidae), а также среди Halictini (Halictidae).

Клещи *Parasitus bomborum*, *P.fucorum* и другие представители семейства Parasitidae, *Tyrophagus laevis* (Tyroglyphidae), *Scutacarus acarorum* (Scutacaridae) паразитируют на теле и в гнездах многих видов *Bombus* (Chmielewski, 1971; Karg, 1985). Нимфы клеща *Uropoda orbicularis* часто в массе встречаются на теле *LasioGLOSSUM zonulum* (Haeseler, 1982a). В очень больших количествах Acariformes отмечаются на вылетающих ранней весной *Osmia cornuta* и *O.rufa*. Некоторые клещи, например *Acarapis woodi* и *Bombacarus buchneri* (Trombidiformes), паразитируют в трахеях имаго медоносных пчел, шмелей (Bischoff, 1923a; Alford, 1975) и, очевидно, некоторых других пчел. Остальные виды *Acarapis* живут сверху на теле пчел и питаются гемолимфой через межсегментные мембраны.

Существенный вред пчелам, особенно зимующим в фазе вышедшего имаго, наносят эндопаразитические нематоды, которые располагаются в метасоме самок и приводят их к стерилизации, а затем и к гибели. Так, у исследованных 19 видов шмелей паразитирует *Sphaerularia bombi* (Tylenchida, Allantonematidae). Эта нематода была отмечена как паразит шмелей еще Реомюром (Reaumur, 1742). Максимальное число нематод (14 особей) зарегистрировано у одной самки *Bombus lapidarius* (Lundberg, Svensson, 1975). Заражение данной нематодой отмечено и для шмелей-кукушек рода *Psithyrus*. Эндопаразитические нематоды также выявлены у *Halictus farinosus* (Stephen et al., 1969), *Evylaeus malachurus*, *E.marginatus*, *E.nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970). У *Colletes* нематоды найдены в железе Дюфура (Batra, 1980). Вместе с тем нематода *Huntaphelenchoides* (Aphelenchoididae), обнаруженная в репродуктивном тракте самцов и самок *Anthophora*, на пчелах не паразитирует, поскольку они являются только переносчиками этой нематоды, питающейся на грибах (Giblin et al., 1981).

Болезни. Пчелы добавляют в запасаемый для личинок корм и в облицовку ячеек секреторные вещества, обладающие антибактериальным и фунгицидным действием (раздел 6.3). Тем не менее значительная часть их потомства гибнет из-за воздействия различных микроорганизмов. Так, у медоносных пчел грибок *Aspergillus fumigatus* является причиной заболевания «аспергиллез» (каменный и известковый расплод). Кроме того, расплод медоносных пчел поражает грибок *Ascosphearea apis* (Ascospheareales) (Stephen, Undurraga, 1978). Аналогичное заболевание (известковый, или меловой расплод), вызываемое другими видами грибов аскомицетов рода *Ascosphearea*, характерно и для разводимых популяций пчелы *Megachile rotundata* (Skou, 1972, 1975; Holm, Skou, 1972; Vandenberg et al., 1980).

Зимующих имаго шмелей уничтожает *Aspergillus candidus*. Кроме того, у шмелей обнаружены гифомицеты *Beauveria bassiana*, *Paecilomyces faxinosus*, *Cephalosporium lecanii*, являющиеся возбудителями микозов; эти грибки устойчивы даже к большим дозам некоторых антибиотиков (Skou, 1967). Грибок *Aspergillus flavus* поражает *Tetralonia lanuginosa* (Mohamed, El-Kladem, 1976). Роль многих других грибков, отмеченных в ячейках пчел, недостаточна ясна – являются ли они причиной гибели личинок, или же эти грибки развиваются уже после их смерти (Stephen et al., 1969).

», (Nosema (Protozoa),
), «
 », N.bombi -
 », 10-33% (Hasselrot, 1960),
 12 % N.apis (, 1969). Entamoeba apis
 Malpighamoeba mellificae
 . « » «
 , , Streptococcus pluton Bacillus larvae. -
 (. : ,
 1986), , « »
 (, 1948; Fyg, 1964) « » (Burnside, 1933; . :
 , 1969).

2.

2.1.

Trigona hypogea Meliponinae –
 (Roubik, 1982; Gilliam et al., 1985).
Apis « », (9.6).
 (6.4).
 (Mesquida, Renard, 1989).
Palaeorhiza
sanguinea *P. pulchella* (Hylaeinae)
 Evodia (Hirashima, 1982).
 « »), («
 »).
)

Halictus (. λιζτω – лижущий пот) – в прежнем понимании (до своего разбиения на три десятка родов) одного из самых крупных родов пчел. Сообщается также о сборе медоносными пчелами спор ржавчинных грибов (Moraal, 1988; Wingfield et al., 1989), хотя последние и содержат значительно меньше протеинов, чем цветочная пыльца.

Приведенные случаи, тем не менее, не подвергают сомнению тесноту связей пчел с цветками, которые они используют не только как поставщиков пищи, но часто также как источник строительных материалов для гнезд (раздел 6.3), место для ночлега, укрытие в непогоду и др. (B.Simpson, Neff, 1981).

Сбор растительных масел. Самки некоторых родов пчел из семейств Colletidae, Melittidae, Stenoplectridae, Anthophoridae (9 родов из триб Exomalopsini, Centridini и Tetrapediini) и Apidae собирают масла, которые выделяются цветками посещаемых ими растений (обычно вместо нектара) из семейств Caesalpinaceae, Cucurbitaceae, Gesneriaceae, Euphorbiaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae и Solanaceae.

Так, *Ptiloglossa arizonensis* (семейство Colletidae) собирает масло с цветков невыясненного растения (Rozen, 1984a); *Macropis* (Melittidae) – с цветков *Lysimachia* из Primulaceae (Vogel, 1974, 1976, 1986; Cane et al., 1983a; B.Simpson et al., 1983); *Rediviva u Redivivoides* (Melittidae) – с цветков Diascia из Scrophulariaceae и некоторых Cucurbitaceae (Vogel, 1984; Whitehead et al., 1984; Vogel, Michener, 1985; Whitehead, Steiner, 1985, 1989; Steiner, 1990); *Ctenoplectra* (Ctenoplectridae) – с цветков *Thladiantha*, *Monomordica* и некоторых других Cucurbitaceae (Rozen, 1978; Vogel, 1988; Романькова, 1989); *Centris* (Anthophoridae) – с цветков *Oncidium* из Orchidaceae (Vogel, 1988), *Angelonia*, *Basistemon* и *Calceolaria* из Scrophulariaceae (Vogel, 1974, 1988; B.Simpson et al., 1977c), *Krameria* из Krameriaceae (Vogel, 1974; B.Simpson et al., 1977c; B.Simpson, Neff, 1981), *Caesalpinia* и *Hoffmannseggia* из Caesalpiniaceae, *Nierembergia* из Solanaceae, *Cypella* из Iridaceae и с цветков многих Malpighiaceae (Vogel, 1988); *Paratrapedia* (Anthophoridae) – с цветков *Mouriri* из Melastomataceae (Buchmann, Buchmann, 1981) и некоторых Malpighiaceae (Neff, Simpson, 1981; Vogel, 1988); *Tapinotaspis* (Anthophoridae) – с цветков *Nierembergia* из Solanaceae (Cocucci, 1984) и *Calceolaria* из Scrophulariaceae (Vogel, 1988); *Tetrapedia* (Anthophoridae) – с цветков некоторых Iridaceae, Solanaceae и Scrophulariaceae (Vogel, 1988); *Epicharis* (Anthophoridae) и *Trigona pallens* (Apidae) – с цветков *Drymonia* из Gesneriaceae (Steiner, 1985); *Euglossa melanotrichia* (Apidae) – с цветков *Dalechampia* из Euphorbiaceae (Sazima et al., 1985).

Структуры для сбора и переноса масел обнаружены также на теле самок *Chalepogenus*, *Lanthanomelessa*, *Моноеса* и некоторых других родов из семейства Anthophoridae (Roberts, Vallespir, 1978; Neff, Simpson, 1981; Vogel, 1988). При этом Фогель (Vogel, 1988) полагает, что все 3 рода неотропической трибы Centridini (*Centris*, *Epicharis* и *Моноеса*) первоначально были облигатно связаны с Malpighiaceae и лишь позднее перешли также к сбору масла с растений других семейств.

Псевдокопуляция и сбор половых аттрактантов. У пчел открыты также такие необычные типы связей с цветками, как «псевдокопуляция» самцов некоторых родов пчел с цветками орхидных и сбор на цветках ароматических веществ, выполняющих функции половых аттрактантов у пчел и (или) вызывающих у них наркотическое опьянение.

Псевдокопуляция (pseudocopulation) – попытки самцов жалоносных насекомых (иногда также наездников-ихневмонид, мух и даже жуков) копулировать с цветками орхидных, что приводит к их опылению – представляет собой одно из самых удивительных явлений в живой природе. Самцы привлекаются цветком орхидных, благодаря выделяемому им запаху, близкому к половому феромону самки, и его внешнему сходству с самкой, включая опущенную нижнюю губу (напоминающую метасому пчел и некоторых ос), специфическую окраску цветка (в том числе создающую эффект отблеска сложенных крыльев перепончатокрылых) и даже структуры, подобные по форме антеннам насекомых.

Хотя до исследований Дарвина (Darwin, 1862) орхидеи считались самоопыляемыми растениями, наблюдения о привлечении их цветками самцов пчел публиковались еще в начале XIX в., в частности британским ботаником Смитом (Smith, 1829; цит. по: Kullenberg, 1961, p. 257). Вместе с тем ни эти данные, ни сходство цветков орхидей с насекомыми, также давно отмеченное (еще Линнеем в 1745 г.), долго не воспринимались исследователями как указания на существование специального механизма опыления орхидей, основанное на мимикрии их цветков. Даже после ярых доказательств опыления орхидных путем псевдокопуляции, полученных Поянном (Cottevon, Pouyanne, 1916; Pouyanne, 1917) в Алжире и рядом других исследователей (Godfery, 1925, 1929, 1930; Coleman, 1927, 1928, 1932, и др.), интерпретация этих данных продолжала быть предметом дискуссий. Крупнейший исследователь псевдокопуляции Кулленберг (Kullenberg, 1961, p. 258-259) считает, что основной причиной долгого непризнания рассматриваемого явления среди биологов был антропоморфизм их взглядов на поведение животных. Существование сложных систем стимулов у иных животных, чем человек, признано лишь с развитием объективных методов этологии в конце 40-х годов.

К настоящему времени опубликованы сотни работ по псевдокопуляции, которая рассматривается в качестве одного из ярких проявлений мюллеровой мимикрии (Proctor, Yeo, 1979, p. 375; Dafni, 1984, p. 259). Наиболее широко такой способ опыления распространен среди многочисленных видов рода *Ophrys* (см. сводки: Kullenberg, 1961; Pijl, Dodson, 1966; а также: Kullenberg, 1973a; Kullenberg, Bergström, 1976; Kullenberg et al., 1984; Vöth, 1987; Pouvreau et al., 1988, и др.). Сведения об опылении путем псевдокопуляции самцами насекомых имеются и для многих других орхидных (*Cryptostylis*, *Cynoches*, *Cymbediella*, *Dipodium*, *Diurus*, *Isotria*, *Orchis*, *Seriaria*, *Spiranthes*, *Thelymitra* и др.). Случаи копуляции с цветками орхидных отмечались для самцов 13 родов пчел из 6 семейств: Colletidae (*Colletes*), Andrenidae (*Andrena*), Halictidae (*Evyllaesus*, *Halictus*, *Lasioglossum*), Melittidae (*Macropis*), Megachilidae (*Anthidium*, *Osmia*) и Anthophoridae (*Anthophora*, *Ceratina*, *Eucera*, *Melectaw Tetralonia*). Из них наиболее устойчивые связи имеют палеарктические *Eucerini* (*Eucera* и *Tetralonia*) со многими видами рода *Ophrys*, цветки которых по строению и форме адаптированы к опылению самцами именно этих пчел (Kullenberg et al., 1984).

К описанному выше явлению близко опыление орхидных и некоторых других растений (ряд видов *Agaseae*, *Euphorbiaceae*, *Solanaceae*, также *Glossinia* и др.) самцами *Euglossinae*, которые собирают выделяемые цветками пахучие вещества и хранят их в специальных полостях в задних голенях (Kimsey, 1984), а затем используют как половые феромоны. Более 650 неотропических видов орхидных опыляются исключительно таким способом; в этой специфической, сопряженно эволюциониру-

Euglossinae (200 5) (Dodson, 1962, 1975; Pijl, Dodson, 1966; Ackerman, 1983; Feisinger, 1983; Robinson, 1984; Whitten et al., 1986; Roubik, Ackerman, 1987; J.Zimmerman et al., 1989).

2.2.

()
Ephedra (Bino et al., 1984).

(Robertson, 1925, 1928),

(polylectic) (oligolectic)
()
()
()
«- » (, , « »).

(: Chambers, 1968; Dingemans-Bakels, 1972; Westrich, Schmidt, 1987).

20%
, - 50% ,

40.1%
10% (, 1974 , 1974 , 1975).

(Apinae, Meliponinae, Halictinae - . 6.1),

23.

2/3 (1640
)
) : *Ancyla*, *Cubitalia*, *Protosmia*, *Pseudoanthidium*, *Stenosmia*, *Trilia*,
Jaxartinula, *Morawitzia*, *Notolonia*, *Opacula*, *Pseudeu-*
cera. 194
20 (Asteraceae – 59 Fabaceae – 44),
35%

()

1.2).

, 1967).

Anacardiaceae: *Colletes transitorius* (*Rhus cortarius*);

Apiaceae: *Colletes hylaeiformis* (*Eryngium*), *Andrena nanula*, *A. nuptialis* (*Eryngium*), *Epimethea samarcanda*;

Asparagaceae: *Andrena chrysopus* (*Asparagus*);

Asteraceae: *Colletes daviesanus*, *.fodiens*, *.halophila*, *.patellatus*, *.similis*,
C. tuberculatus (*Colletes* – *Tanacetum*

– *Carducideae*), *Andrena abbreviata*, *A. chrysopyga* (

– *Cichorioideae*), *A. combaella*, *A. denticulata*, *A. fedtschenkoi* (

Carduoideae), *A. fulvago* (*Cichorioideae*), *A. hesperia*,

A. humilis (*Cichorioideae*), *A. polita*, *A. taraxaci* (

Cichorioideae), *A. tridentata*, *Camptopoeum clypeare*, *.friesei*, *.frontale*,

Panurgus banksianus, *P. calcaratus*, *P. dentipes*, *Dufourea vulgaris*, *Dasyпода alter-*
cator (*Cichorioideae*, *Centaurea*),

Anthidium anguliventre, *Anthocopa scutellaris*, *A. spinulosa*, *A. villosa*, *Heriades crenulatus*, *H. truncorum*, *Icteranidium fedtschenkoi*, *I. laterale*, *Lithurge cornutum*,
L. fuscipenne, *Megachile bombycina*, *M. lagopoda* (), *M. ligniseca*,

M. melanopyga, *M. pilicrus*, *Mesanthidium pentagonum*, *Osmia fulviventris*, *O. leaiana*,
O. prasina, *O. sieversi*, *O. sita*, *Paranthidiellum cribratum*, *P. lituratum*, *Eucera melaleuca*,
Melissina nigriceps, *Tetralonia dentata*, *T. dufourii*, *T. graja*, *T. lyncea* (

Carduus, *Onopordon*), *T. nigriceps*, *T. ruficornis*, *Tarsalia ancyliformis*;

Boraginaceae: *Colletes nasutus* (), *Anchusa*), *Andrena nasuta* (), *A. stepposa* (), *Nonnea pulla*), *A. symphyti*, *Hoplitis adunca* (), *Echium*), *H. anthocopoides* ();

Brassicaceae: *Andrena aciculata*, *A. aeneiventris* (), *A. agilis-sima*, *A. anatolica*, *A. athenensis*, *A. atrata*, *A. bicarinata*, *A. chersona*, *A. dentiventris*, *A. figurata*, *A. flavobila*, *A. hypopolia* (), *A. niveata*, *A. nobilis*, *A. oralis*, *A. rufomaculata*, *A. scita*, *A. tringa*, *A. truncatilabris*, *Panurginus labiatus*, *P. lactipennis*, *P. sculpturatus*, *Metallinella brevicornis brevicornis*;

Campanulaceae: *Andrena curvungula*, *A. limbata*, *A. pandellei*, *A. paucisquama*, *A. rufizona*, *Halictoides dentiventris*, *H. inermis*, *Lasioglossum costulatum*, *Melitta budensis*, *M. haemorrhoidalis*, *M. tricineta*, *Chelostoma distinctum*, *Ch. florissomme*, *Ch. foveolatum*, *Ch. fuliginosum*, *Hoplitis mitis*, *H. praestans* () – *Campanula*);

Chenopodiaceae: *Colletes annulicornis* (?) *Horaninowia ulicina*);

Convolvulaceae: *Systropha curvicornis*, *S. planidens*, *S. popovi*, *S. ruficornis*, *Eremaphanta convolvuli*;

Cucurbitaceae: *Andrena florea* () *Bryonia*), *Ctenoplectra davidi* () *Thladiantha dubia*);

Dipsacaceae: *Andrena hattorfiana*, *A. marginata*, *Dasygaster braccata*, *D. spinigera*, *D. suripes*, *D. thoracica*, *Anthidium interruptum*, *T. pollinosa*, *T. scabiosa*;

Ericaceae: *Colletes succinctus* () – *Calluna vulgaris*, *Asteraceae*), *Andrena fuscipes* () *.vulgaris*);

Fabaceae: *Colletes marginatus* () *Andrena aberrans* (?) – *Cytisus ratisbonensis*), *A. gelriae*, *A. intermedia*, *A. lathyri* () – *Lathyrus*, *Vicia*), *A. ovatula* () *A. wilkella*, *Melitturga clavicornis*, *M. praestans*, *Nomia diversipes*, *Rhopitoides canus*, *Melitta dimidiata*, *M. leporina*, *Anthidiellum strigatum*, *Chalicodoma derasa*, *Ch. ericetorum*, *Ch. flavipes*, *Ch. schnabli* () *Alhagi*), *Ch. stolzmanni*, *Hoplitis claviventris*, *H. fulva*, *H. loti* () *Lotus*), *H. princeps*, *H. ravouxi*, *H. tridentata*, *Kumobia tenuicornis*, *Megachile circumcincta*, *M. leucomalla*, *M. nitidicollis*, *M. saussurei*, *M. terminata*, *Osmia versicolor*, *. xanthomelaena*, *Trachusa byssina* () – *Lotus corniculatus*, () *Amegilla nigricornis* () *Alhagi*), *Anthophora altaica*, *A. fulvitaris*, *A. pedata* () *Astragalus*), *A. testaceipes*, *Eucera clypeata* () *. interrupta* () *. tuberculata* () *Tetralonia ruficollis*;

Lamiaceae: *Evylaeus clypearis*, *E. convexiusculus*, *E. longirostris*, *Rophites caucasicus*, *R. hartmanni*, *R. quinquespinosus*, *R. trispinosus*, *Clisodon furcatus*, *Paramegilla ireos* (?) *Phlomis tuberosa*);

Lythraceae: *Melitta nigricans* () *Lythrum salicaria*), *Tetralonia salicariae* ();

Malvaceae: *Anthocopa serrilabris*, *Tetralonia distinguenda*, *T. macroglossa*;

Peganaceae: *Pararhophites orobinus* () *Peganum harmala*).

Primulaceae: *M.europaea* (= *M.labiata* auct.), *Macropis frivaldskyi*, *M.fulvipes* (все узкие олиголекты на *Lysimachia*);

Ranunculaceae: *Colletes punctatus* (монолект на *Nigella arvensis*), *Chelostoma maxillosum* (узкий олиголект на *Ranunculus*);

Rosaceae: *Andrena potentillae* (узкий олиголект на *Potentilla*);

2.4. Адаптации пчел-олиголектов

Пространственно-временная приуроченность к кормовым растениям. Естественно, распространение узких олиголектов и особенно монолектов ограничено ареалами их кормовых растений, а период их лёта – временем цветения этих растений. Наиболее яркие примеры сопряженности распространения пчел и опыляемых ими растений дают случаи, когда кормовое растение монолекта встречается спорадически. При этом, как правило, ареал и диапазон заселяемых стаций у пчелы уже, чем у растения.

Так, гармала обыкновенная (*Peganum harmala*, *Peganaceae*) распространена в полупустынях и пустынях Палеарктики от Западного Средиземноморья до Монголии, но встречается преимущественно у мест скопления скота, так как требует высокого содержания азотистых солей в почве. На всем протяжении ареала опыляется преимущественно полилектичными пчелами из подсемейства *Halicinae*. Единственный приуроченный к *Peganaceae* в Палеарктике вид пчел – *Pararhophites orobinus* (*Anthophoridae*), являющийся монолектом на *P.harmala*, – встречается только в ирано-туранских пустынях, причем в крупных зарослях гармалы довольно обилён. Трофическая специализация *P. orobinus* установлена Поповым (1949). Этот вид устраивает гнезда в песчаной почве, среди кустиков растений. По наблюдениям авторов в Туркменистане и Таджикистане, самцы и самки (по крайней мере, до начала строительства собственных гнезд) ночуют и часто прячутся от непогоды в бутонах гармалы. По-видимому, и опыление ее цветков *P.orobinus* производит еще до их полного раскрытия, хотя активно посещает цветки, собирая нектар вплоть до их увядания. Очевидной адаптацией к протискиванию в бутон гармалы между лепестками является более латеральная, чем у других пчел, ориентация ног, придающая *P.orobinus* своеобразный облик.

Наблюдается строгая синхронность фуражировочной активности монолектов и узких олиголектов с временем цветения их кормовых растений в течение сезона и суток. Линсли и Кэйзир (*Linsley, Cazier, 1970*) выделяют 5 временных категорий суточной активности пчел: утренняя, дневная, послеполуденная, сумеречная и ночная. По этой классификации почти все палеарктические пчелы попадают в категорию «дневных» или «утренне-дневных». Наиболее разнообразны по суточной активности пчелы Неотропической области и юга Неарктики.

Приведем несколько примеров по этому региону. *Hemihalictus lustrans* (*Halictidae*), обитающий на юге США, собирает пыльцу почти исключительно с цветков *Ruthorappus carolinanus* и *P. rothrockii* (*Asteraceae*), которые цветут в течение 2 ч сразу после восхода солнца. При этом самки *H.lustrans* открывают пыльники *Ruthorappus* и извлекают из них пыльцу раньше других насекомых (*Daly, 1961; Estes, Thorp, 1975*).

Напротив, такие узкие олиголекты на *Oenothera* (*Onagraceae*), как распространенные в пустынях Северной Америки *Sphexcodogastra noctivaga*, *S. texana* (*Halictidae*), *Andrena rozeni*, *A. vespertina*, *Perdita bequaertiana* и *P. pallida* (*Andrenidae*), соответственно времени раскрытия цветков кормовых растений ведут строго сумеречной и ночной образ жизни (*Linsley, 1978*). Эти пчелы, однако, фактически являются ворами пыльцы, поскольку цветущие ночью *Oenothera* опыляются почти исключительно бражниками (Фэгри, Пэйл, 1982, с.84). Преимущественно ночная и сумеречная активность свойственна большинству *Diphaglossinae* (*Rozen, 1984a*), хотя далеко не все виды этого неотропического подсемейства олиголектичные.

Известны случаи и бимодальной суточной активности. Так, *Synhalonia venusta* (*Anthophoridae*) – узкий олиголект на *Camissonia* (*Onagraceae*) – в пустынях на юго-западе Неарктики обычно берет пыльцу с цветков своих кормовых растений в течение 1 ч до и 1 ч после восхода солнца, а затем 1 ч до и 1 ч после его захода (*Linsley et al., 1964*). Пчелам с сумеречной и ночной активностью обычно свойственны крупные размеры тела и увеличенные глазки (*ocelli*). В тропиках такой образ жизни ведут не только некоторые узкие олиголекты, но и многие полилектичные виды пчел, особенно среди *Meliponinae* (*Wolda, Roubik, 1986*).

Морфологические и этологические адаптации. Пчелы-олиголекты морфологически обычно слабо отличаются от родственных им полилектичных видов в том

(, 2.5),

Colletidae – Euryglossinae),
Euryglossa tubulifera (Colothamnus (Myrtaceae) (T.Houston, 1983),
Niltonia virgilia (Paracolletini),
Jacaranda puberula (Bignoniaceae) (Laroca, 1985).

Hoplitis anthocopoides (Osmiini) – *Echium vulgare* (Boraginaceae),
(Strickler, 1979).

Convolvulus arvensis
(Rophitinae).

Systropha

« *Systropha*

Thomisidae.

Convolvulus,

(, Apiaceae Brassicaceae),

(), (Linsley,
1978; Eickwort, Ginsberg, 1980; Feisinger, 1983; Reddi, Reddi, 1984; Dobson, 1987,
.).

(: Feisinger, 1983, .286;

).

()

крывание ареалов близких видов и вызванная этим гибридизация между ними широко распространены среди растений (Грант, 1984).

В этих условиях представляется сомнительной способность пчел вообще осуществлять направленный отбор даже в изолированных популяциях опыляемых ими растений и тем более дизруптивный отбор, связанный с поддержанием и усилением различий в цветках, возникших ранее при изоляции. По-видимому, пчелы, как и другие векторы опыления (прочие насекомые, некоторые птицы, летучие мыши, ветер), скорее, играют, по крайней мере в типичных ситуациях, роль не создающего, а дезинтегрирующего фактора, обеспечивая гибридизацию растений, у которых она гораздо более обычна, чем в животном мире (Stebbins, 1950, 1959, 1974; Baker, 1951; Грант, 1984). Наблюдаемое разнообразие цветков также не может быть объяснено только адаптациями к опылителям (Heinrich, 1975b).

О конкуренции в системе «растения—опылители». Неясен еще и, пожалуй, центральный вопрос проблемы — о наличии конкуренции между растениями за опылителей и между пчелами (и другими опылителями) за источники корма (прежде всего пыльцу и нектар), точнее — об интенсивности и постоянстве такой конкуренции, служащей необходимым условием для протекания взаимного отбора, который должен вести к сопряженной эволюции цветковых растений и их опылителей. Специальных исследований конкуренции проведено пока явно недостаточно, а имеющиеся данные противоречивы. Большинство выводов, якобы свидетельствующих о существовании конкуренции, сделано на основе выявленных различий по фенологии, суточной динамике и некоторым другим особенностям биологии и экологии между совместно обитающими видами пчел или растений.

В таких работах нарушена логика приложения известного принципа Гаузе «об исключении»: вместо поиска факторов, минимизирующих конкуренцию между видами (когда ее наличие доказано), пытаются доказать ее существование тем, что у рассматриваемых видов обнаружены различия по занимаемым ими экологическим нишам, которые могут быть в действительности вызваны совсем иными причинами (Пианка, 1981; Brew, 1987; Джиллер, 1988). Именно таким образом демонстрировались конкурентные отношения, в частности, между пчелами, опыляющими *Ranunculus* в штате Калифорния (США) (Linsley, MacSwain, 1959), *Cassia* в штате Аризона (Linsley, Cazier, 1970, 1972), *Larrea* на юго-западе США и в Аргентине (Hurd, Linsley, 1975; B.Simpson et al., 1977b), *Agava* в штате Аризона (Scharfer et al., 1979), *Salvia* в Коста-Рике (Hedström, 1984), *Prosopis* в штате Аризона и Аргентине (B.Simpson et al., 1977a), а также между совместно обитающими видами *Andrena* из подрода *Diandrena* (Thorp, 1969).

Наиболее тщательные исследования проведены на шмелях. В субарктической и лесной зонах многих районов Северного полушария показано, что распределение разных видов *Vombus* по одновременно цветущим растениям неодинаково. Некоторые авторы (например: Macior, 1971; Heinrich, 1976a; Vintrová, 1981; Ranta et al., 1984) трактуют эти данные как доказательство конкуренции, хотя они хорошо объясняются просто предпочтением шмелями тех цветков, глубина венчика которых соответствует длине их хоботка (Graenicher, 1909; Ranta, Vepsäläinen, 1981; Ranta et al., 1981; Ranta, 1984; Pouvreau, 1985; R.Johnson, 1986; Harder, 1988, и др.), что дает возможность шмелям фуражировать наиболее эффективно (Inouye, 1980; Harder, 1988). При этом как у североамериканских, так и у европейских шмелей среди наиболее массовых (на локальном и региональном уровнях) преобладают виды с умеренной (средней)

(Ranta, 1984).

(Macior, 1971; Mosquin, 1971; Frankie et al., 1974; Pojar, 1974; Reader, 1975; Heinrich, 1976b; Waser, Real, 1979; Opler et al., 1980; Pleasants, 1980; Plowright, Hartling, 1981; Waser, 1983,).

(Waddington, 1979).

(Kochmer, Handel, 1986),

Rathcke, 1979).

(Poole,

(: Eickwort, Ginsberg, 1980, p. 429),

Bombus (D.Morse, 1977 , 1977b, 1978, 1979, 1982; Bowers, 1985; Soltz, 1987),

(D.Morse, 1981),

(Decelles, Laroca, 1979).

2

(*Bombus*

appositus .*flavifrons*),

(

,),

(Inouye, 1978).

:

« »

(Thomson et al., 1987).

(D.Morse, 1982).

Apis

Trigona (L.Johnson, Hubell, 1974; Wiemer et al., 1983),

Trigona (Koeniger, Vorwohl, 1979).

(Bowers, 1985)

Bombus flavifrons .*rufocinctus*

()

1- (Benest, 1976),

3 *Apis mellifera*

Dahlia,

(1954),

(2.7),

«

»

(. 9.6)

тальном участке во Французской Гвиане численность безжалых пчел (подсемейство Meliponinae) на цветках, посещаемых *A. mellifera*, заметно упала (Roubik, 1978, 1980), но никаких изменений в количестве расплода, выращиваемого в семьях Meliponinae, при этом не произошло. Не выявлено различий в распределении шмелей по цветкам *Trifolium repens* и *Vicia cracca* между участком, изолированным на 1 сут и теперь богатым нектаром, и контрольным (D.Morse, 1980). Вообще же численность фуражирующих шмелей и других пчел в среднем на 1 цветок прямо пропорциональна количеству нектара, выделяемому на участке (Pleasants, 1981; M.Zimmerman, 1983; Wright, 1985). В целом насекомые-опылители стараются собирать нектар в тех местах и на тех цветках, где калорийность нектара выше и где он доступнее (Southwick et al., 1981). Специальный статистический анализ посещений цветков *Convolvulus argvensis* тремя видами Halictinae привел к заключению, что пчелы каждого вида фуражируют независимо от других (Waddington, 1976, 1979a).

В такой же степени противоречивы и данные о конкуренции между растениями за опылителей. Согласно существующим представлениям (например: D.Levin, Anderson, 1970), конкуренция должна проявляться в уменьшении посещаемости опылителями цветков растения в присутствии более сильного конкурента. Подобный эффект неоднократно наблюдался, особенно при отвлечении медоносных пчел, выставленных для опыления определенной культуры, на другие растения, обильно выделяющие нектар (например: Free, 1968). Известны и случаи, когда одновременно цветущие растения при их совместном произрастании давали более низкий урожай семян, чем при раздельном (Sharitz, McCormick, 1976; Campbell, 1985), но эволюционное значение подобных явлений неясно. В ряде других исследований показано, что растения не конкурируют за их предпочтение опылителями (Thomson, 1978, 1982; Brown, Kodric-Brown, 1979; Kephart, 1983; Campbell, Motten, 1985; Campbell, 1987, и др.). При этом завязываемость семян часто лимитируется скорее недостатком пыльцы из-за преобладания неспецифических опылителей, посещающих одновременно много видов растений (Herreira, 1988). В целом авторы современных обзоров склоняются к мнению, что роль конкуренции между растениями за опылителей, как и свидетельства о ее наличии, часто переоцениваются (Feisinger, 1983; Kevan, Baker, 1983; Kochmer, Handel, 1986; Kikkawa, 1987).

Конкуренция между растениями за опылителей, очевидно, может возникать только при их недостатке, а между опылителями — при недостатке ресурсов питания. Прямые измерения тесноты конкурентных отношений в системе «растения—опылители», проведенные авторами в Бадхызском заповеднике (юг Туркменистана) в 1978 г. (Песенко и др., 1980, 1982), показали, что энтомофильные растения выделяют значительно больше пыльцы, чем ее нужно для поддержания минимально необходимой популяции пчел. Избыток опылителей обеспечивает возможность многократных посещений ими каждого цветка, и при этом половина пыльцы, выделенной всеми цветками, все равно остается не востребованной. К выводу о наличии «сверхобильных» ресурсов пищи для опылителей (обычно кроме весеннего периода) в разных природных зонах пришли и некоторые другие исследователи (Mosquin, 1971; Ranta, Vepsäläinen, 1981; Ginsberg, 1983; Nelson et al., 1985; Camillo, Garófalo, 1989a).

Пчелы, как известно, относятся к животным с относительно низкой плодовитостью и длительным (обычно годичным) циклом развития (раздел 1.3). Их численность, помимо обилия ресурсов питания, сильно зависит от наличия мест для гнездования и пресса со стороны паразитов и клептопаразитов. Численность раз-

ных видов пчел в данный сезон, кроме того, отражает ситуацию с этими факторами в прошлые годы. Поэтому не удивительно, что корреляция между цветущей растительностью и населением пчел на биоценологическом уровне довольно слаба (Песенко, 1974а, 1974б, 1976а; Moldenke, 1975; 1979; Tepedino, Stanton, 1981). Это, в свою очередь, указывает на пространственно-временную непредсказуемость наличия и обилия определенных цветущих растений для пчел и, следовательно, на спорадический характер конкуренции между ними за источники пыльцы и нектара.

Сопряженность филогений. Сопряженность эволюции пчел и цветковых растений четко не демонстрируется и на филогенетическом уровне, особенно учитывая, что родственные отношения между основными семействами и предками растений еще не установлены. В мировой фауне пчел приуроченность к определенным ботаническим группам слабо выражена на всех таксономических уровнях выше видового. Лишь очень немногие и всегда небольшие роды и подроды пчел состоят исключительно из олиголектов на каком-либо одном семействе растений.

В частности, из почти 100 палеарктических родов гнездостроящих пчел только 17 (включая 3 монотипных) проявляют подобную приуроченность: *Camptopoeum*, *Lithurge*, *Melissina*, *Panurgus*, *Paranthidiellum* и *Tarsalia* (все к Asteraceae), *Melitturga*, *Rhophitoides* и *Kumobia* (все к Fabaceae), *Rophites* и *Clisodon* (оба к Lamiaceae), *Ctenoplectra* (к Cucurbitaceae), *Halicitoides* (к Campanulaceae), *Macropis* (к Primulaceae), *Panurginus* (к Brassicaceae), *Systropha* (к Convolvulaceae), *Pararhophites* (к Pezomachaceae). Из крупных родов больше всего специализированных подродов имеют голарктический *Andrena* и американский *Perditia* (оба из семейства Andrenidae), среди видов которых вообще очень много олиголектов.

Вместе с тем многие различия между семействами, подсемействами, трибами, а иногда и родами пчел связаны со структурами, непосредственно участвующими в сборе пыльцы, нектара и других продуктов цветков (о морфологических приспособлениях пчел для сбора и переноса масел и запаховых субстанций, выделяемых цветками, см. раздел 2.1). Эти различия прежде всего касаются как строения лабиомаксиллярного комплекса («хоботка») пчел, основной функцией которого является всасывание нектара, так и расположения скопы, ее формы, длины и структуры образующих ее волосков.

В диагнозах и определительных таблицах надвидовых таксонов пчел обычно фигурирует число максиллярных (от 2 до 6) и лабиальных щупиков (от 2 до 4). Удивительным исключением в мире насекомых оказалась *Andrena grossella*, описанная Грюнвальдом (Grünwaldt, 1976) по нескольким десяткам экземпляров из Греции. Как максиллярные, так и лабиальные щупики этой пчелы стабильно состоят из 9 члеников, очевидно, в результате их вторичного дробления. Разные таксоны пчел отличаются не только по форме и относительным размерам этих члеников и других частей лабиомаксиллярного комплекса и по его общей длине, но и по структурному составу комплекса. Например, лациния (одна из частей максиллы) редуцирована у Halictidae и частично у Oxaeidae (Michener, Greenberg, 1985), а лорум («субментум») по: Michener, 1944; базальный склерит лабиума обычно Y-формы) и ментум («постментум») по: Snodgrass, 1956; суббазальный склерит лабиума обычно удлинённой формы) полностью или частично десклеротизованы у большинства «короткохоботковых» пчел (см. первые 5 семейств в табл. 1) (Michener, 1985a). Различия в строении лабиомаксиллярного комплекса между «коротко-» и «длиннохоботковыми» пчелами непосредственно влияют на его функционирование, в том числе на скорость всасывания нектара (Harder, 1983).

Митчелл (Mitchell, 1960, p. 18) выделяет 6 типов расположения скопы на теле самок гнездостроящих пчел: 1) на проподоуме, задних вертлугах, бедрах и голених (наиболее примитивный тип) – Colletini, Andreninae; 2) на задних бедрах и голених – Diphaglossinae, Halictidae; 3) на вентральной поверхности метасомы («брюшная щетка») – Fideliidae, Megachilidae (кроме *Aspidosmia*; Peters, 1972), часть Paracolletini и Xeromelissinae; 4) на задних голених только – Panurginae; 5) на задних голених и метабазитарзусах – Melittidae, Anthophoridae; 6) тибальная скопа в форме «корзиночки» (sorbicula) – Apidae. В ряде случаев наблюдается скопа смешанного типа. Например, у многих Halictini, помимо скопы на задних бедрах и голених, имеется негустая брюшная щетка, которая состоит из 4-5 поперечных рядов волосков, отходящих близ заднего края постгрудлярных полей стернумов. У Paracolletini и *Eremapis* (Echomalopsini) брюшная щетка используется только для сбора пыльцы с цветков, а не для ее транспортировки (Neff, 1984); у Stenoplectridae – для сбора и переноса масел (Rozen, 1978; Романькова, 1989). Наконец, за немногими исключениями (раздел 7.2), скопа вообще отсутствует у самок Hylaeinae и Euryglossinae, которые переносят пыльцу в зобике, как и нектар.

) , (-
 , -
 — . » (. . .) « -
 , , -
 - , - ,

2.6.

• , ()
 , , ()
), 40-50%, . . . , -
 (Wiegert, Petersen, 1983). , 2 , -
 « » - , -
 , () -

(Heinrich, Raven, 1972).

(Abrol, 1986, 1987), *Megachile* (27.2)
 1 0.47 , *Chalicodoma flavipes* (43.7) -
 0.67 1 0.0086 0.0074 , 70-90 :
 13-15% ,
 ()
 (Heinrich, 1972, 1973, 1975 , 1979 , .), 0.2
 1 11.3). 1.1-2 (-

: 1) , 2) -
 , 3) , 4) -
 (Kevan, Baker, 1983, p. 425). -

/ , -
 , -
 . . . -

- () () 1-2
- (.Frisch, 1967; Menzel et al., 1974; Corbet et al., 1984; Buchanan, Bitterman, 1988,) (Heinrich, 1979 , 1979b; Laverty, 1980; M.Zimmerman, 1982b,), (Pijl, 1954 , 1954b, 1954 ; Thorp, 1979).
- « » (nectar guides) (Penny, 1983).
- (M.Zimmerman, 1982b).
- « » (Trifolium pratense)
- Bombus lucorum*
- « ».
- Melampyrum (Meidell, 1946) Aquilegia (Macior, 1966). (Pijl, 1954 , 1954b, 1954 ; Linsley et al., 1966; Sage, 1968; Schremmer, 1972,).
- (Hurd, Linsley, 1963) (), *Perdita*
- hurdi* (Panurginae) Proboscidea
- Trigona*
- Melastomataceae
- (Renner, 1983). *Plectranthus vestitus*
- (Lamiaceae) *Pachymelus limbatus* (Habropodini)
- Bombus, Megachile, Xenoglossa, Xylocopa, Euglossa, Paratrape-*
- dia* Solanum
- Cassia (Solanaceae), Senecio (Asteraceae), Cucurbita (Cucurbitaceae), Argemone (Papaveraceae), Mouriri (Melastomataceae), Melampyrum Pedicularis (Scrophulariaceae), Rosaceae (: Buchmann, 1985).
- (: Waddington, Holden, 1979; Pyke, 1980; Marden, Waddington, 1981; M.Zimmerman, 1982b),
- Bombus* (Cameron, 1981) *Xylocopa* (Pijl, 1954b, 1954c; Frankie, Vinson, 1977)

Цветковая константность. В качестве важного фактора, повышающего эффективность фуражирования, многими авторами рассматривается *цветковая константность* (flower constancy) пчел. В отличие от рассмотренной выше олиголектии, являющейся стабильным видовым свойством, константность характеризует фуражировочное поведение отдельных особей. Она проявляется в том, что самки полилектичного вида в течение одного или нескольких фуражировочных полетов посещают цветки только одного вида растений, несмотря на их имеющийся богатый выбор. Явление цветковой константности открыто еще в начале века (Betts, 1920; Clements, Long, 1923). Наиболее сильно оно выражено у медоносных пчел (Brittain, Newton, 1933, 1934; Grant, 1950; Manning, 1957; Free, 1963, 1970a; Wells, Wells, 1983; Wells et al., 1983) но отмечено также у шмелей (Free, 1970b; Heinrich, 1975b, 1976c, 1979b; Heinrich et al., 1977; Laverty, 1980; Teräs, 1981; Thomson, 1981), а иногда, как показал анализ пыльцы в обножках самок, встречается и у некоторых одиночных полилектичных пчел (Chambers, 1968; Dingemans-Bakels, 1972; Raw, 1974; Tasei, 1976).

Посещение цветков только одного вида позволяет быстрее овладеть приемами наиболее эффективной работы на нем и лучше их запомнить. По-видимому, имеет значение и возможность более плотной упаковки однородной пыльцы в обножке (Zahavi et al., 1984). Хотя обычно полилектичные пчелы предпочитают посещать наиболее обильно цветущие виды растений (D. Levin, Anderson, 1970), а среди них те, цветки которых имеют наибольшие пыльцевые запасы, отдельные особи медоносных пчел и шмелей могут проявлять константность к растениям с меньшим количеством пыльцы и/или нектара в цветках (Heinrich, 1979b; Wells, Wells, 1983). По-видимому, это можно объяснить необходимостью диверсифицировать источники пищи, получаемой колонией, а также потребностями в некоторых определенных веществах, имеющихся в нектаре и/или пыльце только отдельных видов растений. В ряде случаев между семьями медоносных пчел отмечены различия в предпочтении тех или иных растений, что, по мнению некоторых авторов (Mackensen, Tucker, 1973; Gonclave, Stort, 1978), указывает на наличие генетической составляющей, которая влияет на цветковую константность.

Организация фуражирования. Пчелы быстро обучаются не только адекватным приемам работы на цветках разных видов растений, но и эффективным способам организации фуражировки. Большинство соответствующих наблюдений и экспериментов проведено на шмелях. В частности, выявлены следующие интересные закономерности. Шмели чаще всего покидают соцветие сразу после посещения цветка с малым количеством нектара и обычно остаются, чтобы обследовать остальные цветки, если в цветке окажется много нектара (Hodges, 1981, 1985a, 1985b; Рыке, 1982; Cresswell, 1990). От результатов посещения соцветия или отдельного цветка зависит расстояние и направленность перелета к следующему: если посещение было вознаграждено хорошим взятком, шмель обследует ближайший цветок (или соцветие), независимо от их взаимной ориентации, но если посещенный цветок был пуст, то шмель перелетает на большее расстояние, причем в том же направлении, что и при предыдущем перелете (Рыке, 1978b, 1984; Hartling, Plowright, 1979; Heinrich, 1979a; Pleasants, Zimmerman, 1979; Hodges, Miller, 1981; M. Zimmerman, 1982a, 1983; Ott et al., 1985; Plowright, Galen, 1985). Такая тактика позволяет пчелам находить участки с обильными ресурсами. Экспериментами на искусственных цветках разного цвета с дозируемым содержанием нектара установлено, что шмели предпочитают посещать цветки с меньшей изменчивостью в количестве нектара, даже если в среднем в них содер-

(Real, 1981; Waddington et al., 1981; Real et al., 1982; Harder, Real, 1987).

« (risk averse; : Pyke, 1984) : Caraco, 1980).

((Wells, Wells, 1984; Thompson et al., 1987; Cartar, 1988).

(theory of optimal foraging). 20

(, , -

: 1) (-

), 2) ((

), 3) ((

), 4) « (, 5)

) (Pyke, 1984). ()

(MacArthur, Pianka, 1966) (Schoener, 1969, 1971). (Emlen, 1966, 1968), 14% (Pyke, 1984) 20% -

(Heinrich, 1979b, 1983; Ollason, 1980; Tepedino, Parker, 1982; Wells, Wells, 1983; Haynes, Mesler, 1984; Pierce, Ollason, 1987,).

(. . . , -

), (, , , -

, - , , -

, (, , -

), -

, - , , -

, - , -

, - , -

, (A.Houston et al., 1988), -

, -

, -

(, ,) , -

(. . .) , (. . .

) -

(Pyke, 1978 , 1978b, 1979)

(Heinrich, 1983) (Haynes, Mesler, 1984).

2.7.

3000

(McGregor, 1976),

95% 500

()

Apoidea.

1/3 (Free, 1970 ;

, 1973).

190 (

)

(10

(8

() -

(3 (4

143 (M.Levin, 1983; Bales, 1985): 20 140

Apoidea. Они в значительном числе присутствуют в садах, на бахчах и плантациях других энтомофильных культур, на приусадебных участках. Обилие диких пчел заметно повышается вблизи целинных или залежных участков, которые служат их резерватами (в том числе балки, пустыри, опушки лесонасаждений и т. п.).

Особое значение дикие пчелы приобретают, во-первых, на территориях, где пчеловодство неразвито или затруднено по климатическим условиям. В России и сопредельных странах это относится прежде всего к ландшафтными зонам лесотундры, полупустыни и пустыни. Во-вторых, от диких пчел практически полностью зависит возделывание тех растений, которые из-за особенностей строения или функционирования цветка не могут эффективно опыляться медоносной пчелой. К таким растениям следует прежде всего отнести красный клевер и посевную люцерну – представителей семейства Fabaceae (бобовые), выращиваемых на сено и зеленую массу для скармливания скоту, а также некоторые сорта яблони.

Красный клевер (*Trifolium pratense* L.) в основном возделывается в лесной зоне Северного полушария и в соответствующих этой зоне поясах горных районов. Зависимость урожая красного клевера от шмелей известна настолько давно, что получила отражение в художественной литературе (имеется в виду английская притча о влиянии старых дев на производство молока). Длина (глубина) венчика цветков составляет 7.5-12.4 мм (в среднем 10 мм), но нектар, который выделяется в основании цветка, обычно не поднимается выше 1.35-1.47 мм. В связи с этим регулярно потреблять его могут только пчелы с длиной хоботка более 8.5 мм. Медоносная пчела, имеющая хоботок длиной 5.9-6.25 мм, может доставать нектар лишь из самых неглубоких цветков красного клевера, причем в условиях его наибольшего подъема, и отчасти залезая головой в венчик (Dennis, Haas, 1967). В связи с этим лишено основания мнение ряда авторов (например: Скориков, 1928, 1936; Алпатов, 1946, 1948; Смараглова, 1969) о существовании некоторых рас *Apis mellifera*, длина хоботка которых якобы достаточна для взятия нектара из цветков этого растения. Тем не менее при сборе пыльцы медоносные пчелы успешно опыляют красный клевер, поэтому при определенных условиях – прежде всего это высокое насыщение ими плантации (не менее 2 семей на 1 га) и наличие рядом медоносов – с их помощью можно получать стабильные урожаи семян красного клевера (см. обзоры: Губин, 1947; G.Bohart, 1957, 1960; Dennis, Haas, 1967; Free, 1970a; McGregor, 1976). Привлекательность этого растения для медоносных пчел увеличивается при их «дрессировке» – скармливании сахарного сиропа, которому придан соответствующий аромат (Губин, 1936, 1947; Гринфельд, 1954, и др.). Конечно, наиболее эффективными опылителями красного клевера являются шмели, которые при достаточной численности обеспечивают получение значительно более высокого урожая семян. В числе «клеверных» видов обычно называют *Bombus hortorum*, *B. subterraneus*, *B. pascuorum*, *B. distinguendus*, *B. lapidarius*, *B. derhamellus*, *B. silvarum*, *B. equestris*. При этом наиболее «короткохоботковые» шмели, такие как *B. terrestris* и *B. lucorum*, обычно достают нектар через отверстия, прогрызаемые ими в венчиках красного клевера, что приводит к преждевременному увяданию цветков.

Посевная люцерна (*Medicago sativa* L.) широко возделывается в лесостепной, степной и более аридных (здесь только в условиях орошения) зонах в более чем 80 странах мира. Особенностью ее цветка является то, что после его распускания так называемая колонка – тычиночная трубка, состоящая из 9 сросшихся тычинок (10-я тычинка – свободная), и расположенный внутри нее тонкий пестик – остается внутри лодочки в напряженном состоянии. Колонка удерживается двумя внутренними выростами лодочки и длинными пальцеобразными отростками весел, входящими в углубление лодочки. Колонка освобождается, только когда насекомое-опылитель, погружая хоботок в зев венчика и упиравшись головой в парус, раздвигает задними ногами весла. Колонка, освобожденная от зацепа с отростками весел, силой тургорного давления выскакивает вверх и, двигаясь к парусу, ударяется о тело насекомого. При этом на рыльце разрушается слизистая пленка, и оно становится способным воспринимать пыльцу. Механизм вскрытия цветка люцерны («взрывной») – по терминологии Фэгри и Прэйла, 1982), описанный еще в середине прошлого века (Henslow, 1867), был назван Кокереллом (Cockerell, 1899) «триппингом» (tripping). Проблема опыления люцерны и ее опылители посвящена огромная литература, которая обобщена для соответствующих периодов времени в следующих публикациях на русском языке: Попов (1956в), Песенко (1982), Песенко, Радченко (1992). Опыление цветков люцерны успешно осуществляют дикие пчелы с крупным или средней величины телом из многих родов. Основными ее опылителями на территории России и сопредельных стран являются *Andrena flavipes*, *A. labialis*, *A. ovata*, *Melitturga clavicornis*, многие галиктины из родов *Halictus*, *Lasioglossum*, *Eurylaeus* и *Seladonia*, *Rhophitoides canus*, *Nomia diversipes*, *Melitta leporina*, *Anthidium florentinum*, *Megachile argentata*, *M. centuncularis*, *M. rotundata*, *M. willughbiella*, *Osmia coeruleascens*, *Eucera clypeata*, *E. longicornis*, *E. interrupta*, *Tetralonia tricolorata*, а также некоторые виды *Anthophora* и *Bombus*. В обычных условиях *Apis mellifera* – малоэффективный опылитель люцерны, так как данная пчела плохо адаптирована к фуражированию на ее цветках, что установлено более 60 лет назад (Grau, 1925; Костылев, Виноградов, 1934; Синадский, Каргополов, 1935). Медоносные пчелы берут нектар не через зев венчика, а сбоку цветка люцерны, через щель между веслом и парусом, как правило, не вскрывая и не опыляя цветок. Высказывания ряда авторов об успешном опылении люцерны этими пчелами

(1955). *A. mellifera*
 (Motter, 1981) (Hely,
 Zorin, 1977). *A. mellifera*
 (G.Bohart, 1957; Traynor, 1980; Motter, 1981; Rincher et al., 1988) (Hely, Zorin, 1977).
 (Malus domestica). «Golden
 Delicious» «Delicious», (Kuhn, Ambrose, 1982, 1984).
 (Percival, 1965) « (illegitimate).
Osmia;
 50
 (*Apis*). (*A. mellifera*),
 (Sakagami, Kouta, 1958) (*A. florea*)
 (Schneider, Djallal, 1970).
 « » (*A. mellifera*
 40
 (*A. dorsata*),
 (Crane, 1978; Mishra, 1989).
 (Meliponinae).
Apis,
Trigona, Melipona
Trigona carbonaria, T. limao, Melipona beechii,
M. trinitatis Meliponinae (Nogueira-Neto, 1953; Bennett, 1964,
 1965; Ordetx, Perez, 1966; Kent, 1984; Sommeijer, Bootsma, 1987; Heard, 1988;
 Velthuis, 1990; Acereto et al., 1991; Crane, 1992,).
 (*Bombus*).
 (Huber, 1802). XIX (Hoffer, 1882)
 (Sladen, 1912) (Linhardt, 1912)

которыми пользуется большинство исследователей до настоящего времени (Plath, 1922, 1923, 1934; Frison, 1928; Pedersen, Bohart, 1950; Postner, 1951; Гринфельд, 1954; Вовейков, 1954; Fye, Medler, 1954a; Stein, 1956; Eugene, 1957; Medler, 1958b, 1962; Hobbs et al., 1960, 1962; Holm, 1960, 1966; Zápletal, 1961; Малышев, 1963; Berthelem, 1966; Plowright, Jay, 1966; Palmer, 1968; Horovitz, Thorp, 1970; Wójtowski, 1971; Plowright, Stephen, 1972; Bili ski, 1973, 1976, 1977; Alford, 1975; Pomeroy, Plowright, 1980; Hagen, 1981; , 1982, 1984; Macfarlane et al., 1984; Pouvreau, 1984; Duchateau, 1985; Pr s-Jones, Corbet, 1987, и др.). При этом предложено много разных конструкций ульев для шмелей («шмелевников»), но в целом искусственное разведение шмелей оставалось трудоемким и требующим непосредственного участия специалистов – энтузиастов этого дела.

Принципиальным решением проблемы оказался переход к круглогодичному содержанию шмелей, ставший возможным благодаря кратковременной наркотизации самок CO₂ –эффекту, независимо открытому в Институте зоологии АН Украины Шалимовым и Боднарчуком (Боднарчук, 1982; о приоритете см. обзор: Радченко, 1989a) и Рёзелером (P.Röseler, 1985). Использование этой методики позволило развернуть разведение шмелей в промышленных масштабах (Fisher, Pomeroy, 1989; Eijnde, 1990; Heemert et al., 1990, и др.). Помимо клевера, шмели широко используются для опыления люцерны, люпина и ряда других культур. Особенно высокий экономический эффект от их применения получают при опылении растений в условиях закрытого грунта (парники, теплицы и т.п.). Разводятся несколько видов *Bombus*, в Старом Свете чаще других – *B. terrestris* и *B. lapidarius*.

Люцерновая пчела-листорез (Megachile rotundata). Эта первично палеарктическая пчела в 30-е годы XX века была случайно завезена в США, где уже к середине века широко распространилась по умеренной зоне. Первые успешные опыты по ее искусственному разведению были проведены в начале 60-х годов (Stephen, 1961; G.Bohart, 1962a; Waters, 1962; Hobbs, 1964a; и др.). Вскоре создается достаточно унифицированная и технологичная методика разведения пчелы – в разъемных пластинах из дерева или полистирола (G.Bohart, 1972; Hobbs, 1973), что позволяет развиваться целой энтомологической отрасли. В ней работают многие фирмы, специализирующиеся на производстве пчел-листорезов для продажи фермерским хозяйствам в основном с целью опыления семенной люцерны. Большими партиями коконов *M. rotundata* из США и южной Канады завезена в Южную Америку (Аргентина, Чили), Новую Зеландию, Японию, а также во многие страны Европы (реинтродукция) (см. обзор: Песенко, 1982), включая бывший СССР (первые партии были завезены в 1979 г.), где в настоящее время имеется не менее 20 специализированных лабораторий и станций по ее разведению (Песенко, Радченко, 1992; Радченко и др., 1993). Помимо люцерны, *M. rotundata* успешно используется для опыления многих других культур, в том числе закрытого грунта.

Другие виды Megachilini. По методике, сходной с содержанием *M. rotundata*, более или менее успешно разводятся и некоторые другие пчелы-листорезы (род *Megachile*): для опыления люцерны: *M. centuncularis* (Европа – Зинченко и др. 1980; Зинченко, 1981b; Сапаев, 1984), *M. nana* (Индия – Abrol, 1986, 1987, 1988), *M. macularis* и *M. rhodogastra* (Австралия – Bray, 1968, 1973); для опыления подсолнечника – *M. pugnata* (США – Fröhlich, Parker, 1983; Parker, Fröhlich, 1983, 1985; Parker, 1986). Для опыления люцерны также содержат разводимые популяции видов из близкого к *Megachile* рода – *Chalicodoma*: *Ch. flavipes* (Индия – Kapil, Sihag, 1985; Abrol, 1986, 1987, 1988) и *Ch. mystaceana* (Австралия – Bray, 1973).

(*Osmia*).
O. cornifrons (–Hirashima, 1963 , 1963b; Maeta, Kitamura, 1964, 1965; Kitamura, Maeta, 1969; Yamada et al., 1971; Maeta, 1990; – Kuhn, Ambrose, 1984; Torchio, 1987), *O. pedicornis* (–Kitamura, Maeta, 1969), *O. lignaria* (–M. Levin, 1957; Phillips, Klostermeyer, 1978; Torchio, 1978, 1981, 1982, 1984b, 1985, 1987, 1988; Torchio, Tepedino, 1980; Kuhn, Ambrose, 1984; Tepedino, Torchio, 1989; – Maeta, Kitamura, 1968), *O. ruf* (–Free, Williams, 1970; Holm, 1973; Raw, 1976; Raw, O’Toole, 1979; , 1983; , 1984), *O. cornuta* (– Tasei, 1973 , 1973b; , 1984 ; Bosch, 1992; –Torchio, Asensio, 1985; Torchio, 1987), *O. jacoti* *O. excavata* (–Zhou et al., 1992).
–Vaccinium corymbosum),
O. coerulescens (–Tasei, 1972 ; , 1984; , 1984 ; – Parker, 1981), *O. latreillei* (–Lupo, 1984), *O. sanrafaelae* (– Parker, 1985, 1989) *O. ribifloris* (–Torchio, 1990).
(*Nomia melanderi*).

15-20 . *N. melanderi*

50- (G.Bohart, 1958; Stephen, 1959, 1960 , 1960b; G.Bohart, Knowlton, 1960; Frick et al., 1960,).

(Stephen, 1965 ; Johansen et al., 1978, .; Mayer, Johansen, 1976). («bee beds»)

1 ;

25-30 ;

(30x30x30)

(G.Bohart, 1971) Anthophoridae)

Pithitis smaragdula (Chansigaud, 1975) *Andrena carantonica* (Andrenidae)

1.2).

(G.Bohart, 1962b), -
 . -
 XVI ' (, 1969). -
 70-80-
 4 (Bombus hortorum, . ruderatus,
 . subterraneus . terrestris)
 (F.Smith, 1876; Tosswill, 1876; Dunning, 1886; Thompson, 1891, 1922; Donovan,
 1980).
 : Nomia
 meiernden 1963 .
 (A.Stark, 1975; Macfarlane, Donovan, 1976; Donovan, 1980).
 (: Osmia cornifrons 1965 .
 (Hurd, 1979; Kuhn, Ambrose, 1984), . lignaria 1967 .
 (Maeta, Kitamura, 1968), . cornuta 1984 .
 (Torchio, Asensio, 1985; Torchio et al., 1987); :
 Megachile rotundata 1971 . (Arretz, 1973; DeSantis,
 1973) (Macfarlane, Donovan, 1976; Donovan, 1980); -
 Cucurbita: Peponapis pruinosa 1971 .
 () (Michelbacher et al., 1971); :
 Bombus ruderatus 1985 . (Arretz, Macfarlane, 1986).

3. -

3.1.

Ctenoplectridae, Megachilidae, Anthophoridae 5 11 (Halictidae, Apidae; . . . 2). (

) , , , (11.8),

Allodapini, 4 (*Allodape*, *Allodapula*, *Braunsapis* (*Macrogalea* -

Macrogalea) -*M. mombasae*) -

111 (

Lestrimelitta leptotrigona - ; . 9.5),

21.7% (1.1). -

), , (

20% (365

, . . . 18%; . 1.2).

5%;

(-), , -

().

Anthophoridae -77,

(4 Allodapini *Coelioxoides* .

Tetrapediini) , -15, 9 (. . 1) .

(,)

Nomadinae. Exomalopsini -

Anthophoridae. -

Anthophorinae: Melectini (

Anthophorini

Habropodini), Osirini (, Exomalopsini, -

Nomadinae), Ericrocidini (Centridini), Rhatymini (-

Rhathymus,), Protepeolini Isepeolini (, -

, Exomalopsini) (. 2). -

-Dioxini (Megachilidae), 7

Dianthidium (

Anthidiini). 32 , -

,

(

): *Sphecodes* (Halictini) + *Eupetersia* + *Microsphecodes* + *Ptilocleptis*; *Coelioxys* (*Megachile*) + *Hemicoelioxys* + *Liothyrapis*; *Stelis* (*Bathanthidium*) + *Afrostelis* + *Stelidomorpha*; *Euaspis* (Anthidiini) + *Parevaspis*.

3.2.

Apoidea (. 1 2), -
 34 . -
 , Nomadinae, (9
 , 36). -
 . (-
), Halictini ,
 5- ; Megachilini
 (, 2-5) (,
 , 1-2). , -
 , -
 , -
 Anthophoridae), (-
 - 1-
 (1.3). -
 , -
 , *Paralictus*, -
 (*Evyllaesus*), -
 , (Michener, 1978).
 3.3. « — »:

(Dissoglotini, Xeromelissinae, Stenotritidae, Meganomiinae, Promelittini, Sambini, Fideliidae, Pararhophitini, Eucerinodini, Canephorulini). -
 Hylaeinae
 Euryglossinae. -
 (. 2) -

	(-)		
Halictidae			
Halictini			
<i>Echthralictus</i>	<i>Homalictus</i> subg. <i>Homalictus</i> (Michener, 1978b)		Halictini: <i>Homalictus</i> subg. <i>Homalictus</i>
<i>Eupetersia</i>	<i>Sphecodes</i> subg. <i>Sphecodes</i> (Michener, 1978b)	,	
<i>Microsphecodes</i>	<i>Sphecodes</i> subg. <i>Austrosphecodes</i> (Michener, 1978b)		Halictini: <i>Evylaeus</i> , <i>Habralictus</i>
<i>Paradialictus</i>	<i>Evylaeus</i> subg. <i>Afrodialictus</i> (Pauly, 1984)		
<i>Paralictus</i>	<i>Evylaeus</i> (Michener, 1978b)	.	Halictini: <i>Evylaeus</i>
<i>Parathrincostruma</i>	<i>Thrincostruma</i> (Michener, 1978b)		Halictini: <i>Thrincostruma</i>
<i>Ptilocleptis</i>	<i>Sphecodes</i> subg. <i>Austrosphecodes</i> (Michener, 1978b)		
<i>Sphecodes</i>	<i>Halictus-Lasioglossum-Evylaeus</i> (Michener, 1978b)	-	Halictini, Panurginae, Andreninae, Colletini, Paracolletini, Augochlorini, Dasypodini; (Friese, 1920) <i>Eucera longicornis</i>
Augochlorini			
<i>Temnosoma</i>	Augochlorini (Eickwort, 1969)		Augochlorini
Ctenoplectridae			
<i>Ctenoplectrina</i>	<i>Ctenoplectra</i> (Michener, Greenberg, 1980)		- , Ctenoplectridae: <i>Ctenoplectra</i>
Megachilidae			
Megachilini			
<i>Coelioxys</i>	<i>Megachile</i> (Muller, 1871)		Megachilini; Anthophorini: <i>Anthophora</i> ; Centridini: <i>Centris</i> ; Xylocopini: <i>Xylocopa</i>
<i>Hemicoelioxys</i>	<i>Coelioxys</i> (Pasteels, 1968b)		
<i>Liothyrapis</i>	<i>Coelioxys</i> (Pasteels, 1968b)	,	Megachilini: <i>Megachile</i>
<i>Radoszkowskiana</i>	<i>Megachile</i> (, 1955)	, .	- , Megachilini
Anthidiini			
<i>Afrostelis</i>	<i>Stelis</i> **		
<i>Euasapis</i>	Anthidiini (Pasteels, 1969a)		Megachilini: <i>Megachile</i>
<i>Hoplostelis</i> (= <i>Odontostelis</i>)	<i>Anthodioctes</i> (Griswold, Michener, 1988)		Euglossinae, Anthidiini

	(-)		
<i>Parevaspis</i>	<i>Euaspis</i> **	- , . ;	Megachilini: <i>Chalicodoma</i>
<i>Protostelis</i> (= <i>Heterostelis</i>)	<i>Trachusa</i> (Griswold, Michener, 1988)		Anthidiini
<i>Pseudostelis</i>	Anthidiini (, 1956)	.	
<i>Stelidomorpha</i>	<i>Stelis</i> **	.	Megachilini: <i>Chalicodoma</i>
<i>Stelis</i>	<i>Bathanthidium</i> (Pasteels, 1968a)	,	Osmiini, Megachilini Lithurginae, Anthidiini, Ceratini Euglossinae
Dioxini*	<i>Dianthidium</i> (Grutte, 1935; , 1947)	,	
<i>Allodioxys</i>	? <i>Dioxys</i> (, 1953)	.	
<i>Dioxoides</i>	<i>Dianthidium</i> (, 1953)		Megachilini Osmiini
<i>Dioxys</i>	<i>Dianthidium</i> (Grutte, 1935)		Anthidiini, Megachilini Osmiini
<i>Ensliniana</i>	<i>Dioxys</i> (, 1953)	.	
<i>Metadioxys</i>	? <i>Dioxoides</i> (, 1953)	,	Osmiini; Megachilini: <i>Chalicodoma</i> , <i>Megachile</i>
<i>Paradioxys</i>	? <i>Dioxys</i> (, 1953)	.	Megachilini: <i>Chalicodoma</i>
<i>Prodioxys</i>	<i>Dioxys</i> **	.	
Anthophoridae			
Osirini*	Anthophorinae: Exomalopsini (Roig-Alsina, 1989b)	,	
<i>Ecclitodes</i>	<i>Parepeolus</i> (Roig-Alsina, 1989b)	.	- , Exomalopsini: <i>Tapinotaspis</i>
<i>Epeoloides</i>	<i>Osirinus</i> , <i>Protosiris</i> <i>Osiris</i> (Roig-Alsina, 1989b)		Exomalopsini; Melittinae: <i>Macropis</i>
<i>Osirinus</i>	<i>Protosiris</i> <i>Osiris</i> (Roig-Alsina, 1989b)	.	
<i>Osiris</i>	<i>Protosiris</i> (Roig-Alsina, 1989b)	.	- , Exomalopsini: <i>Paratetrapedia</i> <i>Monoeca</i>
<i>Parepeolus</i>	<i>Ecclitodes</i> (Roig-Alsina, 1989b)	.	Exomalopsini: <i>Tapinotaspis</i>
<i>Protosiris</i>	<i>Osiris</i> (Roig-Alsina, 1989b)	.	

	(-)		
Tetrapediini			
<i>Coelioxoides</i>	<i>Tetrapedia</i> (Roig-Alsina, 1990)		
Melectini*	Anthophorini Habropodini (Rozen, 1969)		
<i>A canthomelecta</i>	<i>Melecta</i> **		
<i>Afromelecta</i>	<i>Melecta</i> **	.	Habropodini: <i>Habropoda</i>
<i>Brackymelecta</i>	<i>Melecta</i> **		
<i>Eupavlovskia</i>	<i>Melecta</i> **	- . , ? -	Habropodini: <i>Habropoda</i>
<i>Melecta</i>	Anthophorini Habropodini (Rozen, 1969)	.	Habropodini: <i>Habropoda</i> Anthophorini: <i>Anthophora</i>
<i>Paracrocisa</i>	<i>Melecta</i> **	.	Anthophorini <i>Anthophora</i> ; Habropodini <i>Habropoda</i>
<i>Pseudomelecta</i>	<i>Melecta</i> **	.	Anthophorini <i>Anthophora</i>
<i>Tetralonoidella</i> (= <i>Protomelissa</i> , <i>Callomelecta</i>)	<i>Melecta</i> **	- . , -	Habropodini: <i>Habropoda</i> , <i>Elaphropoda</i>
<i>Thyreus</i> (= <i>Crocisa</i>)	<i>Melecta</i> (Rozen, 1969)		Anthophorini: <i>Amegilla</i> ; <i>Anthophora</i>
<i>Xeromelecta</i>	<i>Melecta</i> (Michener, 1988)	.	Anthophorini: <i>Anthophora</i>
<i>Zacosmia</i>	<i>Melecta</i> (Rozen, 1969)		Anthophorini: <i>Anthophora</i>
Ericrocidini* (13)	()		Anthophorini: <i>Anthophora</i>
Rhathymini*	Ericrocidini (Rozen, 1969)		
<i>Rhathymus</i>	Ericrocidini (Rozen, 1969)	-	Centridini: <i>Epicharis</i>
Protepeolini*	Isepeolini (Rozen, 1991)		
<i>Leiopodus</i>			
<i>Protepeolus</i>		.	Emphorini: <i>Diadasia</i>
Isepeolini*	Protepeolini (Rozen, 1991)		
<i>Isepeolus</i>	Protepeolini (Rozen, 1991)		Colletini: <i>Colletes</i>

	(-)		
Nomadini*	Exomalopsini (Michener, 1965)		
<i>Brachynomada</i>	Epeolini (Roig-Alsina, 1991)	,	- Panurginae: <i>Psaenythia</i>
<i>Hexepeolus</i>	Nomadini (Ehrenfeld, Rozen, 1977)		, Andreninae: <i>Ancylandrena</i>
<i>Kelita</i>	<i>Melanomada</i> (Ehrenfeld, Rozen, 1977)		- Panurginae: <i>Liphanthus</i> , <i>Psaenythia</i>
<i>Melanomada</i> (= <i>Hespernomada</i>)	<i>Kelita</i> (Ehrenfeld, Rozen, 1977)		Exomalopsini: <i>Exomalopsis</i>
<i>Nomada</i>	Nomadini (Michener, 1965)		Andrenidae: <i>Andrena</i> ; Halictini, Exomalopsini
<i>Paranomada</i>	<i>Brachynomada</i> (Ehrenfeld, Rozen, 1977)		Exomalopsini: <i>Exomalopsis</i>
<i>Triopasites</i>	<i>Brachynomada</i> (Ehrenfeld, Rozen, 1977)		Exomalopsini: <i>Exomalopsis</i>
Epeolini*	Nomadini (Rozen, 1977 ; Rozen et al., 1978)		
<i>Doeringiella</i>	<i>Pseudepeolus</i> <i>Triepeolus</i> (Roig-Alsina, 1989)	.	, Caupolicanini: <i>Caupolicana</i> ; Eucerini: <i>Melissoptila</i> , <i>Svastra</i> , <i>Svastrides</i>
<i>Epeolus</i>		,	Colletini: <i>Colletes</i>
<i>Odyneropsis</i>			Caupolicanini: <i>Ptiloglossa</i>
<i>Pseudepeolus</i> (= <i>Stenohisa</i>)	<i>Doeringiella</i> , <i>Triepeolus</i> (Roig-Alsina, 1989)		
<i>Rhinepeolus</i>	<i>Triepeolus</i> (Roig-Alsina, 1989)		
<i>Thalestina</i>	<i>Triepeolus</i> (Roig-Alsina, 1989)		
<i>Triepeolus</i>	<i>Doeringiella</i> <i>Pseudepeolus</i> (Roig-Alsina, 1989)		Eucerini; Caupolicanini: <i>Ptiloglossa</i> ; Oxaeidae: <i>Protoxaea</i> ; Nomiinae: <i>Nomia</i> ; Centridini: <i>Centris</i> ; Anthophorini: <i>Anthophora</i>
<i>Trochocleptria</i>			
Caenoprosopidini*	Ammobatini (Roig-Alsina, 1987; Rozen, Roig-Alsina, 1991)		
<i>Caenoprosopis</i>	Ammobatini (Roig-Alsina, 1987; Rozen, Roig-Alsina, 1991)		Panurginae: <i>Archysoxage</i>
<i>Caenoprosopina</i> (= <i>Austrodioxys</i>)	<i>Caenoprosopis</i> (Roig-Alsina, 1987)		Panurginae: <i>Callonichium</i>

	(-)		
Neolarrini*	Ammobatini (Roig-Alsina, 1991)		
<i>Neolarra</i>	Ammobatini (Roig-Alsina, 1991)		Panurginae: <i>Perdita</i> , - <i>Nomadopsis</i>
Townsendiellini*	Nomadinae (Roig-Alsina, 1991)		
<i>Townsendiella</i>	Nomadinae (Roig-Alsina, 1991)		Rophitinae: <i>Conanthalictus</i> ; Dasypodini: <i>Hesperapis</i>
Ammobatini*	Neolarrini (Roig-Alsina, 1991)		
<i>Ammobates</i>			Anthophorini, Eucerini An- cylini
<i>Caesarea</i>	<i>Ammobates</i> **		
<i>Melanempis</i>			
<i>Morgania</i>			Nomiinae: <i>Nomia</i>
<i>Omachtes</i>	<i>Morgania</i> **		Eucerini: <i>Tetralonia</i>
<i>Oreopasites</i>			Panurginae: <i>Hypomacrotera</i> , <i>Nomadopsis</i> <i>Perdita</i>
<i>Parammobatodes</i>	<i>Ammobatoides</i> (Popov, 1937)		Panurginae: <i>Camptopoeum</i> ; , Nomioidini
<i>Pasites</i>			Nomiinae: <i>Nomia</i>
<i>Pasitomachtes</i>			Nomiinae: <i>Nomia</i>
<i>Pseudodichroa</i>			Paracolletini: <i>Scrapter</i>
<i>Pseudopasites</i>			, Nomiinae: <i>Nomia</i>
<i>Sphecodopsis</i>			, Nomiinae: <i>Nomia</i>
Holcopasitini*	Epeolini (Rozen et al., 1978)		
<i>Holcopasites</i>			Panurginae
<i>Schmiedeknechtia</i>			Panurginae: <i>Epimethea</i>
Biastini*	<i>Nomada</i> (Roig-Alsina, 1991)		
<i>Biastes</i>	<i>Rhopalolemma</i> (Roig-Alsi- na, 1991)		Rophitinae; Eucerini: <i>Tetralonia</i>
<i>Neopasites</i>	<i>Rhopalolemma</i> (Roig-Alsi- na, 1991)		Rophitinae: <i>Dufourea</i> <i>Ha-</i> <i>lictoides</i> ; , Pa- nurginae: <i>Calliopsis</i>
<i>Rhopalolemma</i>	<i>Nomada</i> (Roig-Alsina, 1991)		
Ammobatoideini*	Epeolini, Holcopasitini <i>Brachyno-</i> <i>mada</i> (Roig-Alsina, 1991)		
<i>Ammobatoides</i>	Epeolini, Holcopasitini <i>Brachyno-</i> <i>mada</i> (Roig-Alsina, 1991)		Panurginae: <i>Melitturga</i>

	(-)		
Allodapini			
<i>Allodape</i> ()	- <i>Allodape</i>		Allodapini: <i>Allodape</i>
<i>Allodapula</i> ()	- <i>Allodapula</i>		Allodapini: <i>Allodapula</i>
<i>Braunsapis</i> ()	- <i>Braunsapis</i>		Allodapini: <i>Braunsapis</i>
<i>Effractapis</i>	<i>Braunsapis</i> (Michener, 1977)		Allodapini: <i>Braunsapis</i>
<i>Eucondilops</i>	<i>Allodapula</i> subg. <i>Allodapula</i> (Michener, 1975)		Allodapini: <i>Allodapula</i> , <i>Braunsapis</i>
<i>Inquilina</i>	<i>Exoneura</i> subg. <i>Exoneura</i> (Michener, 1961, 1983)		Allodapini: <i>Exoneura</i>
<i>Macrogalea mombasae</i>	<i>Macrogalea</i>		Allodapini: <i>Macrogalea Candida</i>
<i>Nasutapis</i>	<i>Braunsapis</i> (Michener, 1975)		Allodapini: <i>Braunsapis</i>
Apidae			
Euglossinae			
<i>Aglae</i>	<i>Eulaema</i> (Kimsey, 1987; Michener, 1990)		Euglossinae: <i>Eulaema</i>
<i>Exaerete</i>	<i>Euglossa</i> (Kimsey, 1987; Michener, 1990)		Euglossinae: <i>Eulaema Eufriesea</i>
Bombinae			
<i>Bombus hyperboreus</i>	<i>Bombus</i>		Bombinae: <i>Bombus arcticus</i> , <i>Bjonellus polaris</i>
<i>Bombus inexpectatus</i>	<i>Bombus</i>		Bombinae: <i>Bombus ruderatus</i>
<i>Psithyrus</i>	<i>Bombus</i> (Muller, 1871)		Bombinae: <i>Bombus</i>
Meliponinae			
<i>Lestrimelitta</i>	<i>Trigona</i> s.l. <i>Plebeia</i> (Michener, 1990)		Meliponinae: <i>Plebeia Nanotrigona</i> , <i>Melipona</i> , <i>Scaptotrigona Trigona</i> (-); <i>Apis</i>
<i>Cleptotrigona</i>	<i>Liotrigona</i> (Michener, 1990)		Meliponinae: <i>Hypotrigona</i> , <i>Liotrigona</i> (-)

(*) - , ;
 (**) - , ;
 (Anthidiini), *Euaspis* - *Parevaspis* (Anthidiini), *Dioxys* - *Prodiioxys* (Dioxini), *Melecta* - 8
 Melectini, *Ammobates* - *Caesarea*, *Morgania* - *Omachtes* (Ammobatini).
 ;
 . 1, ;

не достигшие высокого таксономического ранга, как правило, связаны только с родами или даже подродами, от которых произошли. Так, *Echthralictus* паразитирует исключительно в гнездах у *Homalictus* subgen. *Homalictus*, *Paralictus* — у *Evylaeus*, *Parathrincoctoma* — у *Thrincoctoma*, *Ctenoplectrina* — у *Ctenoplectra*, *Effractapis* и *Nasutapis* — у *Braunsapis*, *Eucondylops* — у *Allodapula*, *Inquilina* — у *Exoneura*, *Aglae* — у *Eulaema*, *Psithyrus* — у *Bombus*, *Lestrimelitta* воруют мед и пергу у видов *Trigona* s.l. и *Plebeia* (раздел 9.5). Паразитические роды *Temnosoma*, *Radoszkowskiana*, *Protostelis*, *Exaerete* и *Cleptotrigona* «освоили» также гнезда других родов из триб, к которым относятся сами. Лишь *Sphecodes*, *Coelioxys* и *Stelis* s.l. — наиболее крупные и широко распространенные из числа родов, не входящих в паразитические трибы, — имеют среди своих хозяев также и пчел из совсем неродственных (но обычно со сходной биологией) таксонов.

Паразитические трибы, находящиеся вне подсемейства *Nomadinae*, также исключительно или преимущественно связаны со своими гнездостроящими предками и их родственниками: *Dioxini* — с *Megachilinae*, *Osirini* — с *Exomalopsini* (кроме *Epeoloides*, один из видов которого — *E. coecutiens* — паразитирует в гнездах мелиттид рода *Macropis*), *Melectini* — с *Anthophorini* и *Habropodini*, *Ericrocidini* и *Rhathymini* — с *Centridini* (*Ericrocidini* также с *Anthophora*); исключение здесь составляют лишь *Isepeolini* (паразиты *Colletes*).

Особое место в паттерне хозяино-паразитарных отношений у пчел занимает подсемейство *Nomadinae*. Лишь немногие, причем достаточно генерализованные, его представители (роды *Melanomada*, *Paranomada*, *Triopasites* и отчасти *Nomada*) сохранили исходные связи с *Exomalopsini*. Все остальные перешли к паразитированию в гнездах неродственных пчел из различных семейств, кроме *Ctenoplectridae*, *Megachilidae* и *Apidae* (а также *Stenotritidae* и *Fideliidae* — семейств, в гнездах которых паразитические пчелы пока вообще не зарегистрированы). Особенно много родов *Nomadinae* из разных триб паразитируют у *Panurginae* (*Ammobatooides*, *Brachynomada*, *Holcopasites*, *Kelitta*, *Neolarra*, *Oreopasites*, *Parammobatodes*, *Schmiedeknechtia* и, возможно, *Neopasites*), *Eucerini* (*Ammobates*, *Biastes*, *Omachtes*, *Triepeolus* и, возможно, *Doeringiella*), *Rophitinae* (*Biastes*, *Neopasites* и *Towsendiella*) и *Colletini* (*Epeolus*). Виды *Nomada* (самого крупного из паразитических родов пчел — не менее 500 видов) откладывают яйца в ячейки *Andrena* (самого крупного рода пчел — около 2000 видов), а также в ячейки видов из триб *Halictini* и *Exomalopsini*.

Клептопаразитические виды редко ограничивают свои связи только одним видом хозяина, но часто — одним родом. Обычно каждый из них паразитирует в гнездах нескольких таксономически и биологически близких видов. Исключений немного; почти все они (естественно, те, что основаны на достаточно полных данных) относятся к случаям, когда хозяин принадлежит к монотипичному роду или подроду. Напротив, многие виды *Sphecodes* и *Nomada* регулярно отмечались как паразиты нескольких видов *Andrena* и *Halictini*.

3.4. Отношение «паразит—хозяин»: биологический аспект

Клептопаразитизм у пчел проявляется в том, что самки откладывают свои яйца в ячейки гнездостроящих видов. В отличие от настоящих паразитических насекомых (точнее «паразитоидов») потомство клептопаразита развивается за счет пищи, заготовленной для личинки хозяина. Хотя клептопаразитизм возникал многократно и независимо среди пчел, тем не менее особенности паразитирования во многих даже не близкородственных группах достаточно сходны. По

3 -

: « », « » « ».

« » ,

» (operculum; 1.3)

« » (flange),
(Rozen, 1992).

Exomalopsis nitens (Rozen, Snelling, 1986)
Melanomada sp.,
. nitens

(*Dioxys* – Rozen, Favreau, 1967;
Dolichostelis - Parker et al., 1987; Melectini – Torchio, Trostle, 1986; Ericrocidini –
Rozen, 1991),
rudbeckiarum (Anthidiini)
Chalicodoma subexilis,
(Parker et al., 1987).
« » ,
(
, Nomadinae, Isepeolini, Melectini)

(. 19),
(G.Bohart, 1970;
Rozen, 1971, 1977 , 1984 , 1984b, 1986, 1991;
Torchio, Budric, 1988,).
Stelis)
Stelis montana 5-
Osmia , 5- -

3-4 ;

(Torchio, 1989).

5-

sima, « » *Paranthidiellum lituratum* (*Stelis punctulatis*, 1985).

Sphecodes, *Euaspis*, *Megachile* (Iwata, 1933), *Hoplostelis*, *Euglossa* (Bennett, 1966).

« »

Allodapini

(9.4) Bombinae (11.8), Halictini (10.4).

9.1).

Apoidea

9.5). *Cleptotrigona* *Lestrimelitta* (

4.

4.1

, (5.1).
 ,
 ,
 ().
 « » ,
 (1931),
 ,
 « »,
 ,
 ,
 (9.2)
 ,
 ,
 ,
 ,
 ,
 (1926 , 1931),
 ,
 ,

(: J.Smith, 1898, 1901),
 (Linsley et al., 1952b,
 Howell, 1960; Maeta et al., 1988; Chapman et al., 1990), (E.Nielsen, 1931)
 (E.Nielsen, 1931; Markin, 1966).

(, 1977). , , -

, ,

1931). (Adlerz, 1903; : , -

: -

, , , ,

, ,

: - ; - , - , -

(, , , ; ; - : ;

), , ,

; - , , () ;

- , ; - ;

, , , - , ,

; ; , - , ,

), (-

, .5.

, ,

, , -

, -

(, 1925 ; 1931 ;

Cardale, 1968).

, , -

, -

, -

, -

большинство таких видов пчел могут устраивать гнезда и в других полостях, поэтому лучше выставить около обнаруженных в древесине гнезд искусственные гнезда-ловушки, упрощающие процедуру исследования.

Искусственные *гнезда-ловушки* (trap-nests), называемые также «ульями Фабра» используются для изучения биологии пчел с конца прошлого века (Fabre, 1891, 1903; Nicolas, 1890; Ferton, 1905; Friese, 1923a, 1926; Малышев, 1931a, 1936, 1937, и мн. др.). Устанавливают связки из отрезков стеблей тростника, разрезанных так, чтобы полый стебель был открыт лишь с одной стороны, а другую сторону закрывало междоузлие. Многие виды успешно поселяются в бумажных и пластмассовых трубочках или в специальных гнездовых конструкциях, составленных из деревянных или пенопластовых желобчатых пластин, образующих при соединении цельные каналы (туннели). В частности, гнезда такого типа используются при искусственном разведении пчел-листорезов. Для видов, выгрызающих гнезда в мягкотелых стеблях растений, располагают связки из отрезков стеблей малины, рогоза, бузины, коровяка и т.п.

Хронометраж. Наблюдая за гнездами, определяют продолжительность каждого акта из основных форм деятельности пчелы: вылеты за строительными материалами, на фуражировку, для индивидуального питания (последнее происходит в период производства строительных работ, и в таких случаях пчела возвращается в гнездо без обножки), нахождение в гнезде при разгрузке провизии, сооружение очередной ячейки и т. п. Помимо визуальных наблюдений, осуществляют автоматическое хронометрирование прилетов и вылетов пчел из гнезда с помощью фотоэлементов или микроконтактов, устанавливаемых возле или внутри входного отверстия гнезда (Kerfoot, 1966; Klostermeyer, Gerber, 1969; Burrill, Dietz, 1973; Tokle, 1973; Шалимов и др., 1978, и др.). Сигнал от фотоэлементов можно также использовать для включения фото- или кинокамеры в момент вылета пчелы из гнезда и при ее возвращении. При этом у входного отверстия гнезда размещают часы с секундомером, которые также попадают в кадр, что дает возможность получать по снимку точные сведения о времени событий и их характере (например, прилет с пыльцой или без нее).

Полезно знать вес полностью сформированных хлебцев и вес обножек у самки, возвратившейся с фуражировки в гнездо. Это позволяет определить число обножек, необходимых для полного формирования хлебца. Данный метод впервые был использован еще Мюллером (H.Müller, 1885).

Наблюдения за поведением внутри гнезда. Многие виды, гнездящиеся в готовых полостях, могут сооружать гнезда и внутри стеклянных трубочек или трубочек из растительных материалов, в которых продельвается узкий разрез, покрытый прозрачным материалом. Такое устройство позволяет наблюдать за внутригнездовой деятельностью пчел и развитием потомства (Friese, 1926; Hartmann, 1944; Taylor, 1963; Torchio, 1984a, 1989; Sugden, 1989, и др.). Для анализа состояния ячеек с расплодом искусственно разводимых популяций люцерновой пчелы-листореза, *Megachile rotundata*, используют рентгенографию (Stephen, Undurraga, 1976). Рентгеновские лучи применяют и для наблюдения за внутригнездовым поведением пчел, поселяющихся в относительно плотных растительных материалах, в частности за поведением *Ceratina* и *Xylocopa* (Ben-Mordechal et al., 1979; Blom, 1988; R.Stark et al., 1990; R.Stark, 1992, и др.). Исследование внутригнездовой деятельности медоносных пчел и шмелей проводят в специальных ульях со стеклянной крышкой. При этом используют видеокамеры с насадкой, позволяющей вести съемку в красном свете, невидимом для пчел (Honk et al., 1981a).

Для наблюдения за поведением пчел внутри подземных гнезд Миченер и Бразерс (Michener, Brothers, 1971) предложили оригинальную конструкцию, состоящую из двух стекол, между которыми находится почва. Между стеклами помещают пластиковую U-образно изогнутую трубку, диаметр которой обеспечивает необходимое расстояние между стеклами и, соответственно, оптимальную толщину закладываемого слоя почвы для возможности наблюдений за гнездованием данного вида. Пространство между стеклами наполняют измельченной и увлажненной, плотно спрессованной почвой. Стекла скрепляют между собой скобами и затегают. Внутри почвенного слоя укладывают куколки пчел, предварительно помещенные в целлофановые или желатиновые капсулы. Куколки ориентируют головой к искусственно проделанному в почве вертикальному основному ходу будущего гнезда. После отрождения пчелы воспринимают данное гнездо как материнское и начинают выполнять в нем различные работы. При этом они вынуждены строить ячейки, в которых роль части их боковых стенок выполняют стекла, что позволяет наблюдать за деятельностью пчел. Следует подчеркнуть, что данная методика, как и ее усовершенствованные варианты (Kamm, 1974; Bell et al., 1974; Plateaux-Quénu, 1976), разработана специально для социальных видов галиктин (раздел 10.1).

Индивидуальное мечение. Мечение пчел производят с разнообразными целями. Перечислим основные из них, непосредственно связанные с изучением биологии пчел: суточная активность вне гнезда (например: Custer, 1928; Michener et al., 1955; Linsley, MacSwain, 1959; Sakagami, Hayashida, 1968; Eickwort, 1973; Sowa et al., 1976); взаимодействие членов семьи у социальных видов (Free, Butler, 1959; Holm, Naas, 1961; Haeseler, 1974; Alford, 1975; Sommeijer et al., 1983, 1985); копуляция и поведение самцов (Linsley, MacSwain, 1959; Engels, Engels, 1984; Meyer-Holzapfel, 1984); дальность фуражировочных полетов и размеры участков фуражирования (Michener, 1953c); характер распределения опылителей по цветковым растениям, цветковая константность и другие вопросы экологии опыления (Linsley, MacSwain, 1959; Frankie, 1973; Folsom, 1985). Кроме того, мечение применяют для целого ряда других специальных исследований.

Индивидуальное мечение обеспечивает различение каждой пчелы, находящейся под наблюдением. Мечение обычно предусматривает предварительный вылов и нанесение меток на каждую особь в отдельности. Этот метод имеет уже 100-летнюю историю, связанную в своих истоках с именами Фабра (Fabre, 1879, 1991, 1903, 1907, и др.) и Мюллера (H.Müller, 1882). Для мечения пчел обычно используют различные краски. Чаще других применяют флюоресцентные красители на спирте, анилиновые красители на шеллаке или спирте и целлюлозные красители на ацетоне. Метки ставят на верхней части мезосомы пчел (на скутуме, скутеллуме, заднеспинке, проподоуме), а также на голове и тергумах метасомы, реже на крыльях. У шмелей метить тергумы не рекомендуется (Free, Butler, 1959; Alford, 1975), поскольку в них расположены восковые железы. Также большое распространение получила система индивидуальных меток, разработанная для медоносных пчел Фришем (K.Frisch, 1923, 1967, и др.). Эти метки представляют собой прикрепленные к телу насекомого этикетки с номерами (в том числе с разноцветными) или с определенным набором цветных пятен, с помощью которых кодируется номер пчелы.

Чтобы обеспечить эффективное нанесение метки, пойманную пчелу обычно обездвигивают путем легкой наркотизации (чаще всего хлороформом, серным эфиром или другими обычными анестетиками). Необходимая доза и длительность содержания в банке с анестетиком определяется опытным путем, но процесс

1973). (: Frisch, 1967; Akre et al., 1973; Eickwort, (Andow, Wetzler, 1982).

: Eickwort, 1972) (

(., 1993).

Halictinae

), « » « » (Sakagami, Hayashida, 1968).

(Michener et al., 1955).

70%-

90%- (100%) - -95%- -99%- : 80%-

)

или с использованием инфракрасных газовых анализаторов. Эти методы применяются и при изучении секреторных веществ, выделяемых пчелами. Железы препарируют под бинокулярным микроскопом. Чтобы избежать химических преобразований секретов желез, вскрытие проводят на живых насекомых, которых перед этим содержали при + 8 °С не менее 30 мин (подробнее см.: Bergström, Tengö, 1974). Для обнаружения секреторных веществ в строительных материалах гнезда также применяют инъекцию самкам радиоизотопов, включающихся в аминокислоты белков (Heroin, 1966). Радиохимическими методами также изучается гормональная активность прилежащих тел пчел (Hartfelder, 1987). Радиоизотопы и различные красители используют и для мечения корма, потребляемого пчелами, что дает возможность анализировать содержимое зобиков социальных пчел и, соответственно, устанавливать наличие и интенсивность внутрисемейного обмена кормом (Lecomte, 1963; Шалимов и др., 1980, и др.).

Энергетические затраты особей на различные формы активности (полет, отдых, инкубация потомства и т.д.) определяют по силе метаболических процессов, проявляемых в интенсивности дыхания (по выделению углекислого газа или по потреблению кислорода пчелой) в замкнутом пространстве (Heinrich, 1974; Kammer, Heinrich, 1978; Pouvreau, 1979; Bertsch, 1984; Chappell, 1984; Silvola, 1984; Abrol, 1986, 1987, и др.).

Возраст пчел (при отсутствии прямых данных, полученных в результате мечения отродившихся особей) устанавливают по степени изношенности крыльев и мандибул (Michener et al., 1955). Следует отметить, что использование данного метода при изучении колоний социальных видов может привести к ошибочным результатам, поскольку изношенность зависит не только от возраста, но и от функций, выполняемых конкретными особями в семье (см., например, раздел 10.4). Для выявления кастового полиморфизма в качестве основных параметров обычно используют ширину головы и длину крыльев самок (разделы 9.4, 10.3, 11.4). Генетическое сходство между особями обычно определяют по данным электрофореза некоторых полиморфных протеинов (методику см.: Kukuk, May, 1985; Queller, Goodnight, 1989).

4.2. О классификации гнезд и типов гнездования

Ранние классификации. Первая классификация гнезд изложена в работе Уотерхауса (Waterhouse, 1864), который разделил все гнезда ос и пчел на три типа: 1) гнезда находятся в случайных норках в почве или мертвых ветвях растений; 2) изолированные ячейки не помещены в такие углубления, а прикреплены к инородному субстрату; 3) группы тесно соединенных ячеек, которые не помещены в ямки или норки. Грабер (Graber, 1877) впервые разделил гнезда пчел и ос по архитектурному плану их строения на 4 группы: 1) связь между ячейками отсутствует (в работе Грабера эта группа не имеет названия, но ее можно охарактеризовать как одноячейковые гнезда); 2) ветвистые гнезда; 3) линейные гнезда; 4) плоскостные, или сотовые, гнезда. Эта система послужила основой для большинства других классификаций. При этом многие авторы в конце XIX – начале XX вв. (Maindron, 1885; Buttell-Reepen, 1903b; Adlerz, 1907; Schönichen, 1909; Малышев, 1911; Reuter, 1913, и др.) при рассмотрении типов гнезд ограничивались лишь указанными 4 типами или даже всего 3 типами (без типа одноячейковых гнезд или без типа плоскостных и сотовых гнезд).

Более детальная классификация предложена Фергоффом (Verhoeff, 1892), который выделил 6 типов гнездовых построек: 1) одноячейковые, 2) линейные, 3) ветвистые, 4) свободные, 5) сводчатые (*Bombus*), 6) сотовые (*Apis*). Кроме того,

(Rudow, 1900, 1905 , 1905b),

(Friese, 1905, 1923)

(1916)

3

: 1)

), 2)

), 3)

5

:

(Graber, 1877)

(Verhoeff, 1892),

(1916)

8

8

«

»)

гнезд на группы высшего порядка и на подгруппы, так как им использованы недискретные, лабильные признаки. Кроме того, решение вопроса об отнесении гнезда к тому или иному типу в классификации Гутбира требует изучения процесса строительства, включая искусственное разведение вида пчел. Сложность установления групп высшего порядка проявляется уже в том, что Гутбир сам привел целый ряд противоречащих его же системе примеров. В частности, к простым норкам (т.е. к таким постройкам, которые не могут быть сооружены иначе, чем быть выдолбленными в субстрате) им отнесены гнезда *Megachile terminata*, *M. rotundata*, *Rhodanthidium septemdentatum* и *Osmia rufa*. Вместе с тем указанные виды обычно вообще не выдалбливают гнезд, а используют готовые полости; в них они полностью или частично возводят специальные стенки ячеек. Кроме того, Гутбир включил в группу норок гнезда видов рода *Anthophora* и трибы Halictini, не строящих камерных гнезд, но, как установлено к настоящему времени, многие представители этих таксонов пчел имеют полностью встроенные стенки ячеек (раздел 6.2), что, согласно классификации Гутбира, характеризует их как свободные постройки.

Следует отметить неправомотность утверждения Малышева (1921, 1936) об абсурдности классификации Гутбира и ее основанности на неверном принципе, которое со ссылкой на работы Малышева в дальнейшем повторили и некоторые другие авторы (например: E. Nielsen, 1936), судя по всему, даже не изучившие работу Гутбира (1916). Основные типы архитектурных форм гнезд в классификации Гутбира почти полностью совпадают с типами гнезд, в дальнейшем принятыми самим Малышевым (1931а, 1936), а на период публикации работы Гутбира выделенные им типы гнезд были даже немного лучше обоснованы, чем в других имевшихся тогда классификациях, в том числе Малышева (1911). Кроме того, принцип определения зависимости ячеек от субстрата, взятый за основу Гутбиром, на наш взгляд, более логически последователен, чем принцип деления ячеек на зависимые и независимые, предложенный в дальнейшем Малышевым.

Классификация Малышева. Новым крупным обобщением известных данных о гнездовании пчел стала система, предложенная выдающимся знатоком биологии пчел Малышевым (1921, 1931а, 1936). В основу своей классификации гнезд он взял, по его словам, «биологический или даже психологический» принцип, выражающийся в способе постройки гнезда, что требует отнесения внешне сходных гнезд к разным типам, если они построены различными способами. Главным критерием он считал отношение формы ячейки к форме занятого ею пространства. На основании этого критерия все гнезда им разделены на 2 высших группы: зависимые и свободные. В «зависимых» гнездах ячейка строится на конце хода, идущего с поверхности вглубь субстрата. Такие гнезда являются «одальными», т.е. имеющими ход (от греч. *οδ* ζ – путь). В «свободных» (анодальных) гнездах ячейка сооружается без посредства такого хода. Данные гнезда характерны лишь для пчел-лепщиц, которые возводят ячейки на открытых местах или внутри просторных камер.

Интересно отметить, что ранее точно такое же разделение всех гнезд пчел на 2 группы уже было сделано Шмидекнехтом (Schmiedeknecht, 1884), работа которого, по-видимому, осталась для Малышева неизвестной. Правда, Шмидекнехт ограничился лишь таким общим разделением гнезд, а Малышев каждую из 2 групп разделил на ряд типов. Так, в группу зависимых гнезд он включил одноячейковые, ветвистые, линейно-ветвистые, линейные и камерные гнезда, а к свободным – отнес последовательно-ячейковые и сотовые. Таким образом, Малышев к принимавшимся ранее архитектурным типам добавил тип камерных гнезд. Кроме того, внутри каждого из указанных архитектурных типов он на основе разных критериев выделил подтипы. В одних случаях разделение проводится по тому, самостоятельно пчела выдалбливает ходы гнезда или использует готовые норы и другие полости, в других – по строительному материалу ячеек, в третьих – по степени сгруппированности ячеек, в четвертых – по ориентации ячеек в пространстве и т.д.

В своей классификации Малышеву не удалось последовательно воплотить принцип разделения гнезд по способам их строительства. Так, в пределах выделенных им групп и типов объединяются гнезда, имеющие лишь отдаленное внешнее сходство; при этом часто игнорируется, что они сооружаются совершенно разными способами. В частности, гнездо *Halictus quadricinctus* Малышевым отнесено к группе независимых, но изготовление ячеек у этого вида является типично зависимым от субстрата. На данное противоречие ранее уже указывали и другие авторы (например, Sakagami, Michener, 1962). В то же время по системе Малышева гнезда многих близкородственных видов, имеющих сходное

, *Hoplitis adunca* (*Anthocopa bidentata*) (, 1981).

(. . . 5 6),

; (),

Tetrapedia (Anthophoridae) (6.2).

Osmiini (Megachilidae),

(Sakagami, Michener, 1962)

Halictinae,

4

(Stephen in: Stephen et al., 1969),

«) » (

2 » () «

(» (). 30,)

» - , , -

« » 2 : 1)

(Allodapini); 2)

(*Bombus*).

2

« » « » « »

« » -

(Colletidae, Megachilidae Anthophoridae)

Megachile rotundata « » ,

M. rotundata, « » *Megachile*,
 (« »)
 (*Bombus*, Allodapini
 (11.1). (9.4),
 (Sakagami,
 Michener, 1962),
 « »
 Apoidea
 (), 100

gami, Michener, 1962) (Iwata, 1942) (Stephen in: Stephen et al., 1969). (Saka-

20

(

(1990).

(Enslin, 1933)

5 6.

ЧАСТЬ II. ГНЕЗДОВАНИЕ ПЧЕЛ И ЕГО ЭВОЛЮЦИЯ

ГЛАВА 5. РАСПОЛОЖЕНИЕ И ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ГНЕЗД

5.1.

По местам и способам устройства гнезд пчелы разделяются на роющих в почве, выгрызающих в растительных материалах, использующих для строительства готовые полости и сооружающих гнезда на открытых местах. Такое деление во многом условно, поскольку между каждой из этих групп существуют переходные формы, проявляемые видами с пластичным гнездованием.

Гнезда, вырытые в почве. Поселение в почве характерно для большинства ныне живущих видов пчел и было свойственно их предкам (раздел 7.4). При этом виды, выкапывающие гнезда в почве, имеются в 9 из 11 семейств пчел (за исключением *Stenoplectridae* и *Apidae*). Пчелы роют гнезда, разрыхляя почву мандибулами и перемещая ее передними ногами под мезосому. В процессе выкапывания гнезда пчела периодически выносит скапливающийся почвенный комок на поверхность с помощью средних ног и, отчасти, подогнутой вовнутрь метасомы (Batra, 1964). В отдельных случаях для размягчения очень плотной почвы самки приносят воду в зобиках. Многие виды пчел отдают предпочтение почве определенного типа и степени уплотненности.

Например, *Dasygaster altercator*, как и многие другие виды, ничем не облицовывающие стенки ячеек (раздел 6.2), обычно избирают легкие песчаные или супесчаные почвы, обладающие хорошим дренажом (Müller, 1884; Малышев, 1927, 1931a). *Nomia melanderi* в основном поселяется на солончаках (Stephen, Evans, 1960). *Evyllaenus malachurus* и *Seladonia kessleri* устраивают гнезда только в очень плотном, утрамбованном черноземе или глиноземе – на грунтовых дорогах или на участках с глинистыми сланцами. Некоторые виды, например *Andrena flavipes*, не проявляют явного предпочтения к определенному типу почвы как месту устройства гнезда (Песенко, Радченко, 1992).

Существенное значение при выборе пчелой места для строительства гнезда имеют рельеф поверхности почвы (ровные горизонтальные участки, склоны холмов или насыпей, вертикальные стены оврагов, обрывов и т.д.), экспозиция склонов, наличие и густота растительного покрова, влажность почвы и ряд других факторов.

Некоторые виды, обычно вырывающие гнезда в почве и предпочитающие при этом вертикальные стены оврагов, могут поселяться в глинобитных, ракушечниковых или песчанниковых стенах жилых домов, например *Colletes daviesanus* (Scheloske, 1973, 1974; Радченко, 1981б, 1988), *Anthophora plagiata* (Grozdaní, Stevanovi, 1967) *A. pubescens* (Tolg, 1912), *Andrena flavipes* (Fahringer, 1912), *Evyllaenus morio* (I. Williams, 1981).

1-

Augochlorini (Eickwort, Sakagami, 1979)

Halictini,

частности *Evyllaes coeruleus* (Stockhammer, 1967). Правда, зарегистрированы случаи поселения в гнилой неструктурированной древесине и некоторых типично роющих в почве пчел, таких как *Halictus rubicundus* (Michener, Wille, 1961; Batra, 1968).

Со 2-й группой материалов связано наибольшее количество видов, из числа поселяющихся в растительном субстрате. Так, в мягкотелых стеблях растений (в рогозе, малине, ежевике, коровяке и т.п.) и в мягкой трухлявой древесине выгрызают гнезда многие Hylaeinae, Megachilidae, Xylocopinae, *Clisodon* (Anthophaginae) и некоторые Exomalopsini, в частности *Paratetrapedia gigantea* (Oliviera, 1962). Обычно они предпочитают сломанные или треснувшие стебли, что обеспечивает прямой доступ к мягкой сердцевине и облегчает начало строительства гнезда, так как избавляет самку от необходимости прогрызать более плотные наружные слои стебля. Помимо выгрызания гнезд в цельных растительных материалах, отдельные самки используют и пустотелые стебли растений, в которых они все же сгрызают тонкий слой стенок, чем отличаются от пчел, устраивающих гнезда в полностью готовых полостях.

Наконец, в плотной древесине способны выдалбливать гнезда лишь некоторые *Xylocopa*, которых называют еще «пчелами-плотниками». Случаи поселения в плотной древесине зарегистрированы и для отдельных видов *Lithurge* (Megachilidae), в частности *L. fuscipenne* (Малышев, 1930, 1931a), хотя обычно эти пчелы предпочитают строить гнезда в более мягких растительных материалах – в трухлявой древесине, в галлах и т.п. Возможность строительства гнезд в плотных материалах у пчел-плотников достигается за счет очень мощных мандибул. Кроме того, они имеют на теле различные шиповидные выросты, которые обеспечивают прочное закрепление особей при выдалбливании гнезд.

Гнезда в готовых полостях. Достаточно большим таксономическим разнообразием характеризуется группа видов, строящих гнезда в готовых полостях. Таких пчел называют еще «пчелами-жильцами» (Малышев, 1931a). К ним относятся все изученные Xeromelissinae, Stenoplectridae, большинство Megachilinae, многие Hylaeinae и Apidae, некоторые *Colletes* (Colletinae), Tetrapediini, Xylocopinae и, возможно, отдельные Exomalopsini, в частности *Paratetrapedia lugubris* (Brooks in: Rozen, 1984b). Правда, строение гнезд последнего вида не описано, поэтому не исключено, что он при поселении в полостях добавочно сгрызает тонкий слой их стенок, подобно тому, как это иногда делает *Clisodon furcatus* (Радченко, 1984).

В качестве полостей пчелы чаще всего используют ходы насекомых-ксилофагов в древесине, пустотелые стебли растений, пустоты под древесной корой, старые ходы гнезд других видов пчел, а иногда и ос, трещины в камнях и другие трубко- или щелеподобные полости в различных материалах. Поперечные размеры (диаметр) подбираемых полостей обычно соответствуют ширине тела самок, однако при недостатке подходящих мест для сооружения гнезд отдельные особи могут использовать полости, размеры которых значительно больше оптимальных или несколько меньше.

Некоторые пчелы проявляют постоянство в выборе полостей. Например, *Hylaes variegatus*, как правило, используют старые ходы гнезд представителей подсемейства Halictinae, на что впервые обратил внимание еще Штекгергт (Stöckhert, 1922). *Megachile bicoloriventris* строит гнезда в небольших полостях на поверхности камней или меловых обнажений (Friese, 1911; Радченко, 1987б). *Megachile willughbiella* поселяется только в полостях в древесине (Åkerberg, Lesinš, 1949) или в почве (Grandi, 1961), избегая пустотелых стеблей растений (Боднарчук и др.,

1988).

Osmia cornifrons, *O. taurus* *O. pedicornis*

(Maeta, 1969).

1919), *Hoplitis adunca* *Anthocopa bidentata* (*Megachile centuncularis* (, 1981),

Apidae.

Euglossinae

Megachilidae

Apidae.

Bombus

Euglossinae

(9.4

11.1).

Megachilinae,

« - ».
Euglossinae,

11.1),

(*Apis*; 9.6).

chrysopus

(2 50 ; , 1980),

Rhophitoides canus (, 1985).

Andrena ovatula (Wafa et al., 1972).

sogdiana,

Andrena dorsata, *A. limata*, *Osmia cornuta*, *O. ruf* (, 1970; , 1981 ; , 1984).

(, 1931).

Захват чужих гнезд. В естественных условиях нередко происходит захват самками чужих гнезд. Это наиболее характерно для многих видов, ведущих примитивную социальную жизнь (разделы 10.3 и 11.8). Среди одиночных видов пчел захват чужих гнезд чаще всего наблюдается у видов, поселяющихся в готовых полостях, внутри которых одновременно может трудиться лишь одна особь. Такое поведение, по-видимому, во многом объясняется недостатком подходящих мест для устройства гнезд. Среди типично роющих в почве пчел подобные столкновения возникают гораздо реже, поскольку самки могут при поселении использовать имеющийся основной ход чужого гнезда без его захвата и спокойно сосуществовать с первой хозяйкой. В этих случаях образуются составные, или коммунальные, гнезда (см. ниже, а также раздел 9.2).

Пчелы могут захватывать гнезда других особей как своего вида, так и других. Например, *Megachile argentata* иногда силой захватывает чужие норки, в частности пчелы *Anthocopa papaveris* (Пашина, 1967). Вторжение в чужие гнезда, нередко в дальнейшем приводящее к их захвату, отмечается в плотных скоплениях гнезд, когда отдельные особи путают свои гнезда с чужими.

Необычные места устройства гнезд. Из таких мест следует отметить поселение *Chalicodoma pluto* (Messer, 1984), *Eufriesea laniventris* (Kimsey, 1982), *Centris derasa* (Benett, 1964) и некоторых представителей подсемейств Meliponinae (Wille, Michener, 1973) и Euglossinae (раздел 9.3) внутри гнезд термитов. *Trigona moorei* строит свои гнезда в гнездах муравьев рода *Crematogaster*, за что эта пчела получила название мирмекофильной (Sakagami et al., 1989). Кроме того, описаны гнезда *Megachile tsurugensis*, находившиеся в паутине пауков *Agelena*, которых пчелы не убивали и не изгоняли (Katayama, 1970). Внутри покинутой норы паука в почве обнаружено гнездо пчелы *Anthophora biciliata* (Радченко, 1986).

Представители подрода *Helicosmia* рода *Osmia* устраивают гнезда в пустых раковинах брюхоногих моллюсков (Saunders, 1904; Silbernagel, 1927; Micheli, 1929; и др.). При этом описан случай транспортировки раковины *Helix pisana* самкой *Hoplitis rufohirta* на более удобное для размещения гнезда место (Ferton, 1897, 1905). Гнезда *Megachile genalis* обычно находят в цветочных стрелках лука (Dudich, 1884; Тарбинский, 1962). Другие виды мегахилин, также поселяющиеся в готовых полостях, подчас избирают для своих гнезд такие необычные места, как складки висящей одежды, замочные скважины и т.д., что еще раз указывает на лабильность их строительных инстинктов.

К числу необычных мест гнездования можно отнести случаи поселения в обитаемых гнездах других видов пчел. Так, Тункл (Tunkl, 1932) отметил совместные гнезда *Evylaeus marginatus* и *Andrena haemorrhoea*, а по сообщению Жанвье (Janvier, 1955), в одном случае общим основным ходом пользовались самки *Ancylloscelis baeri* и *Tetralonia sp.* При этом *Tetralonia sp.* строила свои ячейки на большей глубине, чем ее соседка. В штате Колорадо (США) обнаружено составное гнездо, в котором одновременно обитали 8 самок *Svastra obliqua* и 2 самки *Melissodes sp.* (Custer, 1928). Такие совместные гнезда хотя и необычны, но не абсурдны, как это считал для первой пары видов Хондорф (Hohndorf, 1932).

5.2. Основные части гнезда. Последовательность строительства

Вход в гнездо. *Вход* (entrance) в гнездо обычно представляет собой более или менее круглое отверстие на поверхности субстрата. Каждое гнездо, как правило, имеет один вход, хотя у отдельных коммунальных (раздел 9.3) видов, например у *Evylaeus aberrans* (Bohart, Youseff, 1977), *Panurginus albopilosus* (Rozen, 1971)

и у *Panurgus calcaratus*, иногда встречаются по 2 входа, ведущих к одному основному ходу гнезда (рис. 47).

У роющих в почве пчел возле входа в гнездо часто имеется холмик (tumulus), насыпанный самкой при выемке почвы в процессе рытья ходов. Нередко вход расположен на холмике (рис. 40, 41, 46). Как правило, холмики характерны только для первых этапов строительства гнезд, когда пчелы выкапывают основные ходы; в дальнейшем холмики сдуваются ветром или смываются дождем. Новые холмики самками насыпаются редко, поскольку почва, получаемая при вырывании ходов, обычно используется внутри гнезда для заполнения ходов, которые ведут к уже запечатанным ячейкам. Некоторые виды, например палеарктический *Tetralonia pollinosa* (Радченко, 1984) и неарктический *Emphoropsis miserabilis* (Stephen, Torchio, 1961), выбрасываемую землю сразу рассыпают ровным слоем, разгребая ее лапками задних ног; в результате перед входами в их гнезда холмики отсутствуют с самого начала.

Холмики отличаются у разных видов как по форме и размерам, так и по расположению относительно входного отверстия. Размеры холмика обычно коррелируют с диаметром входного отверстия и глубиной основного хода. По форме холмики бывают конические (рис. 40, 41), пологие (рис. 43-46) и кратеровидные (рис. 42, 47). По расположению относительно входного отверстия холмики разделяются на концентрические (рис. 40-42), эксцентрические (рис. 43) и ацентрические (рис. 44).

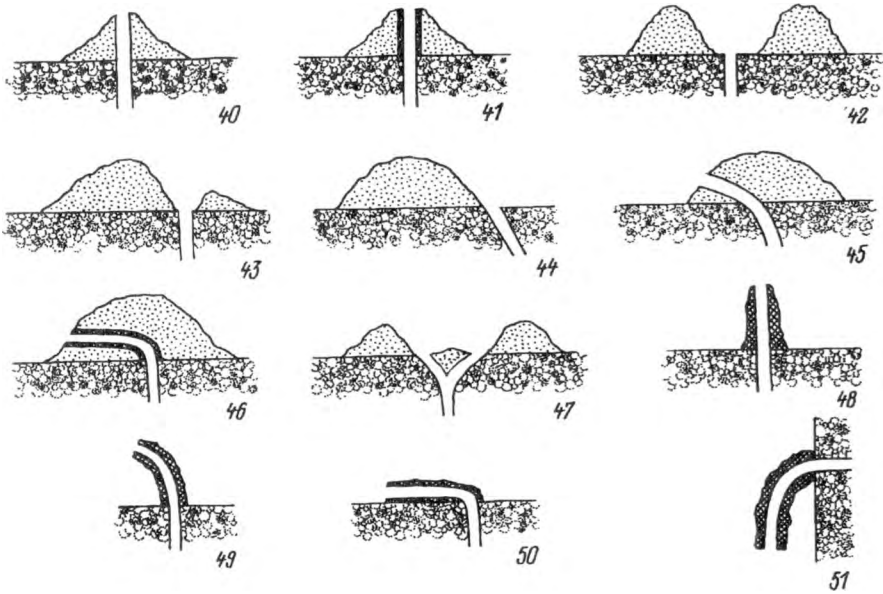
Например, у *Evylaeus malachurus* холмик имеет вид концентрического вала, опоясывающего вход (рис. 42); *Dasypoda altercator*, *D. braccata*, *Hesperapis regularis* (все из трибы Dasypodinae) и *Megachile lagopoda* насыпают пологий холмик, частично (эксцентрический) или полностью (ацентрический) смещенный на одну сторону от входного отверстия (Малышев, 1927; Stephen et al., 1969; Радченко, 1987а; рис. 43, 44). Ацентричность холмика обычно наблюдается у пчел, имеющих наклонный основной ход, из которого почва выносятся только на одну сторону от входного отверстия гнезда, противоположную направлению основного хода.

У видов, входное отверстие гнезд которых находится на холмике, стенки хода, проходящего внутри, обычно утрамбованы, а иногда и скреплены секреторным веществом (рис. 41, 46). Под влиянием погодных факторов от холмика на поверхности почвы часто остаются лишь скрепленные самкой стенки хода, имеющие вид трубок, или башенок (turrets; рис. 49, 50). Если разрушить такую трубку, то пчела ее не восстанавливает.

Самки *Evylaeus marginatus*, *Ancyloscelis baeri*, *Eucera notata*, *Anthophora occidentalis*, *A. plagiata*, *A. vestita* и ряда других видов пчел специально лепят гнездовые трубки (Нильсен, 1915; Gros, 1939; Janvier, 1955; Linsley, MacSwain, 1957; Plateaux-Quénu, 1962; Stephen et al., 1969; Мариновская, 1976; рис. 48, 51; о назначении таких трубок см. раздел 6.4). Некоторые из них, как, например, неотропический *Augochlorella striata*, ремонтируют трубки после их повреждения (Hicks, 1931). Высота гнездовых трубок может составлять от нескольких миллиметров (у *Seladonia kessleri*) до 6-7 см (у *Evylaeus marginatus* – Plateaux-Quénu, 1960а; и у *Eucera notata* – Cros, 1939).

Некоторые Halictinae облицовывают входное отверстие и примыкающую к нему небольшую часть хода гнезда белым веществом, что впервые отметил еще Валкенаер (Walckenaer, 1817) для *Evylaeus calceatus*. Такая облицовка имеет секреторное происхождение. Например, у *Seladonia hespera* облицовка, покрывающая верхнюю часть основного хода на протяжении 1-3 см и имеющая толщину 1 мм, состоит из тех же самых макроциклических лактонов и алканов, которые вместе составляют 88% общего содержания экстракта железа Дюфура самки (Brooks, Cape, 1984). Кроме того, предполагается, что в состав облицовки входит и секрет слюнных желез. По мнению Брукса и Кэйна (Brooks, Cane, 1984), основное значение облицовки входной части гнезда заключается в скреплении частиц рыхлой почвы.

Многие виды, особенно среди эусоциальных, вход в гнездо делают более узким по сравнению с основным ходом гнезда. При этом они облицовывают или по крайней мере укрепляют стенки входа. Процесс обработки стенок можно наблюдать после их механического повреждения: пчела разрыхляет мандибулами и увлажняет секреторным веществом почву на стенках, затем лапками задних ног



. 40-51.

40 - *Andrena labialis* (: , 1981), 41 - *Nomia melanderi* (: Stephen et al., 1969),
 42 - *Evylaeus malachurus* (.), 43 - *Dasygaster braccata* (: , 1987a), 44 - *Megachile*
lagopoda (.), 45 - *Andrena chrysope* (: , 1980), 46 - *Meganomia binghami* (no: Rozen,
 1977a), 47 - *Panurginus albopilosus* (no: Rozen, 1971a), 48 - *Evylaeus marginatus* (.),
 49 - *Rhopitoides canus* (: , 1985), 50 - *Nomia triangulifera* (no: Cross, Bohart,
 1960), 51 - *Anthophora parietina* (.).

(10.4).

Calliopsis andreniformis, *Osmia cornuta*, *O. ruf*

(Shinn, 1967; Steinmann, 1973,1976; Anzenber-

Xylocopa
 ,
 ger, 1986),

(Steinmann, 1973, 1976)

9.2),

(, , 1985;

(. , 1980), *Andrena fuscosa*

Nomada pectoralis,

Боковые ходы обычно прямые, хотя у некоторых видов, например у *Andrena labialis* (Радченко, 1981а), *A. perplexa* (Stephen, 1966) и *Dasypoda braccata* (Радченко, 1987а), они сильно изогнуты в одной из плоскостей. В гнездах большинства одиночных пчел каждый боковой ход остается открытым только на период строительства и провиантирования ячейки, и после ее запечатывания он весь заполняется почвой, поэтому в период строительства в гнезде может быть лишь один боковой ход.

Помимо простых боковых, или латеральных (lateral) ходов, Сакагами и Миченер (Sakagami, Michener, 1962) специально для гнезд Halictinae ввели понятие «латероид» (lateroid), которым предложили обозначать боковые ходы, ведущие от основного хода к гнездовым камерам (рис. 82-84). Другим отличием латероидов от латеральных ходов они указали разницу в их диаметре, поскольку у всех изученных галиктин латероиды по диаметру примерно равны основному ходу, тогда как латеральные ходы, если они имеются, всегда уже. В дальнейшем Стифен с соавторами (Stephen et al., 1969) использовали термин «латероид» при характеристике деталей строения гнезд всех пчел, но единственной отличительной чертой латероидов от латеральных ходов приняли их одинаковый диаметр с основным ходом. Такой способ различения для большинства пчел (кроме Halictinae) следует признать неудачным, так как в гнездах многих Colletidae, Stenotritidae, Andrenidae, Oxaeidae, Melittidae и Anthophoridae, не сооружающих гнездовых камер, боковые ходы имеют одинаковый или почти одинаковый диаметр с основным ходом. Поэтому, если и сохранять понятие «латероид», то его основной характеристикой должно быть отличие от латерального хода не по диаметру, а по функциональному назначению, а именно — как бокового хода, соединяющего основной ход с гнездовой камерой. Вместе с тем латероид правильнее считать продолжением основного хода, поскольку другая часть хода, строго говоря, является не основным, а нижним слепым ходом, причем последний может вообще отсутствовать.

Слепые ходы. В гнездах многих пчел, роющих в почве или выгрызающих в гнилой древесине, встречаются нижний, а иногда и (или) боковой *слепой ход* (blind burrow). Нижний слепой ход представляет собой конечную часть основного хода, от которой не отходят боковые ходы или ячейки (рис. 56, 61, 66-68, 71-75, 78-84). Наличие этого хода является одной из наиболее характерных черт гнезд Halictinae (Sakagami, Michener, 1962), хотя они отмечены и у отдельных видов из других групп, например у *Crawfordapis luctuosa* (Colletinae; Roubik, Michener, 1984), *Nomia triangulifera* (Nomiinae; Cross, Bohart, 1960), *Peponapis fervens* (Anthophorinae; Michener, Lange, 1958e) и, как можно понять из рисунка, приведенного Мариковской (1972), иногда у *Proxyllocopa nitidiventris* (Xylocopininae). По мнению Сакагами и Миченера (Sakagami, Michener, 1962), нижний слепой ход служит гомеостатической структурой, способствующей регуляции влажности в гнезде. Кроме того, из слепых ходов пчелы получают материал, используемый для облицовки внутренних стенок ячеек (раздел 6.2).

В гнездах *Seladonia subaurata*, *Lasioglossum emeraldense* и некоторых других видов трибы Halictini, помимо нижнего слепого хода, имеются и боковые слепые ходы, или отнорки, которые представляют собой слепо оканчивающиеся ответвления от верхней части основного хода, не ведущие к ячейкам (рис. 72). По диаметру они могут быть сходны или с основным, или с боковыми ходами. Боковые слепые ходы встречаются и в гнездах видов, не делающих нижних слепых ходов (рис. 59), в частности у *Stenotritus pubescens* (Stenotritidae; Houston, 1975) и у многих Eucerini: *Tetralonia lepida* (Brooks, Michener, 1985), *Eucera pusilla* (Радченко, 1986), *Svastra obliqua* (Rozen, 1964) и *Peponapis pruinosa* (Mathewson, 1968). Эти ходы, возможно, служат местом отдыха или отступления пчелы, из которого она отражает нападение на гнездо (Mathewson, 1968).

Гнездовые камеры. *Гнездовая камера* (chamber) представляют собой полость в субстрате, окружающую группу ячеек. Такая камера образуется в результате окапывания ходами группы ячеек (также см. раздел 6.2). При этом за счет смыкания ходов формируется полная или частичная камера. В процессе рытья камеры пчела оставляет 1-2 небольших стойки из почвы (или в случаях гнездования в

), (. 79-84).

Halictus quadricinctus (Verhoeff, 1987).

Halictinae Nomiinae.

Proxylocopa olivieri (Xylocopinae; , 1916).
Icterantheidium laterale (Megachilinae) -

(, 1931).

5.3).

Evyllaesus duplex (Sakagami, Hayashida, 1960) *Megommation insigne*
(Michener, Lange, 1958c),

(Michener, 1964 ; Knerer, 1980).

(. 10.2).

(plug)

Colletes daviesanus

(, 1981 , 1988).

(6.1),

Megachile bombycina,

(, 1958; , 1967).

(,)

bicoloriventris,

Megachile

однако пробки гнезд они изготавливают из ватоподобного материала, который собирают с листьев *Juginea brachicefalia*. Этот материал пчелами тщательно утрамбовывается и скрепляется так, что по окончании строительства пробка имеет вид плотно сбитого войлока, который внешне не отличается от окружающего гнездо субстрата - мела (Радченко, 1987б).

5.3. Основные архитектурные типы гнезд

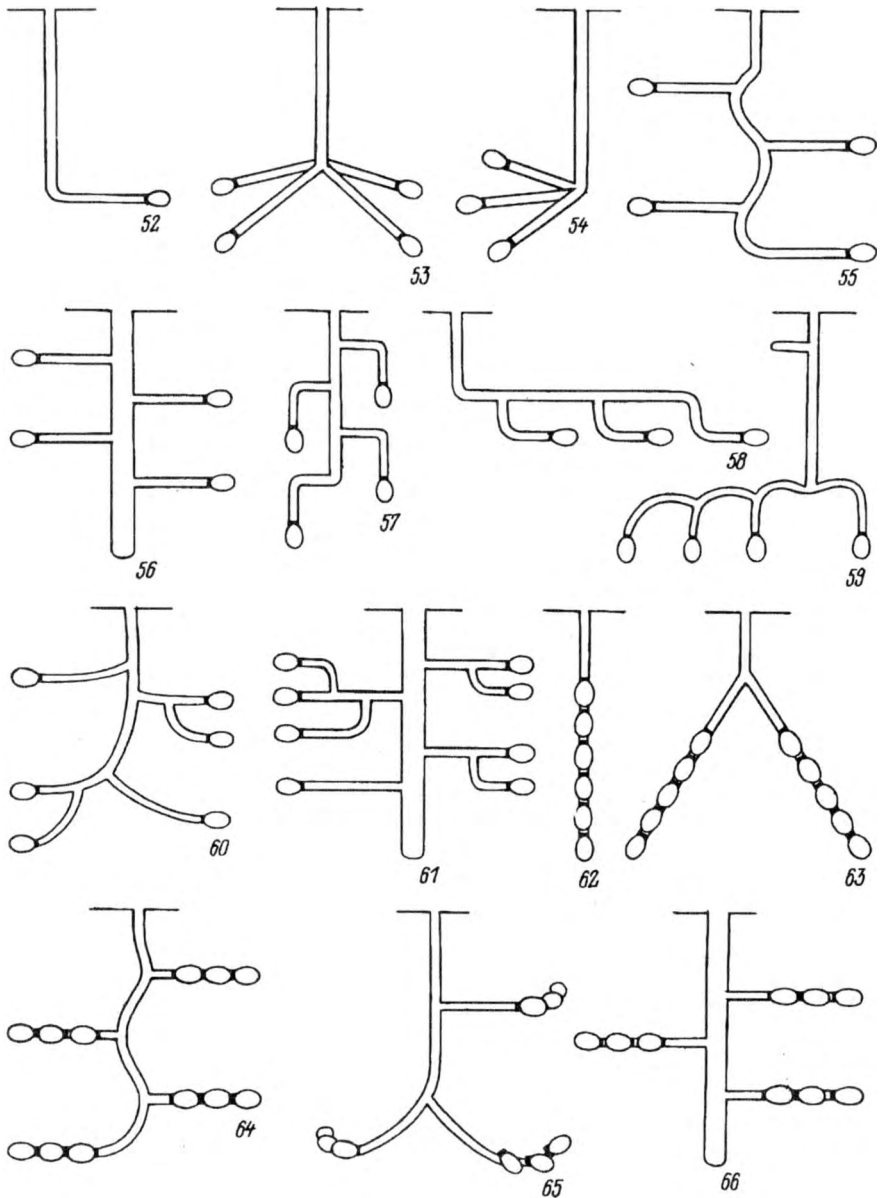
Принцип классификации. По общепринятому мнению (Малышев, 1931а, 1936; Sakagami, Michener, 1962; Stephen et al., 1969; Plateaux-Quénu, 1970; Eickwort, Sakagami, 1979; и др.), архитектура гнезд пчел определяется положением, которое занимают ячейки по отношению друг к другу и к основному ходу гнезда. Именно ячейки почти всегда остаются обязательной и главной частью гнезда, тогда как другие элементы гнездовых конструкций могут полностью или частично отсутствовать. Только у большинства *Allodapini* (раздел 9.4) и у *Metallinella brevicornis* (Радченко, 1978) гнезда вообще не имеют ячеек. В полном наборе все приведенные в разделе 5.2 элементы гнезд изготавливаются лишь некоторыми *Halictinae* (см. обзор: Sakagami, Michener, 1962). Напротив, некоторые *Megachilinae*, например *Dianthidium clypeare* и *Anthidiellum strigatum*, сооружают только ячейки, расположенные на открытых местах без всяких ходов. Для таких видов ячейка и гнездо – синонимы (Stephen et al., 1969).

Можно выделить следующие основные типы гнезд: 1) простые ветвистые, 2) дваждыветвистые, 3) линейные неветвящиеся, 4) линейно-ветвистые, 5) с «сидячими» (на основном ходе) ячейками, 6) камерные с основным ходом, 7) со «свободными» ячейками без основного хода, 8) без ячеек. В основе данного разделения лежит только формальное сходство общего архитектурного плана гнезд и не привлекаются никакие другие параметры, касающиеся гнездования пчел. По сравнению с имевшимися классификациями (раздел 4.2) нами вводится тип гнезд с сидячими ячейками, а также разделяются ветвистые гнезда на простые и дваждыветвистые.

В отличие от большинства предыдущих авторов, мы не рассматриваем одноячейковые гнезда (рис. 52) в качестве самостоятельного архитектурного типа, поскольку такие гнезда не изготавливаются облигатно ни одним из достаточно изученных до настоящего времени видов пчел. Данный тип является не столько архитектурным, сколько количественным. Одноячейковые гнезда могут факультативно сооружаться видами, обычно строящими ветвистые гнезда, линейные, гнезда с сидячими или свободными ячейками (см. ниже).

Простые ветвистые гнезда. Данный тип представляет собой гнезда, в которых к каждой ячейке ведет отдельный боковой ход, непосредственно отходящий от основного. По архитектурному плану ветвистые гнезда могут иметь следующие три основных варианта: 1) с боковыми ходами, отходящими на разном уровне от основного хода (рис. 55-57), 2) в разных местах от горизонтальной части основного хода (рис. 58), 3) от нижнего конца основного хода (рис. 53-54).

Гнезда 1-го варианта наиболее широко распространены среди роющих пчел; они характерны для многих *Colletidae*, *Stenotritidae*, *Oxaeidae*, *Andrenidae*, *Halictidae*, *Melittidae*, *Fideliidae* и некоторых *Anthophoridae*. На наш взгляд, такие гнезда являются наиболее примитивными для пчел (раздел 7.8). 2-й вариант гнезд известен только для ряда представителей *Halictinae* и *Nomiinae*. Гнезда 3-го варианта характерны для многих видов рода *Andrena*, некоторых *Anthophorinae* и для *Brachyglossula tristis* (*Colletidae*; Janvier, 1933), тогда как среди других групп пчел



. 52-66.
 52- , 53-58- (53-54- , 55-57 - , 59-61 - , 58 -
 (59 -), 62 - , 60-61 - , 63-66 - (63 -
), 64-66 - , 59-61 - , 58 -
 56, 61 66 ; 65 - ; 59 -

Perdita lingualis (Michener, 1963), Eucerini. (*Perdita* . 60), *Melitta leporina* (Linsley, 1975) (*Melitta* . 59),
Nomioides minutissimus (Batra, 1966 ; Linsley, 1979), (*Nomioides* . 61),
 Megachilinae, (*Clisodon* , Lithurginae Xylocopinae, Hylaeinae, Exomalopsini Tetrapediini),
 sinea, Ctenoplectridae, (*Colletes*, Tetrapediini, Xylocopini, Ceratinini Megachilinae, Allodapini, Hylaeinae, Euglossinae).
 ; Anthophorinae, *Eucera excisa* (Grozdani , Vasi , 1967 ; Grozdani , 1969b) *Diadasia mexicana* (Linsley, MacSwain, 1957).
 (*Diadasia* . 64-66) (*Diadasia* . 63).
 : Colletidae (*Colletes michenerianus*; Michener, Lange, 1957), Andrenidae (*Andrena labialis*; Linsley, 1981a), Stenotritidae (*Stenotritus pubescens*; T.Houston, 1975), Halictinae (*Pseudagapostemon divaricatus*; Michener, Lange, 1958a), Rophitinae (*Rhophitoides canus*; Linsley, 1985), Dasypodinae (*Dasypoda braccata*; Linsley, 1987a), Melittinae (*Macropis nuda*; Rozen, Jacobson, 1980), Xylocopinae (*Xylocopa frontalis*; Hurd, 1958), Anthophorinae (*Diadasia consociata*; Linsley, MacSwain, 1957;

и *Paratetrapedia swainsonae*; Rozen, Michener, 1988). Иногда линейно-ветвистую архитектуру имеют гнезда некоторых Megachilinae. При этом в их гнездах основной ход разветвляется на 2 хода, внутри которых располагается по линейному ряду ячеек, например у *Megachile inermis* (Stephen et al., 1969).

Линейно-ветвистые гнезда с боковыми ходами, отходящими на разном уровне от основного, могут иметь нижний слепой ход (рис. 66), например у *Evyllaes allodalis* (Sakagami et al., 1985) и *Lasioglossum albescens* (Matsumura, Sakagami, 1971). Обычно каждый линейный ряд состоит всего из 2-3 ячеек. При этом ячейки могут располагаться как прямым (рис. 64, 66), так и ступенчатым рядом (рис. 65). У отдельных видов, в частности у *Ruizantheda mutabilis* (Claude-Joseph, 1926), в одном линейном ряду на конце бокового хода находится до 6 ячеек.

Гнезда с «сидячими» ячейками. В таких гнездах ячейки отходят непосредственно от основного хода, примыкая к нему своими устьями (раздел 6.1). Ранее гнезда этого типа специально никем не выделялись и в случаях рассеянного расположения в них ячеек (рис. 67-69) не совсем корректно относились к простым ветвистым гнездам (например: Stephen et al., 1969, p. 89), хотя как таковых ветвей – боковых ходов – они не имеют. Правда, иногда действительно трудно установить, принадлежат ли гнезда к ветвистому типу или к типу с сидячими ячейками, поскольку боковые ходы в гнездах некоторых видов бывают очень короткие – менее длины ячейки (раздел 5.2).

Гнезда с рассеянным расположением сидячих ячеек характерны только для некоторых видов *Colletes*, в частности *C. succinctus* (Hardouin, 1948), и для ряда Halictinae, например *Lasioglossum imitatum*, *Evyllaes opacus* (Michener, Lange, 1957f; Sakagami, Michener, 1962) и *Halictus sexcinctus* (Verhoeff, 1892; Малышев, 1936). Последний вид, кстати, приведен в книге Стифена с соавторами (Stephen et al., 1969) именно как один из примеров ветвистого гнезда.

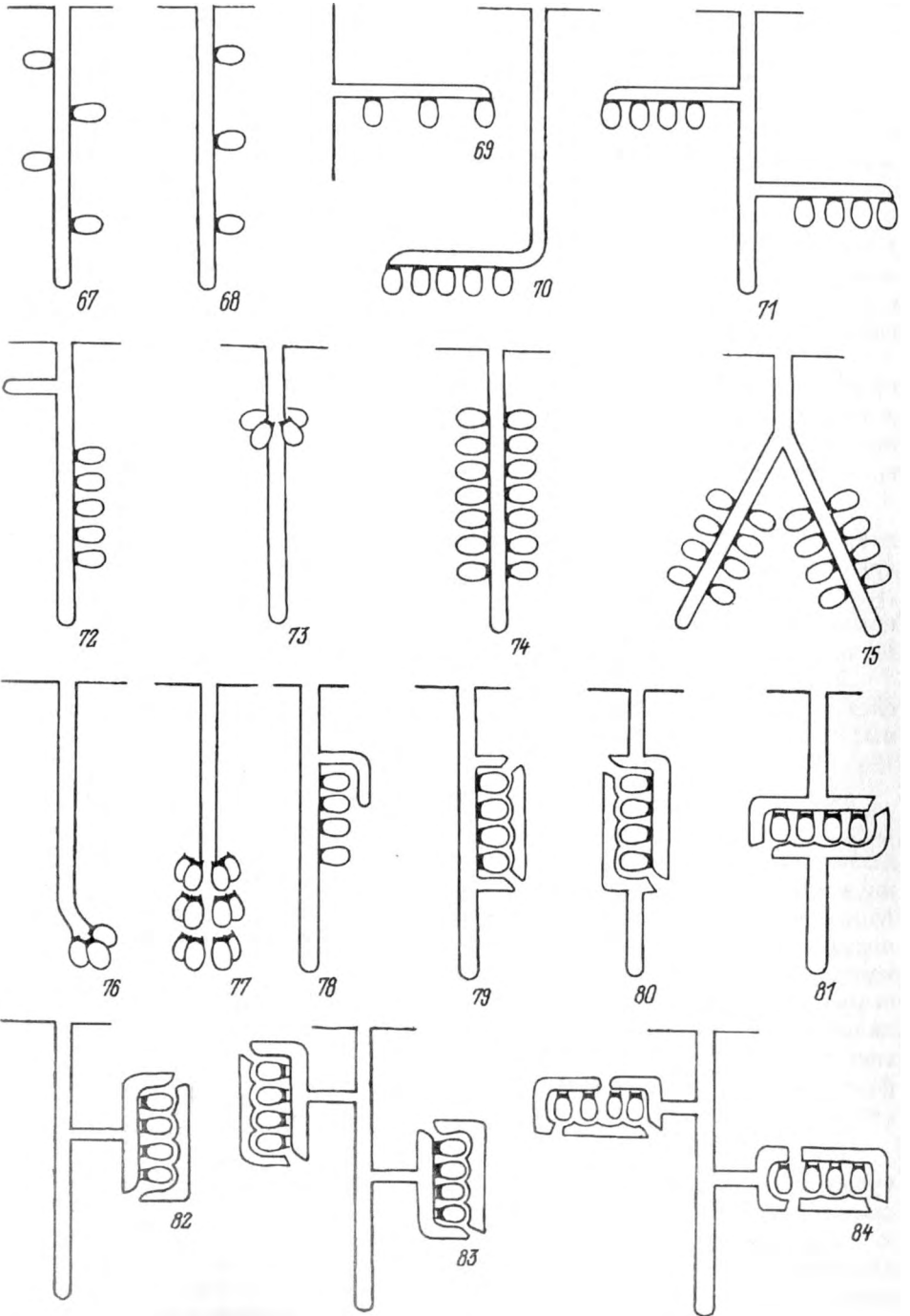
У большинства видов, строящих гнезда с сидячими ячейками, последние обычно сгруппированы и располагаются вплотную друг к другу. При этом встречается три основных варианта расположения групп ячеек: 1) с одной стороны основного хода (рис. 70-72) – известен только у Halictinae, например у *Lasioglossum xanthopus* (Радченко, 1989б), и Nomiinae, например у *Nomia triangulifera* (Kerfoot, 1964); 2) с разных сторон основного хода (рис. 73-75, 77) – у ряда Halictinae, например у *Evyllaes marginatus* (Plateaux-Quénu, 1960a), и Anthophorinae, например у *Anthophora pubescens*; 3) на конце основного хода (рис. 76) – у отдельных *Andrena*, в частности у *A. flavipes* (Радченко, неопубл. данные) и *A. schencki* (Bonelli, 1966), и у некоторых Anthophorinae, например у *Eucera pusilla* (Радченко, 1986).

Гнезда с сидячими (на основном ходе) ячейками нередко имеют ветвистую архитектуру (рис. 71, 75) за счет коммунального, а чаще эусоциального (раздел 9.1) гнездования, когда рабочие особи сооружают дополнительные разветвления основного хода. Формально эти гнезда можно назвать ветвистыми с сидячими ячейками, хотя по своей сути они являются составными гнездами.

Рис. 67-84. Схемы гнезд с сидячими (на основном ходе) ячейками (67-69 – одиночными, 70-77 – собранными в группы) и камерных гнезд с основным ходом (78-84).

67-68 – одиночные ячейки на вертикальном ходе, 69 – одиночные ячейки на горизонтальном ходе, 70-71 – скопление ячеек на горизонтальном участке хода, 72-75 – скопление ячеек по бокам вертикального хода, 76-77 – скопление ячеек на нижнем конце хода, 78-79 – камера при ходе (78 – частично выполненная камера, 79 – полностью выполненная камера), 80-81 – камера в ходе, 82-84 – камера в удалении от основного хода.

71, 75, 83 и 84 – составные гнезда; 67, 68, 71-75, 78-84 – с нижним слепым ходом (72 – также с боковым слепым ходом). Все ходы показаны незасыпанными, а ячейки – в разрезе и пустыми. В скоплениях, показанных на рис. 70, 79-84, ячейки могут располагаться в 1-3 ряда.



Halictus quadricinctus (Verhoeff, 1897), Nomiinae, Halictinae,
 (Stephen et al., 1969), y *Nomia melanderi*
P. olivieri (, 1916), *Proxylocopa* (Xylocopinae), -
 , 1931). *Icterantheidium laterale* (Megachilinae; -

1) (. 78, 79); 2)

(. 82); 3)
 (. 80, 81).

(. 7),
 (5.2),

« » , .

Megachilinae, Apidae (Euglossinae)
thidium, Anthidiellum, Anthocopa *Osmia.* *Chalicodoma, Dian-*

- Megachilinae, Euglossinae *Bombus*;
 138, 139); - *Apis* (. 141).

- Meliponinae (.

brevicornis, Allodapini (9.4) *Metallinella*
 (Torchio, ; . Friese, 1923).
 (8.4).

() .

, a *M.brevicornis*

, *Andrena chrysopus* (, 1980) *Rhophitoides canus*
 (, 1985).

2-3

(Kerfoot, 1964). *Eucera excisa*, (Grozdanic, Vasic, 1976).

(1925), «*Rophites hartmanni*,»

, *Lasioglossum victoriellum* (Sakagami, Michener, 1964), *Perdita maculigera maculipennis* (Michener, Ordway, 1963), *Hesperapis regularis* (Burdick, Torchio, 1959), *Emphoropsis miserabilis* (Stephen, Torchio, 1961), *E. pallida* (Bohart, Torchio, 1972), *Anthophora borealis* (, 1970), *Heliophila bimaculata* (Bonelli, 1966), *Eremapis parvula* (Neff, 1984). (Michener, Ordway, 1963; Sakagami, Michener, 1964; Stephen et al., 1969; Bohart, Torchio, 1972, .),

, *Anthocopa papaveris* (, 1911).

Megachilinae,

, *Chalico- doma ericetorum* (Bonelli, 1970), *Megachile bicoloriventris* (, 1987), *Osmia coerulescens* (Verhoeff, 1891) (. 8.4).

, « (» (10.2).) , -

ГЛАВА 6. ЯЧЕЙКА

6.1. Общее строение

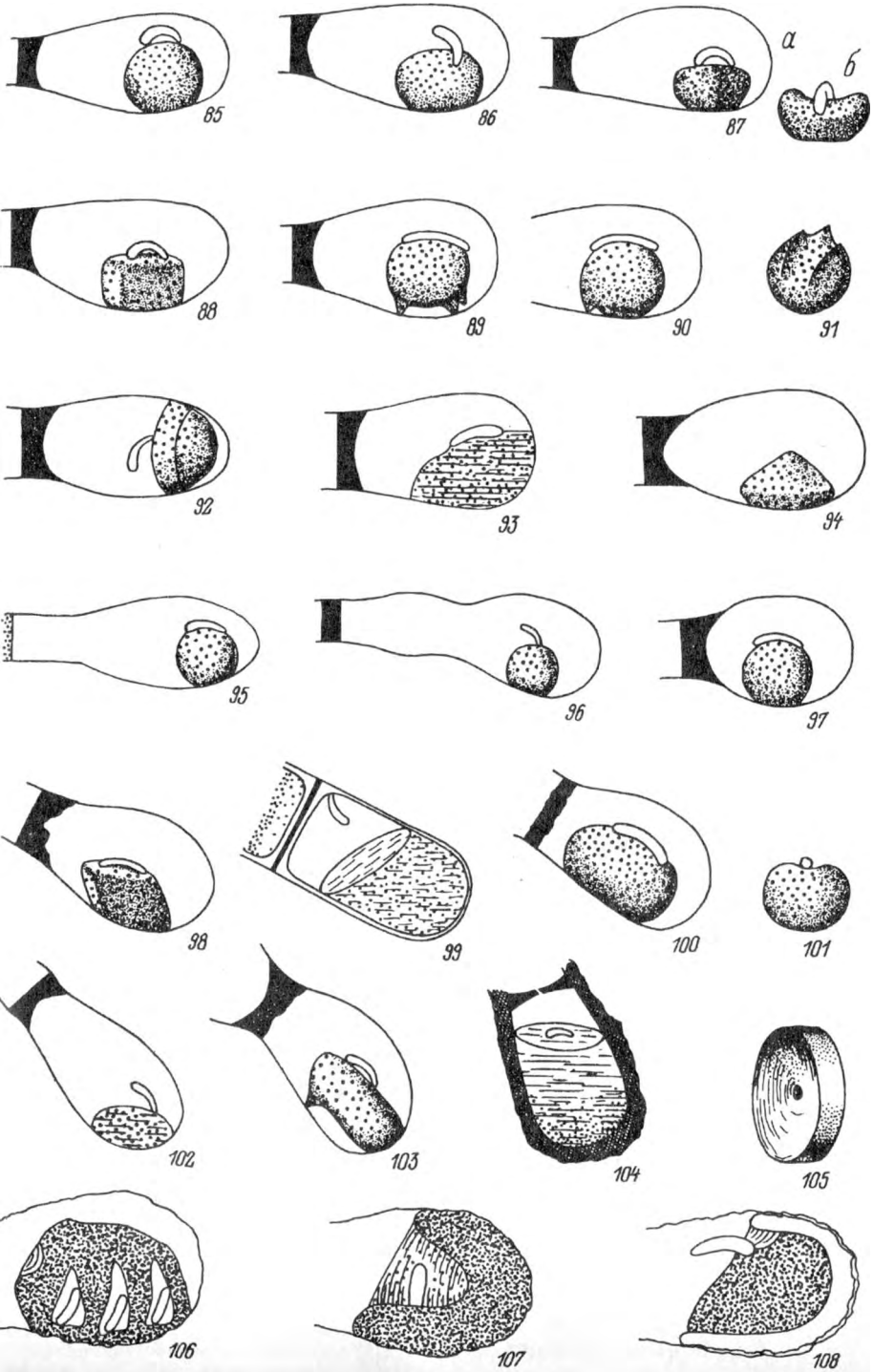
Форма и ориентация. *Ячейка* (cell) представляет собой небольшую полость, устраиваемую пчелой для выведения потомства. Как правило, в каждой ячейке выращивается только одна особь и большинство видов пчел старые ячейки повторно не использует. Ячейки у пчел достаточно разнообразны по форме: эллипсоидные (у всех Halictinae, большинства Andrenidae, Oxaeidae и Melittidae; рис. 85), шарообразные (у Rophitinae; рис. 97), бочонковидные (у многих Anthophoridae, некоторых Megachilidae и Apidae; рис. 104, 138), цилиндрические (у многих Colletidae, Megachilidae и некоторых Anthophoridae; рис. 127-134), куполообразные (у *Bombus*; рис. 140), яйцевидные (у некоторых Euglossinae и Meliponinae; рис. 135, 139) и шестигранно-призматические (у *Apis*; рис. 141). Кроме того, у многих пчел, поселяющихся в готовых полостях, в частности у ряда видов *Hylaeus* и у Megachilinae, ячейки нередко гетероморфные и могут иметь геометрически неправильную форму. Входную часть (устье) ячейки самки, как правило, делают суженной в виде *горлышка* (neck), или «воротника» (collar).

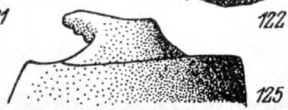
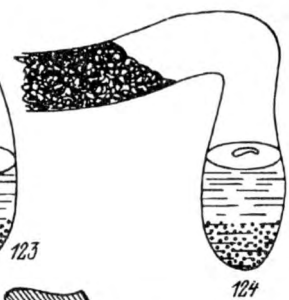
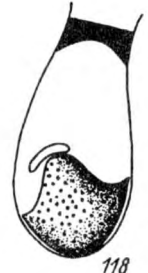
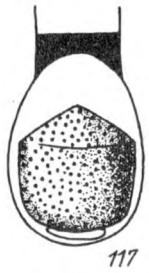
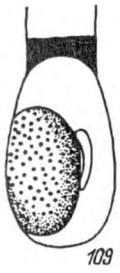
По ориентации в пространстве ячейки разделяются на горизонтальные (рис. 85-97), наклонные (рис. 98-104) и вертикальные (рис. 109-124). При этом вертикальные и наклонные ячейки, как правило, обращены своими устьями вверх. Только у некоторых Хилокопиде, например у *Proxycopa olivieri* (Гутбир, 1916) и *Xylocopa frontalis* (Camillo, Garofalo, 1989b), и отдельных Meliponinae, например у *Euplusia smaragdula* (Sakagami, 1965; рис. 136), а также в редких случаях у Megachilinae, когда они поселяются в наклонно ориентированных полостях, обращенных входными отверстиями вниз, дно ячеек, наоборот, располагается сверху.

В пределах одного вида форма, размеры и ориентация ячеек обычно постоянны (если не считать различий в размерах, связанных с половым диморфизмом особей). Лишь виды с продвинутой эусоциальной жизнью (разделы 9.5 и 9.6) строят для выведения маток значительно более крупные ячейки, чем для рабочих особей. В гнездах представителей семейств Colletidae и Megachilidae, поселяющихся в готовых полостях, часто наблюдаются гетероморфные ячейки, что обычно связано с большим разнообразием форм подбираемых полостей. Например, *Anthocopa hypostomalis* при гнездовании в полостях, имеющих относительно маленький диаметр, строит тонкие и длинные ячейки, расположенные горизонтальным рядом, а при гнездовании в более широких полостях – короткие и толстые ячейки, размещенные в ряду наклонно (Parker, 1975). Кроме того, у Colletidae и

Рис. 85-108. Горизонтальные и наклонные ячейки в почве.

85 – *Nomioides minutissimus* (по: Радченко, 1979), 86 – *Andrena chrysopus* (по: Радченко, 1980), 87 – *Halictus scabiosae* (по: Batra, 1966a), 88 – *Andrena flavipes* (ориг.), 89 – *Dasygaster altercator* (по: Müller, 1884), 90-91 – *Dasygaster braccata* (по: Радченко, 1987a), 92 – *Panurginus albopilosus* (по: Rozen, 1971a), 93 – *Melitta leporina* (по: Малышев, 1936), 94 – *Andrena chalybaea* (по: Thorp, 1969; с изменениями), 95 – *Andrena labialis* (по: Радченко, 1981a; с изменениями), 96 – *Perdita nuda* (по: Torchio, 1975), 97 – *Rhopitoides canas* (по: Малышев, 1936), 98 – *Meganomia binghami* (по: Rozen, 1977a), 99 – *Colletes fodiens* (по: Радченко, 1988), 100-101 – *Ancyloscelis apiformis* (по: Rozen, 1984b), 102 – *Andrena erythrogaster* (по: Miliczky, 1988), 103 – *Exomalopsis nitens* (по: Rozen, Snelling, 1986), 104 – *Anthophora biciliata* (по: Радченко, 1986; с изменениями; сетчатой штриховкой показаны встроенные стенки ячейки, пояснения см. в тексте), 105 – крышка ячейки *Anthophora biciliata* (ориг.), 106 – *Parafidelia palliatata* (по: Rozen, 1977b; с дополнениями), 107 – *Neofidelia profuga* (по: Rozen, 1973a), 108 – *Pararhophites orobinus* (по: McGinley, Rozen, 1987),



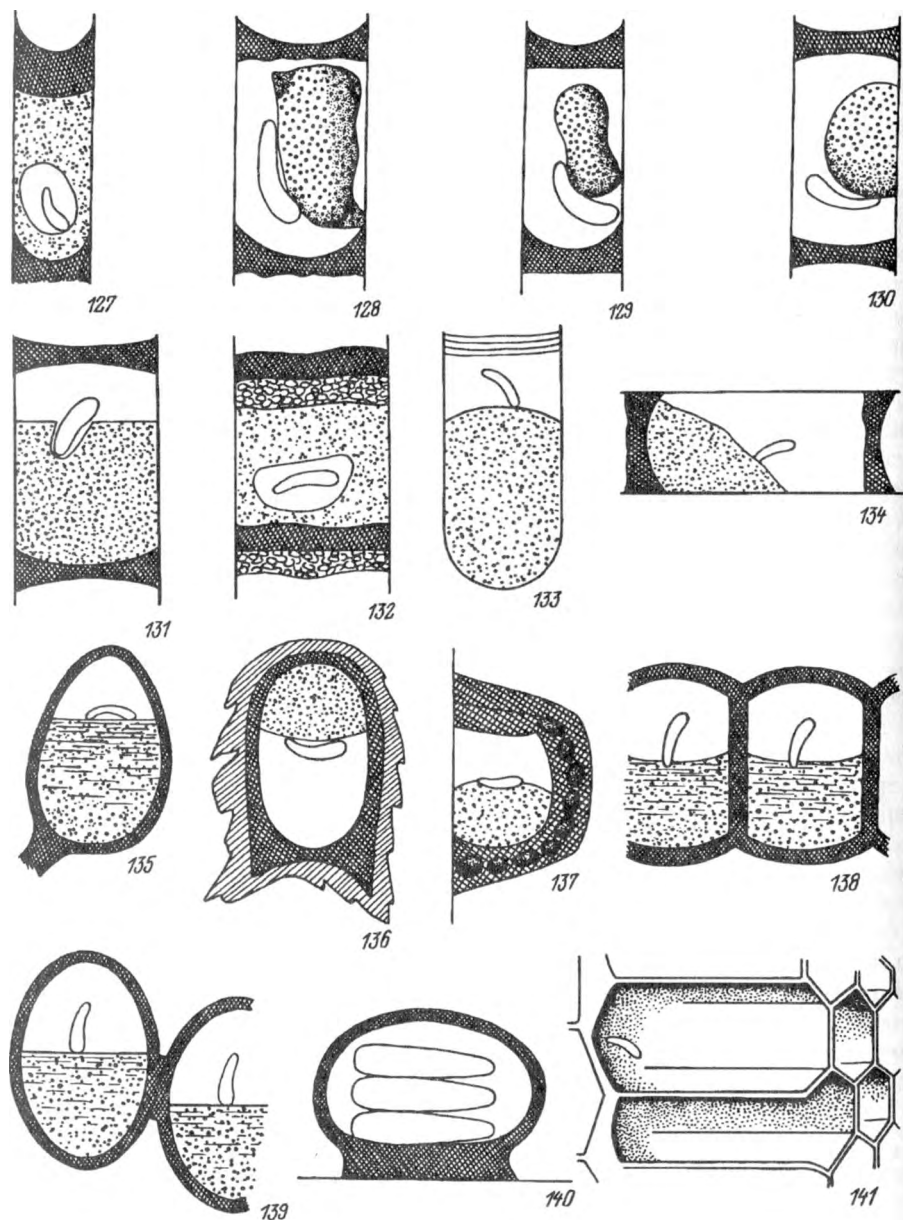


Megachilidae

, , 1- , ,
 .
 , .
 (5.1). ()
 , , (6.2).
 Apidae (Euglossinae),
 (Apis) (*Bombus* Meliponinae). (*Bombus*)
 (Cruz-Landim, 1963, 1967),
 Melipo-
 ninae (9.5).
Colletes, Xeromelissinae Hylaeinae,
 (7.3).
 (*Osmia rufa*), *Ctenoplectra* *Tetrapedia*,
 (*Chalicodoma*) . . (*Anthidium*
Paranthidiellum),
 (*Osmia coerulescens*),
 (*Megachile* *Anthocopa*), (,
Heriades Euglossinae),
 Euglossinae, *Eulaema nigrita* (Zucchi et al., 1969),
 , *Trachusa byssina*
 (Cane, 1981). *Hopliitis adunca* , (, 1981).

. 109-126.

109 – *Lanthanomelissa goeldiana* (: Sakagami, Laroca, 1988), 110 – *Nomia diversipes* (no: Rozen, 1986), 111 – *Nomia triangulifera* (no: Cross, Bohart, 1960), 112 – *Nomia nevadensis arizonensis* (no: Cross, Bohart, 1960;), 113 – *Nomia nevadensis bakeri* (no: Kerfoot, 1964;), 114 – *Nomia australica* (no: Rayment, 1956), 115 – *Exomalopsis chionura* (no: Rozen, McNeil, 1957;), 116 – *Diadasia afflicta* (no: Snyder et al., 1976), 117 – *Ptilothrix sumichrasti* (: Linsley et al., 1956a;), 118 – *Monoeca lanei* (: Rozen, 1984), 119 – *Cladocerapis colmani* (no: Rayment, 1950b), 120 – *Tetralonia* (.), 121 – *Andrena perplexa* (no: Stephen, 1966;), 122 – *Paramegilla deserticola* (: , 1989;), 123 – *Ptiloglossa arizonensis* (: Rozen, 1984), 124 – *Ptiloglossa guinnae* (: Roberts, 1971), 125 – *Centris caesalpiniae* (: Rozen, Buchmann, 1990), 126 –



. 127-141.

(131-134)

(127-130),
(135-141).

127 - *Lithurge fuscipenne* (: , 1930), 128 - *Xylocopa valga* (: , 1931),
 129 - *Ceratina callosa* (: , 1931), 130 - *Ceratina lieftincki* (: Sakagami, Yoshikawa, 1961),
 131 - *Osmia ruf* (.), 132 - *Osmia californica* (no: Stephen et al., 1969), 133 - *Megachile xanthothrix*
 (no: Yasumatsu, 1931), 134 - *Osmia lignaria* (no: Torchio, 1989), 135 - *Eulaema nigrita* (no: Zucchi et al.,
 1969), 136 - *Euplusia smaragdina* (no: Sakagami, 1965), 137 - *Hoplitis anthocopoides* (no: Eickwort,
 1975a), 138 - *Trigona carbonaris* (no: Michener, 1961a), 139 - *Trigona ghilianii* (no: Sakagami, Zucchi,
 1968), 140 - *Bombus hortorum* (: , 1936), 141 - *Apis mellifera* (no: Stephen et al., 1969)

Osmia californica O.unca, (Stephen et al., 1969).
 2
 (Iwata, 1938), *Megachile rupestris*, (Janvier, 1955).
 (Michener, Szent-Ivany, 1960).
Heriades variolosa (Fischer, 1955).
 (Stephen et al., 1969).
variolosa
variolosa,
Heriades, *H. truncorum*
 (Correia, 1977, 1980, 1981b), *H. crenulatus* (Correia, 1981a), *H. othonis* (Liefertinck, 1954) *H. spiniscutis*
 (Michener, 1968b).
 He (1984, 1987)
Chalicodoma ericetorum, (Ferton, 1897;
 Hoppner, 1899; Friese, 1926; Cavro, 1956; Bonelli, 1970,).
Osmia cornuta
 (Heroin, 1966).
Chalicodoma sicula (Kronenberg, Hefetz, 1984).
 Megachilinae
 (6.2).
Megachile (6.2).
Ctenoplectra (F. Williams, 1928; , 1989) *Tetrapedia*
 (Roubik, 1987) (6.2).
 « » Euglossinae.

« » (2.5),
(Zucchi et al., 1969).

« » . , , «
» . , , Ceratina,
Colletes

daviesanus (, 1988), *Osmia rufa* (Haverhorst, 1933) . *sogdiana* (-
, 1983). (1913, 1936) ,

Apidae, (9.3 9.4).

Apis (. r n) (9.6).

Halictidae, *Evylaeus seabrai* (Sakagami, Moure, 1967) *Nomia diversipes* -
(Rozen, 1986),

Euglossa cordata (9.4),
Ptilothrix bombiformis (Anthophoridae; Rust,

1980).

6.2.

Fideli-
idae (Rozen, 1973, 1977b), *Pararhophites* (Anthophorinae; McGinley, Rozen, 1987)
y *Hesperapis trochanterata* (Dasypodinae; Rozen, 1987) -
(. 106-108).

3

6-
(7.3).

Augochlorini Halictini,
 Agapostemon (Roberts, 1969), Anthophorinae, - -
 , Stenotritidae Melitta Proxycopa
 (1-2)
 Anthophora fulvitarsis
 (, 1915).
 melanderi (Batra, 1970) Rhophitoides canus (), Nomia
 Augochlorini (Stockhammer, 1966) Clisodon furcatus
 (, 1984),
 2 – Ctenoplectra (Rozen, 1978; , 1989)
 Tetrapedia (Roubik, 1987),
 Ctenoplectra Tetrapedia
 Hylaeinae, Colletidae, Xeromelissinae. Colletes,
 (7.3; . 99). (Hylaeus;
 Torchio, 1984) (Colletes; Torchio et
 al., 1988).
 , y Colletes cunicularius
 2 (, 1988).
 Hylaeinae Colletes, C.daviesanus (, 1981 , 1988),
 Xeromelissinae (Eickwort, 1967)

Мандибулярный способ изготовления ячеек среди пчел распространен только у Megachilidae и Apidae, а также, вероятно, применяется некоторыми Xylocorinae. Основную роль в возведении ячеек данным способом играют мандибулы, с помощью которых пчела лепит или укладывает строительный материал, формируя ячейку. Мандибулярный способ – единственный, с помощью которого возможно изготовление «свободных» ячеек на открытых местах или внутри просторных полостей.

Многие виды Megachilinae, строящие ячейки мандибулярным способом внутри готовых полостей, создают из приносимого ими строительного материала только перегородки между ячейками; роль боковых стенок ячеек в таких случаях выполняют естественные стенки полости. При этом мегахилины обладают высокой пластичностью гнездостроительных инстинктов. Так, виды, в норме не сооружающие боковых стенок ячеек, например *Osmia coerulescens*, в случае необходимости способны возводить их значительную часть, что наблюдается, в частности, при поселении самок в относительно больших щелеподобных полостях (Verhoeff, 1891). И наоборот, *Hoplitis adunca* обычно лепит стенки ячеек полностью, а иногда даже возводит их на открытых местах, однако при поселении в очень узких полостях он не строит большую часть боковых стенок ячеек (Радченко, 1981б).

Формирование гнездовых камер. Среди пчел, формирующих гнездовые камеры (раздел 5.2), процесс строительства ячеек описан только для некоторых Halictinae. При этом выяснилось, что сооружение групп ячеек и формирование вокруг них камер у разных видов осуществляется разными способами. Так, у *Evyllaenus linearis* самка сначала строит всю группу ячеек, после чего окапывает ее ходами, формируя камеру. Самки *Halictus quadricinctus* начинают формировать гнездовую камеру еще в процессе сооружения ячеек. При этом самые верхние ячейки, сооружаемые первыми, сразу отделяются сверху воздушным пространством от окружающей почвы, тогда как новые ячейки данной группы, сооружаемые ниже, остаются плотно внедренными в субстрат (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970).

Бонелли (Bonelli, 1965a, 1968a) сообщил, что у *Evyllaenus calceatus* группы ячеек, скорее, не выкапываются, а возводятся внутри предварительно выкопанной пчелой просторной камеры, поскольку в обнаруженных им гнездах самки сооружали камеры еще до начала строительства ячеек. Это предположение Бонелли поддержали Миченер (Michener, 1974) и Пэйкер (Packer, 1983), которые не видят существенной разницы между встраиванием добавочных стенок внутри полостей и самостоятельным возведением ячеек как независимых структур внутри гнездовой камеры. Более того, Миченер (Michener, 1974, p. 290) считает, что один и тот же вид может использовать любой из двух способов строительства в зависимости от эдафических или иных условий. Вопреки мнению указанных авторов, галиктины, на наш взгляд, не способны к возведению «свободных» ячеек. Такой способ строительства может предполагать только их лепку мандибулярным способом, который не применяется галиктинами. Они всегда сооружают ячейки (в том числе встраивают их стенки, см. выше) лишь пигидиальным способом. Кроме того, при прямых наблюдениях за строительной деятельностью галиктин в искусственных гнездовых конструкциях (разделы 4.1 и 10.1), не зафиксировано возведение ячеек в свободном пространстве гнездовой камеры каким-либо видом.

Так, самки *Evyllaenus calceatus*, *E. malachurus* и ряда других видов галиктин могут выкапывать гнездовую камеру еще до начала строительства ячеек, однако вслед за этим они опять заполняют данную камеру рыхлой почвой, доставляемой из другого места гнезда – обычно из слепых ходов (раздел 5.2). Лишь затем внутри нанесенной почвы самки выкапывают ячейки. Процесс строительства, включающий повторное выкапывание, ранее был описан Плато-Кеню и Кнерером (Plateaux-Quénu, 1964; Knerer, Plateaux-Quénu, 1967b). Столь необычный способ сооружения ячеек исключает возможные помехи (которые могут создавать относительно крупные камешки и другие включения) для формирования плотного скопления ячеек, имеющих очень тонкие встроенные стенки.

В отличие от гнезд, в которых группа ячеек выкапывается в цельной почве и обычно наращивается поступательно вниз (например, у *Halictus quadricinctus*), у видов, строящих ячейки в камерах с насыпанной почвой, группа ячеек может расти только вверх и в стороны. Так, у *Evyllaenus nigripes* по мере застройки расчищенной и вновь заполненной почвой гнездовой камеры самка увеличивает размеры камеры, очищая пространство над уже построенными ячейками и вновь наполняя его принесенной почвой (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970). В результате группа ячеек в таких гнездах почти постоянно окружена камерой, которая растет с увеличением размеров группы.

Облицовка секретирруемыми веществами. Внутренние стенки ячеек у большинства пчел, роющих в почве или выгрызающих в гнилой древесине (раздел 5.1), облицовываются секреторными веществами. Ее наличие отмечено для следующих таксонов пчел: Colletidae – у всех, Stenotritidae – у всех, Andrenidae – у всех, кроме некоторых Panurginae, Oxaeidae – у всех, Halictidae – у Halictinae и Nomiinae, Melittidae – у *Melitta* (а также, возможно, несекреторного происхождения у Meganomiinae), Anthophoridae – у Eucerini, Anthophorini, Habropodini, многих Centridini, Exomalopsini, некоторых Emphorini и Xylocopinae. Секреторная облицовка внешне отличается у разных групп пчел. Так, у представителей семейства Colletidae она имеет вид целлофаноподобной пленки, у Andrenidae и Melittinae облицовка глянцевая, лакоподобная, у Halictinae и Nomiinae – шелковистая, а у Anthophorinae – матовая, воскоподобная.

Уже Семишон (Semichon, 1906) и Малышев (19256, 1928г) отмечали, что секреторная облицовка ячеек у *Anthophora* похожа на вещество, продуцируемое железой Дюфура. Такое сходство проявляется в одинаковой растворимости, точке плавления и внешнем виде материала облицовки и секрета железы Дюфура после его высыхания. В дальнейшем Песоцкая (1929), исследуя облицовку ячеек некоторых видов *Melitta*, также предположительно указала на ее происхождение из секрета железы Дюфура. Кроме того, она обнаружила, что эта железа обычно сильнее развита у видов, делающих секреторную облицовку. В то же время происхождение материала облицовки ячеек в гнездах представителей семейств Colletidae, Andrenidae и Halictidae долгое время оставалось неясным и предположительно он принимался за секрет слюнных (в том числе лабиальных) желез (Песоцкая, 1929; Малышев, 1936, 1966; Michener, 1964a; Stephen et al., 1969; Осичнюк, 1970; и др.).

Мэй (May, 1974), впервые изучив спектры макроциклических лактонов, выделенных из секрета железы Дюфура и из облицовки ячеек *Augochlora pura*, обнаружила их сходство. В последние годы с использованием газовой хроматографии и масс-спектрометрического анализа установлено, что облицовка стенок ячеек у многих видов из семейств Colletidae, Andrenidae, Oxaeidae, Halictidae, Anthophoridae и рода *Melitta* из семейства Melittidae состоит из секреторных веществ, продуцируемых железой Дюфура (Bergström, 1974; Hefetz et al., 1978, 1979; Tengö, Bergström, 1978; Albans et al., 1980; Cane, 1981, 1983b, 1983c; Duffield et al., 1981, 1982, 1983; Hefetz, 1987, и др.). Вместе с тем изготавливаемая видами рода *Hylaeus* полиэфирная целлофаноподобная пленка, похожая на макроциклические лактоны секрета железы Дюфура, дополнительно содержит шелковистые волокна неизвестного происхождения и фермент – полимеразу, очевидно, продуцируемую слюнными железами (Albans et al., 1980). Дальнейшие исследования самок *Hylaeus* показали, что у них очень слабо развита железа Дюфура (Cane, 1983c) и сильно – слюнные железы (Batra, 1980), из секрета которых и изготавливается такая пленка (Torchio, 1984a).

Химический состав облицовки ячеек существенно отличается у представителей разных групп пчел (подробнее: см. раздел 7.6). При этом пока остается неизвестным происхождение облицовки у Stenotritidae, Meganomiinae, Stenoplectridae и многих групп из Anthophoridae. Кроме того, для большинства групп пчел неясен способ нанесения облицовки, поскольку получение подобных сведений сопряжено с необходимостью прямых наблюдений за деятельностью пчел в подземных гнездах. Пока такие данные имеются лишь для искусственно разводимых пчел, относящихся к Halictidae (в частности для *Evylaeus zephyrus*; Batra, 1966d), которые наносят облицовку с помощью кисточки на вершине ме-

Anthophora,
 (6.4). Colletidae,
 (6.1).
 (*Andrena vaga*
Melitturga clavicornis)
 (, 1926 ; Rozen,
 1965). Rophitinae, Dasypodinae,
 Fideliidae, Pararhophitini, *Perdita maculigera maculipennis* (Panurginae)
 Anthophorinae
 (Michener, Ordway, 1963; Michener, 1964 ; Rozen, 1977b; , 1987a;
 McGinley, Rozen, 1987).
Perdita, *Ptilothrix* (Rust, 1980),
 (6.1).
Ctenoplectra
 (Rozen, 1978; McGinley, Rozen, 1987;).
Macropis,
 (, 1929; Lieftinck, 1957),
 () Lysimachia (Cane et al., 1983),
 (, 1958). , *Macropis nuda*
 Lysimachia ciliata.
M.nuda (C₁₃, C₁₅, C₁₇)
 (Cane, 1983b).
Ctenoplectra
 (2.1),

6.3.

(Fabre, 1891; , 1913; Fahringer, 1914; , 1916,).

(6.4),

70%, *Nomia melanderi* (Stephen, 1959; Fronk, 1963).
 (Stephen, 1965b). 21-29% - *N. melanderi*
 (Bienvenu, Atchison, 1968).

(May, 1974) (*Augochlora pura*)

Anthophoridae. 10 Colletidae, Andrenidae
 1 (Cane et al., 1983b),
Colletes cunicularius
Nomia, « » 110
 1-10

Halictidae (Nedel, 1960).

Trachusa (Cane, 1981).
Megachile,
 (, 1984).

(6.4).

Evylaeus zephyrus (Batra, 1968), *Augochlora pura* (Stockhammer, 1966) *Nomia melanderi* (Batra, 1984),
Chalicodoma pluto,

(Messer, 1984).

6.4.

provisioning), « » (mass provisioning), « » (progressive provisioning),

Apidae Allodapini, (9.4, 9.6 11.2).

(. 129), (. 86), (. 121), (. 85), (. 112, 113), (. 94), (. 88), (. 100, 101) (. 87, 92, 98, 114).

Nomia (, N. nevadensis, N. heteropoda N. triangulifera) (Cross, Bohart, 1960; Kerfoot, 1964; . 111, 113).

Dasypoda altercator (, 1927; . 89), Xylocopa 3 (, 1947; Stephen et al., 1969; . 128).

Macropis nuda (Rozen, Jacobson, 1980), Exomalopsis sidae, E. solidaginis (Rozen, 1984b), E. chionura (Rozen, MacNeil, 1957; . 115), E. nitens (Rozen, Snelling, 1986; . 103) Dasypoda braccata (, 1987a). (. 90, 91).

1913, 1947; . 128-130) Ceratina, Xylocopa (, Lanthanomelissa goeldiana (Anthophorinae; Sakagami, Laroca, 1988; . 109). (. 120, 122-124, 138, 139). Hylaeus ,

Megachilidae (. 127, 131-134),

женная в ячейку, часто имеет вид плоских дисков, плотно прилегающих один к другому, что особенно хорошо видно в случаях, когда самка приносит отдельные «обножки», собранные с цветков разных растений.

В пределах одного вида наблюдаются некоторые отличия в размерах хлебцев, запасаемых для питания разных полов, которые, как правило, отличаются по величине тела. Кроме того, виды, ведущие социальный образ жизни, снабжают ячейки с будущими репродуктивными самками большим количеством корма, чем ячейки с рабочими особями или самцами. *Evyllaes umbripennis* для питания будущих самок делает более крупные хлебцы округло-кубической формы, в отличие от шарообразных хлебцев, изготавливаемых для будущих рабочих особей и самцов (Wille, Orozco, 1970; Eickwort, Eickwort, 1971). Хлебец округло-кубической формы отмечен также в гнезде *Andrena flavipes* (рис. 88). Правда, у этого вида он, наоборот, имеет меньшие размеры по сравнению с другими хлебцами шарообразной формы, и, очевидно, предназначен для самца (Радченко, неопубл. данные). Отмечены подвидовые отличия в формах хлебцев. Так, *Nomia nevadensis arizonensis* делает грибовидный хлебец на высокой ножке (рис. 112), а у *N. nevadensis bakeri* он с короткой, как бы обрезанной ножкой (Kerfoot, 1964; рис. 113).

У пчел родов *Calliopsis*, *Nomadopsis* и *Perdita*, относящихся к подсемейству Panurginae, обнаружены пыльцевые хлебцы, покрытые влагонепроницаемой воскоподобной пленкой неизвестного происхождения (Rozen, 1967). Кроме пыльцы и нектара, в составе корма, запасаемого некоторыми видами пчел, обнаружено растительное масло, например у *Ptiloglossa arizonensis* (Rozen, 1984a), *Macropis nuda* (Cane et al., 1983a), *Rediviva emdeorum* (Vogel, Michener, 1985), видов рода *Stenoplectra* (Rozen, 1978; Романькова, 1989) и др. (раздел 2.1).

Пища для личинок может также содержать секреторные вещества, что наблюдается у *Calliopsis andreniformis* (Hefetz et al., 1982), *Panurginus potentillae* (Duffield et al., 1983), *Andrena marginata* (Cane, 1981), *Augochlora pura* (Duffield et al., 1981), *Osmia cornuta* (Heroin, 1966), *O. bruneri* (Fröhlich, 1983), *Anthophora abrupta* (Norden et al., 1980) и некоторых других видов. При этом у *Andrena marginata* в составе добавляемого в хлебец секрета железы Дюфура присутствует вещество фарнезол (Cane, 1981). Продукт его окисления – фарнезал – известен как запатентованный бактерицидный препарат. Здесь интересно отметить, что еще в 1802 г. известный натуралист Уильям Кирби (Kirby, 1802) обращал внимание исследователей на возможность открытия новых сильных лекарств среди веществ, выделяемых разными пчелами. Вместе с тем секрет железы Дюфура, включаемый в состав запасаемого корма у *Anthophora abrupta*, очевидно, не обладает, по крайней мере, фунгицидным действием. Смертность личинок у этого вида достигает 57%, при этом до 50% всех ячеек были заражены 10 видами грибов из рода Eumycota (Norden, Scarbrough, 1982).

Пчелы стремятся поддерживать максимальную стерильность в запасаемых кормом ячейках. Так, после длительного периода непогоды самки выбрасывают провизию из частично заполненных ячеек и приносят в них новый корм (Малышев, 1913). Если период с неблагоприятными условиями длится более 1 сут, то пчела может не только выбрасывать корм, но и переоблицовывать секреторным веществом фуражируемую ячейку (Batra, 1966d).

Защита от загрязнения провизии. Важнейшая функция ячеек – препятствовать попаданию посторонних твердых включений (частицы почвы, камешки и т.п.) в запасаемую пищу, поскольку они оказывают губительное действие на питающихся личинок, что экспериментально установлено одним из авторов книги (Радченко, 1990). Обеспечение максимальной чистоты запасаемого корма от-

- (*Eucera longicornis*; , 1915; Bonelli, 1967d).
- (*Metapsaenythia abdominalis*; Rozen, 1989),
Andrena nigroaenea *Anthophora biciliata*; , 1986, 1989).
- Colletidae,
Colletes ciliatoides, *. cunicularius*, *. fodiens*
laeus variegatus, « » (.),
(, 1988).
Caupolicana albiventris *C. gaullei* (Janvier, 1933, 1955)
Ptiloglossa guinnae (Roberts, 1971) *P. arizonensis* (Rozen, 1984a)
- Eucera notata* (Cros, 1939),
Diadasia bituberculata (North, Lillywhite, 1980), *Nomia melanderi* (Stephen, 1960a,
1960b) (. : , 1936; Linsley,
1958).
- Andrena* (, 1980, 1981) *Sphecodosoma dicksoni* (Rozen,
McGinley, 1976),
Nomia (Batra, 1984),
- Halictinae,
(Batra, 1984) *Nomia*
melanderi,
- , *Hesperapis trochanterata* (Rozen, 1987),
Andrena perplexa,
(Stephen, 1966; 57).

121).

Fideliidae *Pararhophites orobinus*

(1.3).

Fideliidae (Rozen, 1977b; . 106,107)

Megachilidae, *Lithurge fuscipenne* (, 1916; . 127),
L.chrysurum (Roberts, 1978), *Megachile polycaris* (Krombein, 1967), *Osmia californica* (Stephen et al., 1969; . 132) ,
Metallinella brevicornis (, 1978).

2

12-16

Halictinae,

Halictus quadricinctus)

(Verhoeff, 1897).

6 :

1) (. 85-98,
 100-104, 109-115 .); 2)

Megachilinae (, *Osmia rufa*, . 131), *Pararhophites orobinus*
 (. 108) Meliponinae (, *Trigona carbonaria*, . 138);
 3) - Fideliidae (. 106), Lithurginae
 (. 127) Megachilinae (, *Osmia californica*, . 132;
Metallinella brevicornis, , 1978); 4)

- *Colletes* (. 99), Allodapini (9.4),
Andrena perplexa (Stephen, 1966); 5)

- *Ceratina* (. 129) *Hoplitis leucomelaena* (-

центральная часть крышки иногда вообще полностью состоит из одного секреторного вещества (Радченко, 1984).

Пчелы, гнездящиеся в готовых полостях или на открытых местах, обычно строят крышку ячейки из того же материала, что и сама ячейка. Среди таких видов наиболее подробно описан процесс строительства крышек ячеек из вырезанных кусочков листьев у искусственно разводимой люцерновой пчелы-листореза *Megachile rotundata* (см. обзор: Песенко, 1982). Перед запасанием провизии некоторые виды рода *Osmia*, например *O. coerulescens* (Волошина, 1984), *O. cornuta*, *O. rufa* (Малышев, 1936, 1937) и *O. georgica* (Hartman, 1944), не делающие боковых стенок ячеек, лепят на месте будущей крышки небольшое, гребневидно выступающее кольцо. Малышев (1936, 1937) рассматривал такое кольцо, которое он назвал «порогом» ячейки, как рудиментарную структуру, указывающую на то, что эти пчелы когда-то строили боковые стенки ячеек (подробнее см. раздел 8.4). По мнению Хартмана (Hartman, 1944), с помощью этой структуры самка отмечает размер будущей ячейки, что позволяет ей оценивать необходимый объем корма. Наличие «порога» ячейки отмечено и у японской *Ceratina smaragdula*, но уже в период запасаания самкой провизии, что связывается с выполнением одновременно двух разных операций (Sakagami, Yoshikawa, 1961).

Большинство представителей Colletidae, изготавливающих ячейки из целлофаноподобной пленки, делают крышки ячеек из такой же пленки, независимо от способов гнездования. В гнездах палеарктических *Hylaeus variegatus* (Ferton, 1914), *Colletes cunicularius* (Малышев, 1923а; Радченко, 1988), *C. fodiens* (Радченко, 1988) и неарктического *C. ciliatoides* (Torchio, 1965) обнаружено строительство крышек ячеек до начала запасаания пищи в ячейки. Такая крышка прикрепляется только к одной точке входной части ячейки и служит дверцей, которую пчела каждый раз открывает для помещения провизии и закрывает при вылете из гнезда (Torchio, 1965; Радченко, 1988). Закончив фуражировку и отложив яйцо, она закрывает и полностью заклеивает секреторным веществом крышку ячейки. Коллетиды подсемейства Diphaglossinae, роющие гнезда в почве, сооружают крышки ячеек из мелких комков почвы (см. также раздел 1.3).

Ряд видов рода *Euvylaeus*, в частности *E. cinctipes*, *E. malachurus*, *E. marginatus* и *E. paucillus*, ведущие социальный образ жизни, не делают крышек ячеек (Bonelli, 1948; Grandi, 1954; Knerer, Plateaux-Quénu, 1966a; Stephen et al., 1969), а *Halictus ligatus* закрывает каждую ячейку крышкой только после того, как личинка закончит питание (Rust, 1984). Предполагается, что эти галиктины держат ячейки открытыми для наблюдения за развитием потомства (раздел 10.2). Некоторые одиночные виды, например *Ptiloglossa guinnae* (Roberts, 1971; рис. 124), *Sphecodogastra texana* (Kerfoot, 1967) и *Pararhophites orobinus* (McGinley, Rozen, 1987), также не сооружают специальных крышек ячеек, однако они перекрывают доступ к каждой ячейке, засыпая почвой ведущие к ним боковые ходы. В гнездах *Andrena labialis* небольшой участок бокового хода, примыкающий к ячейке, остается свободным, и лишь за ним следует пробка из утрамбованной почвы (Радченко, 1981а; рис. 95). Самки *Perdita nuda* также нередко смещают крышку, располагая ее внутри бокового хода на некотором расстоянии от устья ячейки (Torchio, 1975; рис. 96).

Производительность самки и последовательность закладки ячеек. Обычно пчелы при нормальных погодных условиях успевают построить и наполнить кормом одну ячейку в сутки. Только у некоторых видов процесс строительства и фуражировки ячейки растянут на 1.5-2 сут, например у *Andrena fuscica* (Песенко и др., 1980). Напротив, многие виды Megachilinae, поселяющиеся в готовых поло-

стях и при этом создающие лишь перегородки между ячейками, могут полностью подготавливать в день до 2-3 ячеек. Среди видов, роющих гнезда в почве, у *Diadasia opuntiae* также отмечено сооружение до 3 ячеек в сутки (Ordway, 1984), а производительность одиночной самки *Calliopsis persimilis* достигает 6 ячеек в сутки (Danforth, 1990). Столь необычно большое число ячеек самкам последнего вида удастся подготовить, с одной стороны, за счет быстрого строительства ячеек (приблизительно 27 мин на одну ячейку), обеспечиваемое их размещением в линейные ряды на концах боковых ходов. С другой стороны, подобная скорость возможна благодаря фуражировке на Solanaceae, цветки которых содержат обильное количество пыльцы с очень высокой питательной ценностью, что позволяет сформировать хлебец всего за 2-3 вылета. Такая же высокая производительность иногда наблюдается и у самок *Euvylaeus aberrans*, собирающих пыльцу с *Oenothera* (Onargaceae). Этот вид (в отличие от большинства других одиночных пчел) закладывает сразу несколько ячеек еще до того, как начнет фуражировку (G.Bohart, Youseff, 1977).

Пока не закончены все работы по устройству ячейки, включая запасание корма, откладку яйца, закрывание крышкой и наполнение субстратом ведущего к ячейке хода (у видов, строящих ветвистые гнезда), пчела, как правило, не приступает к изготовлению следующей ячейки. Правда, самки роющих видов пчел, встраивающие внутренние стенки ячеек, могут при подготовке одной ячейки начинать выдалбливать новый ход и (или) полость под следующую, используя получаемые при этом частицы субстрата для возведения стенок. Только у некоторых субсоциальных и эусоциальных видов галиктин, например *Halictus quadricinctus* (Verhoeff, 1897), *Euvylaeus nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970), *E. duplex* (Sakagami, Hayashida, 1961), и эуглоссин, например *Eulaema nigrita* (Zucchi et al., 1969), а также всех других социальных апид (разделы 9.5, 9.6, 11.2), нарушена обычная последовательность закладки ячеек, которые строятся «поточным» методом.

ГЛАВА 7. ПЕРВОПЧЕЛА И ЕЕ ГНЕЗДО

Вопросы эволюции гнездования пчел рассматривались многими авторами, в частности Малышевым (1911, 1913, 1936, 1959, 1966), Гутбиром (1916), Нильсеном (E. Nielsen, 1931), Миченером (Michener, 1964a), Эйкуортом с соавторами (Eickwort et al., 1981) и другими. Правда, в большинстве работ обсуждалось лишь происхождение некоторых типов гнезд или изменения в их строении, происшедшие в пределах отдельных таксономических групп пчел. При этом высказан ряд спорных, а часто и противоречивых взглядов, критический анализ которых ранее фактически не проводился.

Установление исходных типов гнезд и путей их дальнейшей эволюции затруднено частыми параллелизмами и реверсиями. Кроме того, большинству пчел свойственна лабильность и высокая пластичность гнездостроительных инстинктов. Также не ясен статус многих групп пчел в филогенетическом отношении, что тормозит сравнительное изучение их гнезд. Тем не менее полученные в последнее время новые данные по биологии представителей различных групп пчел позволяют пересмотреть некоторые из выдвинутых гипотез и выявить не отмечавшиеся ранее тенденции и ограничивающие условия в эволюции гнездования пчел.

7.1. Распространенная и новая версии

Осоподобный предок пчел. По общепринятым представлениям (H. Müller, 1872, 1873, 1883; Малышев, 1911, 1913, 1959, 1966; Michener, 1944, 1964a, 1965a, 1979; Brothers, 1975; Расницын, 1980; Lomholdt, 1982, и др.), пчелы произошли от сфекоидных ос в верхнем мелу (раздел 1.1). По мнению Миченера (Michener, 1964a), которое совпадает с нашим, осоподобный предок для выведения потомства выкапывал в почве гнезда, представлявшие собой ходы, которые вели к небольшим выводковым камерам – ячейкам, не имеющим секреторной облицовки; его личинки плели плотные коконы. Отсутствие облицовки ячеек Миченер связывает с тем, что оса – предок пчел – для питания личинок запасала насекомых, которые были хорошо защищены от быстрого высыхания, благодаря плотной эпикутикуле.

Малышев (1913, 1950, 1951, 1959, 1966), напротив, полагал, что у осоподобного предка пчел отсутствовал кокон, а ячейки облицовывались изнутри секреторным веществом, что препятствовало высыханию пищи личинок, представлявшей собой кашу из пережеванных насекомых. Именно так поступают современные осы подсемейства Pemphredoninae, самки которых облицовывают ячейки шелковистой пленкой. Основываясь на внешнем сходстве облицовки ячеек и консистенции их содержимого у указанных ос с пчелами рода *Hylaeus* из семейства Colletidae, которых Малышев считал наиболее примитивными пчелами, этот исследователь и вслед за ним некоторые другие авторы (R. Bohart, Menke, 1976; Hermann, 1979; Batra, 1980, 1984; McGinley, 1980; Будрис, 1990, и др.) рассматривают Pemphredoninae как группу, наиболее близкую к предку пчел. Более того, в своей последней книге Малышев (1966, с. 300-301) настаивает, что к предку пчел особенно близки пемфредонины из трибы Psenini, которые, как и пчелы рода *Hylaeus*, устраивают гнезда в готовых полостях, а не выкапывают их в почве. После пересмотра взглядов о генерализованности Colletidae (подробнее см. ниже) вопрос о группе ос, предок которых был общим с пчелами, остается открытым. Вместе с тем происхождение пчел из «недр» Sphecoidea по-прежнему не подвергается сомнению подавляющим большинством исследователей (из последних публикаций см.: V. Alexander, 1992).

Отметим существование иных точек зрения на происхождение пчел, хотя они и не выглядят достаточно обоснованными в свете современных данных. Так, Бернар (Bernard, 1951) продолжает придерживаться давно отвергнутой гипотезы о полифилетическом происхождении пчел от двух разных групп сфецид, выдвинутой в свое время Фризе (Friese, 1926). Юга (Juga, 1989) отрицает возможность происхождения пчел от Sphecoidea, так как в лабиомаксиллярном комплексе (хоботке) последних, имеющем, по ее мнению, явно рудиментарный характер, редуцированы многие структуры, которые должны быть у предка пчел, обладающих сложным хоботком. Наконец, Лэнхэм (Lanham, 1979, 1980, 1988 и др.) в серии работ развивает мысль о том, что пчелы, как и муравьи, скорее всего, произошли от Scolioidea (от Mutillidae или Tingidae), с которыми пчелы сходны по наличию ветвистых волосков и по отсутствию стригилис на задних ногах. Последний признак дал основание Бёрнеру (Börner, 1919) объединить Formicoidea, Apoidea и Scolioidea в одну группу (Haplcnemata) жалоносных, а Sphecoidea, Pompiloidea и Vespoidea, имеющих стригилис и на передних, и на задних ногах, – в другую (Diplocnemata). Такое разделение, однако, не получило признания в дальнейшем из-за серьезных противоречий с морфологическими данными по многим другим структурам.

Первопчела: распространенная версия. Согласно мнению, впервые высказанному еще Мюллером (H. Müller, 1883) и в дальнейшем поддержанному другими исследователями (Verhoeff, 1892; Reuter, 1913; Малышев, 1913, 1959, 1966; Гутбир, 1916; Michener, 1953b, 1964a, 1979; Batra, 1980, и др.), предок пчел при переходе с животной пищи на растительную начал заготавливать для своего потомства очень жидкий корм, состоящий из нектара с малым количеством пыльцы. Эта первичная пчела не имела на теле специальных приспособлений для сбора пыльцы; она просто заглатывала нектар с пыльцой, который затем отрыгивала в ячейки. По Малышеву (1966), древние пчелы сохранили от своего предка секреторную облицовку ячеек, а согласно Миченеру (Michener, 1964a) – приобрели такую облицовку, одновременно утратив способность плести коконы.

Данные выводы о запасании предком пчел жидкой пищи и, соответственно, о наличии влагонепринимаемой облицовки приведенные выше авторы в значительной степени обосновывают тем, что большинство современных представителей семейства Colletidae, считавшегося наиболее генерализованным среди пчел, запасают для потомства относительно жидкую провизию в ячейки, облицованные секреторной пленкой. При этом коллетиды из подсемейств Euryglossinae и Hylaeinae переносят пыльцу в зобиках, поскольку не имеют на поверхности тела собирательного аппарата (скопы; подробнее см. раздел 7.2). Именно последнее обстоятельство приводится многими авторами как главный аргумент в пользу переноса предком пчел корма в зобике.

Какие пчелы самые примитивные? Широко распространенное представление о генерализованности Colletidae было обосновано в известной монографии Миченера (Michener, 1944) и поддержано практически всеми апидологами. Лишь спустя 36 лет оно косвенно подверглось сомнению в связи с пересмотром статуса и филогенетического положения групп пчел, объединяемых в семейство Melittidae (Greenberg, Michener, 1980; см. также: Michener, 1981). Затем Миченер (Michener, 1981; Michener, Brooks, 1984), проведя специальное исследование строения глоссы у пчел, признал убедительной аргументацию Перкинса (Perkins, 1912) и Макджинли (McGinley, 1980) и отказался от мнения о примитивности Colletidae. Основным признаком, отличающим Colletidae от других пчел – широкая и раздвоенная глосса, рассматриваемый ранее как анцестральный для всех пчел и непосредственно переданный им от осоподобного предка, теперь интерпретируется как апоморфный, т.е. приобретенный предком Colletidae после их ответвления от основного ствола, ведущего к остальным семействам пчел (раздел 7.6).

На настоящем этапе интенсивных исследований по сравнительной морфологии пчел, направленных на реконструкцию их филогении, положение и родственные отношения (прежде всего «кладогенетические», см.: Песенко, 1989) между многими крупными группами пчел еще недостаточно выяснены. В частности,

(« ») – Colletidae (+Stenotritidae), Andrenidae, Oxaeidae Halictidae. He Melitti-
 dae (Meganomiinae, Melittinae Dasypodinae),
 Ctenoplectridae « »

« » , - , -
 ()

Paracolletini (Colletidae), Rophitinae (Halictidae), Andreninae (Andrenidae)
 Melittinae (Melittidae).

« ».
 :
 Colletidae, « » ,
 . 299). 1979 . (Michener, 1979

() , ()
) , ()
 (.3- (.3) 7.2-7.7). . 3

7.6). , (.
 -« »
) ; (

;
 , ;
 ;

3 ; , ,
 . ; , ,
 , . ,

(
 « » ,
 .),

3.

I.	() -	(-	(. VII)	-
II.	-		(-	(V)	-
III.	-		(-	(II)	-
IV.					-
V.	-		(-	(IV)	-
VI.	-		(D)	(V)	-
VII.				« -	»
VIII.				» (5.4); «	-
				»;	«
				(VI),	-
				«	» (9.1, 12.2, 13.4)

, , -
 , . -
 , , -
 , , -
 (, , , -
), (: Zeuner,
 Manning, 1976; Michener, 1979, . 288-290; 1.1)
 - , -
 (:
 Retallack, 1984; T.Houston, 1987 ,).
 , .. (,)
 , , -
 , , -
 . , -

7.2.

dae , Colleti-
 , (. . -
 Hylaeinae Euryglossinae), , -
 « » , -
 (: 1) 1- ;
 2) 4-5- (); 3) -
 , ; 4) -

7.7.

, 1- (,
 - (« »). (1.1),
 (« »),
 « ».
 -

Hylaeinae Euryglossinae, (),

5, *Lestrimelitta Cleptotrigona*, (110
; 3.1 9.5),

Colletidae.
Euryglossinae,
Hylaeinae (*Leioproctus (Euryglossidia) cyanescens* (-
Colletinae; T.Houston, 1981). (Michener, 1944, p. 237,
240) Xeromelissinae
(=Chilicolinae) : (Michener, 1974,
. 26).
(T.Houston, 1981) *L.cyanescens* ;
Hakea Grevillea. *Euryglossidia*,
Colletidae,
Hylaeinae,
Xylocopinae, (Sakagami, Michener,
1987),

Hylaeinae Euryglossinae Xeromelissinae
Colletidae (Michener, 1944, fig. 13)
Hylaeinae Euryglossinae, (McGinley,
1981, . 168, fig. 144)
Hylaeinae Xeromelissinae.
Colletidae 2 , -3 . ,
() (), -
/ (2 3
2 3),

(-)
)
 , , , - , , ,
 15 *Cercorhiza* *Palaeorhiza* (Hirashima, 1982).
Palaeorhiza Hylaeinae, (: Michener, 1965 , . 144),
Cercorhiza.
 Hylaeinae (Hylaeinae Euryglossinae, *Hylaeus* -
 Euryglossinae) (, , *Cercorhiza*)

73.

.
 , *Astata*, : R.Bohart, Menke, 1976, p. 212), (-
 , , - ,
 (, 1990). , -
 , (6.2),
 6.1). (), (-
 , (6.2).
 (1913, 1959, 1966) (Michener, 1964),
 , -
 : 1) ,
 ; 2) ,
 Apoidea; 3) , ,
 .
 6-
 , *Anthophora*) (, Halictini), *Andrena*
 , , , , .
 - , (),

- « », . . .
- (: Batra, 1964, 1968, 1970, 1984; Stockhammer, 1966; Roberts, 1969; Rozen, 1986),
- ()
1. : Colletidae (Xeromelissinae, *Colletes* Hylaeinae), Andrenidae, Halictidae, Oxaeidae, Stenotritidae, Melittidae (*Hesperapis trochanterata* –Rozen, 1987; Snelling, 1987), Ctenoplectridae, Anthophorinae Xylocopinae (*Proxylocopa*).
 2. (, ,). : Halictini (*Agapostemon* –Roberts, 1969) Augochlorini ; *Proxylocopa*, Centridini Anthophorini, Exomalopsini; Stenotritidae *Melitta*.
 3. Halictini Augochlorini.
 4. *Ctenoplectra* (Ctenoplectridae) , *Tetrapedia* (Tetrapediini, Anthophoridae),
 5. : *Clisodon* Anthophorini Exomalopsini, *Paratetrapedia gigantea* (Rozen, 1984b). (*Proxylocopa* *Ancyloscelis* 2-) Sphecidae, (R.Bohart, Menke, 1976, p. 388). Halictidae Anthophoridae (. 3.1), . . . ; *Ctenoplectrina* , Ctenoplectridae, Halictinae; . : Michener, 1978) (*Echthralictus* *Paralictus*)
 - 6- (3.4). , (6-).
- (

), (*Ctenoplectra Tetrapedia*), ,
 , .
 5 . Megachilinae Apidae,
 (6.2),
 6 .
 1. , (Megachilinae Euglossinae),
 (*Chalicodoma, Anthidi-*
ellum, Anthocopa, Osmia .., Euglossinae).
 2. , (Apidae, Euglossinae Meliponi-
 nae) , (Meliponinae).
 3. ,
 (Xeromelissinae, Hylaeinae *Colletes*;
 6).
 4. , ,
 Megachilinae , ,
 5. , Allodapini Xylocopinae.
 copini), « - » (Xylo-
 Lithurginae. Xylocopini
 ,
 Lithurginae « » ,
 6. ,
 (Colletini, *Hesperapis trochanterata* Melittidae, Fide-
 liidae Pararhophitini).
 ,
 () . ,
 ()
 (),) , ()
 , ,
 (Pararhophitini), (Fideliidae)
 (*Colletes*, Xeromelissinae, Hylaeinae).
Colletes , Hylaeinae Xeromelissinae,- (6.2),

74.

Hylaeinae -

(), -

).

(1966, . 300-301;

()

Hylaeinae

«

»

(5.1).

Clisodon)

(

Halictini Exomalopsini), (Augochlorini

(

Agapostemon),

(5.3 6.2).

(Batra, 1964, 1966d,), (Michener, Fraser, 1978).

75.

: 1)

, 2)

(. 1 . 3).

(Michener, 1953 , . 1000)

(McGinley, 1981, . 21,127)

), (-
), Anthophorinae,
 Hylaeinae
 Xeromelissinae Ceratinini Xylocopini (, ,
 Stenotritidae, Dasypodinae Augochlorini. Colletini,
 Lithurginae *Hoplitis* (; , ,
 Eucerini Centridini Paracolletini;
 Caupolicanini
 (McGinley, 1981, . 132-136,
 20, 24, 30, 61, 77, 79)

« - ».
 (1.3).
 Andrenidae Stenotritidae Oxaeidae,
 Colletidae - Diphaglossinae Paracolletini; Halictidae - Rophitinae; Melittidae -
 Dasypodinae (,
 Rozen, McGinley, 1991); Ctenoplectridae - y ; Fideliidae - y ; Megachilidae - y ; Anthophoridae
 - Pararhophitini, Eucerini, Emphorini, Centridini, Exomalopsini; Apidae -
 (Michener, 1964),
 « / »

10

7.6.

(7.1),
 (McGinley, 1980; Michener, 1981; Michener, Brooks, 1984)
 Colletidae ,
 :
 1) *Palaeorhiza Mero-*
glossa Hylaeinae (Perkins, 1912; , 1939; McGinley, 1980;
 Michener, Brooks, 1984),
 2) (. 3);
 ; (Iuga, 1989),

3)

(Michener, Brooks, 1984),

/)

Colletidae

(Torchio et al., 1988),

Colletidae

Pemphredoninae,

Colletidae.

6.2),

: 1)

, 2)

7.5

Diphaglossinae, Paracolletini,

Melitta (

Meganomiinae), Eucerini,

Exomalopsini

Emphorini.

Dasypodinae,

Panurginae (

pinae (

; Rozen, 1967)

Xylocopinae

1964, . 230)

(Michener,

7.5

Macropis nuda (Cane et al., 1983a),

(6.2).

Ctenoplectridae -

: Colletidae -

, Halictinae -

, *Anthophora* -

7.7.

()

: 1)

, 2)

)

, 3)

, 4)

(

« 5) »

, 5)

(Michener, 1953 , . 1001)

(cusp)

(McGinley, 1980, . 133-134)

«cusp»

(McGinley, 1980, . 185, 195, 205, 212,

47 52),

().

1-5,

(7.1),

« ».

Colletidae (Paracolletini),
 Oxaeidae
Melitta (), Anthidiini (),
 Centridini, Anthophorini, Habropodini Eucerini,
 Apidae (*Bombus*; 11.2).
 () ().

(Euglossinae) /
 (Apidae;
 Anthophorini, Habropodini
 Centridini

(6.4).

Colletidae),
 Eucerini;
 1984; . 59) (*Metapsaenythia abdominalis*; Rozen, 1989b),
Anthophora biciliata; , 1986).
. cunicularius, *. fodiens* *Hylaeus variegatus*, « » (6.4),
 (, 1988).
Caupolicana albiventris, *. gaullei* (Janvier, 1933, 1955), *Ptiloglossa guinnae* (Roberts, 1971)
P. arizonensis (Rozen, 1984a) Eucerini,

« ».

(
 6.4), Megachilinae (, -
Osmia arequipensis – Janvier, 1955; *. flavicornis* – , 1968),

Lithurginae, Ctenoplectridae
 Anthophoridae: Pararhophitini, Emphorini Exomalopsini.

brevicornis)
 Fideliidae,
 (Allodapini).
 (Lithurge, *Metallitiella*
 (. 53).
 (. 13).

7.8.

(Michener, Lange, 1957; Sakagami, Michener, 1962; Michener, 1964a),
 (. 53).
 (Colletidae),
Andrena Anthophorinae.
Brachyglossula tristis
 (Verhoeff, 1892; , 1916;
 , 1985) (. 52).

(5.3).

(. 55).

Colletidae, Stenotritidae, Oxaeidae, Melittidae, Rophitinae, Halictinae Nomiinae, (« ») : Andrenidae,

(7.1),

Hylaeinae

(Michener, Lange, 1957; Sakagami, Michener, 1962; Michener, 1964a),

1962)

(Sakagami, Michener,

(Michener, 1964)

Colletidae,

(1916),

(Michener, 1964)

Andrenidae Halictidae.

(6.1).

(6.4).

6.4.

ГЛАВА 8. ЭВОЛЮЦИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ ПЧЕЛ

8.1. Эволюция гнездования роющих пчел

Как показано в предыдущем разделе, первичное гнездо пчел представляло собой простую ветвистую постройку, включающую основной ход, который шел вглубь почвы, и отходящие от него на разных уровнях более или менее длинные боковые ходы с одной горизонтально ориентированной ячейкой на конце каждого. Гнезда этого типа продолжают строить и большинство представителей современных групп пчел, поселяющихся в почве (раздел 5.3).

Переход к сооружению дваждыветвистых и линейно-ветвистых построек (рис. 59-66; раздел 5.3) с сохранением первичного типа устройства ячеек или с появлением только их облицовки секреторным материалом (или маслом) не дал значительных изменений в гнездостроительной деятельности пчел и не привел какую-либо группу, обладающую такими ячейками (в частности *Paracolletini*, *Diphaglossinae*, *Andrenidae*, *Rophitinae*, *Oxaeidae*, *Stenotritidae*, *Melittidae*), к смене субстрата гнездования. Более того, все эти пчелы сохраняют способность изготавливать простые ветвистые гнезда или, по крайней мере, делают часть боковых ходов с одной ячейкой на конце.

Существенную роль в эволюции гнездования роющих пчел сыграло появление встраивания стенок ячеек из почвы (раздел 6.2). Такое изменение в гнездостроительном поведении, судя по всему, происходило постепенно, о чем свидетельствуют существующие в настоящее время группы с промежуточным по данному показателю поведением. В частности, представители *Nomiinae* (Bátra, 1984), и *Rophitinae* (Радченко, неопубл. данные) встраивают стенки из почвы только во входной части ячейки; почву для встраивания они получают со стенок дальней части ячейки, увеличивая ее в размерах. Следующим этапом, очевидно, стала доставка почвы для встраивания стенок из выкапываемой рядом с ячейкой полости, которая, в свою очередь, используется для строительства следующей ячейки, как это наблюдается у видов *Anthophora* (раздел 6.2). При этом пчелы полностью встраивают все стенки ячейки, для чего доставляется только отобранная («просеянная») почва, не содержащая относительно крупных частиц, камешков и т. п.

Такое укрепление стенок, которое препятствует разрушению ячеек при выкапывании рядом новых полостей для изготовления следующих ячеек, позволило пчелам концентрировать ячейки в гнезде и прекратить строительство боковых ходов, в результате чего появились гнезда с сидячими (на основном ходе) ячейками. В дальнейшем этот тип гнезд привел к возникновению камерных гнезд, наблюдаемых у многих *Halictinae* и отдельных *Proxylocolpa* (раздел 5.3). Правда, не исключено, что *Proxylocolpa* поселились в почве вторично. В частности, такое направление эволюции для этой группы рисуют Дэйли с соавторами (Daly et al., 1987), по мнению которых переселение *Proxylocolpa* в почву явилось адаптацией к пустынным участкам, не имеющим подходящих растений для гнездования. Другим типом концентрации ячеек, который также стал возможным благодаря усилению их стенок, стали линейные гнезда с ячейками, тесно расположенными внутри основного хода гнезда (например, у *Anthophora retusa* – Попова, 1984; *A. quadrimaculata* – Нильсен, 1915; *Eucera excisa* – Grozdani, Vasi, 1976).

вания, поскольку сохраняемый при сооружении камерных гнезд пигидиальный способ изготовления ячеек не позволяет перейти к использованию более лабильного строительного материала и, тем более, перейти к поселению на открытых местах. Значительную роль в дальнейшей эволюции гнездования пчел сыграло появление линейных неветвящихся гнезд, которое послужило одной из главных предпосылок к переходу от устройства гнезд в почве к поселению в растительных материалах. Отметим также, что встраивание стенок у некоторых пчел привело к выработке принципиально нового поведения, связанного со способностью самки осуществлять внутригнездовую транспортировку почвы как строительного материала, а не просто субстрата, перемещаемого и выбрасываемого наружу в процессе рытья ходов. Очевидно, именно такое поведение привело предков *Stenoplectra* и *Tetrapedia* к поселению в готовых полостях (см. ниже).

8.2. Смена субстрата гнездования

Переселение в гнилую древесину. Переход к выгрызанию гнезд в растительных материалах независимо происходил среди пчел не менее 6-8 раз в 4 семействах (Colletidae, Halictidae, Megachilidae и Anthophoridae; рис. 142). При этом переселение отдельных видов Halictini и многих Augochlorini из почвы в гнилую древесину не привело к значительным изменениям как в способах сооружения ячеек, так и в общей архитектуре их гнезд, поскольку новый субстрат несlišком отличается по структуре от почвы и, во всяком случае, позволяет обрабатывать стенки ячеек пигидиальным способом. Правда, представители трибы Augochlorini, поселяющиеся в гнилой древесине, не делают ветвистых построек, а изготавливают только камерные гнезда со скоплениями ячеек (Stockhammer, 1966). В то же время ветвистые гнезда встречаются у близкородственных к ним видов, гнездящихся в почве, например у видов подрода *Oxystoglossella* рода *Augochlora*. Как предполагают Эйкуорт и Сакагами (Eickwort, Sakagami, 1979), ветвистые гнезда у *Oxystoglossella* появились вторично из камерных гнезд после возвращения этой группы от устройства гнезд в гнилой древесине к поселению в почве.

Также не очень большие изменения в сооружении гнезд по сравнению с гнездованием в почве произошли у видов *Clisodon* и отдельных *Paratetrapedia* (Anthophorinae), которые, хотя и поселяются в более плотной древесине, однако сохраняют пигидиальный способ сооружения ячеек.

Переселение в плотные растительные материалы. Действительные преобразования в морфологии и биологии претерпели пчелы, избравшие в качестве нового субстрата гнездования растительные материалы, сохраняющие прочную волокнистую структуру. Прежде всего следует отметить принципиальный переход от пигидиального к мандибулярному способу сооружения ячеек, сопровождавшийся утратой пигидиальной и метабазитиальных пластинок у самок. Другим изменением в морфологии пчел, судя по всему, связанным с переселением в плотный растительный субстрат, стала частичная (у *Xylocorinae*) или полная утрата скопы на задних ногах (у *Megachilidae*), которые начали более активно использоваться в качестве упора при выгрызании гнезд. Одновременно данный аргумент свидетельствует в пользу того, что непосредственный предок семейства *Megachilidae* выдалбливал гнезда в растительных материалах, а не в почве, как это считают другие авторы (в частности: Гутбир, 1916; Eickwort et al., 1981; раздел 8.4). Кроме того, в подтверждение «растительного» гнездования предка *Megachilidae* выступает и наличие острых шипов на вершинах передних и средних голеней у самок во всех таксонах этого семейства (лишь у видов, вторично вернувшихся к поселению в почве, эти шипы частично редуцированы или преобразованы в

).

Hylaeinae

Hylaeinae.

Hylaeinae

Hyleoides (

H.concinna,

Hylaeinae (

7.2).

Xeromelissinae.

(7.2).

Xeromelissinae

. 142.

I - (Apoidea), Rophitinae, Dasypodinae,
 Anthophorinae; 2 - Colletidae, Stenotritidae, Oxaeidae, Halictidae,
 ? Meganomiinae, *Melitta*, Anthophoridae; 3 - *Colletes*; 4 -
Colletes; 5 - *Colletes*; 6 - Xeromelissinae, Hylaeinae, *Colletes*; 7 -
 Hylaeinae; 8 - Halictinae; 9 - Halictinae; 10 - Halictinae; 11 -
 Halictini, Augochlorini; 12 - Halictini, Augochlorini; 13 -
 Anthophorinae; 14 - *Proxyclopa*; 15 - Anthophorinae; 16 - *Clisodon*; 17 -
 Xylocopinae; 18 - Xylocopinae; 19 - Fideliidae, Pararhophitini, *Hesperapis trochanterata*;
 20 - Anthophorinae; 21 - Anthophorinae; 22 - Lithurginae; 23 -
 Megachilinae; 24 - Megachilinae; 25 - Megachilinae; 26 - *Ctenoplectra*, *Tetrapedia*;
 27 - Euglossinae; 28 - Apidae.

I - , II - , III - , IV -
 , V -

2 (R.-A. Alsina, C.D. Michener. Univ.
 Kansas Sci. Bull., 1993. Vol. 55, N 4. P. 124-162; F.A. Silveira. Ibid, N 5. P. 163-173),
 (« »)
 Ctenoplectridae Tetrapediini (Anthophoridae)
 Apidae, 1-
 (1992, . 22; 8.1 8.3), (Silveira, 1993, .
 169, 172-173) Ctenoplectrini, Tetrapediini «apine line»

ta, Landim, 1967), ; 6.1), , corda-
 (, , ; .: Cruz-
 Apidae

Apidae,

(Zucchi et al. 1976; Sakagami, 1976).

Tetrapedia (.).

Apidae

Ctenoplectra

(: 2.5),

Apidae

« »

(, 9.5-9.6).

« »

Apidae

Apis

8.4.

Megachilidae

(1911, 1913, 1936),

),

(-

chilinae

Mega-

- (-
), .
 (1916), , , , -
 , -
 (Eickwort et al., 1981), -
 Megachilidae, , -
 (, -
) -
 , -
 Fideliinae, Megachilidae [-
 Fideliidae, -
 Megachilidae (Michener, Greenberg, 1980; Michener, 1983)]. -
 Fideliidae , -
 , - /
 Rophitinae, Dasypodinae, Panurginae Anthophorinae), -
 (, 6.2) . -
 . -
 Megachilidae -
 Lithurginae, -
 (1916) , -
 (Eickwort et al., 1981) . -
 , , , -
 . -
 phoridae), *Clisodon furcatus* (Antho-
 , (1913), , -
 , -
 (, 5.1), , , -
 , -
) , (1968), *Osmia flavicornis* (-
 . -
 (Janvier, 1955) *Osmia*
arequipensis, , ,

В свою очередь, независимость строительных материалов от субстрата гнезда позволила резко расширить диапазон используемых материалов и привела (в том числе) к сбору не только растительных материалов (таких как частицы стеблей, листьев, смол и т.п.), но и минеральных (почва, камешки). В результате отдельные виды фактически во всех родах мегахилин независимо перешли к использованию самых различных строительных материалов.

В пользу рисуемого пути эволюции гнездования мегахилид свидетельствует и то, что аналогичный процесс протекает параллельно у Xylocopinae (Anthophoridae). Так, многие ксилокопины, например *Ceratina okinawana* и *C. flavipes* (Maeta, Gōkōn, 1980), *Xylocopa artifex*, *X. auripennis* и *X. ciliata* (Iwata, 1964; Sakagami, Laroca, 1971), наряду с выдалбливанием гнезд в плотных растительных материалах, нередко поселяются в пустотелых стеблях растений (тростнике и бамбуке). При этом в качестве строительного материала для перегородок между ячейками они используют опилки, отгрызенные с внешних сторон стеблей. Опилки доставляются в гнездо с помощью мандибул, что, очевидно, также стало одной из основных причин перехода этих пчел к мандибулярному способу строительства ячеек. Вполне возможно, что у ксилокопин может также развиться способность транспортировать для сооружения ячеек и другие материалы.

Основные направления эволюции. Дальнейшая эволюция гнездования Megachilidae осуществлялась в двух направлениях. Первое направление связано с упрощением строительства ячеек. Оно ведет, прежде всего, к прекращению возведения боковых стенок ячеек, роль которых стали выполнять естественные стенки полости. При этом у пчел обычно сохраняется способность к сооружению, по крайней мере, части боковых стенок, например при поселении в больших или щелеподобных полостях. Такое поведение, в частности, отмечено у *Osmia coerulea* (Verhoeff, 1891). Наибольшее упрощение в строительстве ячеек привело к исчезновению и перегородок, т.е. к появлению гнезд вообще без ячеек, обнаруженных у *Metallinella brevicornis* (Радченко, 1978). Основную роль в возникновении таких гнезд, вероятнее всего, сыграло то, что самка *M. brevicornis* (в отличие от большинства других видов одиночных пчел) откладывает каждое яйцо еще до окончания формирования провизии. При этом яйцо помещается в специальную воздушную камеру внутри корма. В результате в поведении *M. brevicornis* отсутствует обязательное для подавляющего большинства других одиночных пчел запечатывание ячейки сразу после откладки яйца, а продолжающееся наполнение ее пищей привело к выпадению акта строительства и крышки ячейки.

Тип гнезда, обнаруженный у *M. brevicornis*, конвергентно развивается и у некоторых других мегахилид, также откладывающих яйца в период запасаения корма, в частности у *Lithurge fuscipenne* (Гутбир, 1916), *L. atratiforme* (Т. Houston, 1971), *L. chrysurum* Roberts, 1978) и у *Megachile polycaris* (Krombein, 1967). Вполне вероятно, что гнезда без ячеек могут быть найдены и среди прочих видов, помещающих яйца в корм до окончания его фуражировки, например у видов подрода *Cephalosmia* из рода *Osmia* (рис 132). Попутно отметим, что взгляд Робертса (Roberts, 1978) на отсутствие перегородок у видов *Lithurge*, как на шаг в направлении к «прогрессивному» кормлению личинок (раздел 6.4), представляется неубедительным, поскольку эти пчелы не имеют доступа к своим личинкам, располагаясь внутри корма.

В отличие от описанных выше тенденций, направленных на упрощение работ по сооружению ячеек, второе направление в эволюции гнездования Megachilinae, наоборот, связано с усложнением таких работ. В частности, использование в строительстве ячеек прочных материалов, таких как комочки почвы, камешки, песчинки и т.п., скрепленных смолой и (или) секретом слюнных желез, позволил ряду видов отказаться от гнездования в готовых полостях и перейти к лепке ячеек на открытых местах. Предположение Гутбира (1916) о возникновении гнезд открытого типа непосредственно у пчел, поселявшихся в почве, на наш взгляд, малореалистично. Именно поселение вне почвы, особенно в щелеподобных поло-

стях, где часть стенок ячеек непосредственно подвержена влиянию внешних условий, способствовало использованию пчелами строительных материалов, устойчивых к неблагоприятным условиям.

Например, отмечены случаи строительства не только части стенок, но и отдельных ячеек вне полостей самками *Hoplitis adunca* и *Anthocopa bidentata* (Радченко, 1981б). Обычно эти виды поселяются в различных полостях в древесине, в том числе шелеподобных, где строят ячейки из комочков почвы и камешков, скрепленных смолой (Maneval, 1932; Grandi, 1935). Правда, в тропиках отмечены гнезда *Anthidium truncatum* с ячейками из ватоподобного материала, расположенными открыто на листьях растений (Friese, 1909). По нашему мнению, такие гнезда, скорее всего, были в действительности устроены пчелами внутри молодых завернутых листьев, поскольку трудно даже представить, как могли самки возвести ячейки из «ваты» на открытом месте, не говоря уже о высокой гигроскопичности этого материала, требующего дополнительной защиты в виде стенок полости.

И наконец, в качестве отдельного, третьего, направления в эволюции гнездования Megachilinae можно рассматривать вторичный переход отдельных видов к выкапыванию гнезд в почве или к выгрызанию их в растительных материалах (чаще всего в мягкотелых стеблях растений). Такой возврат к самостоятельному изготовлению полостей для устройства гнезд, очевидно, связан с постоянным недостатком подходящих готовых полостей для устройства гнезд в естественных условиях. Вероятно, эта же причина сыграла основную роль и в переходе к сооружению гнезд открытого типа.

8.5. Основные тенденции в эволюции

Анализ эволюционных изменений в биологии пчел, даже ограниченный только 8 рассмотренными признаками, характеризовавшими первопчелу (табл. 3), показывает, что эти изменения могут быть объяснены двумя общими адаптивными тенденциями, свойственными для эволюции и большинства других процветающих групп животных: 1) обеспечение условий для экспансии, 2) усиление заботы о потомстве.

Обеспечение экспансии. Первая тенденция отражает различные адаптации, обеспечивающие расширение возможностей для обитания групп как в географическом, так и в биотопическом аспектах, а также способствующие повышению численности и плотности организмов. Эти адаптации в итоге приводят к разнообразию жизненных стратегий и ресурсов, которые способны осваивать и усваивать организмы данной группы. Географическая и экологическая экспансия у пчел обеспечивалась прежде всего расширением возможностей для гнездования, что достигалось как за счет овладения новыми субстратами для устройства гнезд (песчаная почва, древесина, мягкотелые или полые стебли, раковины моллюсков и другие «готовые» полости), так и благодаря ослаблению зависимости от конкретных субстратов у тех видов и групп пчел, которые перешли к устройству ячеек из различных приносимых (кусочки листьев или лепестков, растительный «пух», смола, глина и т.п.) или секретируемых материалов в готовых полостях или на поверхности субстрата. Меньшее значение имело расширение диапазона кормовых ресурсов – сбор пыльцы с цветков растений, которые первоначально «не предназначались» для пчел (один из немногих примеров – переход к сбору очень крупных пыльцевых зерен в зобик, что, в частности, привело к утере собирательного аппарата у некоторых Colletidae; раздел 7.2), и использование в качестве корма для личинок, помимо пыльцы и нектара, также растительных масел (раздел 2.1) или такой специальной пищи, как «маточное молочко» у медоносных пчел и ткани погибших животных у *Trigona hypogea* (Roubik, 1982).

Конечно, трофика пчел определяет специфику соответствующей им жизненной формы – насекомого-антофила. Более того, именно сопряженная эволюция с цветковыми растениями позволила пчелам достигнуть процветания. Но к такой

), (

).

(), («

», « » , « » Meliponinae; 3.4),

« - ».

1) , - (6.2-6.3), / (Euglossinae) (Ctenoplectridae, Megachilinae, Tetrapediini), / (Apidae), (6.4);

2) , / (6.2), - (6.4, 7.7);

3) , - (6.3);

4) , - (,) *Andrena* Stenotritidae; 5.2), (,) *Andrena Melitta leporina*; 5.1), / (5.1), (6.2), (, 6.4; ; . 2), (5.1);

5) , « » (. 9-13).

ЧАСТЬ III. СОЦИАЛЬНАЯ ЖИЗНЬ: ФОРМЫ ПРОЯВЛЕНИЯ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ

– Isoptera, Apoidea – 5 (Formicoidea, Vespinae *Microstigmus comes* Sphecidae), («»), 9.1).
rini Halictini; . 10), Anthophoridae (: Halictidae (Augochlo-
9.4) Apidae (4 : Euglossinae – 9.4, Bombinae – .
11, Meliponinae – 9.5 Apinae – 9.6). ().

13),

(. 12-

9.

9.1.

(eusociality), (E. Wilson, 1971, 1975; Hermann, 1979; Starr, 1979, 1985; Andersson, 1984; , 1985, 1986; ., 1985; Fletcher, Ross, 1985; Gadagkar, 1985b; Schuster, Schuster, 1985; , 1991, .)

« (generation,) (brood) » (Batra, 1966 , . 375). (: Michener, 1969 , .305, 1974, .46; ,

1986, .4),
: Batra, 1966 1966d),
».

3
(E.Wilson, 1971). (Wheeler,
1923, 1928) (Michener, 1953 , 1958)
2 : 1)
; 2) . 3-
(Michener, 1969) 3-
(Michener, 1974);
1974 . (Michener, 1974, .32) (Michener, 1953 , .2),
(1980), (1984) (1986),
(.).
3
(Michener, 1969 , 1974) (E.Wilson,
1971)
(1991)
2 « » «
»,
(monogynous),
(polygynous),
(Reuter, 1913) (Roubaud, 1916)
(Wasmann, 1910) «
» (haplometrosis) « » (pleometrosis)
(: Wheeler, 1926; Pardi, 1942; West, 1967; E.Wilson, 1971; Miche-
ner, 1974)
(Michener, 1974, . 32),
:
)

основания колонии несколькими репродуктивными самками от случаев добавления маток уже после основания колоний некоторые авторы (в частности: Wasmann, 1910; Bischoff, 1923; Pardi, 1942; E. Wilson, 1971) применяют понятия «первичная» и «вторичная полигиния», или их синонимы – «первичный» и «вторичный плеометрозис» (обсуждение расхождений между отдельными авторами в понимании первичной и вторичной полигинии, или плеометрозиса, см.: Pardi, 1942).

Тем не менее ряд авторов (например: Hermann, 1979; Fletcher, Ross, 1985; Кипятков, 1986) противопоставляют термины «полигиния» и «плеометрозис», используя первый лишь применительно к колониям с несколькими матками, а второй только в случаях ее совместного основания несколькими самками. Для последнего случая представляется более удобным принять термин «*полигинное основание*» колонии, так как «плеометрозис», дословно означающий «многоматочность» (греч. *πλειον* – «много», *μητρα* – «мать»), если его отличать от «полигинии» (многосамковости), в соответствии с первоначальным употреблением Вазманном больше подходит для обозначения 1-го случая, т.е. для колоний, включающих несколько истинных маток независимо от числа самок, ее основавших.

Попутно отметим, что некоторые отечественные авторы, в частности Гречка (1986, с. 46; 1990, с. 59 и 60), при образовании прилагательного от слова «плеометрозис» («плеометроз») некорректно пишут «плеометрический» (что дословно обозначает «многомерный»), вместо правильного «плеометротичный» («плеометротический»).

Субсоциальность. Уилер (Wheeler, 1923, p. 10) назвал «*субсоциальными*» (subsocial), или «зачаточно-социальными» (incipiently social), сообщества, в которых одиночная самка (а у некоторых насекомых оба родителя) ухаживает за развивающимся потомством – выкармливает его или, по меньшей мере, охраняет до отрождения. При этом в субсоциальных колониях отродившиеся дочери могут оставаться со своей матерью в одном гнезде, где они помогают ей в выполнении некоторых работ (например, охраняют гнездо), после чего основывают собственные гнезда. Таким образом, Уилер отнес к субсоциальным все такие формы заботы о потомстве, которые занимают промежуточное положение между одиночным образом жизни, когда самка после откладки яйца индифферентно относится к своему потомству, и настоящими социальными.

Термин «субсоциальность» вплоть до начала 50-х годов использовался многими авторами более широко: им обозначались все неэусоциальные объединения особей одного вида (например: Michener, Michener, 1951). С этой же целью применялся и термин «семисоциальность» (например: Linsley et al., 1952; современное употребление данного термина рассматривается ниже). В дальнейшем Миченер (Michener, 1953a) вернулся к первоначальному смыслу понятия «субсоциальность», но при этом ограничил его лишь случаями, когда самка умирает или покидает свое потомство до его отрождения. Именно такое объединения взрослых особей со своим развивающимся потомством в тот период рассматривалось в качестве главной промежуточной ступени на пути к настоящей социальности. Тем не менее в последующих своих работах Миченер (Michener, 1958, 1969a, 1971, 1974, 1985b), продолжая характеризовать субсоциальность как сообщество, в котором родители охраняют или выкармливают потомство, в действительности использует этот термин только для случаев, когда наблюдается непосредственное выкармливание личинок (в отличие от однократного заполнения ячейки пищей перед откладкой яйца у одиночных видов). Во всяком случае он не относит к субсоциальным, а рассматривает лишь как исключения в группе одиночных пчел все виды (кроме отдельных видов рода *Ceratina*; см.: Michener, 1985b, p. 298),

самки которых охраняют и даже в ряде случаев ухаживают за своим потомством до его вылета, но не подкармливают личинок.

Уилсон (E. Wilson, 1971) принимает подход Миченера (Michener, 1969a) и также использует термин «субсоциальность» только для случаев, когда родители (один или оба) непосредственно выкармливают личинок, но при этом расширяет данное понятие в другой плоскости, включая в него следующие формы: 1) примитивная субсоциальность, когда родители, выкормившие потомство, умирают или покидают потомство до его отрождения; 2) промежуточная субсоциальность типа I, при которой происходит встреча имаго двух генераций; 3) промежуточная субсоциальность типа II, при которой наблюдается совместное выращивание потомства особями двух генераций, не дифференцированных на касты. Последняя форма субсоциальной жизни встречается только в колониях некоторых ос, а для пчел она неизвестна. Другие две формы в чистом виде среди пчел обнаружены лишь у некоторых видов аллодапин (раздел 9.4).

На наш взгляд, представляется целесообразным вернуться к трактовке Уилера и включить в группу субсоциальных насекомых все виды, у которых наблюдается какая-либо забота родителей о потомстве в период его развития независимо от того, имеется или отсутствует непосредственное выкармливание личинок, поскольку именно такая забота ведет к возникновению эусоциальности (гл. 13). При этом для случаев, когда мать не доживает до отрождения своего потомства или когда отродившиеся дочери не помогают своей матери, вполне уместно использовать предложенный Уилсоном (E. Wilson, 1971) термин «*примитивная субсоциальность*».

Эосоциальность. Другой формой проявления социальности у пчел является временное совместное проживание в одном гнезде матери и ее взрослых дочерей, которые некоторое время помогают матери, а затем основывают собственные гнезда. Для обозначения таких сообществ Сакагами и Маета (Sakagami, Maeta, 1977) предложили термин «*эосоциальность*» (eosociality; от греч. *εως* – зря), постепенно входящий в научную литературу (см. например: Michener, 1985b; Plateaux-Quénu et al., 1989). Параллельно Герлин с соавт. (Gerlin et al., 1983) назвали данные сообщества «метасоциальными» (metasocial). В настоящей работе используется термин «эосоциальность», имеющий временной приоритет и, на наш взгляд, более точный.

Из определения эосоциальности следует, что это понятие вполне укладывается в принятую нами расширенную трактовку понятия «субсоциальность» и представляет собой ее более продвинутый вариант по сравнению с «примитивной субсоциальностью». Отметим также, что эосоциальность очень близка к «промежуточной субсоциальности типа I» в классификации Уилсона (см. выше).

О «парасоциальных колониях». Парасоциальными (parasocial) колониями принято называть любые внутригнездовые сообщества, в которых живут взрослые особи, принадлежащие к одной генерации. Данный термин предложен Миченером (Michener, 1969a) для общего обозначения коммунальных, квазисоциальных и семисоциальных колоний. Введению и конкретизации этих терминов предшествовало обнаружение эусоциальной жизни у галиктин (см. ссылки в разделе 10.4), самки которых, в отличие от большинства других эусоциальных насекомых, дополнительно не кормят отродившихся личинок, а сразу снабжают их полным запасом пищи еще до откладки яйца. Отсутствие непосредственного выкармливания личинок, ранее считавшегося многими авторами одной из основных предпосылок развития эусоциальности (раздел 12.1), навело Миченера (Michener, 1958) на мысль о существовании и другого пути развития настоящей

1975). При этом каждая из них работает независимо и без непосредственного контакта с другими особями. В конечном счете, насколько можно понять из работы Эйкворта (Eickwort, 1975), данная кооперация зачастую ведет к клептопаразитизму. После того, как одна из особей отложит в совместно заполненную кормом ячейку яйцо и запечатает ее, другая особь, также, очевидно, считающая данную ячейку своей, вскрывает ее, съедает имеющееся там яйцо и откладывает взамен собственное яйцо, иногда предварительно добавив в ячейку провизию.

В коммунальных гнездах *Eulaema nigrita* каждая выводковая ячейка обычно строится и провиантируется одиночной самкой, которая охраняет свою ячейку в период отдыха и при разгрузке провизии. Другие самки, находящиеся в коммунальном гнезде и имеющие свои ячейки, изредка частично участвуют в строительстве и провиантировании чужой ячейки. Это наблюдается только в период отсутствия хозяйки, которая прогоняет других особей, приближающихся к ее ячейкам (Zucchi et al. 1969).

Случаи возникновения временных «квазисоциальных колоний» отмечены даже у типично одиночной пчелы *Rhophitoides canus*, создающей лишь агрегации гнезд. Так, при наблюдениях за маркированной агрегацией гнезд этого вида обнаружено, что самки иногда путают свои гнезда с соседними, в результате чего ошибочно носят корм в чужие ячейки (Боднарчук, Радченко, 1985).

Среди других указаний на квазисоциальное поведение пчел (см. например: Deleurance, 1949; Batra, 1966c; Roberts, Dodson, 1967; Móczár, 1973; Sakagami, Zucchi, 1978) также отсутствуют недвусмысленные данные о существовании таких колоний как о нормальном явлении. Известные факты совместного заполнения отдельных ячеек самками одних и тех же ячеек показывают лишь определенное несовершенство системы ориентации и предполагаемой индивидуальной маркировки гнезд самками одиночных видов пчел (раздел 5.2).

Семисоциальность – полигинное основание или состояние эусоциальных колоний. Часто наблюдаемое полигинное основание эусоциальных колоний у пчел и ос, как правило, осуществляется сестрами. После краткого «квазисоциального» периода одна из самок (обычно та, которая имеет наиболее развитые оварии) начинает доминировать над остальными, становящимися при этом рабочими особями.

Временные «семисоциальные колонии» могут создаваться не только весной, при основании гнезда, но и летом, в случае гибели настоящей матки, когда ее место занимает одна из дочерей, в свою очередь доминирующая над своими сестрами. Оба описанных явления часто встречаются в колониях эусоциальных видов галиктин (гл. 10), а иногда и шмелей (гл. 11). Формально «семисоциальной» можно назвать и колонию медоносных пчел на тот период после гибели матки, пока у новой матки, являющейся выкормленной в маточнике сестрой рабочих особей, не отродится ее собственное потомство.

В то же время настоящие постоянные семисоциальные колонии неизвестны и среди неэусоциальных видов. Из 4 видов пчел (все галиктины: 3 вида из рода *Pseudaugochloropsis* и *Augochloropsis sparsilis*), отнесенных в известной книге Миченера (Michener, 1974) к семисоциальным, позднее в этой категории самим автором (Michener, 1990a; см. также: Michener, 1985b) оставлен только последний, и то с сомнением.

Биология *A. sparsilis* изучалась Миченером и Ланге (Michener, Lange, 1958d, 1959) в Бразилии. Весной отдельные самки *A. sparsilis* ведут себя как одиночные, но большинство гнезд содержит до 4 самок примерно одинакового возраста, между которыми наблюдается разделение функций. Самки с недоразвитыми овариями выполняют полностью или большую часть фуражировочных работ, а самки с увеличенными овариями, обычно одна на гнездо, занимаются откладкой яиц. При этом, если весной из исследованных 87 самок лишь одна была неоплодотворенной, то во 2-й и 3-й генерациях примерно 20% самок остаются неоплодотворенными.

Отродившиеся летом самки *A. sparsilis*, по мнению Миченера и Ланге (Michener, Lange, 1959), также создают семисоциальные колонии, поскольку самки, откладывавшие яйца весной (матери), постепенно пропадают. Регистрации этого исчезновения, по сведениям указанных авторов, имеется очень мало, и поэтому они сами считают их малоубедительными. Тем не менее они считают, что большинство яйцекладущих особей заменяются другими самками из числа бывших до этого неактивными в репродуктивном отношении. К этому выводу Миченер и Ланге приходят, исходя лишь из того, что в период перед отрождением потомства резко уменьшается откладка яиц.

Известно, что уменьшение или даже прекращение откладки яиц в период перед отрождением потомства является характерной чертой, например, эусоциальных видов галиктин (раздел 10.2). В случае полигинного основания гнезда это связано, как правило, с гибелью или разлетом всех самок, кроме доминантной. У *A. sparsilis*, с одной стороны, самки, выполнявшие функции рабочих, также исчезают перед отрождением потомства, а с другой – некоторые особи с изношенными мандибулами

4.

(Michener, 1969 , 1974, 1985)	()	
		<p data-bbox="613 378 1154 405">, , -</p> <p data-bbox="613 438 1154 529">(,)</p> <p data-bbox="613 547 1154 593">) (- , , -</p> <p data-bbox="613 638 1154 684">(, , -</p> <p data-bbox="613 748 1154 793">- , , -</p> <p data-bbox="613 820 1154 866">) / -</p> <p data-bbox="613 875 1154 939">(, « - » .</p> <p data-bbox="613 966 1154 1030">-)</p> <p data-bbox="613 1057 1154 1102">, , -</p> <p data-bbox="613 1148 1154 1193">- , -</p> <p data-bbox="613 1239 1154 1284">, -</p> <p data-bbox="613 1330 1154 1375">, , -</p> <p data-bbox="613 1421 1154 1466">- -</p> <p data-bbox="613 1512 1154 1576">- (- « -></p> <p data-bbox="613 1585 1154 1630">«) »</p> <p data-bbox="613 1639 1154 1685">, -</p>

Linsley, 1962). (. : , 1941; Evans, Linsley, 1960;

(Linsley, 1943), *Colletes Epeolus* (Evans, Linsley, 1960).

spathulata 1107 (*Protoxaea gloriosa* (Linsley, Cazier, 1972).

(. : Grasse, 1942)

1940), *Melitta leporina* (Latter, 1918; Yarrow,

(: , 1992).

(Evans, Linsley, 1960)

(Linsley, Cazier, 1972)

32 ° , *Protoxaea gloriosa*

1

2-3 °

(aggregation)

(, 1977;

« , 1979).

, 1963).

7

10 150

Dasygaster alterator 4.68

360

Seladonia fasciata *Lasioglossum laevigatum*.

7.56

(Michener et al., 1958),

Augochloropsis sparsuis *Leioproctus cingulatus*,

Andrena vaga (, 19266), *Chalicodoma parietina* (Fabre, 1891), *Anthophora plagiata* (Grozdanı , Stevanovi , 1967), которые на протяжении длительного времени существуют в одних и тех же местах, при этом молодые самки строят гнезда на месте материнских. С другой стороны, некоторые пчелы могут сразу создавать большие агрегации гнезд, находящиеся на значительном расстоянии от мест их отрождения.

Так, по наблюдениям в Египте, *Andrena ovatula* формирует большие скопления гнезд, которые каждый год располагаются в разных местах, вдали от прошлогодних (Wafa et al., 1972). Склонность к созданию агрегаций после переселения в новые места отчетливо проявляет *Rhophitoides canus*. Этот ценный опылитель люцерны обычно поселяется по краям полей, где в первый же год самки образуют агрегации с высокой плотностью гнезд, местами превышающей 100 шт. на 1 м². При этом самки *Rh. canus* могут не только каждый год создавать скопления в новых местах, но часто и в течение одного сезона последовательно устраивают 2 агрегации, находящиеся в разных местах (Радченко, 1982). Аналогичное поведение характерно и для солончаковой пчелы *Nomia melanderi* (Michener, 1974).

Среди причин появления агрегаций гнезд ряд авторов (например: Michener, 1960; Butler, 1965; Cardale, 1968) выделяет привлекающие самок запахи ячеек, их содержимого и запахи самих пчел. Так, Хефetz с соавторами (Hefetz et al., 1979) считают вещества линалул, нерол, гераниол, выделяемые пчелами рода *Colletes*, компонентами агрегативного феромона.

Стремление самок к созданию агрегаций гнезд некоторыми исследователями рассматривается как одна из предпосылок к возникновению и развитию социальности. В частности, Штекгерт (Stöckhert, 1923b), а в дальнейшем и Миченер (Michener, 1958) указывали, что агрегации ведут к возникновению коммунальной жизни. Вместе с тем, по мнению Ричардса (O.Richards, 1953), совпадающему с нашим, склонность к формированию агрегаций сама по себе не имеет отношения к развитию настоящей социальности. Так, агрегации гнезд отмечены для видов с разным уровнем социальности – от одиночных до эусоциальных. В то же время многие суб- и эусоциальные виды вообще не склонны к созданию агрегаций гнезд.

Тенденция к поселению в агрегациях появилась независимо у представителей разных таксономических групп пчел. При этом разные виды даже внутри одного и того же рода могут проявлять неодинаковую степень агрегативности. Например, *Andrena fulva* (Klausnitzer, 1976) и *A. carbonaria* (Nevinson, 1902) создают относительно большие скопления гнезд. Напротив, *A. limata* и *A. chrysopus* поселяются одиночно, избегая соседства с другими гнездами (Радченко, 1980, 1981a). Более того, отдельные виды, например *A. ovatula*, по разному ведут себя в этом плане в разных частях своего ареала. Так, в Египте самки *A. ovatula* создают большие скопления гнезд (Wafa et al., 1972), а по крайней мере на юго-востоке Украины они строят одиночно расположенные гнезда.

Коммунальные гнезда. В таких, по сути дела составных гнездах обитает несколько, а иногда и несколько десятков самок одной генерации, которые пользуются общим входом. Все эти самки имеют нормально развитые оварии, оплодотворены, и каждая самостоятельно строит и провиантирует свои ячейки, куда затем откладывает яйца. В случаях ветвистой архитектуры гнезд каждая самка прокладывает собственные боковые ходы, ведущие к ячейкам.

Интересно отметить, что коммунальные гнезда, которые иногда создаются одиночными галиктинами, легко отличимы по строению от гнезд, занимаемых колониями эусоциальных галиктин. Например, коммунальные гнезда обнаружены у *Evylaeus allodalus*, самки которого строят линейные серии ячеек на концах

(Sakagami et al., 1985);
(10.2).

(Michener, 1974)

Immanthidium repetitum (Michener, 1968).

Megachile willughbiella,

, y *Evylaeus aberrans*

(G.Bohart, Youseff, 1977).

, 1982), *Panurginus labiatus* (

Usui, 1976),

3-
: *Panurgus calcaratus* (Knerer, 1980 ;
, 1924), *Eucera sociabilis* (Sakagami,
Exomalopsis (Michener, 1966c).

(80)

Andrena ferox (Leys, 1978)

(. : Yarrow, Guichard, 1941).

Pseudagapostemon divaricatus (Michener, Lange, 1958a) – 40
Meliturgula braunsi (Rozen, 1968a) – 36 .

Andrena erythronii (Michener, Rettenmeyer, 1956)
A. labialis (, 1981a).
Agapostemon virescens
(Abrams, Eickwort, 1981) *Augochloropsis diversipennis* (Michener, Lange, 1959),
(Lin,
Michener, 1972) « »

93.

9.1,
nae, Xylocopinae, Euglossinae , Nomiinae, Halicti-
3

. 13,
« - ».
: 1) , 2)
, 3)

, . -
 .
 (« ») -
 (11.1) (9.4). -
 -
 (. 3-) -
 : *Allodape mucronata* (Michener, 1971), *Allodapula dichroa* (Michener, 1990b),
Exoneurella lawsoni (Michener, 1964b), *E. setosa* , , *E. eremophila*
 (T.Houston, 1977). -
 ,
 (Michener, 1964b, 1974)
 .
 (. 2-
Ceratina. , . *calcarata*) -
 , , , -
 , , -
 ,
 (Sakagami, Maeta, 1977).
Ceratina
 Xylocopini, , *Ceratina*
iwatai (Sakagami, Maeta, 1977), *Xylocopa fenestrata* (Kapil, Dhalival, 1968), *Proxy-*
locopa olivieri (, 1916), *Halterapis* (Michener,
 1971, 1990b) (. 1- -
 -) -
 .
 , . *megastigmata* (Maeta, Katayama,
 1978),
 1- 2- .
 ,
 Halictinae) (Nomiinae). , *Lasio-*
glossum xanthopus 7-8 ,
 ,
 (, 19896). *Augochlora pura* (Stockhammer,
 1966), *Halictus quadricinctus* (Verhoeff, 1897)
 . *H. quadricinctus*
 (Wheeler, 1923). -
 2- , -
 , , -
 , - ,
 ,
 (10.4). - , *Nomia melanderi* - ,

возможно, ведущего субсоциальную жизнь, самки могут контролировать развитие своего потомства, несмотря на малодоступные ячейки, которые запечатываются толстыми крышками и добавочными пробками.

Как показали наблюдения за искусственными гнездами *N. melanderi*, проведенные Батрой и Бохартом (Batra, Bohart, 1969), самки вскрывают ячейки с погибшими или зараженными грибами личинками и полностью заполняют их землей, чем, очевидно, препятствуют распространению инфекций. При этом ячейки, содержащие нормально развивающееся потомство, никогда не открываются. Пораженные ячейки самка определяет, вероятно, по гифам грибов, прорастающих сквозь крышку и пробку ячейки.

К числу примитивно-субсоциальных можно отнести и всех неэусоциальных пчел-эуглоссин, о чем говорят следующие немногочисленные данные. Самка *Eulaema nigrita* не только активно охраняет свои ячейки, но и удаляет с их поверхности плесень (Zucchi et al., 1969). Самка *Euglossa ignita* за свою жизнь сооружает не более 9-15 ячеек, что дает возможность сохранить силы для охраны развивающегося потомства (Dodson, 1966).

Указание Еськова (1982) на наличие продвинутой эусоциальности у *Eulaema nigrita* со ссылкой на работу Зуши с соавт. (Zucchi et al., 1969) является ошибочным. В действительности, как недвусмысленно следует из оригинальных данных, *E. nigrita* лишь может создавать коммунальные «колонии» иногда со случайными элементами квазисоциального поведения (раздел 9.1), а каждая отдельная самка проявляет только примитивно-субсоциальное поведение. Среди всех эуглоссин эусоциальная жизнь пока точно установлена лишь для *E. cordata* (раздел 9.4).

Эосоциальные колонии. Самки во многих субсоциальных колониях доживают до вылета своего потомства, при этом нередко в одном гнезде вместе с матерью остаются одна или несколько из ее дочерей, которые короткий период после отрождения до разлета и основания собственных гнезд помогают матери в выполнении отдельных видов работ, формируя таким образом эосоциальные колонии. Если самка сохраняет способность возобновить строительство новых ячеек, то дочери могут некоторое время помогать ей в закладке следующего выводка.

Характер и объем помощи, оказываемой матери отродившимися дочерьми, в эосоциальных колониях сильно варьирует. Так у многих ксилокопин, например у *Xylocopa combusta* (Bonelli, 1977), *X. pubescens* (Gerling et al., 1983, 1989; Blom, 1988) и *X. sonorina* (Gerling, 1982), молодые самки, остающиеся некоторый период после отрождения со своей матерью, занимаются только охраной гнезда и не принимают участия ни в каких других работах. Правда, у первых 2 видов из указанных ксилокоп обнаружены и эусоциальные колонии (раздел 9.4). Молодые самки *Ceratina flavipes* кормят своих только что отродившихся сестер (Sakagami, Maeta, 1977). Аналогичное поведение предполагается и для *Evylaeus villosulus* (Plateaux-Quénu et al., 1989). Молодые самки этого эосоциального вида, вылетевшие осенью, собирают пыльцу также, очевидно, для кормления более поздно отрождающихся сестер, которые не успеют самостоятельно получить добавочную пищу перед зимовкой.

В целом о поведении особей внутри примитивно-субсоциальных и эосоциальных колоний пчел известно еще относительно мало, хотя такие сведения очень важны, поскольку именно данные сообщества, как будет показано в разделе 13.2, являются единственными ступенями, реально ведущими от одиночной к эусоциальной жизни.

Случаи бисексуальной колонии. Описаны некоторые, еще слабо изученные формы сообществ пчел, не входящие в описанные выше типы неэусоциальных колоний. У австралийских галиктин *Lasioglossum dimorphum* и 3 видов группы *L. erythrurum* обнаружены колонии, образуемые молодыми самками совместно с необычными самцами (Т. Houston, 1970; Knerer, Schwarz, 1976, 1978; Kukuk, Schwarz, 1988). Эти самцы имеют более крупную голову и относительно маленькие для своих размеров тела крылья, из-за чего они не могут летать и остаются

129).

(9.3).

. japonica

433 , 19.2%
(Sakagami, Maeta, 1985).

1- , 230
, 31% , 50-60%

2 , 203 , 1 , 3
1 .

. japonica,

4- (Sakagami, Maeta, 1977).

20%

(Sakagami, Maeta, 1985).

31

2

14

(Sakagami, Maeta, 1985, 1987).

(

C. japonica

11.5).

)

C. japonica

2-

C. japonica

, *C. japonica*

« » (Sakagami, Maeta, 1989).
Evylaeus margi-
natus (10.5).
. japonica . *okinawana*,
(Sakagami, Maeta, 1989).
Allodapini Anthophoridae) (-
Exoneurella (. 9.3). *Halterapis, Allodape, Allodapula*
(Ceratinini),
Ceratina
Braunsapis simillima . *uni-*
color, ;
1962). (Michener,
Exoneura hamulata 2
(Michener, 1965b).
Halterapis (*H. nigrinervis*)
(Michener, 1971, 1990b).
(*Halterapis*)
(Maeta et al., 1985).
Allodapula Exoneura
(Sakagami, 1960).
« »)

(Rayment, 1951; Skaife, 1953).

13; 20-22).

1985)

Braunsapis sauteriella,

(Maeta et al.,

(Sakagami, 1960 ; Michener, 1964b).

Allodapula

(Michener, 1971).

(1-2, 5)

Exoneurella tridentata

(T.Houston, 1977).

bicolor

« » *Exoneura*

(M.Schwarz et al., 1987).

Braunsapis simillima *B. unicolor*

(Michener, 1962),

Allodape

exoloma *Braunsapis foveata*

(Mason, 1988).

Allodape exoloma

(Mason, 1987),

Braunsapis foveata

(Michener, 1972),

soni, *E. bicolor* *E. bicincta*, *Exoneura richard-*
 (Cane, Michener, 1983).
 (Michener, 1970).
 6.4% *Braunsapis foveata* 55.9% *. draconis* (Michener, 1971).
 (Michener, 1974),
 1.5-2 , - 16 .
 (Michener, 1965b).
Inguilina, *Exoneura* (Michener, 1965b).
Inguilina,
 (Michener, 1965b) *Inguilina*
Inguilina,
Psithyrus (11.8).
 Xylocopini),
 (9.3).
Xylocopa combusta (Bonelli, 1977),
X. pubescens (Velthius, 1987), *X. sulcatipes* (R.Stark et al., 1990; R.Stark, 1992),
 (,).
 (13.4).

(Velthius, 1987).

(. 128).

(.),

()

),

(

(

X. sulcatipes

(R.Stark et al.,

1990).

3

(9-10).

(. . «

»),

12.2).

«

» (

(
Apidae,

Euglossinae)

(Garofalo, 1985)

Euglossa cordata,

1985

E. cordata

Xylocopa.

дает гнездо, она проделывает маленькое круглое отверстие в смоле. Строительство ячейки и ее фуражировка осуществляются синхронно, т.е. по ходу наращивания стенок ячейки она наполняется провизией. Самка-основательница закладывает в гнезде от 6 до 10 ячеек. После завершения всех работ по устройству последней ячейки самка проводит большую часть времени у входного отверстия, охраняя гнездо.

В зависимости от погодных условий развитие потомства длится от 46 до 83 сут. Все самцы навсегда покидают гнездо сразу после отрождения, также как и около половины отродившихся молодых самок, которые одиночно основывают собственное гнездо. Остальные самки остаются с матерью, формируя таким образом эусоциальную колонию. Если мать погибает до их отрождения, то молодые самки, оставшиеся в материнском гнезде, могут образовывать полигинную колонию с распределением функций между особями. Как правило, более старшая по времени отрождения самка занимает доминирующее положение и исполняет роль матки. При этом доминантная самка может произвести не один, а два выводка. Как можно понять из работы Гарофало (Garófalo, 1985), полигинные колонии обычно развиваются в материнско-дочерние, в которых истинной маткой становится самка, доминировавшая в полигинной колонии.

Доминантная самка редко покидает гнездо и является главным охранником. Другие самки занимаются строительством и фуражировкой ячеек, в которые они первое время откладывают свои яйца. Откладка яиц доминантной самкой сопровождается поеданием этих яиц. В дальнейшем, после установления иерархии доминирования, подчиненные самки прекращают яйцекладку, которую осуществляет только доминантная самка. В материнско-дочерних колониях молодые самки, становящиеся рабочими, обычно лишь подготавливают ячейки и не откладывают в них яйца.

В целом пока опубликовано еще очень мало сведений по биологии этого вида. В частности, не ясно, имеются ли отличия между поведением истинной матки в материнско-дочерних колониях и доминантной самки в полигинных колониях. Не ясно также, какую роль играют рабочие особи в материнско-дочерних сообществах в производстве самцов. Исследования, проведенные над некоторыми другими видами эуглоссин, позволяют предположить наличие эусоциальности также у *Euglossa championi* и *E. hyacinthina* (Eberhard, 1988).

9.5. Колонии мелипонин

Представители Meliponinae отличаются от Apinae прежде всего частичной редукцией жилкования крыльев, редукцией тергалных и стернальных аподем и сильной редукцией жалящего аппарата, за что они получили название «безжалых пчел». Обитают в тропиках.

Устройство гнезд. Безжалые пчелы обычно живут большими колониями. Например, описана семья *Trigona spinipes*, включающая 180 тыс. особей (Lindauer, Kerr, 1960). Вместе с тем у отдельных видов, в частности у *Melipona marginata*, колонии состоят всего лишь из 160-243 особей (Wille, Michener, 1973). Большинство мелипонин строят гнезда в дуплах деревьев. Некоторые виды (например *Trigona moorei*) постоянно устраиваются в действующих гнездах муравьев, за что получили название «мирмекофильных пчел» (Sakagami et al., 1989), а такие виды, как *Trigona fulviventris* и *T. cilipes*, также поселяются и в гнездах термитов (Wille, Michener, 1973). Нередко гнезда мелипонин встречаются на более или менее открытых местах, например в расщелинах между ветвями деревьев, а иногда и просто на вершине деревьев, где они крепятся к многочислен-

(Michener, 1974). *Plebeia wittmanni*
(Wittmann, 1989).

(H.Schwarz, 1948).

(. 138),

« ».

(Wille, Michener, 1973;

Michener, 1974).

quadrifasciata,

Melipona

(Kerr, Nielsen, 1966).

s.l.), *Hypotrigona, Meliponula, Liotrigona Dactylurina*
(Darchen, Delage-Darchen, 1971),

Melipona

(Kerr, 1950 , 1950b, 1969, 1974, 1975,
1976; Kerr et al., 1962 .),

M.guinefasciata = 18 (Kerr, 1969),
M. nigra = 9 (Kerr et al., 1962). *Melipona*

поддерживать высокую температуру; она у них существенно колеблется в зависимости от температуры окружающей среды (Roubik, Aquilera, 1983). Особенности вентиляции гнезд у безжальных пчел изучали Мориц и Крю (Moritz, Crew, 1988).

В связи с тем, что у мелипонин жало редуцировано и не функционирует, рабочие особи, охраняющие гнездо, активно кусают пришельцев, пытающихся проникнуть в гнездо. Некоторые виды, например *Trigona tataira*, при укусе выделяют из мандибулярных желез едкое секреторное вещество (Michener, 1974). Особой агрессивностью обладают виды, строящие гнезда в открытых местах. Например, рабочие особи *Trigona angustata* осуществляют воздушную охрану, дежуря группами по 2-45 особей перед летковым отверстием гнезда (Wittmann, 1985).

Фуражирующие особи в своей жизни, по-видимому, проходят 3 стадии: 1) индивидуальная активность; 2) реагирование на сообщение; 3) обеспечение информацией других пчел (Michener, 1974). Более старшие фуражиры с помощью секрета, выделяемого мандибулярными железами, метят отдельными точками маршруты к источникам пищи. Этими метками в дальнейшем пользуются другие пчелы-фуражиры (Cruz-Landim, Ferreira, 1968).

Приносимый корм фуражиры складывают в медовые и пыльцевые горшочки. Помимо пыльцы и нектара, фуражирующие особи доставляют в гнездо различные строительные материалы. У фуражиров практически полностью прекращают функционировать восковые и гипофаренгиальные железы, утоньшаются овари.

Откладка яиц рабочими. К середине жизни у многих рабочих особей развиваются овари, и они начинают откладывать яйца. При этом свои яйца такие особи часто откладывают сверху на наружный край новых ячеек, еще не заполненных кормом. Эти яйца большинство исследователей называет «трофическими» и считает, что они специально откладываются для питания матки (см. например: Michener, 1974; Sakagami, 1982). Отмечено, что у яиц рабочих особей *Melipona rufiventris paraensis*, отложенных в колонии с нормальной маткой, недоразвит хорион и микропиле (Sommeijer et al., 1984).

Иногда рабочие особи откладывают нормальные яйца, помещая их внутри ячеек на полностью запасенный корм. Эти яйца матка также съедает перед откладкой своих яиц. Вместе с тем отдельные рабочие помещают свои яйца в ячейки с уже отложенными маткой яйцами непосредственно перед их запечатыванием крышками. В результате самцовая личинка, отрождающаяся из неоплодотворенного яйца рабочей особи обычно раньше, чем личинка из яйца матки, убивает свою сожительницу по ячейке и успешно развивается до имаго, что, в частности, установлено для *Nannotrigona postica* (Beig, 1972; Vego, 1983). Таким путем в колониях безжальных пчел рабочими особями производится, по-видимому, существенное количество самцов (см. например: Silva, 1977).

Копуляция. Роение. Пчелы-грабители. Колонии мелипонин размножаются роением. При этом молодая матка или покидает с роем материнское гнездо, или она наследует гнездо своей матери в случае ее гибели. Мелипонины производят излишнее количество маток, которых через 2-10 сут после отрождения, как правило, убивают рабочие особи (Silva et al., 1972). У некоторых видов молодые матки запечатываются в специальные камеры, где их периодически кормят; если молодая матка самостоятельно выбирается из камеры, то ее сразу убивают (Sakagami, 1982).

Матка мелипонин копулирует только один раз (Kerr et al., 1962). Первая же копуляция самца является губительной для него, поскольку копулирующая моло-

(Nogueira-Neto, 1953).

Cleptotrigona *Lestrimelitta*

(Michener, 1974).

(3.4),

9.6.

Apis.

Apinae),

Apis.

7

3

Megapis – *A. dorsata* *A. laboriosa*; *Apis* – *A. cerana*, *A. koschevnikovi*
A. mellifera; *Micrapis* – *A. andreniformis* *A. florea* (, :
, 1989; Koeniger, 1989; Ruttner et al., 1989).

A. mellifera,

A. cerana

(*A. cerana cerana*;

1989).

A. laboriosa,

3-4

(Roubik et al., 1985).

Apis

A. mellifera,

Apis,

Apis

(Winston, Michener, 1977),

2

(*A. mellifera*), (*A. cerana*)
 (*A. koschevnikovi*)
 (, 1969; Mathew, Mathew, 1990),
 ()
 3 *Apis*
 (*A. dorsata* *A. laboriosa*)
 (*A. florea* *A. andreniformis*)
A. laboriosa (*A. dorsata*
 1985). 2 (Michener, 1974; Roubik et al.,
 96 *A. dorsata* (Lindauer, 1975).
 1.8-2 , -0.9-1
 500 15-20 *A. florea* 25-30
 (Sakagami, Yoshikawa, 1973), 200
A. andreniformis -
 150-200 (Wu, Kuang, 1986).
A. florea 4
 2-4 ;
A. florea -
 1975; Sakagami, Yoshikawa, 1973). (Lindauer, 1961,
A. dorsata
 (Seeley, Morse, 1976).
 7.5-8.5 (*A. florea*) 2.8-3
 : Dietz, 1982) 5.3-6.4

16.9-17 *A. dorsata* *A. laboriosa* (Seeley, Morse, 1976; Underwood, 1986).

(*A. mellifera* *A. florea*)

A. cerana

(Tokuda, 1924; Sakagami, 1960b).

150-180

2-12 (Snodgrass, 1956).

3

1-

3

(Weaver, 1957).

(I)

3.5
(Wirtz, Beetsma, 1972).
1982),

(Dietz,

3-

4.5

1

Apis (Kerr, 1969),

(9.5).

A. florea,

2

(= 8; Thakar, Deodikar, 1966),

. cerana *A. mellifera* ($n = 16$; Meves, 1907; Deodikar et al., 1959).

A. florea

16
horst, 1977 , 1977b).

(Fahren-

, 9- ()-2-

(Barbier, 1986).

(*corpora allata*)

(Velthius, 1972).
15840

(M.Allen,

1960),

(

«

»),

0.1 /
5 / (. : Michener, 1974).

30 .

A. mellifera,

Morse, 1964).

(Zmarlicki,

(Velthius, 1970).

2-6-

(Butler, 1959)

6

A. mellifera,

60

3-4

(Sakagami, 1982),

(9.3 10.5).

3

2

3

7

- -10-

-2-

(Boch, Shearer, 1967).

18-20

12-18- 4

1 (Sakagami, 1960b).

A. mellifera

17-25%.

(Velich, 1926; , 1969).

(J.Simpson, 1964).

(Parks, 1929).

A. mellifera *A. r n*

3 7 (R.Morse, Laigo, 1969). 80% « » *A. dorsata*, « »

– 90-95%.

31 *A. florea*, (5-10 °) *A. mellifera*

(Whitcombe, 1985). *A. mellifera* 2 18-20 2

узнают по индивидуальному запаху (Hölldobler, Michener, 1980; Левченко, 1986). Чужие особи прогоняются или жалятся насмерть. Агрессивность пчел-охранников повышается в период недостатка корма. При беспокойстве гнезда посторонним объектом у всех изученных видов *Apis* выделяется *феромон тревоги* – летучее вещество изопентил-ацетат (Boch, Shearer, 1966; D.Morse et al., 1967; Free, Simpson, 1968), стимулирующее других рабочих особей к активной охране гнезда.

Крайне агрессивным характером обладает гигантская пчела *A. dorsata*, считающаяся самым свирепым жалоносным насекомым. Так, если побеспокоить их колонию, то в течение буквально нескольких секунд врага начинают атаковать от 1 до 5 тыс. рабочих пчел (R.Morse, Laigo, 1969).

Очень агрессивны и так называемые *африканизированные пчелы*, появление которых имеет следующую драматическую историю. Колонии африканского подвида медоносной пчелы *A. mellifera adansonii* для исследовательских целей были завезены Керром (Kerr, 1957) из тропической Африки в Бразилию. Из-за недосмотра несколько семей «сбежали» из лаборатории и скрестились с культивируемой в Америке европейской расой *A. mellifera mellifera*. Получившаяся как гибрид африканизированная пчела, характеризующаяся сильной склонностью к роению, быстро расселилась и начала продвигаться на север, став настоящим бичом не только для пчеловодства, но и (из-за своей агрессивности) для домашнего скота и людей. В настоящее время эти пчелы проникли уже на территорию США (Karlan, 1990).

Последнюю часть свой жизни с возраста около 20 сут рабочие особи выполняют функции фуражиров. К этому периоду у них прекращается функционирование «молочных» и восковых желез. Взрослые пчелы, приступившие к фуражировке, в течение дня периодически продолжают выполнять и внутригнездовые работы (Sakagami, 1953). В зависимости от потребностей семьи у отдельных рабочих особей может нарушаться обычная последовательность переключения с одних работ на другую. Так, при недостатке внутригнездовых особей некоторые пчелы-фуражиры возвращаются к постоянному кормлению личинок, при этом у них может происходить даже повторное развитие гипофаренгиальных желез (Free, 1961).

Пчелы-фуражиры всех видов *Apis* способны передавать информацию о расположении источников корма другим рабочим особям своей колонии с помощью так называемых *танцев*, особенно подробно изученных у *A. mellifera* Нобелевским лауреатом Карлом фон Фришем (итоговый труд см.: K.Frisch, 1967). Танцы у разных видов *Apis* отличаются как способами выполнения, так и заложенной в них информацией (Punchichewa et al., 1985). В частности, *A. florea* танцует только под открытым небом на расширенной верхней горизонтальной части сота (Lindauer, 1975); другие виды исполняют танцы на вертикальной поверхности сотов. Пчелы-фуражиры обладают удивительными топографическими способностями, что позволяет им собирать корм подчас на значительном удалении от своего гнезда. Например, фуражирующие особи *A. laboriosa* встречаются на расстоянии до 5 км от гнезда (Underwood, 1986). Кроме того, известно, что фуражиры метят маршруты и оставляют запаховые метки на цветках, чем оптимизируют свою фуражировочную деятельность.

Откладка яиц рабочими особями. Роение. В колониях пчел с активными матками нередко наблюдаются рабочие особи, откладывающие неоплодотворенные яйца. Таких особей в пчеловодческой литературе называют «*пчелами-трутовками*». В безматочных семьях пчелы-трутовки часто становятся *ложными матками*, которые имеют свиту и занимаются только откладкой яиц, дающих самцов. Необычное поведение проявляют пчелы-трутовки подвида *A. mellifera capensis*: они вторгаются в другие гнезда, в частности *A. mellifera adansonii*, где ведут себя как социальные клептопаразиты, т.е., подобно маткам, откладывают яйца в чужом гнезде и имеют в нем окружение из рабочих особей хозяина (Kerr, 1969).

ГЛАВА 10. ЭУСОЦИАЛЬНЫЕ КОЛОНИИ ГАЛИКТИН

10.1. История открытия и изучения социальной жизни у галиктин

Предыстория. Социальная жизнь у некоторых галиктин (подсемейство Halictinae) обнаружена многими авторами еще в прошлом веке (например: Fabre, 1879, 1880; Aurivillius, 1896; Verhoeff, 1897). При этом были не только описаны колонии, которые в современном понимании являются субсоциальными (раздел 9.1), в частности такие данные привел Фергофф (Verhoeff, 1897) для *Halictus quadricinctus*, но уже ясно понималось, что отдельные виды, например *Evylaeus malachurus*, ведут настоящую социальную жизнь (по современной терминологии, «эусоциальную»). Вместе с тем наличие эусоциальности долгое время оставалось не более, чем догадкой, поскольку достоверные сведения о делении на касты у галиктин отсутствовали. Прямые доказательства этого не были получены ни Штэкгертом (Stoekert, 1923a, 1923b, 1923c), который провел сравнительное изучение колоний галиктин и дал схему становления у них социальной жизни (см. раздел 13.1), ни даже Легеви (Legewie, 1925a), который обнаружил морфологические различия между членами колоний *Evylaeus malachurus*, что дало ему основание для предположения о наличии у этого вида «маток» и «рабочих» особей.

Колонии галиктин рассматривались ранними авторами скорее как коммунальные общины, в которых все особи способны давать потомство, хотя и не исключалось некоторое разделение труда между ними. Во всяком случае Штэкгерт (Stoekert, 1923c), как и его предшественники (Fabre, 1879; Pérez, 1895; Henneguay, 1904), однозначно полагал, что все летние самки, в том числе и возможные «рабочие» формы, способны размножаться партеногенетически, давая в потомстве не только самцов, но и самок. Этим, во-первых, утверждалось наличие, наряду с аррентокичным, также телитокичного партеногенеза и, во-вторых, отвергался факт существования нерепродуктивных каст, что исключало галиктин из числа эусоциальных пчел.

Возможность партеногенетического размножения у отродившихся в 1-м выводке самок естественно увязывалась с отсутствием в этот период самцов, тем более что партеногенез уже был известен у медоносных пчел (раздел 12.2). В действительности у пчел возможен только аррентокичный партеногенез (за единичными исключениями; раздел 1.3), поэтому неоплодотворенные самки галиктин способны производить лишь самцов. В связи с этим отсутствие самцов в летних выводках, вопреки мнению отдельных авторов (в частности: Rabaud, 1927), в тот период само по себе не могло служить доказательством эусоциальности вида.

Предположения об эусоциальности у галиктин и данные по субсоциальным видам сыграли очень важную роль в правильной разработке идеи субсоциального пути возникновения эусоциальности, выдвинутой Уилером (Wheeler, 1923) еще в начале нынешнего века (разделы 9.1, 12.1 и 13.1).

Доказательство эусоциальности. Доказательство того, что в колониях галиктин есть настоящая нерепродуктивная каста рабочих особей, появилось только в работах Нолла (Noll, 1931, 1933), который первым предпринял попытки искусственного разведения галиктин (в частности того же *E. malachurus*) и, исследовав оварию у разных самок из одного гнезда, обнаружил резкие различия в степени их развития у матки и рабочих особей. Эти данные для *E. malachurus* были подтверждены Бонелли (Bonelli, 1948).

Широкомасштабные исследования эусоциальных колоний галиктин были развернуты к концу 50-х годов. Сначала во Франции Плато-Кеню (Quénu, 1955, 1957a, 1957b, 1958a, 1958b; Plateaux-Quénu, 1950a, 1962, и др.) обнаруживает необычную и, как затем стало ясно, уникальную для галиктин форму общественной жизни у *Evylaeus marginatus*. Она проводит серию удачных экспериментов по основанию этим видом искусственных колоний во впервые созданных наблюдательных гнездовых конструкциях, которые позволяют увидеть внутренний мир подземного гнезда. В дальнейшем практически одновременно Миченер с коллега-

(Michener, Lange, 1958 , 1958b, 1958 , 1958d, 1959; Michener, Seabra, 1959; Michener, Wille, 1961, .)
 (Sakagami, Hayashida, 1958, 1960, 1961; Sakagami, Fukushima, 1961, .) -

(Batra, 1964, 1968),

Brothers, 1971) (Michener,

Bell et al., 1974; : . 4.1). (Kamm, 1974;

(Michener, 1958),

13.1).

(12.1

1971),

(Michener, Brothers,

(12.1),

« » (queen)

50-80-

«

»

тона (разделы 12.2 и 12.3) и тем самым являются ее важным подкреплением. Перечислим некоторые из наиболее существенных, на наш взгляд, достижений.

1. «Неподчинение» рабочих особей неродственной им яйцекладущей самке (B. Smith, 1987). Рабочие особи, состоящие в близком родстве с яйцекладущей самкой (будучи ее дочерьми или сестрами), проявляют терпимость к ее доминированию, что не требует повышенной агрессивности самки для их подавления, в том числе задержки развития овариев, – той агрессивности, которая наблюдается со стороны неродственной доминантной самки в смешанных искусственных колониях, когда выведение потомства яйцекладущей самки противоречит генетическим интересам рабочих.

2. Потенциальная возможность рабочих особей у примитивно-эусоциальных видов регулировать соотношение полов в потомстве. Формирование более крупных пыльцевых хлебцев вынуждает матку откладывать только оплодотворенные яйца (Plateaux-Quénu, 1983), чем обеспечивается генетически приемлемый для рабочих сдвиг в соотношении полов в потомстве матки в сторону преобладания самок.

3. Препятствование многократному спариванию матки. Самец оставляет химический маркер на теле самки, с которой копулировал, после чего она теряет привлекательность для самцов (Kukuk, 1985). Согласно гипотезе гаплоидиплоидии, только при однократном спаривании матки в полной мере срабатывает механизм, обеспечивающий генетические выгоды рабочим особям при выведении потомства матки.

Кроме указанных трех факторов, свидетельствующих в пользу гипотезы Гамильтона, доказательство обязательного контроля за развитием потомства у эусоциальных видов галиктин (Batra, 1968; Knerer, 1969a) показывает, что субсоциальный путь является единственным путем возникновения эусоциальности. На субсоциальный путь развития эусоциальности указывает и обнаруженное параллельное существование у одних и тех же видов галиктин субсоциальной и эусоциальной форм жизни (Eickwort, 1986; Yanega, 1988), что также свидетельствует и о «легкости» перехода к эусоциальности. К сожалению, своевременно не получившее широкого признания толкование субсоциальности, данное Уилером (Wheeler, 1923), и, наоборот, принятие большинством авторов идеи Миченера о парасоциальном пути к эусоциальности именно у галиктин, привели к отсутствию у исследователей интереса к одиночным видам галиктин, многие из которых, как теперь выясняется, ведут субсоциальный образ жизни (например *Lasioglossum xanthopus*; Радченко, 1989б). В результате об этих видах до настоящего времени известно еще крайне мало.

Распространенность эусоциальности. Изученность галиктин в отношении наличия или отсутствия у отдельных видов эусоциальной жизни очень низка. Помимо общей причины – изученности биологии лишь около 3 % видов пчел, здесь имеет значение также относительно недавнее открытие эусоциальности у галиктин и необходимость проведения углубленных и специальных исследований (включая изучение овариев и даже искусственное разведение) для доказательства одиночного или эусоциального образа жизни. Среди возможных ошибок при определении уровня социальности вида прежде всего отметим недостатки исследований, когда оценку возраста членов колоний проводят лишь по косвенным данным (без использования мечения особей), в частности по степени изношенности особей, которая во многих случаях не связана с их возрастом. Кроме того, о числе яйцекладущих самок в колонии не всегда свидетельствует степень развития их овариев, поскольку самки даже с хорошо развитыми овариями могут не откла-

ямы могут не откладывать яйца, так как они у них резорбируются (данное явление нередко наблюдается у рабочих особей шмелей; см. раздел 11.5).

До настоящего времени одиночный образ жизни строго доказан лишь для трех десятков видов галиктин. В связи с этим перечень таксонов галиктин, в которых отсутствуют эусоциальные виды, а также соотношение социальных и одиночных видов в других таксонах очень условны. Сейчас можно с достаточной уверенностью утверждать, что эусоциальная жизнь отсутствует во всей трибе Nomioidini, а также в таких крупных и достаточно хорошо изученных родах трибы Halictini, как *Caenohalictus*, *Habralictus*, *Homalictus*, *Lasioglossum* s.str., в группе родов *Agapostemon* и некоторых других. Среди Augochlorini – 3-й трибы подсемейства Halictinae (см. табл. 1) – родов, включающих только одиночные виды, по-видимому, немного.

Из более 100 видов галиктин мировой фауны, биология которых достаточно изучена (или из около 200 видов, для которых имеется хотя бы краткое описание гнезд), эусоциальная жизнь известна у 70 видов, приведенных в табл. 5. Из 26 родов гнездостроящих пчел трибы Halictini эусоциальные виды обнаружены лишь в 3 родах: *Evyllaes* (+*Dialictus*), *Halictus* и *Seladonia*. При этом все хорошо изученные виды *Seladonia* (включает в мировой фауне около 90 видов), а таких видов насчитывается всего 10, достоверно ведут эусоциальную жизнь (лишь для *S.virgatella* предполагается возможность одиночной жизни; см.: Packer et al., 1989).

Эусоциальная жизнь характерна, очевидно, для большинства видов рода *Halictus*. Так, в этом роде, включающем всего 95 видов (Песенко, 1984а, 1984б), из изучавшихся 20 видов эусоциальная жизнь доказана для 14 (табл. 5) и только для 3 видов (*H. quadricinctus* – Grozdanic, 1969а; *H. sexcinctus* – Knerer, 1980с; *H. tsingtouensis* – Sakagami, 1980) установлена одиночная жизнь.

Указания Бонелли (Bonelli, 1965b) о наличии эусоциальности у *Halictus sexcinctus* оспаривается Кнерером (Knerer, 1980с), который установил для этого вида одиночный образ жизни. При этом Эйкуорт (Eickwort, 1985), исходя из описанных различий в фенологии и в строении гнезд, считает, что указанные выше авторы работали с разными видами. По мнению Эйкуорта (Eickwort, 1985), одиночный образ жизни у всех приведенных 3 видов рода *Halictus* возник вторично, как реверсия от эусоциальности.

По таким косвенным указателям, как лет самцов только в конце сезона и резкое преобладание самок в сборах, можно предполагать, что эусоциальную жизнь ведут и многие другие галиктины, например *Halictus eurygnathus*, *H. simplex* и некоторые другие виды подрода *Monilapis*.

В самом большом (примерно 1500 видов) и наиболее изученном среди галиктин роде *Evyllaes* (+*Dialictus*) из исследованных около 70 видов эусоциальность уже доказана для 32 видов, тогда как одиночный образ жизни точно установлен лишь для немногим более десяти: *E. opacus* (Michener, Lange, 1958b), *E. oenotherae* (Knerer, MacKay, 1969), *E. vierecki*, *E. lucidulus*, *E. minutissimus* (Knerer, 1981), *E. sakagami* (Sakagami et al., 1982), *E. villosulus* (Plateaux-Quénu et al., 1989), *E. allodalus*, *E. nitidiusculus*, *E. parvulus* (Sakagami et al., 1985), *E. quadrinotatus* (Ситдииков, 1987), *E. nigricallis* (Sakagami, 1988) и некоторые другие виды.

Среди представителей трибы Augochlorini из 34 родов гнездостроящих пчел эусоциальный образ жизни доказан или предполагается с высокой степенью вероятности пока только для 7 родов. В целом картина распространенности эусоциальности среди Augochlorini неясна. Например, из 131 вида *Augochlora* и из 138 видов *Augochloropsis* эусоциальность доказана лишь для 2 видов в каждом роде, тогда как об остальных видах этих родов известно еще очень мало. В то же время в некоторых больших родах эусоциальность уже обнаружена у значительной части видов. Так, из всех 16 видов рода *Augochlorella* эусоциальность уже известна для 4 видов (табл. 5).

Таблица 5. Эусоциальные виды (со звездочкой – предположительно) пчел подсемейства Halictinae

Название вида (с учетом современных синонимов)	Распространение	Источники, где показана эусоциальность вида
Halictini		
<i>Evylaeus affinis</i>	Китай, Корея, Япония	Sakagami et al., 1982b
<i>E. albipes</i>	Евразия	Plateaux-Quénu, 1989
<i>E. anguligularis</i>	Ср. Азия, Юго-Вост. Казахстан	Мариковская, 1972, 1974
<i>E. breedi</i>	Колумбия	Michener et al., 1979
<i>E. calceatus</i>	Палеарктика	Plateaux-Quénu, 1963, 1964, 1973a, 1974, 1979, 1983, 1985; Bonelli, 1968; Vleugel, 1973, Plateaux-Quénu, Plateaux, 1979, 1980a, 1980b; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982, и др.
<i>E. cinctipes</i>	США	Stockhammer, 1967
<i>E. coeruleus*</i>	США	Atwood, 1933; Knerer, Atwood, 1964, 1966, 1967; Knerer, Plateaux-Quénu, 1966b; Knerer, 1968, 1977; Packer et al., 1989
<i>E. cooley</i>	США	Packer, Owen, 1989a
<i>E. ducalis</i>	Индия, Шри-Ланка	Singh, Tiwari, 1988
<i>E. duplex</i>	Япония	Sakagami, Hayashida, 1958, 1960, 1961, 1968; Sakagami, Fukuda, 1972, 1989; Sakagami et al., 1984; Goukon et al., 1987, и др.
<i>E. exiguus</i>	Мексика	Packer, 1985
<i>E. glabriusculus</i>	Средиземноморье, Ср. Европа, Кавказ	Knerer, 1981
<i>E. guaruvae</i>	Бразилия	Michener, Seabra, 1959; Michener, Wille, 1961; Michener, 1966a; Sakagami, Moure, 1967; Wille, Orozco, 1970
<i>E. imitatus</i>	Неарктика	Michener, 1958, 1974; Michener, Wille, 1961
<i>E. interruptus</i>	Европа, Кавказ, М. Азия	Grozdani, Mu alica, 1968
<i>E. laevissimus</i>	США	Batra, 1987; Packer et al., 1989
<i>E. laticeps</i>	Европа, Кавказ, М. Азия	Packer, 1983
<i>E. linearis</i>	Европа, Кавказ, Пер. Восток	Poursin, Plateaux-Quénu, 1982; Knerer, 1983
<i>E. lineatulus</i>	Неарктика	Eickwort, 1986
<i>E. malachurus</i>	Зап. Палеарктика	Legewie, 1925a; Noll, 1931; Bonelli, 1948; Plateaux-Quénu, 1960a; Knerer, Plateaux-Quénu, 1966b; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982, и др.
<i>E. marginatus</i>	Зап. Палеарктика, кроме севера	Quénu, 1955, 1957a, 1957b, 1958a, 1958b; Grozdani, 1956; Plateaux-Quénu, 1960a, 1960b, 1960c, 1962; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982, и др.
<i>E. nigripes</i>	Зап. Палеарктика	Plateaux-Quénu, 1965a, 1965b; Knerer, Plateaux-Quénu, 1968, 1970; Plateaux-Quénu, Knerer, 1968; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982

Подолжение табл. 5

Название вида (с учетом современных синонимов)	Распространение	Источники, где показана эусоциальность вида
<i>E. pauxillus</i>	Зап. Палеарктика	Knerer, Plateaux-Quénu, 1966a, 1966b; B.Smith Weller, 1989; Packer, 1991
<i>E. politus</i>	Средиземноморье	Knerer, 1981
<i>E. problematicus</i>	Корея, Сахалин, Япония	Eickwort, Sakagami, 1979; Sakagami et al., 1984
<i>E. rhytidophorus</i>	Бразилия	Michener, Lange, 1958c; Michener, Seabra, 1959; Michener, Wille, 1961; Ordway, 1965; Batra, 1966a; Michener, 1966a; Sakagami, Moure, 1967; Wille, Orozco 1970; Breed, 1975a, 1976
<i>E. rohweri</i>	США	Breed, 1975a, 1975b
<i>E. seabrai</i>	Бразилия, Колумбия	Michener, Seabra, 1959; Michener, Wille, 1961; Sakagami, Moure, 1967; Wille, Orozco, 1970; Michener et al., 1979
<i>E. trichopygus</i>	Восточная Европа	Grozdani, 1966, 1971a
<i>E. umbripennis</i>	Центральная Америка	Wille, Orozco, 1970; Eickwort, Eickwort, 1971, 1972b
<i>E. versatus</i>	США	Michener, 1966b, 1974; Batra, 1968
<i>E. zephyrus</i>	США	Batra, 1964, 1966d; Michener et al., 1971a, 1971b; Brothers, Michener, 1974; Barrows et al., 1975; Breed et al., 1978; Greenberg, 1979; Kukuk, 1980, и др.
<i>Halictus cochlearitarsis</i>	Средиземноморье, Кавказ	Knerer, 1980b
<i>H. constrictus*</i>	Индия, Непал	Batra, 1966c
<i>H. farinosus</i>	США	Roberts, 1973; Nye, 1980; Eickwort, 1985
<i>H. fulvipes</i>	Средиземноморье, Ср. Европа	Mucalica, 1968; Knerer, 1980b
<i>H. latisignatus</i>	Индия	Batra, 1966c; Sakagami, Wain, 1966; Sakagami, 1974
<i>H. ligatus</i>	Северная и Центральная Америка	Litte, 1977; Michener, Benett, 1977; Knerer, 1980a; Eickwort, 1985; Packer, 1986b, 1986c; Packer, Knerer, 1986a
<i>H. maculatus</i>	Зап. Палеарктика	Knerer, Plateaux-Quénu, 1966a, 1967; Knerer, 1980b
<i>H. palustris*</i>	Горы Ср. Азии и Ю.-В. Казахстана	Мариковская, 1984
<i>H. patellatus</i>	Средиземноморье, Кавказ, Ср. Азия	Knerer, 1980b
<i>H. resurgens</i>	Средиземноморье, Ср. и Центр. Азия до Индии	Knerer, 1980b
<i>H. rubicundus</i>	Голарктика	Batra, 1968; Yanega, 1988, 1989; Packer, Owen, 1989a
<i>H. sajoii</i>	Юго-Вост Европа, Кавказ, Передний Восток, Казахстан	Grozdani, 1971c
<i>H. scabiosae</i>	Средиземноморье, Ср. Европа	Knerer, Plateaux-Quénu, 1966, 1967c; Vasic, 1979; Knerer, 1980b; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982; Gogala, 1991

Окончание табл. 5

Название вида (с учетом современных синонимов)	Распространение	Источники, где показана эу социальность вида
<i>H. senilis</i> *	Степи и пустыни Евразии, Сев. Африка	Мариковская, 1972, 1974
<i>Selaëonia aeraria</i>	Вост. Палеарктика	Sakagami, Fukushima, 1961
<i>S. confusa</i>	Голарктика	Knerer, Plateaux-Quénu, 1967a; Мариковская, 1972, 1974
<i>S. hespera</i>	Центр. Америка	Wille, Michener, 1971; Brooks, Roubik, 1983; Packer, 1985
<i>S. jucunda</i>	Африка, Мадагаскар	Michener, 1969b; Cunnigham, 1973a, 1973b
<i>S. kessleri</i>	Центр. и Вост. Европа, Кавказ	Grozdani, 1969a, 1971a, 1973
<i>S. lanei</i> *		Sakagami, Moure, 1965 (<i>Halictus hesperus</i>)
<i>S. lucidipennis</i>		Batra, 1966c
<i>S. lutescens</i>		Wille, Michener, 1971; Sakagami, Okazawa, 1985
<i>S. subaurata</i>		Sakagami, 1974
<i>S. tripartita</i> *		Michener in litt.: . : Sakagami, Okazawa, 1985
<i>S. tumulorum</i>		- Sakagami, 1974; Sakagami, Ebmer, 1979
<i>S. vicina</i>		Batra, 1966c
Augochlorini		
<i>Augochlora nominata</i>		Eickwort, Eickwort, 1972a
<i>A. semiramis</i>		Michener, Lange, 1958c; Stockhammer, 1961; Eickwort, Eickwort, 1972a
<i>Augochlarella edentata</i>		Eickwort, Eickwort, 1973a
<i>A. michaelis</i>		Michener, 1958; Michener, Lange, 1958c; Sakagami, Moure, 1967
<i>A. persimilis</i>		Ordway, 1965, 1966a;
<i>A. striata</i>		Ordway, 1965, 1966a; Packer et al., 1989; Packer, 1990
<i>Augochloropsis ignita</i>		Michener, Lange, 1959
<i>A. sparsilis</i> *		Michener, Lange, 1958d, 1959; Michener, 1974
<i>Caenaugochlora costaricensis</i>		Michener, Kerfoot, 1967
<i>Megommation insigne</i> *		Michener, Lange, 1958c; Sakagami, 1964
<i>Pereirapis semiaurata</i>		Campos, 1980; . : Michener, 1990a
<i>Pseudaugochloropsis graminea</i>		Michener, 1958; Michener, Lange, 1958c; Michener Kerfoot, 1967
<i>P. sordicutis</i>		Michener, Kerfoot, 1967

10.2. Основание колонии

Закладка гнезда. В умеренном климате эусоциальные колонии галиктин обычно закладываются перезимовавшими одиночными *самками-основательницами*. Как и у других примитивно-эусоциальных видов, самки-основательницы галиктин, оплодотворенные осенью, выходят из своих зимних убежищ ранней весной. В этот период оварии самок сохраняются в недоразвитом состоянии, а у части особей происходит даже резорбция превителлогенных ооцитов. Спустя 2-4 нед оварии развиваются за счет питания самок нектаром и пыльцой, однако частота откладки яиц, например, у *Evylaeus duplex* весной обычно не достигает уровня, характерного для летней эусоциальной фазы (Göbkon et al., 1987).

С развитием овариев молодые самки-основательницы приступают к закладке гнезд. При этом у отдельных самок, которые не были оплодотворены осенью, также могут развиваться оварии, и они сооружают свои гнезда подобно оплодотворенным самкам (Sakagami, Hayashida, 1961). Новые гнезда у одних видов обычно основываются на месте или вблизи материнского гнезда, в результате чего создаются *агрегации* гнезд, а у других видов молодые самки-основательницы рассеиваются на значительное расстояние, устраивая одиночно расположенные гнезда. Нередко в основании гнезда принимают участие несколько особей, создающих *полигинную* колонию (см. ниже).

В тропиках у молодых самок-основательниц галиктин иногда также наблюдается диапауза, аналогичная зимней диапаузе галиктин в условиях умеренного климата, которая приходится на сухой сезон или, наоборот, на дождливый сезон в зависимости от вида пчелы или определенного района (Michener, 1974), но обычно они не диапаузируют, основывая гнезда в любое время года. При этом после гибели основательницы ее место часто занимает самка, выполнявшая функции рабочей особи, которая может морфологически и физиологически не отличаться от самки-основательницы. Сроки основания гнезда могут варьировать в разных частях ареала одного и того же вида.

Так, у *Halictus ligatus*, распространенного от Южной Канады до северной части Южной Америки, в тропических районах самки-основательницы выводят и закладывают новые гнезда круглогодично, а в наиболее северной части ареала они появляются лишь во 2-й половине лета и, в отличие от южных популяций, диапаузируют (Michener, Benett, 1977). В субтропических районах *H. ligatus* летает почти круглый год; самки-основательницы здесь появляются в течение большей части года и вскоре после отрождения приступают к строительству новых гнезд. Вместе с тем в наиболее холодное время у молодых самок-основательниц наблюдается так называемый период отдыха, длящийся до 1,5 мес, когда они не закладывают гнезд (Packer, Knerer, 1986).

Полигинное основание колонии. В закладке гнезда у многих видов галиктин нередко принимают участие несколько молодых самок, также отмечены случаи, когда к одиночно основавшей гнездо пчеле присоединяются еще 1-2 самки. Мнение ряда авторов (Michener, 1958, 1969a, 1974; Knerer, Plateaux-Quénu, 1966a) о полигинном основании как обязательном этапе развития большинства эусоциальных колоний галиктин (см. о «семисоциальности» в разделах 9.1 и 13.1) не получило подтверждение в более поздних сравнительных исследованиях (например: Packer, Knerer, 1985). Полигинное основание колонии, как правило, осуществляется сестрами, совместно перезимовавшими в материнском гнезде. При этом для сооружения нового гнезда используется основной ход материнского.

Например, молодые самки-основательницы *Evylaeus imitatus* (Michener, Wille, 1961), *E. linearis* (Knerer, 1983), *E. nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970), *E. lineatulus* и *E. versatus* (Eickwort, 1986), обычно зимующие в материнских гнездах, более или менее регулярно формируют весенние полигинные сообщества. У ряда других видов (*Evylaeus laticeps* – Packer, 1983; *E. malachurus* – Plateaux-Quénu, 1960a; *E. rohweri* – Breed, 1975a), молодые самки проводят зиму одиночно, вдали от материнских гнезд, поэтому у них очень редко встречается совместное основание гнезда. В частности, из 20 гнезд *E. laticeps*, исследованных весной Пэйкером (Packer, 1983), почти все были моногинными, за исключением

Среди преимуществ полигинного основания гнезд по сравнению с моногинным следует отметить, во-первых, возможность организации почти постоянной охраны гнезда от различных врагов, во-вторых, более высокую *продуктивность* полигинно основанной колонии в расчете на одну самку-основательницу (соответствующие данные по *Evylaeus zephyrus* см.: Kukuk, 1983); в-третьих, *меньшую изнашиваемость* яйцекладущей особи, что, помимо прочего, усиливает действие механизма «отбора родичей» (раздел 12.3); в-четвертых, более *раннюю закладку* 1-го выводка рабочих особей.

Так, согласно наблюдениям над искусственными гнездами, одиночная самка *E. zephyrus* строит 1-ю ячейку и начинает ее провиантирование в среднем через 11.2 сут после созревания овариев, в то время как в полигинной колонии с 2-4 самками она появляется через 6.6-8.6 сут (Michener et al., 1971a). Вероятно, здесь проявляется взаимная стимуляция особей, отмеченная и в полигинных колониях шмелей (раздел 11.2).

В полигинно основанных гнездах самки, исполняющие функции рабочих, обычно или умирают еще до отрождения 1-го выводка рабочих особей, или изгоняются из гнезда яйцекладущей самкой. Во всяком случае ко времени выхода 1-го выводка в гнезде, как правило, остается только одна самка. Изгнанные самки либо погибают, либо, возможно, роют новые ходы для своих гнезд, либо, как отмечено для *Halictus scabiosae* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1967a), захватывают гнезда, ранее построенные самками других видов пчел (раздел 10.3).

Строение гнезда самки-основательницы. По местам закладки и строению гнезда самок-основательниц эусоциальных видов галиктин сходны с гнездами родственных видов, ведущих одиночный или субсоциальный образ жизни. Основные ограничения в архитектурном плане гнезд эусоциальных (а также и субсоциальных) галиктин, обязательные как для гнезд самок-основательниц, так и для семейных гнезд, — это отказ от расположения ячеек в линейный ряд (раздел 5.3; рис. 6б) и отсутствие длинных боковых ходов, которые должны заполняться почвой после запечатывания ячеек, расположенных на их конце. Линейное расположение ячеек и длинные боковые ходы исключают возможность контакта матери со своим потомством (Knerer, 1981; подробнее см. раздел 13.3), поэтому они встречаются только в гнездах одиночных галиктин, да и то у немногих видов.

Выбрав место для гнезда, самка-основательница выкапывает основной ход на всю его первичную глубину, включая нижний слепой ход. Так как весеннее гнездо обычно строится одной пчелой (самкой-основательницей), оно имеет относительно небольшую глубину по сравнению с летним эусоциальным гнездом, которое выкапывается несколькими (многими) рабочими особями сформировавшейся эусоциальной колонии (раздел 10.4). Пчела ссыпает выносимую в процессе выкапывания ходов почву у входного отверстия. Образующий при этом *холмик* обычно кольцом опоясывает входное отверстие (рис.42).

Самка-основательница не строит гнездовую трубку или башенку, а входное отверстие не делает более суженным по сравнению с диаметром основного хода. Этим ее гнездо отличается от гнезда, в которое оно будет перестроено рабочими особями. Кроме того, у большинства видов в гнезде самки-основательницы не цементируются и не встраиваются стенки в верхней части хода, что характерно для семейного гнезда. У *Evylaeus duplex* самки-основательницы преимущественно используют в качестве основных ходов своих гнезд ходы, выкопанные ими при выходе из мест зимовки на поверхность почвы, и лишь около 10% самок основывают гнезда, выкапывая ходы с поверхности вглубь почвы (Sakagami, Fukuda, 1989).

Выкопав основной ход, самка приступает к изготовлению ячеек. По архитектурному плану гнезда самок-основательниц у галиктин бывают 2 основных типов.

В первом, более простом типе, ячейки располагаются по бокам основного хода гнезда, от которого они или отходят группами поступательно вверх или вниз или строятся разбросанно вдоль хода (рис. 67, 68, 72). При этом ячейки либо примыкают к основному ходу (например, у *Evyllaеus marginatus*; см.: Quénu, 1955), либо к ним ведут очень короткие боковые ходы, как правило, не превышающие длины ячейки (например, у *E. zephyrus*; см.: Vatra, 1964). Второй, более сложный тип гнезд галиктин, представляет собой *камерные гнезда*, в которых ячейки группируются в сотоподобные скопления, окруженные полной или частичной камерой (рис 78-80, 82). Способы сооружения камерных гнезд существенно различаются.

Так, одни виды, например *Evyllaеus calceatus*, строят на конце добавочного (вторичного) хода скопление из нескольких ячеек, которое в дальнейшем окапывается ходами, создающими камеру (Plateaux-Quénu, 1964; Sakagami, Munakata, 1972). Другие виды, например *E. nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970) и *E. laticeps* (Packer, 1983), изготавливают камеру сразу после сооружения 1-й ячейки; такая камера увеличивается с ростом числа ячеек (подробнее см. раздел 5.2). В скоплениях ячейки располагаются вплотную друг к другу, так что расстояние между ними обычно составляет лишь несколько миллиметров, а иногда, в частности у *E. duplex*, всего 1 мм (Sakagami, Hayashida, 1960).

У большинства эусоциальных галиктин ячейки ориентированы более или менее горизонтально, что, на наш взгляд, упрощает и делает более безопасной для питающихся личинок процедуру вскрытия ячеек, периодически осуществляемую самками для наблюдения за развитием потомства (раздел 10.4). Только у *E. laticeps* ячейки иногда бывают отклонены до 45° от горизонтали (Packer, 1983). Строение ячеек и их форма достаточно сходны для всех галиктин и подробно описаны в гл. 6.

Самка-основательница в одиночку обычно сооружает всего 4-6 ячеек, например: у *E. marginatus* – 2-6 ячеек (Plateaux-Quénu, 1962), у *E. duplex* – 3-9 (Sakagami, Hayashida, 1961). Для отдельных видов галиктин в литературе указывается и большее число ячеек, заложенных самкой-основательницей для 1-го выводка. По нашему мнению, такие сведения скорее всего касаются бывших полигинных гнезд, к моменту исследования которых яйцекладущая самка уже лишилась помощниц.

В отличие от характерного для большинства одиночных видов пчел строгого порядка строительства гнезда, когда очередная ячейка закладывается после запечатывания предыдущей (раздел 5.2), у некоторых эусоциальных галиктин он нарушен. Так, в гнездах *E. duplex*, основанных одной самкой, может одновременно быть до 4 ячеек на разных стадиях строительства и провиантирования (Sakagami, Hayashida, 1960). У *E. marginatus* самка-основательница сначала строит все ячейки, затем она их провиантирует и лишь после этого приступает к откладке яиц, предварительно закрыв вход в гнездо почвой (Plateaux-Quénu, 1962).

Завершив все работы по закладке 1-го выводка, самка-основательница замуровывается в гнезде. У нее прекращается или резко затормаживается функционирование ovaries, возобновляемое лишь после отрождения потомства (Gökop et al., 1987). Это время она, очевидно, проводит в оцепенении, хотя не исключено, что иногда самка активизируется для инспектирования развивающегося потомства. Прямые наблюдения за поведением самок-основательниц в период преимагинального развития 1-го выводка практически отсутствуют.

В литературе иногда поднимается вопрос об инкубировании потомства галиктинами. Предположение об инкубировании ячеек, располагающихся в камерах, было высказано Фергофом (Verhoeff, 1897) и в дальнейшем поддержано Миченером (Michener, 1974, p. 198). На наш взгляд, оно представляется неубедительным, так как инкубация потомства требует больших энергетических затрат (см. данные о шмелях в разделе 11.3), возможных лишь при активном питании самки-основательницы, для чего она в период развития 1-го выводка должна или вылетать из гнезда, или создавать запасы для своего питания в гнезде. Ни того, ни другого не наблюдается. Правда, самки *Halictus rubicundus*, по данным Бонелли (Bonelli, 1967b), который ошибочно считал этот вид одиночным, во время ожидания выхода потомства иногда вылетают кормиться на цветках, но в гнездах этого вида отсутствуют камеры.

Более того, камеры в гнездах ряда видов галиктин (например, у *Evyllaes malachurus*) вообще изготавливаются лишь весной одиночной самкой-основательницей, что скорее указывает на роль таких камер как регуляторов влажности (раздел 5.2).

10.3. Эусоциальная жизнь: касты и иерархия

Состав первого и последующих выводков. Развитие 1-го выводка у большинства эусоциальных галиктин протекает относительно быстро – всего за 1-1.5 мес и вскоре в гнезде появляются молодые пчелы. При выходе они проламывают крышки ячеек и сразу оказываются, в зависимости от типа гнезда, или в основном ходе или сбоку камеры. Здесь они встречаются со своей матерью, становящейся с этого момента *маткой*. Освободившиеся ячейки и камеры молодые пчелы наполняют почвой, за исключением редких случаев, когда ячейки используются повторно (раздел 6.1).

Состав 1-го выводка существенно отличается у разных видов эусоциальных галиктин и может включать или одних рабочих особей, или смесь рабочих особей с самцами, к которым иногда добавляются и будущие самки-основательницы. Большую долю самцов в 1-м выводке обычно связывают с невысоким уровнем развития социальной жизни у вида (например: Packer, Knerer, 1985).

Так, у видов с более низким для галиктин уровнем эусоциальной жизни на самцов приходится значительная часть (иногда до половины) 1-го выводка. Например, у *Evyllaes laticeps* этот показатель составляет в среднем 23.8% (Packer, 1983), у *Halictus rubicundus* – 25% (с колебанием в разные годы от 17.7 до 32.4%; Yanega, 1988), у *E. rhytidophorus* – 41% (Michener, Lange, 1958c), а у *E. albipes* – более 50% (Plateaux-Quénu, 1989).

У галиктин с более высоким уровнем эусоциальности в 1-м выводке или вообще отсутствуют самцы, например у *Evyllaes marginatus* (Plateaux-Quénu, 1962; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982), *E. imitatus* (Michener, Wille, 1961), *E. rohweri* (Breed, 1975a), или их доля в общей численности отродившихся в 1-м выводке пчел не превышает 5-10%, например у *E. duplex* (Goukon et al., 1986), *E. malachurus* (Noll, 1931), *E. nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970), *E. umbripennis* (Wille, Orozco, 1970).

По отдельным видам в литературе имеются значительные расхождения в данных, касающихся доли самцов в 1-м выводке. В частности, одни авторы (например: Fabre, 1903; Fahringer, 1910; Bonelli, 1965a; Vleugel, 1973) указали, что 1-й выводок *E. calceatus* или вообще не содержит самцов, или же они крайне редки, тогда как по сведениям других авторов (например: Plateaux-Quénu, Plateaux, 1980b; Plateaux-Quénu, 1983), полученным в сходных природных условиях, 1-й выводок у этого вида в среднем на 18% состоит из самцов.

Среди видов, в норме никогда не производящих самцов в 1-м выводке, могут наблюдаться отклонения от правила. В частности, известные случаи появления самцов в 1-м выводке у *E. marginatus* и *E. rohweri* объясняют их отрождением в гнездах, основанных перезимовавшими неоплодотворенными самками (Breed, 1975a).

Опыты Плато-Кеню (Plateaux-Quénu, 1983), проведенные с искусственными гнездами *E. calceatus*, показали, что пол яиц, откладываемых самкой для формирования 1-го выводка, зависит от веса пыльцевых хлебцев. При экспериментальном увеличении веса каждого хлебца значительно увеличивается доля оплодотворенных яиц, дающих рабочих особей. Данные этого опыта свидетельствуют, что самка-основательница может постоянно регулировать пол своего потомства. Не исключено, что производство самцов в 1-м выводке у эусоциальных галиктин сопряжено с ранним началом выведения части будущих самок-основательниц, обладающих длительной диапаузой.

Об этом можно заключить, исходя из сведений, приведенных для *Halictus rubicundus* (Yanega, 1988). В гнездах данного вида около половины самок из 1-го выводка копулируют после отрождения и вскоре покидают материнское гнездо, устраиваясь в убежища до следующей весны; в результате часть самок в популяции вида постоянно ведет как бы одиночный образ жизни.

У подавляющего большинства изученных эусоциальных галиктин выращивается всего один выводок рабочих особей перед производством будущих самок-основательниц. Правда, рабочие особи иногда могут включаться и в состав 2-го выводка. При этом формирование 2-го выводка обычно очень растянуто во времени, и рабочие особи, в основном отрождающиеся в числе первых, успевают при-

нять участие в его выведении. Только у *E. malachurus* (Legewie, 1925a; Bonelli, 1948; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982) и у *E. pauxillus* (B. Smith, Weller, 1989; Packer, 1991) в течение сезона производится два, а в южных районах у первого вида в отдельные годы и три последовательных выводка рабочих особей, после выведения которых начинается закладка будущего репродуктивного потомства.

Указание Дочковой с соавторами (1984) на то, что *Evyllaеus calceatus* в Болгарии имеет 4 поколения в году, по-видимому, не следует интерпретировать как наличие у него 3 выводков (в том числе, вероятно, двух выводков рабочих особей), поскольку все другие авторы (например: Noll, 1931; Bonelli, 1965a; Vleugel, 1973; Poursin, Plateaux-Quénu, 1982; Plateaux-Quénu, 1985), изучавшие этот вид в различных зонах, включая более южные, чем Болгария, отмечали у него только 2 выводка в сезон, из которых лишь в 1-м имеются рабочие особи.

Необычный жизненный цикл обнаружила Плато-Кеню (Quénu, 1955, 1957a, 1957b; Plateaux-Quénu, 1962) у *E. marginatus*. Этот вид в течение года производит всего один выводок, который формируется довольно медленно. Так, только развитие личинок у *E. marginatus* длится около 2 мес. В первые годы функционирования матки (а она живет до 6 лет) этот единственный выводок включает одних самок; их отрождение происходит в конце лета. Молодые особи остаются в закрытом внутри гнезде и не вылетают до следующей весны, когда они становятся рабочими особями (Plateaux-Quénu, 1962).

В однолетних колониях галиктин последний выводок обычно состоит из одних репродуктивных особей. Особенности их производства и соотношение выводимых полов подробно рассмотрены в разделе 10.5.

Дифференциация каст. Достаточно четкий диморфизм самок (отмеченный даже на таксономическом уровне), когда матки всегда на 15-20% крупнее рабочих особей, установлен только у следующих 8 видов, которые достигли, по-видимому, наивысшей социальной организации среди галиктин: *Evyllaеus malachurus* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1967b), *E. linearis* (Knerer, 1983), *E. pauxillus* (Packer, Knerer, 1985), *E. cinctipes* (Knerer, Atwood, 1966; но см. также: Packer et al., 1989), *E. exiguus* (Packer, 1985), отдельные популяции *E. umbripennis* (Wille, Orozco, 1970; другие данные см.: Eickwort, Eickwort, 1971), *Halictus latisignatus* (Sakagami, Wain, 1966) и *Seladonia hespera* (Brooks, Roubik, 1983; Packer, 1985). При этом у *S. hespera* проявляется наиболее отчетливая морфологическая дифференциация каст – их матки, помимо большей величины тела, имеют непропорционально крупный гипостомальный зуб. Кроме того, у приведенных видов лишь незначительная часть рабочих особей обладают относительно развитыми овариями и, как правило, все рабочие не бывают оплодотворенными. Например, у *E. linearis* только от 3.2 до 13.6% рабочих особей имеют более или менее развитые оварии, и лишь 0.5% рабочих оплодотворены (Knerer, 1983). Следует также отметить, что у видов с неперекрывающимся полиморфизмом каст средние размеры тела рабочих особей обычно увеличиваются в течение сезона.

У большинства эусоциальных галиктин касты морфологически слабо различимы из-за широкого перекрытия размеров между маткой и рабочими. Принадлежность самки к той или иной касте обычно можно определить, лишь изучив ее функции в семье (раздел 10.4), хотя для некоторых видов возможна однозначная идентификация матки по наличию спермы в сперматеке и по степени развития овариев.

Так, у *Evyllaеus marginatus*, касты которого не имеют внешних морфологических отличий, принадлежность самок к той или иной касте определяется уже во взрослой фазе; у оплодотворенных самок развиваются оварии, и они становятся матками, а неоплодотворенные особи – рабочими, которые физиологически и поведенчески резко отличаются от маток (Plateaux-Quénu, 1960b). Оварию рабочих особей *E. marginatus* обычно остаются тонкими и по размерам никогда не достигают овариев матки, хотя иногда могут содержать яйца.

У многих галиктин рабочие особи не только морфологически не отличаются от маток, но часто имеют развитые оварии и обычно бывают оплодотворенными. К числу таких видов относятся *Seladonia confusa* (Dolphin, 1966; цит. по: Michener, 1990a), *Halictus rubicundus* (Yanega, 1988), *Evylaeus breedi* (Michener et al. 1979), *Augochlorella striata*, *A. persimilis* (Michener, Lange, 1958c; Ordway, 1965) и другие галиктины с низким уровнем эусоциальности. Касты у таких видов обычно можно определять не столько по различиям в размерах овариев, сколько по числу развитых овариол и по наличию в них зрелых ооцитов. Например, у *Evylaeus laticeps* 53% рабочих особей имеют более или менее развитые оварии, 18% рабочих оплодотворены, но в отличие от маток лишь у единичных рабочих особей в овариях содержатся зрелые ооциты (Packer, 1983).

Сам факт оплодотворения особей в ряде случаев также не является определяющим в формировании каст. В частности, у *Halictus rubicundus* копуляция имеет решающее значение для становления самки в ранге будущей репродуктивной самки-основательницы, только если она произошла в первые дни жизни самки. Самки, которые сразу не были оплодотворены, быстро переходят в касту рабочих; их статус не меняется, даже если они позднее копулируют; в лучшем случае оплодотворенная рабочая особь может замещать погибшую матку (Yanega, 1988).

У некоторых галиктин морфологическая дифференциация маток и рабочих затушевывается добавочным разделением рабочих на субкасты. Так, у *Evylaeus zephyrus* (Breed et al., 1978) и *E. calceatus* (Bonelli, 1968; Plateaux-Quénu, 1985) рабочие-сторожа существенно крупнее и обычно имеют сильнее развитые оварии, чем рабочие-фуражиры. Возможно, что у галиктин, подобно другим эусоциальным пчелам, в детерминации каст, помимо размеров тела и оплодотворенности, имеет значение и титр ювенильного гормона, определяющий развитие овариев (разделы 9.5, 9.6 и 11.4).

Механизмы поддержания кастовой структуры. Эти механизмы крайне слабо изучены у галиктин: феромонный контроль за рабочими со стороны матки пока не выявлен ни у одного из видов, неясным остается и вопрос о ее поведенческом доминировании. Одним из вариантов реализации последнего является создание маткой помех для копуляции рабочих особей. В наиболее простом виде это может достигаться уменьшением (вплоть до полного прекращения) производства самцов в 1-м выводке, что, однако, скорее отражает лишь общее повышение уровня эусоциальной жизни у галиктин (см. выше). Выявлены и некоторые другие способы предотвращения копуляции рабочих особей.

Так, у *Evylaeus marginatus*, у которого рабочие особи и самцы отрождаются одновременно, но в разных гнездах, матки не дают копулировать своим рабочим особям, держа их закрытыми внутри гнезда в период лёта самцов (Plateaux-Quénu, 1960b). В опытах Гринберга и Бакла (Greenberg, Buckle, 1981) с искусственными колониями *E. zephyrus* установлено, что самка, замещающая матку, не только подавляет рост овариев, но и каким-то образом препятствует оплодотворению своих сестер – рабочих особей, даже находящихся за пределами гнезда. Во всяком случае почти все рабочие особи из «семисоциальных» колоний, имеющих яйцекладущую самку, отвергали многочисленные попытки самцов к копуляции. Лишь после удаления доминирующей самки из гнезда происходило спаривание особи, которая в свою очередь становилась яйцекладущей.

Агрессивное поведение матки, направленное на подавление развития овариев у рабочих особей, которое свойственно другим примитивно-эусоциальным пчелам (например, шмелям; раздел 11.5), как основной механизм поведенческого доминирования матки, в явной форме не наблюдалось в настоящих эусоциальных колониях всех исследованных галиктин: *Evylaeus zephyrus* (Batra, 1966d; Michener et al., 1971a; Breed et al., 1978), *E. calceatus* (Plateaux-Quénu, 1974), *E. duplex* (Sakagami, Hayashida, 1968), *E. versatus* и *E. imitatus* (Batra, 1968).

В то же время Плато-Кеню (Plateaux-Quénu, 1974) показала, что рабочие особи *E. calceatus*, контактировавшие с маткой, в дальнейшем не могут становиться яйцекладущими даже после гибели матки, очевидно, в результате остаточного или необратимого действия какого-то фактора, пока неизвестного. И наоборот, если молодые самки не попадают под влияние матки, например, из-за ее гибели до их отрождения, то такие особи способны замещать матку.

Все наблюдения агрессивного поведения со стороны доминирующей самки для поддержания кастовой структуры семьи у галиктин (см. например: Michener et al., 1971b; Brothers, Michener, 1974; Michener, Brothers, 1974; Breed, Gamboa, 1977; Greenberg, Buckle, 1981; Buckle, 1982a, 1982b, 1984; B. Smith, 1987) относятся к искусственно созданным «семисоциальным» группам, включающим лишь молодых самок одной генерации из 1-го (летнего) выводка. Роль матки в таких группах обычно выполняет самая крупная и активная самка с наиболее развитыми овари-ями, которой в опытах предоставлялась возможность копуляции.

Очевидно, что поведение самки, доминирующей над своими сестрами или сверстницами, должно во многом отличаться от поведения истинной матки, прошедшей диапаузу и являющейся матерью остальных членов колонии (раздел 10.1). Взаимоотношения доминирующей самки и одновозрастных с ней самок, выполняющих функции рабочих, во многих аспектах можно рассматривать скорее как взаимоотношения особей в полигинных колониях, имеющих место при основании гнезда. Именно в таких случаях наблюдается повышенная агрессивность особей, включающая физическое подавление наиболее активной самкой других членов колонии (раздел 10.2), а затем и их изгнание, следующее после закладки 1-го выводка. И наоборот, как справедливо отмечает Брид с соавторами (Breed et al., 1978), матка должна быть более склонна к принятию своих детей, становящихся рабочими, чем к их изгнанию из гнезда.

В искусственных колониях наблюдается высокая агрессивность яйцекладущей самки, стремящейся подавить развитие овариев у своих сестер или сверстниц. В качестве элементов поведения, ведущего к такому подавлению, выделены следующие типы взаимодействия самки с рабочей особью (Michener, Brothers, 1974; Brothers, Michener, 1974; Michener, 1977a; B. Smith, 1987):

подталкивание (nudging) – соприкосновение лицом с лицом рабочей особи; осуществляется быстрым коротким движением и, возможно, сопровождается легкой травмой у рабочей;

отхождение (backing) – ведение за собой рабочей особи, пятась вглубь гнезда; осуществляется с приподнятой головой и вытянутыми вперед антеннами; после каждого короткого «отхождения» доминантная самка поджидает рабочую особь, а в случае остановки рабочей «подталкивает» ее;

бросок (lunge) – резкое движение вперед, но без контакта с рабочей особью.

В опытах Смита (B. Smith, 1987) на искусственных колониях *Evylaelus zephyrus* отмечено, что агрессивное поведение доминирующей самки усиливается по отношению к неродственным особям. Этот вывод нуждается в добавочном подтверждении даже при его приложении только к «семисоциальным» группам, поскольку Смит сравнивал колонии, включающие только сестер, с колониями, полностью состоящими из неродственных самок. Как известно, особи одной генетической линии обладают одинаковым запахом, отличающимся от запахов всех других линий (раздел 10.4), поэтому на результаты опыта, проведенного Смитом, вполне мог оказать влияние эффект общей неродственности всех особей внутри опытной группы. Вследствие этого неродственные члены группы, включая доминирующую самку, проявляют общую повышенную агрессивность по отношению друг к другу. Об этом, кстати, свидетельствует и высокая смертность пчел, которая характерна для групп, полностью составленных из неродственных особей.

Попутно отметим, что большая трудность подавления развития овариев у рабочих особей *E. zephyrus* со стороны доминирующей самки в крупных искусственных колониях, по сравнению с маленькими, которую отметил в своих экспериментах Бакл (Buckle, 1985), вполне возможно как раз и была связана не непосредственно с размерами колоний, как это считает Бакл, а с большей неродственностью особей, включенных им в состав крупных колоний.

Для выяснения зависимости уровня агрессивности доминирующей самки от степени ее генетического сходства с другими членами колонии необходимо сравнение колоний, состоящих только из родственных особей, с группами, в которых все рабочие особи являются сестрами, а в качестве матки вводится неродственная им самка. В таких группах доминирующая самка, не зная собственного запаха, будучи его единственной носительницей (раздел 10.4), должна относиться к другим членам группы как к родственным, но рабочие особи, по запаху различающие чуждую им самку, не должны быть склонными к подчинению ей. Как можно ожидать, это вынудит доминирующую самку к агрессивному поведению для предотвращения развития овариев у рабочих.

Таким образом, по нашему мнению, агрессивное поведение доминирующей самки у галиктин является ответной реакцией на естественное стремление неродственных ей рабочих особей откладывать свои яйца. В этой ситуации рабочим особям действительно невыгодно выращивать совершенно неродственное им потомство доминирующей самки в ущерб собственным репродуктивным интересам. Это в определенной степени свидетельствует в пользу генетической теории происхождения эусоциальности, предложенной Гамильтоном (раздел 12.2).

Среди результатов, полученных в опыте Смита (B. Smith, 1987), обращает на себя внимание следующий факт. В группах, состоящих из неродственных особей, несмотря на усиленную агрессивность доминирующей самки больше рабочих особей выходило из-под ее контроля, и у них в среднем сильнее развивались овари, по сравнению с колониями, включавшими только родных сестер. Это, на наш взгляд, указывает не только на «неестественность» отношений между неродственными пчелами, искусственно помещенными в одно гнездо, и неэффективность агрессивного поведения у доминирующих самок галиктин как средства подавления своих сверстниц, но и на то, что агрессивное поведение как основной модус поведенческого доминирования матки вообще не свойственно галиктинам.

Замена маток рабочими особями и захват гнезд другими самками. У большинства изученных галиктин матки, успешно основавшие весной гнездо и произведшие 1-й выводок, доживают, по крайней мере, до осени. Лишь для немногих видов (например: *E. zephyrus*; Vatra, 1965) отмечено, что их матки часто умирают вскоре после отрождения 1-го выводка, при этом место погибшей матки в колонии занимает одна из ее дочерей.

Рабочие особи у галиктин, несмотря на свой относительно высокий репродуктивный статус, не проявляют агрессивности по отношению к настоящей матке и, очевидно, сами никогда не изгоняют ее из гнезда (за исключением случаев, когда она полностью переключается на производство неоплодотворенных яиц). В случае гибели матки ее замещает обычно самая старшая по возрасту пчела из числа рабочих особей, независимо от размеров ее тела.

Так, в опытах с искусственными колониями *E. zephyrus* (Michener et al., 1971b; Brothers, Michener, 1974) и *E. calceatus* (Plateaux-Quénu, 1979), показано, что замещать матку может даже самая маленькая особь, если она старше остальных рабочих особей. Правда, в эксперименте Гринберга и Бакла (Greenberg, Buckle, 1981) в 2 из 29 искусственных колоний *E. zephyrus* после изъятия матки доминировать стали самые молодые особи. Замена маток более молодыми особями может происходить и в случаях, когда старшие пчелы в результате ингибирующего воздействия матки стали необратимыми рабочими особями, как это наблюдается у *Halictus rubicundus* (Yanega, 1989).

Рабочие особи *E. zephyrus* сохраняют способность замещать матку по крайней мере до возраста 30 сут. Установление доминантной иерархии в искусственных колониях этого вида, лишенных яйцекладущей самки, происходит в течение нескольких часов. В одном случае новая «матка» проявила себя менее чем через 4 ч (Brothers, Michener, 1974), но иногда на это уходит и несколько дней, в течение которых может происходить смена лидера, пока не установится полное доминирование одной из особей (Buckle, 1982a).

Более высокие шансы старших пчел заменить матку, очевидно, связаны с более сильным развитием у них овариев. В искусственных колониях яйцекладущую самку, однако, чаще замещает не 1-я, а 2-я особь (после удаленной яйцекладущей) по степени развития овариев. Объясняется это следующим. Для самки, замещающей прежнюю яйцекладущую особь, обычно перед этим характерно неспециализированное поведение – промежуточное между сторожем и фуражиром. По мнению Бразерса и Миченера (Brothers, Michener, 1974), сторожа, имеющие наиболее развитые оварии среди рабочих особей колонии, не замещают яйцекладущую особь, так как она их травмировала при «подталкиваниях» – поведенческих актах, обычно проявляемых доминирующей самкой по отношению к наиболее репродуктивно развитым рабочим особям (см. выше).

В колониях *E. zephyrus* замещать яйцекладущую самку могут практически все особи. Так, в экспериментах с последовательным удалением каждой очередной самки, ставшей яйцекладущей, процесс их постепенной замены идет до тех пор, пока в колонии не останется 2 или 3 особи; даже когда в колонии оставалось 2 пчелы, то одна из них доминировала (Greenberg, Buckle, 1981).

Замещающая матку самка, возможно (см.: Brothers, Michener, 1974), сильнее подавляет развитие овариев у рабочих особей, являющихся ее сестрами, по сравнению с тем, как это делает настоящая матка по отношению к своим дочерям. Спустя несколько дней после смены матки оварии замещающей ее самки быстро развиваются и достигают в среднем величины овариев настоящей матки. Вместе с тем после изъятия 1-й самки, замещающей матку, у следующей доминирующей особи развитие овариев происходит медленнее. В отличие от настоящих маток, живущих год и более, самки, замещающие матку, быстро изнашиваются. Например, у *Halictus rubicundus* они живут всего 3 нед (Yanega, 1989).

У видов, рабочие особи которых обычно не оплодотворены (например, у *E. malachurus*; Noll, 1931), замещающая матку самка производит одних самцов. У других видов (например, у *E. calceatus*; Plateaux-Quénu, 1985) из яиц, отложенных оплодотворенными рабочими особями, развиваются как самцы, так и рабочие особи, и будущие самки-основательницы.

Помимо описанной выше внутрисемейной замены маток, у галиктин иногда наблюдается захват чужих гнезд самками того же вида, а иногда и других видов. Так, описан *факультативный клептопаразитизм*, проявляемый самками *Halictus scabiosae*, которые оккупируют гнезда как своего вида, так и гнезда *Eurylaeus nigripes*. При этом они убивают хозяйку и откладывают яйца в ячейки, уже снабженные хлебцем (Knerer, Plateaux-Quénu, 1967a). Пэйкер (Packer, 1986a) недавно отметил внутривидовую кукушкоподобную касту среди самок субтропических популяций *Halictus ligatus*. Правда, в его работе отсутствуют недвусмысленные данные о поведении таких особей внутри гнезд «хозяев», и поэтому можно лишь предполагать возможность их клептопаразитизма.

Облигатными клептопаразитами эусоциальных галиктин являются родственные им паразитические пчелы родов *Sphecodes*, *Microsphecodes*, *Paralictus* и, возможно, некоторых других из трибы Halictini, *Temnosoma* (Augochlorini), а также *Nomada* из семейства Anthophoridae. При этом *Nomada*, которые не убивают пчелу-хозяйку, по-видимому, могут откладывать яйца только в гнезда самок-основательниц галиктин. Имеются данные, что виды *Microsphecodes* (Eickwort, Eickwort, 1972) и некоторые виды *Sphecodes* (Knerer, 1980) ведут себя как социальные клептопаразиты (раздел 3.4).

специализированы, они выполняют в разное время или охрану гнезда, или фуражировку ячеек. У таких особей обычно более развиты овари, чем у других рабочих, но они мало активны или даже вообще не склонны к выполнению каких-либо работ (Kukuk, 1980). Эти пчелы, вероятно, являются первыми кандидатами на замещение погибшей матки (раздел 10.3).

Разделение работ у галиктин, которым оно свойственно, наблюдается даже в колониях, состоящих всего из 3 особей, из которых одна – матка, другая – сторож, а третья – фуражир (Brothers, Michener, 1974). В то же время у ряда видов разделения функций между рабочими особями не выявлено. Например, в колониях *Evylaeus nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970) и *E. linearis* (Knerer, 1983) вообще нет рабочих особей, занимающихся охраной гнезда. Становление функциональной специализации рабочих особей происходит через несколько дней после их отрождения. Эта специализация, как и вообще характер поведения особи, тесным образом связаны с ее репродуктивным статусом (раздел 10.3).

Длительные наблюдения за деятельностью рабочих особей в колониях *Evylaeus zephyrus* показали, что, в отличие от эусоциальных пчел из других групп, рабочие особи, по крайней мере у этого вида галиктин, не меняют свою специализацию в течение всей жизни, т. е. не переходят от выполнения роли сторожей к фуражировке, и наоборот (Michener, Brothers, 1974). Правда, еще до специализации молодые особи *E. zephyrus*, *E. versatus* и *E. imitatus* часто успешно занимаются выкапыванием ходов гнезда (Batra, 1964, 1968).

Бонелли (Bonelli, 1969) считал, что у *Evylaeus marginatum* молодые особи работают внутри гнезда, а более старые – в основном фуражируют. В действительности, у этого вида в течение года развивается лишь один выводок рабочих особей, которые приступают к работе одновременно весной после перезимовки и поэтому все практически одинакового возраста (Plateaux-Quénu, 1962). По-видимому, Бонелли принял внутригнездовых рабочих, обычно заметно менее изношенных по сравнению с фуражирами, за более молодых пчел. Не исключено, что у некоторых видов галиктин рабочие особи могут менять свою квалификацию по мере развития их овариев – от фуражиров к сторожам, имеющим более высокий репродуктивный статус в семье.

Помимо охраны гнезда, строительства и фуражировки ячеек отдельные рабочие особи помогают матке в инспектировании ячеек с развивающимся потомством. Как указывалось в разделе 10.2, матки некоторых эусоциальных галиктин почти постоянно держат ячейки открытыми для присмотра за развивающимся потомством, а также для удаления экскрементов и личинок шкурки личинок. Ячейки с мертвыми или аномальными особями, находящимися на преимагинальных фазах развития, замуровываются рабочими (Knerer, 1969a). У *Evylaeus malachurus* ячейки остаются незакрытыми лишь на период питания личинок; они открываются вскоре после отрождения личинки из яйца и закрываются снова, когда она закончит питание. У других видов, например *E. imitatus*, *E. versatus* и *E. zephyrus*, у которых ячейки запечатаны крышками, их инспектирование производится путем периодического открывания крышек. При этом ячейки с нормально развивающимися личинками сразу опять закрываются, а ячейки с погибшим потомством плотно наполняются почвой (Batra, 1968).

Строительные работы. После отрождения рабочих особей новые ячейки, как правило, закладываются на большей глубине по сравнению с ячейками, которые были устроены самкой-основательницей. Такое углубление гнезд может происходить в течение всего сезона.

Так, по наблюдениям Легеви (Legewie, 1925a), 1-й выводок рабочих особей *Evylaeus malachurus* развивается на глубине 10-15 см, 2-й выводок, состоящий у этого вида также из рабочих особей, устраивается на глубине 40-50 см, а 3-й выводок, включающий репродуктивных особей, находится на глубине 60-70 см. В отдельных гнездах некоторых других галиктин, например у *E. laticeps* (Packer, 1983), весенние и летние группы могут располагаться на одной глубине.

В отличие от гнезд, основанных весной одиночной самкой, семейные гнезда в период активной деятельности рабочих особей имеют более узкую входную часть (по сравнению с остальным ходом гнезда), играющую существенную роль в охра-

не гнезда (см. ниже). Вход суживается рабочими особями путем встраивания стенок из почвы, принесенной из мест выкапывания внутри гнезда. Кроме того верхняя суженная часть хода у некоторых видов облицована секреторными материалами (раздел 5.2). Суженная часть хода над поверхностью почвы часто продолжается в виде гнездовой трубки (рис. 48), отсутствовавшей в гнезде, которое было построено самкой-основательницей.

У некоторых галиктин, однако, сужение хода, очевидно, выполняет лишь функцию укрепления его верхней части от возможного механического повреждения; не исключено, что оно несет и другое, пока неясное назначение. Во всяком случае, такие эусоциальные виды, не имеющие в гнездах постоянной охраны, как, например, *Evylaeus nigripes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970), *E. laticeps* (Packer, 1983), *E. linearis* и *E. marginatus*, также делают входную часть гнезда суженной, а последние 2 вида, кроме того, сооружают гнездовые трубки.

В строительстве хода обычно участвуют несколько пчел, но каждая из них работает независимо от других. Лишь при перемещении почвы от места выкапывания может происходить их кооперация: рыхлая почва переносится на короткое расстояние, после чего она подбирается другой пчелой. Разные галиктины используют различные способы переноса почвы внутри гнезд.

Почва может удаляться из гнезда выталкиванием ее с помощью одной метасомы, например у *Evylaeus imitatus* (Michener, Wille, 1961), или метасомой и задними ногами, например у *E. duplex* (Sakagami, Hayashida, 1960). Рабочие *E. zephyrus* переносят почву на теле, держа ее между мезосомой и подогнутой метасомой, а также поддерживая бедрами средних и задних ног (Batra, 1964). Такой способ переноса почвы впервые был описан еще Смитом (J. Smith, 1901) для *Augochloropsis sumptuosa*. Выкапываемая почва может не выноситься на поверхность, а ссыпаться в ячейки, из которых уже отродились пчелы (Sakagami, Michener, 1962). У *E. duplex* почвой наполняются не только старые ячейки, но и старые ходы, ведущие к группам ячеек, и камеры, окружающие эти ячейки (Sakagami, Hayashida, 1960).

С ростом семьи увеличивается и число сооружаемых ячеек. Семейное гнездо обычно существенно не отличается по архитектурному плану от гнезда, сооруженного самкой-основательницей (раздел 7.2), за исключением, естественно, большей глубины, разветвленности, а также большего числа ячеек. Вместе с тем, в отличие, например, от *E. duplex* (Sakagami, Hayashida, 1960), *E. laticeps* (Packer, 1983) и *E. calceatus* (Bonelli, 1965a), у которых в течение всего сезона сооружаются камерные гнезда, рабочие особи *E. malachurus* не делают камер в летних гнездах, хотя их матки при одиночном основании гнезда часто выкапывают камеры вокруг групп ячеек (Bott, 1937; Knerer, Plateaux-Quénu, 1967b; Grozdani, Vasi, 1970).

. 6.

(Batra, 1964),

Evylaeus zephyrus,

(Michener, 1974).

(Batra, 1968),

5 6-8 *E. umbripennis*

6 (Batra, 1964), *E. zephyrus*

E. imitatus, 7

(Michener, Wille, 1961).

(; 6.4).

2

(Batra, 1964) (Knerer, 1969)

« » ()

(May, 1970; Batra, Bohart, 1970;

6.3);

E. malachurus,

(Butler, 1975; Dietz, 1982)

В гнездо впускаются только члены своей колонии. Пчела-сторож не только преграждает путь всем другим насекомым, но и прогоняет их, угрожая мандибулами. При этом она никогда не покидает входного отверстия. Если беспокоящий объект не удаляется или, наоборот, более агрессивно пытается проникнуть в гнездо, то пчела-сторож быстро опускается в расширенную часть хода и, развернувшись, поднимается вверх, блокируя входное отверстие согнутой метасомой. В этом положении она держится так прочно, что ее трудно сдвинуть даже значительным усилием. Если такую пчелу все-таки вытащить из хода, то ее место сразу занимает другая рабочая особь из гнезда, беря на себя его охрану. При последовательном удалении особей роль сторожей начинают выполнять и рабочие-фуражиры.

Пчела-сторож довольно быстро прогоняет различных мелких врагов и нахлебников, но не может стать серьезным препятствием для сравнимой с ней по размерам клептопаразитической пчелы рода *Sphecodes*, которая легко расправляется как с охраной, так и с остальными членами семьи, что отмечалось для многих видов галиктин (Marchal, 1890, 1894; Ferton, 1898; J.Nielsen, 1903; Blüthgen, 1923; Legewie, 1925c; Ordway, 1964, и др.). Один из авторов данной книги (Радченко, неопубл. данные) наблюдал, как крупная самка *Sphecodes monilicornis* в течение часа убила 9 рабочих особей *Evyllaеus malachurus*, после чего проникла в гнездо, расширив входную часть хода.

Охрана гнезда у большинства галиктин осуществляется только в дневное время. На ночь, а также в дни с неблагоприятной погодой вход в гнездо закрывается пробкой, для сооружения которой используется рыхлая почва и камешки (Knerer, 1969b). Лишь некоторые виды, причем все из числа сооружающих гнездовые трубки, в частности *Evyllaеus linearis* и *E. marginatus*, оставляют вход в гнездо на ночь открытым и неохраняемым (Knerer, Plateaux-Quénu, 1970). Правда, гнезда этих видов, как и некоторых других галиктин (например, *E. nigripes*) вообще не имеют постоянной охраны даже днем.

Пчелы-сторожа отличают членов своего гнезда от чужих особей по запаху (Barrows et al., 1975; Michener, 1982). Источником запахов, используемых для узнавания, вероятнее всего, являются макроциклические лактоны, секретиремые железой Дюфура (B.Smith, Wenzel, 1988). Эти запахи генетически детерминированы; они, по-видимому, очень нестойки и, улетучиваясь, не передаются от одной особи к другой при совместном содержании пчел из разных неродственных колоний (Greenberg, 1979). В то же время в искусственно смешанных группах пчелы запоминают и свободно пропускают в гнездо не только неродственных к ним других членов группы, но и чужих особей, близкородственных последним (Buckle, Greenberg, 1981). Правда, после изоляции пчел они постепенно забывают запахи членов колонии. Так, через 12 сут изоляции пчелы-сторожа *Evyllaеus zephyrus* пропускали только 10% членов их группы (Kukuk et al., 1977).

В исследовании Гринберга (Greenberg, 1979) установлена четкая положительная корреляция между коэффициентом родственности пчелы-сторожа с искусственно введенной в гнездо пчелой и частотой, с которой сторож позволяет пчеле проходить в гнездо. Специальные эксперименты Бакла и Гринберга (Buckle, Greenberg, 1981), однако, показали, что в действительности пчела-сторож пропускает всех пчел, которые генетически родственны с членами ее гнезда, а не с ней самой.

Баклом и Гринбергом (Buckle, Greenberg, 1981) изучена искусственная смешанная группа *Evyllaеus zephyrus*, состоявшая из 5 особей генетической линии X и 1 особи линии Y. При охране гнезда любой пчелой линии X в гнездо свободно пропускались как особи линии X, так и особи Y из других (сестринских) колоний. В то же время сторож из линии Y очень редко пропускал своих собственных сестер из другой колонии, хотя свободно пропускал чужих особей линии X. На основании этих данных

Бакл и Гринберг пришли к логичному выводу, что пчела-сторож узнает запах членов своей группы, но не знает собственного запаха.

Гетц (Geiz, 1982) провел анализ описанного выше эксперимента и оспорил заключение его авторов. По мнению Гетца, незнание собственного запаха пчелой не является абсолютным: у пчел-сторожей скорее срабатывает механизм изгнания «чужих», чем распознавания «своих». Иными словами, пчела-сторож может знать, но не использовать знание о своем собственном запахе при охране гнезда. Согласно Смитту (B. Smith, 1984), родственное узнавание может играть существенную роль во внутри-колониальной социальной интеграции галиктин, связанной с механизмом доминирования, что также нуждается в дальнейшем подтверждении (раздел 10.3).

10.5. Выведение репродуктивного потомства и распад семьи

Выведение половых форм. Начало выведения репродуктивных самок у видов галиктин, имеющих однолетние семьи, зависит как от внешних факторов (температуры воздуха и длины дня), так и от размеров колонии и средней величины составляющих ее пчел (Kamm, 1974; Kumar, 1975; см. также: Kneger, Plateaux-Quénu, 1967d; Plateaux-Quénu, Plateaux, 1979, 1980). Конкретные механизмы переключения семей галиктин на производство репродуктивных особей пока не ясны. Известно лишь, что у видов, касты которых отличаются по размерам, появление будущих маток детерминировано увеличением размеров запасаемых хлебцев.

Отмечена определенная связь между величиной ячейки, запасенной в ней провизии и выращенной в ней пчелы (Kamm, 1974; Packer, Kneger, 1986). Правда, даже у такого вида с высоким уровнем эусоциальности, как *Eurylaeus malachurus*, разница в величине тела у потомства связана не столько с размерами ячеек, которые незначительно увеличиваются в течение сезона, сколько с величиной хлебцев, увеличивающихся в диаметре от 3-4 мм в 1-м выводке до 5-6 мм в последнем выводке (Legewie, 1925a).

Определенное значение может играть и качество запасенной пищи. Так, у *E. malachurus* корм личинок будущих самок-основательниц существенно отличается по соотношению простых белков и углеводов от корма, предназначенного для выращивания будущих рабочих особей (Bohrer, 1987; цит. по: Michener, 1990a).

В отношении большинства тех видов галиктин, у которых нет существенной разницы в размерах рабочих особей и маток, скорее можно говорить не о появлении репродуктивных самок, а об исчезновении в выводке рабочих особей в связи с тем, что в течение сезона все больше и больше отродившихся самок имеют возможность копулировать. Особенно резко доля самцов увеличивается в последнем выводке, где они составляют в нем не менее 50%. При этом самцы отрождаются первыми и копулируют практически со всеми появляющимися самками, что, очевидно, играет ключевую роль в быстром становлении последних в качестве репродуктивных самок.

Для некоторых видов, в частности *Eurylaeus zephyrus*, раннее (еще в 1-м выводке) выведение самцов связывается с частой гибелью самок-основательниц, чтобы замещающие их рабочие особи имели возможность копулировать и откладывать яйца, дающие самок (Breed, 1975a). Появление будущих самок-основательниц из яиц, отложенных оплодотворенными рабочими особями, отмечено и для *E. calceatus* (Plateaux-Quénu, 1985). Кроме того, раннее выведение самцов приводит к появлению таких будущих самок-основательниц, которые впадают в диапаузу задолго до осеннего распада колонии. Это явление, в частности, отмечено для *Halictus rubicundus* (раздел 10.3). Бонелли (Bonelli, 1965a) пришел к выводу, что все пчелы-сторожа в исследованных им гнездах *Eurylaeus calceatus* оплодотворены и, пережив зиму, самостоятельно основывают новые гнезда. Этот вывод, полученный без мечения пчел, требует подтверждения.

Большинство неоплодотворенных яиц, дающих самцов, в колониях галиктин откладываются рабочими особями (Noll, 1931; Plateaux-Quénu, 1960a, 1962; Vatra, 1964, 1968; Michener, 1974; Sakagami, 1974, и др.), что отвечает их генетическим интересам, обеспечивая большее родство с потомством и тем самым воз-

возможность существования эусоциальных колоний (раздел 12.2). Такая откладка яиц иногда сопровождается каннибализмом. Созревшие рабочие *Evylaeus marginatus* и *E. zephyrus* вскрывали ячейки, поедали находившиеся там яйца, откладывали свои яйца и опять закрывали ячейки (Plateaux-Quénu, 1960a; Batra, 1964). Интересно, что некоторые рабочие *E. zephyrus* и *E. versatus*, откладывавшие яйца в тот же день выполняли и свои обычные функции – занимались фуражировкой (Batra, 1968). Эти данные любопытны и тем, что рабочие-фуражиры обычно имеют самый низкий репродуктивный статус в колонии.

Копуляция. Самцы эусоциальных видов галиктин могут копулировать с самками в разных местах как внутри гнезд, так и вне их: на цветках, на поверхности почвы и т.п. (см. обзоры: Barrows, 1975, 1976a, 1976b; Alcock et al., 1978). Только у *Evylaeus marginatus* самцы копулируют исключительно внутри гнезд, поскольку молодые самки-основательницы не покидают материнских гнезд до следующей весны. В период лёта самцов гнезда *E. marginatus*, содержащие молодых репродуктивных самок, остаются постоянно открытыми, и самцы легко в них проникают, посещая разные гнезда с неродственными особями.

Самцы некоторых видов, в частности *Evylaeus rohweri*, имеют патрулируемые территории, где они поджидают самок (Barrows, 1976b). Кроме того, самки многих видов выделяют в первые 2-8 сут жизни феромоны, привлекающие самцов. В качестве полового феромона, по меньшей мере частично, служит одно из веществ, продуцируемых железой Дюфура (B. Smith et al., 1985). Так, в опытах Кукука (Kukuk, 1985) самцы *Evylaeus zephyrus* успешно привлекались моделями самок, представлявшими собой палочку, обмотанную нейлоном, на который был нанесен экстракт желез Дюфура самок. Самцы активно реагировали на такие модели и делали попытки к копулированию. Интересно, что после контакта самца с моделью самки на ее поверхности, очевидно, оставался химический маркер, который делал модель малопривлекательной для других самцов. Такой маркер, по-видимому, имеет ограниченный период действия, поскольку электрофоретические исследования рабочих особей, взятых из отдельных колоний *E. zephyrus*, показали, что некоторые матки все же были оплодотворены неоднократно (Kukuk, May, 1985; Kukuk et al., 1987).

Независимо от выставления химического маркера, самец способен запоминать запах копулировавшей с ним особи, так как он избегает дальнейших контактов не только с ней, но и с ее девственными сестрами, имеющими одинаковый запах (B. Smith, Ayasse, 1987). По некоторым данным, самцы вообще предпочитают копулировать с самками из чужих гнезд (например: Greenberg, 1982b; Wcislo, 1987). Самки также способны распознавать запах своих братьев и не позволяют с собой копулировать (Michener, Smith, 1987).

По наблюдениям Пэйкера (Packer, 1986a), самцы *Halictus ligatus* в субтропических условиях, где они летают одновременно с самками практически на протяжении всего сезона, предпочитают копулировать только с молодыми крупными самками. Причина такой избирательности, по мнению Миченера и Смита (Michener, Smith, 1987), заключается в естественном стремлении самцов избегать пустых затрат времени и спермы на самок, которые, вероятнее всего, станут нерепродуктивными рабочими особями.

В умеренных зонах описываемая выше проблема выбора решается путем фенологического разделения в отрощении рабочих особей и самцов и (или) с помощью различных поведенческих адаптации, которые исключают или хотя бы снижают возможность копуляции самцов с рабочими особями. Среди наиболее ярких примеров можно указать особенности поведения *Evylaeus marginatus*, у

которого самцы отрождаются одновременно с рабочими особями, но их копуляция с последними исключается тем, что матки держат гнезда с отродившимися рабочими особями постоянно закрытыми в период лёта самцов (Plateaux-Quénu, 1962).

Размеры семьи и длительность ее существования. Размеры семьи сильно варьируют у разных галиктин за счет как разной численности каждого выводка, так и разного числа выводков, которое в значительной степени зависит от длительности существования семьи. Кроме того, следует учитывать, что в естественных условиях наблюдается очень высокая смертность самок-основательниц. Многим из них вообще не удается основать колонии или, по крайней мере, оставить потомство.

Так, в ряде обследованных районов суммарное число рабочих особей, произведенных в 1-м выводке, у галиктин часто не выше, чем число всех самок, основывавших гнезда весной (Michener, 1974). В дальнейшем многие из начавших развитие семей погибают от различных врагов или болезней. Оценку размеров семьи, поэтому, можно произвести только по успешно сформированным семьям, выведшим репродуктивное потомство.

В тропических условиях, благодаря более длительному по сравнению с другими зонами периоду, когда возможна активная жизнь семьи, колонии некоторых галиктин насчитывают несколько сот особей. Так, одно из гнезд *Seladonia lutescens*, найденных в Коста Рике, содержало несколько самцов и 342 самки, большинство которых, очевидно, являлись рабочими особями (Wille, Michener, 1971), что дает основание ожидать дальнейший рост числа потомков, выращенных в этой колонии. И действительно, в Гватемале в гнезде того же вида обнаружено 589 самок (Sakagami, Okazawa, 1985). Вместе с тем матки других тропических галиктин, в частности *Evyllaes breedi* и *E. seabrai*, производят всего 1-3 рабочих особи, после чего сразу приступают к выведению репродуктивных форм (Michener et al., 1979).

В умеренных зонах у большинства галиктин семьи существуют всего один сезон, в течение которого производятся 2-3 выводка, суммарно насчитывающих в среднем 50 или реже 100 особей. Только у *Evyllaes marginatus* колония живет на протяжении 5-6 лет, с каждым годом увеличиваясь в размерах. Так, по данным Плато-Кеню (Plateaux-Quénu, 1962), последний перед распадом колонии выводок насчитывает до 590 особей, а всего за время существования колонии выращивается до 1458 особей. Более того, Грозданич (Grozdanich, 1956, 1966)

(Bonelli, 1965) , 2 .
676 897
Evyllaes calceatus,

(Greenberg, 1982) ,
E. zephyrus

ГЛАВА 11. ШМЕЛИНАЯ СЕМЬЯ

Шмели (род *Bombus*) – это довольно крупные, густо опушенные насекомые, в мировой фауне представлены 250 видами, обитают преимущественно в умеренных зонах. Почти все шмели ведут примитивно-эусоциальную жизнь, за исключением *B. hyperboreus* и *B. inexpectatus*, которые, как правило, являются клептопаразитами других видов шмелей (раздел 11.8).

Описание биологии шмелиной семьи нами дается по этапам развития колонии – от ее основания и до ее распада. Кроме того, внутри текста отдельными разделами приведены сведения, касающиеся вопросов поддержания кастовой структуры семьи, микроклимата гнезда и регулирования температуры у шмелей. Завершает главу раздел, посвященный узурпации их гнезд другими шмелями и шмелями-кукушками.

11.1. Основание семьи

Подготовка самки к основанию семьи и устройство гнезда. Молодые, репродуктивные самки шмелей, оплодотворенные осенью предыдущего сезона, после перезимовки имеют слабо развитые оварии и не способны к откладке яиц из-за низкого содержания в гемолимфе ювенильного гормона, стимулирующего развитие овариев (P.Röseler, 1977). Только после продолжительного питания, длящегося несколько недель, в жировом теле самки аккумулируются гликоген и липиды и повышается количество ювенильного гормона. В результате оварии хорошо развиваются и в них формируются первые яйца. С развитием овариев у самки начинают проявляться гнездостроительные инстинкты, и она приступает к поиску места для закладки гнезда.

По местам устройства гнезд шмели разделяются на поселяющихся в почве, на поверхности почвы, над почвой; некоторые виды (например: *B. pratorum*) имеют пластичное гнездование. При формировании гнезда самки-основательницы (будущие матки) не собирают гнездовой материал, и сами не выкапывают ходы или полости в почве, что является общей чертой для всех представителей семейства Apidae, отделяющей их от родственных антофорид (семейство Anthophoridae) (Sakagami, 1976). В качестве мест устройства гнезд в естественных условиях шмелями используются заброшенные норы мелких млекопитающих (в основном мышевидных грызунов), пустоты под корнями деревьев и пней, небольшие ямки на поверхности почвы, старые гнезда птиц, дупла в деревьях и т.д. Строительным материалом им служат имеющиеся в выбранных местах мох, сухие листья и стебли трав, древесная труха, волосы животных или пух птиц.

Выбрав подходящее место, самка-основательница обрабатывает гнездовой материал, увлажняет его нектаром и формирует в центре полость гнезда диаметром 25-40 мм и высотой 18-20 мм. У видов, устраивающих гнезда на поверхности почвы, они обычно имеют форму полусферы, тогда как форма подземных гнезд зависит от конфигурации используемой полости. Увлажненные строительные материалы склеиваются после высыхания под воздействием тепла, выделяемого телом самки.

Гнездо также укрепляется с помощью воска. Восковые железы у самок достигают максимального развития во время основания гнезда (I.Röseler, Röseler, 1973). Химический состав воска шмелей отличается от воска медоносных пчел отсутствием бифункциональных гидрокислот. Воск шмелей на 37% состоит из углеводов, 29% приходится на простые моноэфир с 40-50 атомами углерода, а

остальные 34% представляют собой смесь смол, сложных эфиров и спиртов (Tulloch, 1970). Кроме того, как установил еще Сандвик (Sundwik, 1899), шмели используют не чистый воск, а его смесь с пыльцой.

Некоторые виды, обычно из тех, которые поселяются в почве, например *B. terrestris*, *B. lucorum* и *B. lapidarius*, сверху покрывают гнездо специальным восковым куполом, препятствующим проникновению влаги. В отдельные годы с частыми дождями такие купола отмечались и на гнездах, расположенных на поверхности почвы (Hoffer, 1882; Давиденко, 1926). Войтовски (Wójtowski, 1963) обнаружил два гнезда *B. lapidarius* (одно – в почве под пнем, другое – в сарае в куче угля), вообще не имевшие каких-либо оболочек за исключением воскового купола. Такое строение гнезд, очевидно, было связано с отсутствием других подходящих строительных материалов.

Входное отверстие самка-основательница изготавливает в нижней части одной из стенок гнезда. В подземные гнезда ведет относительно широкая нора, достаточная для того, чтобы в ней могли разминуться 2 особи. Норы достигают в длину до 1,5 м. Обычно гнездо имеет 1 вход, но в больших семьях иногда наблюдается по 2-3 входа (Wójtowski, 1963).

Закладка 1-го выводка. Посредине пола гнезда самка-основательница формирует пылевой комок, смоченный нектаром. У разных видов наблюдаются существенные отличия в форме этого комка и способе расположения в нем яиц. Самки *B. pascuorum*, *B. humilis* и *B. pratorum* делают несколько симметрично расположенных углублений в комке и откладывают в каждое по 1 яйцу. Обычно на пылевой комок они помещают 8 яиц в 3 ряда: 2 яйца – в центре и по 3 яйца – по краям (Alford, 1975). Яйца у *B. hortorum* откладываются внутри пылевого комка, и самка, по-видимому, не размещает их по какому-либо определенному шаблону. У этого вида яйца могут находиться на разных уровнях. Так, некоторые яйца в передней части комка иногда располагаются сверху других яиц, лежащих более глубоко в пыльце (Alford, 1971). Также внутри пылевого комка помещаются яйца самок *B. ruderatus* и *B. americanorum* (Rau, 1941). Яйца шмелей имеют длину 3-4 мм и диаметр 1 мм (Free, Butler, 1959).

В естественных условиях яйца в 1-й выводковой группе, как правило, располагаются вертикально, и каждое яйцо изолировано от других пылевыми стенками. У северных видов *B. balteatus* и *B. polaris* яйца откладываются вместе кучкой и не отделяются пыльцой, что считается адаптацией к северному климату (K. Richards, 1973). После откладки яиц самка-основательница засыпает их сверху пыльцой и покрывает пылевой комок с яйцами восковой оболочкой. В результате получается одна большая восковая ячейка, которую в литературе называют *выводковой камерой* или пакетом с расплодом. Размеры выводковых камер отличаются у разных видов. Например, у *B. pascuorum* они длиной 6-6,5 мм, шириной 5-6 мм и высотой 3-4 мм, а у *B. hortorum*, соответственно, 10 × 8 × 10 мм (O. Richards, 1946; Alford, 1971, 1975). Число яиц в выводковой камере для 1-го выводка варьирует не только у разных видов шмелей, но и у разных самок одного вида. Обычно в ней размещается от 8 до 16 яиц, и самка их откладывает не все сразу (Free, Butler, 1959; Alford, 1971).

Восковая оболочка начинает формироваться уже после откладки первых яиц, поэтому на ранней стадии воск не полностью покрывает пылевой комок. После формирования выводковой камеры в нее обычно яйца не добавляются, за исключением самок *B. subterraneus* (Sladen, 1912) и *B. honshuensis* (Katayama, 1989), которые могут их добавлять. У некоторых видов, например у *B. balteatus*, восковая оболочка изготавливается до формирования пылевого комка и лишь затем

		(Hobbs, 1964).	(1982)	
»,	<i>B. schrenki</i> ,		«	-
-	<i>B. rufocinctus</i>	1-		
,	1-	10-12		
1965b).	4	(Malyshev, 1936),	<i>B. fragrans</i>	1- (Hobbs,
	<i>Bombias</i>	1	(Hobbs, 1965).	-
1-	15-20	10-15		1-2
			(11.3).	-
	<i>B. nevadensis auricomus</i>	(Hobbs, 1965),	<i>B. hortorum</i>	-
(Wagner, 1907)	1	(Alford, 1970).		
	(Plath, 1934),	<i>B. griseocollis</i>		
	<i>B. nevadensis</i>	<i>B. polaris</i>	2-3	-
	(Hobbs, 1965 ; K. Richards, 1973).			-
	1-	2-		-
3-5	(11.5)			
1-			2	
14				6
	<i>B. lapidarius</i>	(5)		1-
	(Sladen, 1912),	<i>B. pascuorum</i>		-
	(Alford, 1970).			-
			(-

раздел 11.2), новый выводок может закладываться на камерах с прядущими личинками (Sakagami et al., 1967; Katayama, 1989). Если на одном коконе возводятся несколько выводковых камер, то они бывают как отделенными друг от друга, например у *B. diversus* (Katayama, 1965), так и соприкасающимися — у *B. terrestris* (Wagner, 1907).

В отличие от камеры для 1-го выводка последующие выводковые камеры, как правило, имеют дно, предварительно покрытое воском. Хотя у *B. lapidarius* и *B. lucorum* отмечены камеры без дна, в которых яйца откладывались непосредственно на коконы (Sladen, 1912; Løken, 1961). В новые камеры самки-основательницы обычно помещают от 8 до 13 яиц (Weugauch, 1934), при этом большинство видов не запасает в них пищу перед откладкой яиц.

11.2. Выведение потомства

Типы кормления личинок. Питание 2-го и последующих выводков пыльцой существенно отличается у разных видов шмелей. Оно осуществляется рабочими особями, с отрождением которых образуется шмелиная семья. Личинки шмелей получают пыльцу двумя существенно разными способами. Одни виды кормят личинок только отрыгиваемой смесью пыльцы с нектаром, вводимой через временные отверстия в стенках выводковых камер. Они никогда не запасают пыльцу в выводковые камеры, а хранят ее в отдельно расположенных специальных восковых сосудах — *пыльцевых хранилищах*. Другие виды изготавливают на стенках выводковых камер *восковые карманы*, наполняемые пыльцой. Из этих карманов личинки потребляют пыльцу самостоятельно, напоминая таким способом питания личинок одиночных пчел (Cumber, 1949a). Внутри карманов размещается большая часть приносимой шмелями пыльцы, и только резервные запасы откладываются в отдельные пыльцевые хранилища. С ростом потомства карманы увеличиваются и в них добавляется больше пыльцы. Отдельные виды из числа изготавливающих карманы, например *B. hortorum*, *B. ruderatus* и *B. subterraneus*, предварительно запасают пыльцу во все выводковые камеры еще до откладки яиц (Sladen, 1912).

По указанному отличию в способах кормления личинок Слэйден (Sladen, 1899, 1912) разделил все виды шмелей на 2 группы: виды, делающие карманы (pocket-makers), и виды, хранящие пыльцу (pollen-storers). Вместе с тем, как было указано выше, виды, делающие карманы, также хранят пыльцу и вне карманов, поэтому, по мнению Сакагами (Sakagami, 1976), более правильно делить шмелей на делающих и не делающих карманы. Эти 2 группы хорошо разделяются и систематически (см. обзор: Sakagami, 1976).

Помимо общего деления шмелей по признаку «наличие/отсутствие карманов», существуют значительные отличия в кормлении разных выводков у одних и тех же видов. Как указывалось выше (см. раздел 11.1), у большинства изученных видов, в том числе не делающих карманы, личинки 1-го выводка получают дополнительную пыльцу, засыпаемую через отверстия в крыше выводковой камеры, что сходно с питанием посредством карманов. Самки *B. nevadensis* делают на первых выводковых камерах настоящие пыльцевые карманы, однако данный вид не изготавливает карманы на последующих выводковых камерах (Hobbs, 1965a). Другие представители подрода *Bombias*, к которому относятся и *B. nevadensis*, кормят личинок всех выводков только отрыгиваемой пищей (Hobbs, 1965a, 1968a).

В отличие от рабочих форм, выводок полового потомства *B. californicus*, *B. fervidus*, *B. transversalis* и ряда других видов, делающих карманы, сразу питается

(Dias, 1958; Hobbs, 1966b).
 (Sakagami, 1976),
Alpinobombus
 1-
nobombus) balteatus,
 (Hobbs, 1964).
Subterraneobombus *B. (Thoracobombus)*
pas uorum
 (Cumber, 1949 ; Hobbs, 1966).
 (Free, Butler, 1959),
B. pascuorum
bombus) atratus *B. (Fervido-*
 3-5 (Zucchi, 1973; : Sakagami, 1976).
 (Hobbs,
 1968). *B. diversus*,
 3-
 (Katayama, 1966).
 (Hobbs, 1964b),
Bombias,
bombus - *Apis.* *Subterraneo-*
 :
 ()
 3-5
B. terrestris 2 (Hasselrot, 1960).
 6 14
B. terrestris, 5 19 (Hasselrot, 1960),
 (Hoffer, 1882) *B. pas-*
cuorum 8
 12-14
 (Hasselrot, 1960) 1-
 17 32), 2- *B. terrestris* 23 (-
 28.5 (20 42)

3-й – в среднем 1 месяц; у *B. pascuorum* 1-й выводок развивался 17-25 сут, 2-й – 28 сут. В гнездах *B. muscorum* 1-й выводок развивается 23-29 сут, 2-й – 30-32 сут, 3-й – 29-33 сут, но при плохой погоде развитие любого выводка задерживается до 42 сут (Jordan, 1936).

В целом имеющиеся сведения пока не позволяют четко установить межвидовые отличия в длительности развития преимагинальных фаз. Правда, такие отличия обнаружены в развитии 1-го выводка некоторых видов (Valle, 1955): *B. hortorum* и *B. hypnorum* – 17 сут, *B. lapidarius* – 21 сут, *B. lucorum* – 22 сут, *B. pratorum* – 23 сут, *B. pascuorum* – 29 сут. Вместе с тем, учитывая большую внутривидовую вариабельность, эти данные требуют определенного статистического подтверждения и проверки в адекватных условиях.

11.3. Микроклимат гнезда и регулирование температуры

Микроклимат гнезда. Шмели имеют эффективную систему терморегуляции, аэрации и поддержания влажности внутри гнезда, что позволяет им существовать в зонах с низкой температурой и большими колебаниями погодных условий. Первые сведения о регуляции температуры внутри шмелиного гнезда приведены еще в 1837 г. Ньюпортом (Newport, 1837). Он исследовал гнездо *B. terrestris*, которое содержало 30 рабочих особей и было помещено в маленький ящик с открытым входом. По показаниям ртутного термометра, вставленного внутрь гнезда, температура в нем варьировала от 22.8 до 26.9 °С и была более чем на 10° выше температуры воздуха. У исследованных им из разных гнезд *B. terrestris* рабочих особей, занимавшихся инкубацией, температура метасомы составляла 23.1-34.6° (в среднем 32.3°). Он также отметил, что температура в гнездах *B. lapidarius* и *B. sylvarum* на 5.6-10.3° выше температуры окружающего воздуха.

В дальнейшем многие исследователи (Dönhoff, 1860; Sladen, 1912; Lindhard, 1912; Himmer, 1932, 1933a, 1933b; Plath, 1934; Cumber, 1949a; Brian, 1952; Stein, 1956; Free, Butler, 1959; Hasselrot, 1960; Еськов, 1982, и др.) изучали температурные режимы гнезд шмелей. Установлено, что у разных видов температура внутри гнезд поддерживается на уровне от 22 до 34° при колебании внешней температуры от 3 до 33°. Наиболее высокая температура наблюдается в центральной и верхней частях гнезда, где находится развивающееся потомство.

Механизмы терморегуляции и температурный режим инкубации. Разогрев тела инкубирующей особи происходит в результате частых сокращений (дрожания) грудных мышц и интенсивного обмена крови между мезосомой и метасомой, что усиливает метаболические процессы, сопровождающиеся выделением тепла (Heinrich, 1977). При этом температура мезосомы постоянно составляет 35-38 °С, а метасомы – 31-36°, тогда как температура окружающей среды колеблется от 3 до 33° (Heinrich, 1974). Отмечены видовые отличия в интенсивности выделения тепла. Так, самки *B. terrestris* производят его больше, чем самки *B. lapidarius* (Pouvreau, 1970b, 1972).

Обогрев потомства происходит уже в начале развития колонии и до появления рабочих особей осуществляется самкой-основательницей. При инкубации она располагается на выводковой камере, повернувшись головой к медовому горшочку. Потомство обогревается днем и ночью, за исключением непродолжительных периодов питания самки на цветках. В течение ночи она съедает весь запас корма в горшочке (Sladen, 1912). Инкубируя потомство при температуре воздуха вне гнезда 5°, пчела потребляет около 30 мл О₂ на 1 г веса тела в 1 ч, что эквивалентно расходу энергии 628 Дж на углеводной пище (Heinrich, 1974). Такое количество энергии содержится в 40 мг сахара, поэтому самке достаточно вылететь за некта-

ее в среднем на уровне 60-70% при значительном колебании влажности окружающего воздуха (Hasselrot, 1960).

Регуляция температуры тела у фуражирующих особей. Шмели способны повышать температуру своего тела в полете, что позволяет им фуражировать даже в прохладную погоду. Так, при колебании температуры воздуха от 2 до 35 °С температура мезосомы летящей особи составляет 36-45° (Krog, Zenthen, 1941; Heinrich, 1975). В отличие от периода инкубации, температура метасомы во время полета поднимается слабо и близка к температуре окружающей среды.

Рабочие особи независимо от размеров тела (от 65 до 830 мг) поддерживают одинаковую среднюю температуру тела в полете (Heinrich, Heinrich, 1983). Вместе с тем отмечено (Heinrich, 1975), что небольшие по размерам рабочие особи менее приспособлены к холодной погоде и обычно прекращают летать при температуре ниже 10°, тогда как крупные шмели могут летать при 2-3°. Возможно, это является одной из причин того, что фуражирами у шмелей становятся более крупные по размерам особи (см. ниже).

11.4. Дифференциация каст и распределение работ

Кастовая структура семьи. Первые выводки у шмелей, как правило, состоят из рабочих особей, имеющих недоразвитые оварии и обычно меньшую величину тела, чем у самки-основательницы, ставшей маткой после их отрождения. Особенно большое отличие размеров всех рабочих особей от матки наблюдается у видов, не делающих карманов. Отсутствие промежуточных форм у них связывают с тем, что между личинками нет какой-либо прямой конкуренции за пищу, так как они ее получают индивидуально в примерно одинаковом количестве (Free, Butler, 1959). Тем не менее, например, в колониях не делающего карманов вида *B. lucorum* вес рабочих особей сильно колеблется – от 40 мг до 320 мг, но в то же время никогда не достигает веса маток – 460-700 мг (Cumber, 1949a).

У видов, делающих карманы, личинки конкурируют за пищу, отгораживая зоны питания перегородками – неполными тонкими коконами. Некоторые личинки, поэтому, имеют намного больше корма, чем другие, и становятся более крупными, иногда достигающими размеров матки. В результате после отрождения таких особей трудно различить крупных рабочих особей от мелких самок-основательниц, так как они отличаются только физиологически.

С ростом колонии у всех видов шмелей величина тела рабочих особей в среднем увеличивается, становясь максимальной к концу развития семьи, что обычно связывают с лучшим снабжением личинок пищей (Sladen, 1912; Frison, 1928; O.Richards, 1946; Garófalo, 1978, и др.).

Распределение работ. Рабочие особи в зависимости от величины своего тела выполняют разную работу в гнезде, на что впервые обратил внимание Ковилл (Coville, 1890). Крупные особи фуражируют и подправляют наружные стенки гнезда, а мелкие, как правило, выполняют работы внутри гнезда. В дальнейшем Камбер (Cumber, 1949a), исследуя размеры тела *фуражиров* и *внутригнездовых*, или «домашних», рабочих в нескольких колониях разных видов, обнаружил, что распределение работ, тесно связанное с размерами тела, характерно для рабочих особей в колониях многих, если не всех видов шмелей. Отдельные указания (например: Verlaine, 1934) на отсутствие специализации у рабочих особей *B. lapidarius* и *B. terrestris* в дальнейшем не были подтверждены.

Насколько известно, возраст рабочих особей не имеет значения в распределении между ними работ, за исключением того факта, что после отрождения все

рабочие особи вначале выполняют работы внутри гнезда, а затем некоторые из них становятся фуражирами. Так, в 1-м выводке рабочих особей *B. lapidarius* фуражиры появляются через 2-3 сут после их отрождения (Sladen, 1912). у *B. pascuorum* наиболее крупные особи начинают фуражировать через 5-6 сут, а мелкие – только через 13-15 сут после отрождения (Brian, 1952; Pouvreau, 1989),

Среди фуражиров наиболее крупные особи собирают в основном пыльцу, а более мелкие – преимущественно нектар. Некоторые фуражиры одни вылеты совершают за пыльцой, а другие – только за нектаром. Фуражирующие особи *B. pascuorum*, независимо от величины тела, имеют большее число зацепок на задних крыльях, чем внутригнездовые рабочие, что, по мнению Ричардса (O. Richards, 1946), способствует их лучшим лётным качествам.

Распределение работ между рабочими особями происходит даже в очень маленьких колониях, содержащих всего 3-4 рабочих, из которых одна или две особи никогда не покидают гнездо, а другие фуражируют (Free, 1955a). Кроме типичных фуражиров, проводящих большую часть жизни вне гнезда, и внутригнездовых особей, никогда не вылетающих из гнезда, существуют особи с промежуточным поведением. Такие особи по размерам не отличаются от внутригнездовых рабочих, но могут выполнять как фуражировочные, так и «домашние» работы. Фри (Free, 1955a) относит их к классу *неконстантных сборщиц*, периодически переключающихся с одной работы на другую. По его данным, у таких видов, как *B. pascuorum*, *B. terrestris* и *B. sylvarum*, неконстантные сборщицы составляют около 1/3 всех особей гнезда. У *B. morio* особи с промежуточным поведением сначала фуражируют, а затем почти постоянно остаются в гнезде, при этом они составляют всего 1/7 часть семьи (Garófalo, 1978).

Соотношение численности внутригнездовых рабочих и фуражиров существенно отличается у разных видов. Например, в больших колониях *B. pascuorum* 2/3 рабочих особей являются внутригнездовыми, а 1/3 – фуражирами (Brian, 1952). В гнездах *B. morio*, наоборот, только константные фуражиры составляют 72% всех особей (Garófalo, 1978). У *B. terrestris* также наблюдается значительное преобладание фуражиров, тогда как численность внутригнездовых рабочих, не участвующих в сборе пищи, составляет всего около 1/4 всей семьи (Honk, Hogeweg, 1981). Фри (Free, 1955a) проделал опыт по удалению константных фуражиров из гнезда. В результате часть типично внутригнездовых рабочих начали фуражировать, а в маленьких колониях к фуражировке приступала даже матка. И наоборот, при удалении внутригнездовых рабочих особей часть фуражиров переходили к выполнению работы в гнезде. Следовательно, рабочие особи могут менять свою квалификацию в зависимости от нужд колонии. Вместе с тем способность рабочих переходить из одной функциональной группы в другую снижается с их возрастом (Doorn, 1988).

Фуражировка. В отличие от медоносных пчел у шмелей отсутствует система оповещения о расположении источника взятка, и сборщицы фуражируют независимо друг от друга. Вместе с тем отмечено (Шалимов и др., 1980), что пищеводывательная активность шмелей-фуражиров может регулироваться внутренними потребностями семьи. Так, оптимальное для данного момента соотношение белкового (пыльца) и углеводного (нектар) корма в гнезде достигается благодаря индивидуальному инспектированию фуражирами состояния кормовых запасов. Кроме того, предполагается (Free, 1970), что колония каким-то образом влияет на выбор растений, из цветков которых фуражиры берут пыльцу.

Внутри гнезда происходит обмен пищей между фуражирующими особями через один из медовых горшочков, используемый не только для складывания

Au¹⁹⁸, (Lecomte, 1963)
 6 *B. hypnorum*, 51%
 (1980),
 « » 6
 (Henrich, 1976).
 (Kullenberg, 1973).
 (J.Simpson, 1966) *Xylocopa virginica*
texana (Frankie, Vinson, 1977). *B. vosnesenskii*,
 (Cameron, 1981)
 (9.6).
 ()
 ()
 (Free, Butler, 1959). 7.5
 3 4 *B. terrestris*, *B. lucorum* *B. lapidarius*,
 (Sladen, 1912).
B. pascuorum *B. ruderarius*
 (Meidell, 1934). *nevadensis*,
 (Hobbs, 1965).

С ростом семьи рабочие особи перестраивают гнездо, увеличивая его в объеме. Так, гнездо небольшой колонии не превышает 7.5-10 см в диаметре, а у больших колоний оно достигает 20-22.5 см (Free, Butler, 1959) и, имея вначале форму полусферы, в дальнейшем приобретает вид плоского диска. С выходом потомства в гнезде формируется более или менее постоянный слой коконов, старшие из которых, находящиеся внизу у дна, не используются и частично разрушены.

Войтовски (Wójtowski, 1963), рассматривая особенности внутреннего устройства гнезд шмелей, считает, что *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. lapidarius*, *B. hortorum*, *B. hypnorum* и *B. subterraneus* строят очень примитивные гнезда, так как коконы в них расположены хаотично и плохо скреплены между собой. Более высоко организованные строительные инстинкты имеют *B. pascuorum* и *B. ruderarius*: в их гнездах группы коконов сцементированы вместе и образуют довольно регулярную по форме компактную структуру. На наш взгляд, такая архитектура гнезд является не столько продуктом строительных инстинктов взрослых шмелей, сколько в значительной степени результатом деятельности взрослых личинок, изготавливающих коконы, хотя расположение коконов предопределяется особенностями размещения выводковых камер и находящихся в них яиц и личинок.

Охрана гнезда. В больших колониях шмелей имеются *сторожа*. Они быстро обследуют прибывших фуражиров антеннами, на которых находятся обонятельные сенсиллы (Fonta, Masson, 1982). Узнавание осуществляется за счет запаха, характерного для членов данной семьи (Hölldobler, Michener, 1980). Кроме того, возвращающиеся фуражиры издают акустические сигналы (Schneider, 1972). Отдельные особи принимают участие в охране гнезда в течение нескольких дней подряд; периоды охраны у них чередуются с периодами фуражировки. Не наблюдается тенденции к выполнению роли сторожа со стороны молодых особей. Обычно они начинают сторожить лишь в возрасте 7 дней (Free, 1957).

Маленькие семьи не имеют постоянных сторожей, однако некоторые особи более склонны к нападению на посторонних, чем другие. Агрессивность таких шмелей, очевидно, связана с относительно высокой степенью развития их овариев. Кроме сторожей в охране гнезда принимают участие и фуражиры, которые атакуют шмелей других видов. Нападают главным образом особи, выходящие из гнезда, а возвращающиеся реже обращают внимание на посторонних (Benest, 1972).

Защищая гнездо, сторожа *B. lapidarius* выделяют секрет мандибулярных желез, содержащий масляную кислоту и 2 кетона с 5-13 атомами углерода, который, очевидно, обладает репеллентным действием для других видов шмелей. В то же время, секрет этих желез у *B. terrestris* используется для маркировки пути фуражиров при входе в гнездо, так как часто в сложных лабиринтах используемых ими нор мышевидных грызунов трудно ориентироваться визуально (Cederberg, 1977).

При охране гнезда разные виды шмелей проявляют неодинаковую степень активности. Среди представителей нашей фауны одними из наиболее агрессивных являются *B. pratorum* (Brian, 1957) и *B. pascuorum* (Free, 1957). Так, при посадке в гнездо *B. pascuorum* шмелей даже этого же вида, но взятых из других колоний, особи из гнезда нападают и жалат 75% посторонних и 15% атакуют без ужаления (Free, 1957). Очень агрессивным является *B. transversalis* – единственный вид, приспособившийся к жизни в тропическом лесу (Dias, 1958; Moure, Sakagami, 1962).

Интересно поведение при охране гнезда у *B. fervidus*, исследованное Платом (Plath, 1922). Если в гнездо вторгается нарушитель без жала или слабый, то он умерщвляется. Если он силен или с жалом, то рабочие особи ведут себя спокойно.

Они окружают пришельца и отрыгивают на него мед. Обмазанный липким медом «гость» вынужден покинуть гнездо. В гнездах *B. fervidus* не найдено ни одного вида клептопаразитических шмелей рода *Psithyrus*. Аналогичное поведение при охране гнезда в дальнейшем было отмечено у *B. appositus* (Hobbs, 1966b) и *B. griseocollis* (Fuller, Plowright, 1986).

11.5. Поддержание кастовой структуры

Механизм поддержания кастовой структуры. Большинство авторов, изучавших возможные механизмы сохранения стерильной касты рабочих особей отмечают, что матка подавляет репродуктивные способности рабочих, препятствуя развитию их овариев. Так, при удалении матки из колонии у рабочих особей сразу начинается развитие овариев, стимулируемое ювенильным гормоном, который вырабатывается прилежащими телами (*corpora allata*). Инъекция ювенильного гормона молодым рабочим особям индуцирует оогенез даже в присутствии матки (P.Röseler, 1977; P.Röseler, Röseler, 1978), но в естественных условиях матка тормозит этот процесс с помощью феромонов-праймеров, действие которых распространяется по нервным путям рабочих особей, снижая активность их прилежащих тел (P.Röseler et al., 1981). Химический состав таких феромонов пока неясен, однако установлено, что у маток *B. terrestris* они входят в состав секрета мандибулярных желез (Honk et al., 1978, 1980; P.Röseler et al., 1981). Так, гомогенизированный экстракт мандибулярной железы матки этого вида инактивирует эндокринную систему рабочих особей, в результате чего процессы оогенеза прекращаются. Кроме того, у *B. terrestris* аналогичный феромон обнаружен и в составе экстрактов поверхности тела матки (P.Röseler et al., 1981), поэтому даже после удаления мандибулярной железы она сохраняет свою доминантность. Аналогичный результат получен и для *B. impatiens* (Pomeroy, 1981; цит. по: Plowright, Laverty, 1984).

Вместе с тем существуют определенные противоречия в данных по воздействию феромонов матки на репродуктивное развитие рабочих особей.

Во-первых, развитие овариев, как правило, наблюдается лишь у внутригнездовых особей, имеющих постоянный контакт с маткой и, соответственно, подпадающих под ее наибольшее непосредственное влияние (Doom, Heringa, 1986).

Во-вторых, считается, что матка легко сдерживает развитие овариев у рабочих особей в небольшой семье. С ростом последней влияние матки прогрессивно ослабевает, и она не в состоянии подавлять рабочих, которые начинают откладывать яйца (Брайен, 1986). В то же время у *B. hypnorum* яйцекладущие рабочие появляются в начале сезона когда семья еще очень маленькая. Матка нападает на них, очевидно, распознавая по запаху или поведению, а позднее она проявляет агрессивность ко всем рабочим особям без разбора (P.Röseler, Röseler, 1977).

В-третьих, у *B. terrestris*, несмотря на наличие сдублированной системы феромонного контроля (см. выше), скорость развития овариев у рабочих особей в колониях с активной маткой лишь незначительно ниже, чем в колониях, лишенных матки. В результате многие рабочие особи еще 1-го выводка вскоре после отрождения могут иметь достаточно развитые овари, но яйца в них резорбируются до тех пор, пока матка не начнет откладывать неоплодотворенные яйца, дающие самцов (Blom, 1986; Duchateau, Velthuis, 1989). Только после этого отдельные рабочие приступают к откладке яиц, что усиливает антагонизм между рабочими и маткой (подробнее см. ниже), вызванный их разными генетическими интересами (раздел 12.3).

Феромоны, очевидно, могут играть не только определенную роль в подавлении развития овариев, но и служить в качестве указателя способности матки к репродукции потомства, состоящего из самок, что вызывает у рабочих резорбцию яиц.

Откладка яиц рабочими особями. Яйцекладущими обычно становятся наиболее крупные по размерам из старших по возрасту внутригнездовых рабочих. Поведение таких особей изменяется задолго до откладки ими яиц. Они концентрируются возле матки и не участвуют в заготовке пищи. По наблюдениям Ван Хонка с соавторами (Honk et al., 1981), когда наиболее активные рабочие *B. terrestris* начинают откладывать яйца, они часто изгоняют матку. Это вероятнее всего, связано с тем, что матка перестает выводить репродуктивных самок и

полностью переключается на производство самцов (см. раздел 11.6), выкармливание которых противоречит генетическим интересам рабочих особей.

Отмечено, что к развитию овариев и откладке яиц более склонны рабочие особи видов, не делающих карманов (Cumber, 1949a), тогда как, например, у делающего карманы вида *B. pascuorum* рабочие особи в некоторых колониях вообще не откладывают яиц до полного распада семьи (Meidell, 1934).

Возраст рабочих особей считается существенным фактором, вызывающим развитие их овариев (см. например: Honk et al., 1980, 1981; P. Röseler et al., 1981). Откладывание яиц обычно осуществляется только внутригнездовыми рабочими, что, очевидно, во многом связано с их большей продолжительностью жизни, чем у фуражиров, которые быстро изнашиваются. Например, фуражиры *B. pascuorum* живут в среднем 20 сут, а отдельные внутригнездовые особи – до 60 сут (Brian, 1952). У *B. morio* средняя продолжительность жизни фуражиров составляет 36,4 сут, а внутригнездовых – 72,6 сут (Garófalo, 1978).

Уничтожение расплода матки рабочими особями. Рабочие особи шмелей иногда воруют и поедают яйца, отложенные их маткой. Впервые это явление отметил еще Хубер (Huber, 1802), который считал, что оно вызвано предотвращением производства большего числа расплода, чем его могут выкормить рабочие особи. В дальнейшем Камбер (Cumber, 1949a) также связал уничтожение яиц с регуляцией пропорции численности развивающегося потомства и взрослых особей. Этому противоречат имеющиеся сведения о том, что большая гибель преимагинальных фаз не характерна для начальных этапов развития шмелиной семьи (см. например: Alford, 1974), когда соотношение рабочие/личинки, наоборот, резко сдвинуто в сторону последних. Также представляется необоснованным предположение, высказанное Слэйденом (Släden, 1912), о том, что поедание яиц рабочими особями появилось в результате попыток уничтожить яйца, отложенные шмелями-кукушками.

Поедание яиц, вероятно всего, происходит вследствие развития овариев у отдельных рабочих особей и проявляющегося при этом агрессивного поведения по отношению к другим репродуктивным особям и их расплоду. Например, в семьях *B. lapidarius* и *B. terrestris* рабочие особи с развитыми овариями самостоятельно строят выводковые камеры и откладывают яйца. Матка съедает эти яйца и использует пустые камеры для откладки своих яиц, в свою очередь уничтожаемых яйцекладущими рабочими (Free et al., 1969; Honk et al., 1980). Помимо поедания яиц антагонизм между маткой и рабочими особями проявляется и в выбрасывании личинок из выводковых камер. Ряд авторов (Owen, 1980; Owen, Plowright, 1980; Plowright, Laverty, 1984) считает такой антагонизм результатом конфликта, основанного на собственных генетических интересах, которые, согласно «гипотезе гаплодиплоидии» (раздел 12.3), у рабочих особей должны быть направлены против выведения самцов в потомстве матки.

Поедание яиц характерно для видов, не делающих карманов, а среди видов, которые их делают, такое поведение считается нетипичным и достоверно установлено только у *B. fervidus* (Plath, 1934; Sakagami, 1976). Вместе с тем в развитых колониях некоторых делающих карманы видов иногда наблюдается большая гибель преимагинальных фаз. Например, в гнездах *B. pascuorum* не доживает до фазы имаго более половины потомства, исходя из числа отложенных маткой яиц. При этом Камбер (Cumber, 1949a) считает, что уничтожение яиц производится рабочими особями в ночное время, но по мнению Брайэн (Brian, 1951), у данного вида гибель расплода происходит вследствие каннибализма личинок, поскольку она не наблюдала поедания яиц взрослыми особями. Фри (Free, 1955c) также

отмечает, что рабочие особи *B. pascuorum* не трогают яйца, за исключением случаев, когда яйцо упадет из ячейки.

11.6. Выведение репродуктивного потомства

Начало выведения половых форм. Репродуктивные особи начинают выращиваться при достижении семьей определенной стадии развития, обычно после отрождения нескольких партий рабочих особей. Выведение половых форм – это заключительный этап в жизни семьи, после которого она никогда больше не возвращается к производству рабочих особей (Cumber, 1954; Free, Butler, 1959). Такой полный переход дает возможность получить большее число репродуктивных особей по сравнению с выращиванием их смеси с рабочими особями (Masevicz, Oster, 1976; Брайен, 1986), хотя в семьях некоторых видов шмелей, например *B. hortorum*, *B. pascuorum* и *B. ignitus*, сначала появляется смешанный выводок, состоящий из рабочих и самок (Cumber, 1949a; Katayama, 1973). Следует отметить, что не все колонии развиваются до периода выведения репродуктивного потомства. Например, из 80 гнезд, обнаруженных весной Камбером (Cumber, 1953), только 23 успешно развились и вырастили самок.

До настоящего времени неясно, чем определяется начало переключения семьи на выращивание репродуктивных особей. Многие авторы (например: O.Richards, 1946; Cumber, 1949a; Plowright, Jay, 1968; P.Röseler, 1970, и др.) связывают появление развитых самок, которые обычно отличаются от рабочих особей более крупными размерами тела, с прогрессивным увеличением количества корма, получаемого личинками, за счет сдвига соотношения рабочие/личинки в сторону первых. Так, в семьях *B. pascuorum* при выращивании репродуктивных самок на каждую личинку приходится не менее одной рабочей особи (Cumber, 1949a). У *B. hypnorum* самки, имеющие размеры маток, начинают появляться при отношении рабочие/личинки равном 0.56, а когда это отношение достигает 1, все молодые особи имеют такие размеры (P.Röseler, 1970).

Однако размеры тела не всегда являются точным показателем каст. Иногда крупные особи ведут себя как рабочие, тогда как отдельные мелкие особи проявляют поведенческие характеристики репродуктивных самок. Этот факт в некоторых исследованиях, связанных с выяснением особенностей доминантного поведения самок, мог недостаточно приниматься во внимание (Marilleau et al., 1974; T.Allen et al., 1978; Plowright, Laverty, 1984).

Гибель матки, основавшей гнездо, стимулирует рабочих особей к выращиванию из личинок новых репродуктивных самок, которые при этом появляются намного раньше в жизни семьи, чем обычно (Sladen, 1912; Cumber, 1949a; Free, 1955d; Free, Butler, 1959).

Изучение физиологии личинок некоторых видов шмелей показало, что образование репродуктивных самок происходит в результате изменения не только количества, но и качества получаемой личинками пищи (P.Röseler, 1970, 1975, 1976, 1981; P.Röseler, Röseler, 1974). Считается, что все оплодотворенные яйца шмелей не имеют кастовой детерминации. Касты формируются за счет эпигенетической регуляции морфогенеза, которая зависит от особенностей питания личинок. Механизм этого процесса еще неясен, однако основную роль в нем сейчас приписывают прилежащим телам. Так, разделение потомства *B. hypnorum* на будущих рабочих особей и репродуктивных самок происходит у личинок 4-го возраста. При этом будущую репродуктивную самку определяет потребление личинкой ювенильного гормона (P.Röseler, Röseler, 1974). У *B. terrestris* такое разделение имеет место уже в течение первых 3.5 сут их жизни. Позднее личинки

будущих рабочих особей не могут развиваться в репродуктивных самок при любом питании и даже при введении ювенильного гормона личинкам 4-го возраста (P.Röseler, 1975).

Предполагается, что прилежащие тела обуславливают задержку метаморфоза личинок будущих репродуктивных особей, которые, например у *B. terrestris*, развиваются на 3 сут дольше, чем личинки будущих рабочих особей, очевидно, за счет повышенной концентрации ювенильного гормона (P.Röseler, 1977). Слэйден (Sladen, 1912) и Фрайсон (Frison, 1928) также указали на более длительное развитие личинок будущих репродуктивных самок. Однако в опытах Фри (Free, Butler, 1959) самки и рабочие формы развивались примерно одинаковое время. Правда, следует отметить, что эти исследователи работали с разными видами шмелей.

Плоурайт и Джей (Plowright, Jay, 1968, 1977) считают, что, по крайней мере у *B. perplexus*, *B. terricola*, *B. ternarius* и *B. rufocinctus*, ювенильный гормон не является решающим фактором в образовании полностью развитой самки; касты личинок у этих видов в основном определяются соотношением числа рабочих особей и личинок в гнезде. Так, при искусственном вскармливании личинок *B. rufocinctus*, взятых из колоний, которые уже приступили к выведению репродуктивных самок, установлено, что детерминация каст происходит на последнем этапе развития личинок. Личинки растут тем быстрее, чем чаще их кормят, а при частом получении пищи они выделяют меньше шелка для кокона, что позволяет им расти дальше и развиваться в репродуктивных самок. У личинок, которых кормят редко, выделяется больше шелка и образуется прочный кокон, мешающий их дальнейшему питанию и росту; в результате из них выводятся рабочие особи. Авторы (Plowright, Jay, 1977) делают вывод, что различия в кастах у *B. rufocinctus* определяются частотой кормления, но не качеством пищи.

Этот вывод, на наш взгляд, нуждается в дальнейшей проверке и уточнении. В частности, описанный выше опыт проводился на семье, которая приступила к выведению репродуктивных самок, поэтому не исключено, что для развития личинок в репродуктивных самок уже имелись физиологические предпосылки, которые могли еще только в качестве дополнительного условия требовать усиленного питания.

Выведение самцов. Одновременно с репродуктивными самками в семьях шмелей начинают выводиться и самцы, хотя иногда они появляются значительно раньше. Рёзелер (P.Röseler, 1968) отметил, что откладка маткой неоплодотворенных (самцовых) яиц вызывается определенным порогом плотности рабочих особей в семье. Вместе с тем в гнездах *B. terricola*, содержавших, очевидно, здоровых и сильных маток, самцы иногда производились во 2-м выводке, т.е. из яиц, отложенных еще перед отрождением 1-й партии рабочих особей (Plowright, Laverty, 1984). В развитых семьях этого вида матки, приступив к откладке неоплодотворенных яиц, не возвращались к выведению самок, даже когда они экспериментально помещались одиночно или с 1-2 молодыми рабочими особями. Таким образом, факторы, определяющие начало откладки неоплодотворенных яиц, начинают действовать очень рано в развитии семьи или генетически закодированы (Plowright, Laverty, 1984).

Большую роль в производстве самцов играют яйцекладущие рабочие. Например, у *B. atratus* такие рабочие производят 80% всех самцов (Zuchi, 1973; цит. по: Sakagami, 1976). За счет наличия яйцекладущих рабочих, соотношение полов, выводимых в семьях шмелей, бывает отчетливо сдвинуто в сторону самцов, как это, например, наблюдается у *B. terricola* и *B. melanopygus* (Owen et al., 1980). В то же время у отдельных видов, в частности у *B. terrestris*, вклад рабочих особей в производство самцов может быть незначителен (De Jonghe, 1986; иные данные см.: Honk et al., 1981a; Blom, 1986; Duchateau, Velthuis, 1989).

Поведение молодых самок и самцов. Отродившиеся молодые репродуктивные самки некоторое время помогают семье в кормлении развивающегося потомства и защите гнезда, иногда они также производят воск (Frison, 1928) и участвуют в фуражировке (Sakagami, 1976). При этом многие самки не возвращаются в гнездо уже после первого вылета, обычно происходящего через 2-8 сут

после их отрождения, а другие еще долго продолжают помогать колонии, которая при наличии в достаточном количестве пищи продолжает выведение половых форм до глубокой осени. Но обычно шмелиные семьи распадаются во 2-й половине лета.

Самки копулируют с самцами через 2-3 недели после отрождения (P.Röseler, 1974). В естественных условиях самки большинства изученных видов (*B. hortorum*, *B. humilis*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. sylvarum*, *B. terrestris* и др.), как правило, спариваются только один раз, за исключением *B. atratus* и *B. hypnorum*, самки которых копулируют до 3 раз (Garófalo et al., 1986; P.Röseler, 1973). В искусственных условиях отмечено многократное спаривание самок *B. terrestris* (De Jonghe, 1982), а у *B. hypnorum* оно достигало 9 раз (P.Röseler, 1967).

Отродившиеся самцы не выполняют никаких работ внутри гнезда, кроме помощи в инкубации потомства (Cameron, 1985), и вскоре (через 3-5 дней) покидают гнездо. Они проводят свою жизнь, которая длится до 1 месяца, открыто вне гнезда, ночуя на растениях. Брачное поведение самцов отличается у разных видов. Так, самцы *B. distinguendus*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus* и *B. fervidus* караулят самок у входа в гнездо и копулируют с вылетающими самками (Вовейков, 1954; Free, Butler, 1959; Hobbs, 1966b). Самцы *B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum* и *B. terrestris* имеют определенные маршруты полетов с остановками в одних и тех же точках (Haas, 1949, 1967; Вовейков, 1954; Stein, 1963; Svensson, 1979a, 1979b). При этом в маршруты *B. humilis*, *B. pomorum* и *B. ruderarius* входят гнезда их видов, как одна из остановочных точек (Haas, 1967). Самцы *B. confusus*, *B. griseocollis*, *B. nevadensis* и некоторых других видов метят определенные территории, которые они охраняют от вторжения других самцов (Plath, 1934; Hobbs, 1965a; Schremmer, 1972; Alcock, Alcock, 1983).

В качестве меток самцы используют секреторные вещества, выделяемые мандибулярными (Calam, 1969) или лабиальными железами (Bergström et al., 1968, 1981, 1985; Bergström, 1975). Исследованиями секретов лабиальных желез у 18 видов шмелей обнаружено 13 компонентов мевалогенинов и 29 компонентов ацетогенинов, при этом каждый вид имеет свой набор компонентов. Например, у самцов *B. terrestris* выделены следующие компоненты: 2,3-дигидро-6-трансфарнезол; 2,3-дигидрофарнезим ацетат; геранилцитронеллол; гексадеканол; этилдеконоат; этилтетрадеконоат (Bergström et al., 1981). У самцов *B. sylvarum* основными компонентами лабиальных желез являются 7-гексадецилацетат (65%) и 7-гексадецинол (Bergström et al., 1985). Все эти летучие компоненты, очевидно, используются для мечения охраняемых территорий и одновременно являются половыми феромонами, привлекающими самок к копулированию.

Видоспецифичность феромонов самцов обеспечивает изоляцию, препятствующую межвидовому скрещиванию (Blum, 1981), хотя состав феромонов может отличаться и у подвидов, например у *B. monticola* (Bergström, Svensson, 1973), и даже у разных форм одного вида, например у *B. lucorum* (Bergström et al., 1981). Кроме того, самцы видов, имеющих сходное строение гениталий, занимают для патрулирования территорий разные ярусы растительности или разные подзоны обитания (Svensson, 1979a; Bergström et al., 1981).

11.7. Распад семьи и перезимовка самок

Размеры семьи. В средних широтах численность шмелиной семьи невелика, хотя и отличается у разных видов. Обычно она не превышает 100-200 развитых особей (Малышев, 1963). В отдельных случаях, например у *B. sylvarum*, семья

достигает 600 особей (Hoffer, 1882). Ньюмэн (Newman, 1851) описал гнездо (отнесенное им к *B. terrestris*), которое имело 800 рабочих особей [согласно Смиты (F. Smith, 1851), гнездо принадлежало *B. lucorum*].

Прослеживается зависимость величины семей как от географической широты, так и от фенологических особенностей отдельных видов. Так, по наблюдениям Ричардса (K. Richards, 1975; цит. по: Plowright, Laverty, 1984), позднее вылетающие виды имеют тенденцию к выведению большого числа рабочих особей в 1-м расплоде и производят намного меньше полового потомства, чем более рано вылетающие виды.

Тропические виды шмелей характеризуются выведением малого числа особей в каждом выводке, но за счет более длительного существования семьи производят намного больше особей, чем виды в других районах. Так, самые крупные семьи шмелей обнаружены в Мексике, где одно гнездо *B. medius* содержало 2183 особи (Michener, LaBerge, 1954), и в экваториальной Бразилии, где в одной семье *B. transversalis* вывелось 3056 особей (Dias, 1958). Напротив, в условиях Арктики самки шмелей обычно выращивают всего одну партию рабочих особей перед выведением половых форм. Интересно, что даже при благоприятных условиях жизни в более южных районах у северного вида *B. balteatus* производится только один выводок рабочих особей (Hasselrot, 1960).

Имевшиеся ранее многочисленные указания, широко вошедшие в научную и популярную литературу (Sparge-Schneider, 1906; Friese, 1923; Малышев, 1931; Downes, 1965; Осичнюк, 1970, и др.), о том, что отсутствие рабочих форм у *B. hyperboreus* является адаптацией к жизни в Арктике, где он ведет одиночный образ жизни, оказались ошибочными. Этот вид узурпирует гнезда других видов шмелей: *B. arcticus* (Milliron, Olivier, 1966), *B. jonellus* (Bergwall, 1970) и *B. polaris* (Pape, 1983). *B. hyperboreus* является факультативным клептопаразитом, так как в отдельных случаях, и особенно в более южных районах, у него наблюдаются касты рабочих особей (Enwald, 1881; Скориков, 1937; Elfving, 1960; Løken, 1973).

Сезонные ритмы активности. В умеренной зоне большинство видов шмелей выращивает только 1 репродуктивную генерацию, которая появляется ближе к концу сезона. По данным Мейделла (Meidell, 1968), *B. jonellus* в Норвегии имеет 2 генерации; в середине июля молодые самки копулируют с самцами и основывают новые гнезда. Такое поведение иногда наблюдается и у других видов, например у *B. bifarius*, *B. frigidus*, *B. hortorum* и *B. pratorum* (Hobbs, 1967; Plowright, 1967; Douglas, 1973; Alford, 1975). Лемензик и Штайн (Lehmensick, Stein, 1958) обнаружили в верхнем изолированном отделении улья медоносных пчел полигинное гнездо *B. hypnorum*, содержавшее 30 молодых самок, 10 самцов и небольшое количество мелких рабочих особей, которые не участвовали ни в строительстве гнезда, ни в ухаживании за потомством, ни в фуражировке. Все эти работы выполняли молодые оплодотворенные самки. В гнезде находился многочисленный свежий расплод, но матки, основавшей колонию, не было.

При содержании *B. hypnorum* в лабораторных условиях постройка гнезд и откладка яиц происходит без диапаузы и в зимние месяцы. В результате получено 5 последовательных поколений (Horber, 1961). Для *B. terrestris* в искусственных условиях также достигнута закладка нового гнезда зимой (Döttlinger, 1967). В опытах Рёзелера (P. Röseler, 1976, 1977) молодые репродуктивные самки шмеля подвергались действию ювенильного гормона, в результате чего у них индуцировался оогенез и через несколько дней самки начинали откладывать яйца без диапаузы. Установлено, что кратковременная наркотизация углекислым газом молодых самок шмелей способствует более интенсивному созреванию яиц (Боднарчук, 1982). В дальнейшем это подтвердилось и другими исследователями (P. Röseler, Röseler, 1984; P. Röseler, 1985), в частности предложено использование метода наркотизации CO₂ для круглогодичного разведения *B. terrestris* в

искусственных условиях (раздел 2.7). Так, после 2-кратной наркотизации молодых самок *B. terrestris* по 30 мин в течение 2 сут подряд, они через 1 неделю начинают откладывать яйца (P.Röseler, 1985).

Таким образом, диапауза у этих видов не облигатная. Предполагается, что на юге Франции развитие самок *B. terrestris* идет без диапаузы; гнезда они основывают не только весной, но и осенью, выводя потомство зимой. Так, в январе была отмечена 1 репродуктивная самка, 29 самцов и 130 рабочих особей (Rasmont, 1984).

Тропические виды шмелей вообще не имеют сезонной ритмики, так как молодые самки и самцы у них могут появляться в любое время года. Правда, круглогодичный лёт репродуктивных особей достоверно установлен только для *B. rutipes* на о. Ява (Michener, Amir, 1977). Семьи тропических видов обычно основываются одиночными самками (Sakagami et al., 1967; Michener, Amir, 1977), однако для *B. rufipes* и *B. atratus* отмечены и полигинные гнезда, которые у последнего вида получились в результате роения (Garófalo, 1974; цит. по: Plowright, Laverty, 1984). Теоретически не исключено и моногинное роение у *B. atratus* (Sakagami, 1976).

Перезимовка самок. После оплодотворения молодые самки приступают к поиску мест зимовки. Хотя в этот период они могут продолжать возвращаться на время в материнское гнездо (Pr s-Jones, Corbet, 1987). Отмечено, что температура окружающего воздуха не является единственным фактором вступления в перезимовку. Так, самки *B. pratorum* начинают устраиваться на зимовку еще в июле, а самки *B. lapidarius* – в сентябре. Кроме межвидовых существуют и индивидуальные отличия в сроках начала зимовки. Например, в то время, когда одни самки *B. terrestris* активно выполняли обязанности рабочих особей, другие уже искали зимние убежища (Haeseler, 1974).

Самки зимуют во мху, в торфе, под лесной подстилкой, в компосте из сухих листьев, в супесчаных обрывах и в других укрытиях, обычно устраивая небольшие сферические или овалоидные полости на глубине от 5-15 см (на юге Англии; Alford, 1969) до 10-20 см (в Ленинградской обл.; Вовейков, 1954). Входы в полости они закрывают землей. В основном самки подбирают места на склонах северной или северо-западной экспозиций, которые не прогреваются зимой солнцем и не провоцируют преждевременный вылет (Alford, 1975). Также отмечена перезимовка самок и над землей – в полостях каменных стен (Skovgaard, 1936), а самки *B. hypnorum* и *B. terrestris* были обнаружены в гнилой древесине (Tkalců, 1960; Pawlikowski, 1984). Весь период зимовки самки проводят стоя на согнутых ногах, не касаясь стенок полости (Вовейков, 1954; Alford, 1975), или лежа на спине (Alford, 1971).

С наступлением холодов в теле шмелей гликогены преобразуются в глицерол, который служит в качестве антифриза при низких температурах (Alford, 1975). Кроме того, перед началом зимовки в теле самок резко возрастает содержание резервных липидов. Например, у *B. pratorum* и *B. hypnorum* оно увеличивается с 1.8-2.25% до 6-8%. Затем в 1-й части зимовки в течение 17 недель происходит максимальное накопление (до 12.3%) резервных липидов на основе, очевидно, их синтеза из углеводов. Во 2-й части зимовки липиды расходуются: перед вылетом их содержание падает до 1.6-1.25% (Marilleau et al., 1974).

В период зимовки за счет расхода липидов вес самок уменьшается. Например, у *B. terrestris* он падает с 400-1000 мг до 300-900 мг (Holm, 1972). Величина потери веса и выживаемость самок зависят от уровня влажности мест зимовки. При повышенной влажности выживаемость выше, в связи с чем они предпочитают

50% (Pouvreau, 1970).
 (Alford, 1969),
 0° , $+4^{\circ}$.
B. pascuorum, *B. terrestris*
B. terrestris (12%)
 (Pouvreau, 1970).
 (Cumber, 1953; Milliron, 1967).
B. fervidus
 (Milliron, 1967),
118.
 (1954),
 (K.Richards, 1975; : Plowright, Laverty,
 1984), 708
 10%
 (Free, Butler, 1959).
 (Sladen, 1912)
 20
B. lucorum, *B. hortorum* – *B. ter-*
restris *B. hypnorum*
 (, 1959), *B. equestris*,
B. humilis, *B. ruderarius*, *B. sylvarum* . (, 1954). *B. lapidarius*
 (11.7), *B. hyperboreus*
 100 2 *B. hyperboreus* (Downes, 1962).
B. inexpectatus, 1181-
 2100 « ».
B. ruderatus. *B. inexpectatus*
 (Yarrow, 1970).
Psithyrus,

(Pouvreau, 1973).

2-

(, 1954).

(Pr s-Jones, Corbet, 1987). Самки шмелей-кукушек не принимают никакого участия в ухаживании за потомством: ни в инкубации, ни в кормлении, ни в фуражировке. Подобно матке хозяина, самка *P. ashtoni* подавляет развитие яичников у рабочих особей *B. affinis* (Fisher, 1983a). С другой стороны, самки *P. vestalis*, специализирующиеся на паразитировании в гнездах *B. terrestris*, не выделяют феромон, подавляющий развитие яичников у рабочих особей, которые откладывают яйца (Honk et al., 1981b).

В целом биология шмелей-кукушек изучена еще слабо, хотя представляет большой интерес как с точки зрения происхождения и эволюции социального клептопаразитизма, так и вообще развития социальной жизни у перепончатокрылых насекомых. В частности, сам факт выращивания рабочими особями шмелей потомства клептопаразитов в определенной степени противоречит генетической теории происхождения социальности у насекомых, предложенной Гамилтоном (см. гл. 12).

(Darwin, 1859)

(family selection)
50-

(Weismann, 1893; Wheeler, 1911, 1923, 1926, 1928; Roubaud, 1916; Lame-
ere, 1922; Stoeckhert, 1923c; Emerson, 1939a, 1958)

(Wheeler, 1911; « »,
.: E.Wilson, 1968, 1971).

(group selection)
(G.Williams, Williams, 1957; Wynne-Edwards, 1962; B.Levin, Kilmer,
1974; D.Wilson, 1980; Berkelhamer, 1983, .);

(B.Levin, Kilmer, 1974),
10-15

(Haidane, 1932; Sturtevant, 1938;
Wynne-Edwards, 1962; G.Williams, 1971; B.Levin, Kilmer, 1974, .)
() « »
», .: Matessi, Jayakar, 1973, 1976; D.Wilson, 1975, 1977),
()

(Hamilton, 1964b)

(9.1). (Starr, 1979)

(13.1).

(Lin, Michener, 1972; Holldobler, Michener, 1980)

(Hamilton, 1963, 1964),

« » (kinship theory)

« (kin selection; Maynard Smith, 1964), (Starr, 1979; Andersson, 1984,), (Fisher, 1930), (Haldane, 1932, 1955) (G.Williams, Williams, 1957), (inclusive fitness)

(Oster et al., 1977; Grafen, 1982). (Hamilton, 1964)

$* > 1/r,$ (12.1)

* - ; $r -$

(relationship), « » (relatedness), « »

hard, 1975).

(Craig, 1975)

(West-Eber-

$$(K \Rightarrow) \frac{n_i}{n_o} > \frac{r_o}{r_i}, \tag{12.2}$$

$n -$ ($r_o -$; $n_i -$) , $r_i -$ (12.2)

($r_o -$) . , Vespidae),

(Queller, 1989) n

(12.2) ($r_o -$) , $r_i -$ $K -$ (n_i).

$r_o = r_i$ ($r_o = r_i = 1/2$,) ,

$K > 1$, . . . $n_i > o$, « »

$n_i -$ ($r_i = 1/8$) $K > 2$,
 $(r_i = 1/8) = K > 4.$
 $K.$

$K = n / o$,
 (12.2) K ,

(Hamilton, 1964b),

(12.2), . . . (r_o)

(r_i).

$K,$

(12.2)

$r_o r_i$
 $K = n/n_o$

K

(12.2),

x

$n_x > n_y$

(12.3)

(12.2),

$n r_i > n_o r_o$

(12.4)

(12.4)

(12.3)

(12.4)

$r_i = r_o$

(: Craig, 1979; Starr, 1979)
 $K,$

$K = 1/2$

12.2

1/2;

12.3,

. 143 144

. 6).

r

12.2

$K > (1/4 : 1/2) = 1/2$
 $K > 0,$

$r = 1/4$.

$r = 1/2$

$K > (1/8 : 1/2) = 1/4,$

($r = 1/8$),

(12.2),

K

1979),
 K

6% (. . . $K > 1.06$).

(Craig,

1985b), (Forsyth, 1980; Noonan, 1981; Stras-
 smann, 1981; Pollock, 1983; Eickwort, 1986; Packer, 1986c; Queller et al., 1988,
 .); (: Gibo,
 1974, 1978; Litte, 1977; Metcalf, Whitt, 1977).

(),

($r = 1/2$),

($3/8$, 144 12.2).
 (12.2)

(12.2),

« » > 1.33 ($.6$ 12.2)
 12.3), 1.33

> 1 (,)

(. 9-11), (,),

Eberhard, 1978) 39 (Pompilidae -2 , Sphecidae -27, Masaridae -1, (West-
 Eumenidae -3, Vespidae -8),
 « » - ,
 ».
 (Microstigmus comes; Matthews, 1968; Matthews, Ross, 1988) , (Steno-
 gaster concina; Spradbery, 1975),

5 , 4 (er is simplex, Philanthus gibbosus, Sphecius speciosus,
 Tachypus petiolatus) ,
 Sphex ichneumoneus,

Eberhard, 1987). « » : West-
 nitidulum (Eumeninae), Xenorhynchium

9.1 9.2).

(West-Eberhard, 1978b, p. 441)

12.3,

manipulation)

(R.Alexander, 1974)

(parental

1974),

(Michener, Brothers,

(Michener, Brothers, 1974)

« » (queen control),

« »

(10.1),

(: Michener, 1958, 1969 , 1974, 1985b, 1990)

13.1)

некритически перенесены на настоящие материнско-дочерние семьи и в таком ошибочном виде попали в современные обзоры (например: Starr, 1979; Andersson, 1984; Fletcher, Ross, 1985; Кипятков, 1986, и др.).

Гипотеза родительской манипуляции объясняет возникновение эусоциальности у насекомых тем, что *мать с помощью различных приемов доминирования и контроля за своими дочерьми подавляет их репродуктивные способности, принуждая становиться рабочими*. Самка, имеющая дочерей-помощниц, естественно получает селективное преимущество по сравнению с одиночными самками. Возникающий при этом конфликт генетических интересов, связанный с понижением индивидуальной приспособленности рабочих особей, насильно решается в свою пользу маткой, стремящейся максимально повысить собственную приспособленность. При этом отбор должен содействовать самкам, которые производят послушное рабочее потомство, помогающее ей в воспитании нормального репродуктивного потомства.

Предположение о возможности появления социальной жизни у насекомых в результате вынужденного подчинения дочерей своей матери первым в достаточно отчетливой форме выдвинул Легеви (Legewie, 1925a, 1925b). Такую возможность он обосновывал «гипогенитализмом» (hypogenitalism) части дочерей, имеющих недоразвитую репродуктивную систему и поэтому склонных помогать своей матери. Недоразвитость самок Легеви объяснял их недокормленностью. В развитии этой гипотезы еще одну интересную мысль высказал Ричардс (O.Richards, 1953), считавший, что матки эусоциальных перепончатокрылых благодаря способности регулировать пол своего потомства могут в первых выводах производить одних дочерей, которым матки препятствуют копулировать, чем добавочно стимулируют дочерей становиться рабочими особями.

Сразу после своего появления гипотеза подверглась серьезной критике по целому ряду пунктов.

Во-первых, она совершенно игнорирует генетические интересы детей, становящихся рабочими особями. Созданные различные генетические модели развития эусоциальности путем родительской манипуляции показывают, что отбор родителей, сильнее подавляющих репродуктивные способности своих детей, действительно может благоприятствовать развитию социальности (Charlesworth, 1978), однако его действие блокируется отбором между потомками, направленным на сохранение их репродуктивных возможностей (Trivers, 1974; Craig, 1979). В результате мать будет только тратить ресурсы, производя субфертильных, но всегда полностью «эгоистичных» дочерей (Craig, 1979; Crozier, 1979).

Во-вторых, родительская манипуляция у гаплодиплоидных организмов должна превращать самцов в рабочих особей так же легко, как и у диплоидных (Hamilton, 1975; Craig, 1982), чего никогда не происходит. Правда, Крэйг (Craig, 1982) отмечает, что главной причиной отсутствия касты рабочих самцов является не особый коэффициент генетического сходства, делающий для них невыгодным принимать какое-либо участие в выращивании своих братьев и сестер в ущерб собственному размножению, а неприспособленность самцов к выполнению этих функций. Гипотеза родительской манипуляции также не в состоянии ответить на вопрос почему эусоциальность так часто возникала среди перепончатокрылых и всего один раз (у термитов) возникла среди других насекомых, хотя механизм, постулируемый этой гипотезой, должен срабатывать в самых разнообразных группах.

В-третьих, с помощью гипотезы родительской манипуляции очень трудно объяснить причины разделения сестер на касты. Попытка Александера (R.Alexander, 1974) объяснить этот случай дифференцированным программированием своих дочерей, решительно отвергнута последующими исследователями (West-Eberhard, 1975; Crozier, 1977; Craig, 1979; Starr, 1979; Hölldobler, Michener, 1980; Andersson, 1984; Кипятков, 1986, и др.) из-за отсутствия механизмов подобного воздействия. Некоторые из приведенных авторов (Starr, 1979, 1985; Кипятков,

1986, 1991),

,
 .
 , , , , ,
 ,
 .
 .
 , -
 .
 , , -
 .
 - ,
 , !)
 - ,
 , ;
 , (« »)
 - ,
 ,
 .
 : 9.4, - 10.3) (*Polistes* ,
 , 1986),
 ,
 .
 11.5 - 10.3) (, -
 (9.5) (9.6),
 - ,
 ,
 , («
 » 12.2).

(Craig, 1979; Crozier, 1979; Maynard Smith, 1982;
 Michod, 1982; Andersson, 1984, .),
 ,
 ,
) (-). (-
 ,

(13.2).
 (9.5, 9.6, 10.3, 11.5)
 (1986)
 « »
 (...)
 « »
 (: Charlesworth,
 1978; Charnov, 1978; Craig, 1979).

122.

1.3,
 (143).
 (Dzierzon, 1845).
 (Hamilton, 1964b),
 « » « 3/4 » (: West-Eber-
 hard, 1978),
 (...) 3/4 (. 143 144).
 1/2,
 (...),
 pa -
 (r = 1/4, 144),
 (r = 1/2).

6. ((r)) ()		(r/r,	12.2)
1:1,	(-) , (-) ,	-	-
(r = 1/2 « r = 1/4 » « »)	-	1	1
, () ,	-	0.5	0.5
(r = 1/2)	-	0.67 (2/3)	0.67 (2/3)
, (; r = 1/4) (r = 1/2)	-	2	1.33 (4/3)
, (« »), . . .	-	1.33	0.89
(- r = 1/4, - r = 3/8)	-	1	1
(;) - r = 1/4, ;	-	1	0.8 (4/5)
r = 3/8) - r = 1/8, - r = 3/16)	-	1	0.8 (4/5)
, r = 1/2) 1 : 1 (;	-	1.33 (4/3)	0.89 (8/9)
, 1 : 3 (- r = 1/2,	-	1.6 (8/5)	1.45 (16/11)
- r = 5/8) (r = 1/2) (;	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
, - r = 1/2, - r = 3/4)	-	1.33 (4/3)	0.89 (8/9)
, (; - r = 1/8,	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
r = 1/4, - r = 3/8)	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
, (; - r = 1/2,	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
(; - r = 1/4,	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
r = 3/16) (r = 1/2)	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
, (),	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
, (; - r = 1/2,	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
- r = 3/4), (; - r = 1/4,	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)
r = 3/8)	-	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)

. 6,

1.

)

(

2. «

»

(0.8).

 $(r = 1/2)$

$$(1/2 : 5/8) = 4/5.$$

(

12.2)

0.8,

3.

« »

(

12.2)

 > 1

« »

4.

 > 1

(

K

(12.1)

1.33.

5.

8/9).

0.89, -

, « »

(

12.3),

6. Развитие эусоциальности, сопровождаемое появлением 2-го выводка рабочих особей перед производством репродуктивного потомства, резко снижает (до 0.44) минимально необходимое отношение обсуждаемого генетического сходства самки (см. правую часть неравенства 12.2), что приводит к ситуации, которая позволяет сохранять стерильную касту рабочих особей даже в случае перехода вида к обычному диплоидному определению пола без асимметрии в распределении гамет у потомства (в данном случае $K = 0.67$). Кроме того, перестают быть обязательными моноандрия матки и производство самцов рабочими особями. С увеличением числа рабочих выводков оба указанных явления фактически вообще перестают иметь какое-либо значение как факторы, препятствующие существованию эусоциальности.

Основные предсказания гипотезы. В сжатом виде гипотеза гаплодиплоидии формулируется следующим образом: *у гаплодиплоидных организмов благодаря асимметрии в распределении гамет между потомками разного пола самка передаст в следующую генерацию больше копий своих гамет, если откажется от собственного размножения для выращивания того же количества сестер, в результате чего отбор (родичей), благоприятствуя распространению аллели альтруизма, поддерживает стратегию дочери, которая становится рабочей у матери.*

Помимо строгости и внутренней последовательности гипотеза гаплодиплоидии обладает высокой прогностичностью. При этом все предсказания, выводимые дедуктивно как следствия гипотезы, включая достаточно неожиданные или описывающие конфликтные ситуации, которые должны возникать в эусоциальных колониях из-за стремления разных особей получить максимальную генетическую выгоду, находят, как будет показано ниже, удивительно четкое воплощение в действительности.

1. Возникновение эусоциальности *разрешается у гаплодиплоидных организмов* (и у других организмов с таким типом размножения, который обеспечивает асимметрию генетического сходства между родителями и потомками) и *запрещается у обычных диплоидных организмов*. Вывод следствия очевиден (см. об отборе родичей в разделе 12.1), его выполнение рассматривается в конце раздела.

2. Эусоциальная жизнь *разрешается в форме материнско-дочерних колоний* (или более широко – в колониях типа «родители – дети»), существование *семисоциальных колоний* (формируемых сестрами для выращивания репродуктивного потомства одной из них; определение см. в разделе 9.1) *запрещается*. Вывод следствия: для материнско-дочерних колоний отбор родичей поддерживает стратегию «матка» при $K > 0.8 \div 0.67$ (табл. 6) и стратегию «дочь» при $K > 0.8 \div 0.89$ (при выполнении следствий 4-7), в то время как для семисоциальной колонии он благоприятствует стратегии «яйцекладущая сестра» ($K > 1$) лишь за счет повышения K и не может преодолеть индивидуальный (эгоистический) отбор, чтобы помочь в реализации стратегии «сестра-рабочая» ($K > 1.33$; табл.6). Точное выполнение следствия показано в разделе 12.1 при отвержении гипотез мутуализма и полигинной семьи.

3. Образование касты рабочих особей *разрешается из самок* (дочерей) и *запрещается из самцов* (сыновей) у гаплодиплоидных организмов. Вывод следствия: среднее генетическое сходство самца с братьями (см. примечание к рис 144) и с сестрами ($r = 1/4$, с сыновьями $r = 0$, с дочерьми $r = 1/2$ (рис 144), следовательно отбор родичей будет благоприятствовать отказу самца от собственного размножения в пользу выращивания потомства матери лишь в нереалистической ситуации при $K > 1$.

4. $2 - \dots$
 $1/2, \dots, 5/12 \dots$
 $K > 1, K > 1.2 \dots$

(E.Wilson, 1971; Hamilton, 1972; Trivers, Hare, 1976; ...),

(... *Apis*)

13.2). (... III-IV

(Gadagkar, 1990).

177

(35 Hymenoptera. 3 20 - 3

15

Hymenoptera
) -

(

(12.3).

: 1)

(...), 3) , 2)

(Kukuk et al., 1987)

Evylaeus zephyrus

(...) 31
36%

5,

K (12.2)

4).

), 12.3). 9.1) (1-

(E.Wilson, 1971),

редственного отношения к проблеме возникновения эусоциальности. В частности, появление 2-го и последующих выводков рабочих особей резко увеличивает генетические выгоды рабочих особей (см. последнюю стратегию «дочь» в табл. 6), делая несущественным влияние полиандрии и полигинии.

6. Матка должна быть способна *регулировать пол своего потомства*. Вывод следствия: в противном случае рабочий выводок матки будет наполовину состоять из самцов, которым не с кем копулировать (дочерям в любом случае выгоднее воспитывать своих сестер в репродуктивном выводке, чем, спарившись с самцами, основывать свои гнезда), в результате чего совокупная приспособленность матки снижается в 2 раза, что для поддержки отбором ее стратегии требует невозможно высокой эффективности колонии при выведении репродуктивного потомства ($2K > 1 \div 1.33$) и, следовательно, ведет к предпочтению матки выращивать вместо рабочего сразу репродуктивный выводок, т.е. стать одиночной самкой.

Самки перепончатокрылых способны произвольно регулировать пол потомства, открывая или закрывая сперматеку (раздел 1.3). Эта способность реализуется в полной мере и у многих одиночных видов пчел, самки которых откладывают оплодотворенные «самковые» яйца в более крупные ячейки или в ячейки с более крупным хлебцем, а неоплодотворенные («самцовые») – в ячейки с меньшим хлебцем.

1. *Конфликт* между генетическими интересами матки и рабочих особей, возникающий при выращивании самцов, должен решаться *в пользу рабочих особей*. Вывод следствия и его выполнение рассматриваются ниже.

8. Самкам генетически *выгоднее участвовать в полигинном основании колонии* и помогать яйцекладущей сестре выращивать рабочий выводок, чем вести одиночную жизнь. Данное утверждение, подробно обсуждаемое в разделе 12.3, впервые выводится как следствие гипотезы гаплодиплоидии. Ранее полигинное основание колоний выдвигалось как сильнейший аргумент против этой гипотезы, который только недавно снят одним из авторов данной книги (Радченко, 1992а).

Уже при создании своей гипотезы Гамильтон (Hamilton, 1964b) отметил большую часть затруднений и ограничивающих условий для действия отбора родичей, лежащего в основе гипотезы гаплодиплоидии, теперь выводимых нами как ее следствия-предсказания. Его объяснения, однако, в ряде случаев оказались малоубедительными и были заменены в дальнейшем (в том числе и самим Гамильтоном: Hamilton, 1967) на более адекватные. Тем не менее вплоть до настоящего времени многие авторы (West-Eberhard, 1969, 1975, 1978a; Lin, Michener, 1972; Michener, 1974; Wittenberger, 1981; Page, Metcalf, 1982; Bulmer, 1983b; Andersson, 1984; Fletcher, Ross, 1985; Gadagkar, 1985a, 1990a, 1990b; Кипятков, 1986; Queller et al., 1988, и др.) продолжают оспаривать отдельные положения гипотезы гаплодиплоидии. При этом обычно рассматриваются продвинуто-эусоциальные виды и упор делается на несоответствие действительности таких обязательных условий, требуемых гипотезой гаплодиплоидии, как моногиния, моноандрия, решение конфликта при выведении самцов, а также на отсутствие четкой связи эусоциальности с гаплодиплоидностью организмов (см. выше следствия-предсказания 1, 4, 5 и 7). Главным аргументом против гипотезы гаплодиплоидии до сих пор оставалось полигинное основание колоний (следствие 8). Распространенность этого явления среди примитивно-эусоциальных видов пчел и ос, в частности, послужило Вест-Эберхард (West-Eberhard, 1978a) причиной выдвижения гипотезы полигинной семьи.

Действительную трудность для объяснения с позиции гипотезы гаплодиплоидии представляют случаи замены матки (обычно после ее гибели) ее дочерью или пришлой самкой. В любом случае выращивание потомства новой матки генетически не выгодно для рабочих особей, являющихся дочерьми прежней матки. По имеющимся данным, однако, замена маток в естественных условиях у примитивно-эусоциальных видов происходит не так часто (разделы 9.4, 10.3 и 11.8), чтобы ощутимо влиять на возможность отбора «альтруистических» аллелей и тем самым препятствовать возникновению эусоциальности.

Конфликт при выведении самцов. Рабочей особи в материнско-дочерней колонии гаплодиплоидных организмов генетически выгодно выращивать своих сестер, имеющих с ней $3/4$ общих гамет, однако совершенно невыгодно выращивать своих братьев, среднее генетическое сходство с которыми у них составляет всего $1/4$. При соотношении полов в потомстве матки $1 : 1$ среднее генетическое сходство рабочей особи со всем репродуктивным потомством равно $1/2$, что не дает никакого преимущества по сравнению с выведением собственных детей ($K > 1$; см. табл. 6) и, следовательно, не может привести к возникновению нереп-

: 1)
 , 2)
 1-
 , (« »)
 ,
 ()
 (Hamilton, 1967),
 (Trivers, Hare, 1976), (Oster et al., 1977; Charnov,
 1978; Macnair, 1978; Craig, 1980) (Fisher, 1930),
 (,), -1 : 1.
 (,),
 (: $K > 0.9$ 1 : 1.5, $K > 0.83$ 1 : 2),
 1 : 3 (: Wittenberger, 1981), 1 : 1
 S sis), (E. Wilson, 1971).
 ,
 , 1/2
 ($r = 1/4$). 34% ($K > 0.5$ $K > 0.67$, . 6).
 « ».
 , - 17.9% ,
 ($K > 0.8$, . 6).
 ,
 ,
 .

() (K > 0.89, . 6), (K > 0.8).

Michener, 1974). 82% (*Apis mellifera*) (Honk et al., 1981), *Bombus terrestris* . *atratus* – 90% (Zucchi, 1968; . : « »).

9.4, 9.5, 9.6, 10.5, 11.6. (, , 1986, . 20), (« »)

(« »), 13.3).

10-

()

(king) « » (queen). Hymenoptera (Isoptera) – « »

; Truckenbrodt, 1964), (Noirot,

1969 , 1969b), . . .

(E.Wilson, 1971). (Lacy,

1984).

(Hamilton, 1964b, 1972)

(Bartz, 1979),

Myles, Nutting, 1988). (: Kalotermitidae (Luykx, Syren, Termitidae (Vincke,

1979) Rhinotermitidae (Fontana, Amorelli, 1978), Tilquin, 1978)

), (Syren, Luykx, 1977; Luykx, Syren, 1979; Lacy, 1980). , *Incisitermes schwarzi* (Kalotermitidae) -

Y- 32 , 16 X- , – 8 X 8 Y- -

0.625, – 0.375 (Luykx, 1985).

(Hymenoptera (6). $K > (1/2 : 5/8 \Rightarrow 4/5,$ (Lacy, 1980, 1984; Luykx, 1985), (Lacy, 1980). (Lacy, 1984). (Luykx, 1985), (Crozier, Luykx, 1985), (Leinaas, 1983),

Thysanoptera, Coccidae, (: Andersson, 1984): Acarina, Aleurodidae (Homoptera), Scolytidae (Coleoptera) Micromalthidae (Coleoptera). 6-8% (Snelling, 1981). (: Andersson, 1984; Stubblefield, Charnov, 1986), (Hamilton, 1964b)

Hymenoptera, (13.3). 14 (

Halictinae 10.1, .5) 10 ; (E.Wilson, 1971; Sakagami, Maeta, 1985; Garofalo, 1987), (E.Wilson, 1971, 1975; Trivers, Hare, 1976; Crozier, 1977, 1979, .), (; 12.1) 9

(Dermaptera, Dactyoptera, Orthoptera, Psocoptera, Embioptera, Homoptera, Heteroptera, Thysanoptera, Coleoptera) (E.Wilson, 1971 ; Eickwort, 1981; Talamy, 1984). Hymenoptera.

123.

(9.1). (,) , , «

» (9.1).

9.4 10.2.

»

(

«

»

1-

12.2),

1-

Strassmann, 1981; Andersson, 1984; Gadagkar, 1985a, (Litte, 1977, 1981; West-Eberhard, 1978 , 1981;

($K > 1.45$, . 6),

2

($r = 3/4$),

3/8

(. 144).

1/8

(Hamilton, 1964b).

« » (population viscosity),

(Trivers, Hare, 1976).

: 1)

, 2)

« »

надлежат лишь к одной генерации (разделы 9.1 и 12.1). Все наблюдения полигинного основания колоний пчел и ос относятся к эусоциальным видам, в зрелых колониях которых обязательно живут имаго двух генераций (мать и ее дочери, являющиеся рабочими особями).

Далее, самка, участвовавшая в полигинном основании колонии, но не ставшая в ней доминирующей, может, как будет показано ниже, получить некоторые генетические выгоды только в том случае, если она помогает выращивать потомство именно своей сестры. В связи с этим дополнительным условием реализации данной стратегии является способность пчел (и ос) различать близкородственных особей от прочих. Разнообразные эксперименты с рабочими-сторожами и заменой маток в искусственных колониях показали, что пчелы и осы действительно обладают способностью отличать по запаху членов колонии от других особей этого же вида и широко пользуются такой способностью (раздел 10.4, 11.4; см. также обзор: Gadagkar, 1985b).

Исследования степени генетического сходства особей с помощью генетических маркеров, основанных на полиморфизме некоторых протеинов, подтвердили, что самки, объединяющиеся для полигинного основания колонии у примитивно-эусоциальных пчел и ос, как правило, действительно являются сестрами (Litte, 1979; Metcalf, 1980; Queller et al., 1988; M.Schwarz, 1988; Pamilo, 1989; Strassmann, 1989; Strassmann et al., 1989).

Обоснование подхода к решению проблемы. Приведенные два обстоятельства, необходимые для полигинного основания колонии, кроме того выступают в качестве обязательных условий, при выполнении которых определенные генетические преимущества по сравнению с одиночной жизнью имеет даже самка, перешедшая к выполнению функций рабочей особи в колонии, основанной с ее участием. Рассмотрим этот вопрос подробнее.

Как уже отмечалось, основание колоний совместно несколькими самками наблюдается, как правило, лишь среди тех примитивно-эусоциальных видов, социальная организация которых находится на особенно низком уровне. Следовательно, такой способ формирования колоний обычен на начальных этапах развития эусоциальности, когда большинство самок еще лишь частично и не всегда успевают воспользоваться помощью своих детей. Более того, у эусоциальных видов *Ceratina*, по-видимому, большинство гнезд, в которых впоследствии развиваются колонии, основываются полигинно (раздел 9.4).

Это указывает на возможность одновременного параллельного существования у примитивно-эусоциальных видов пчел и ос двух жизненных форм — одиночной (точнее субсоциальной) и эусоциальной, при которых самки существенно различаются по продолжительности их репродуктивного периода и по генетическому сходству с репродуктивным потомством (в частности, с собственным или полученным в колонии). Обе жизненные формы в пределах одной популяции известны, например, у *Halictus rubicundus* (Yanega, 1988), *Evylaelus duplex* (Sakagami, Hayashida, 1968), *E. lineatulus* (Eickwort, 1986), *E. problematicus* (Sakagami et al., 1984), *Augochlorella striata* (Packer et al., 1989), *Ceratina japonica* (Sakagami, Maeta, 1985), *C. okinawana* (Sakagami, Maeta, 1989), *Euglossa cordata* (Garófalo, 1985). Одновременное существование двух жизненных форм в значительной степени поддерживается наличием хотя бы небольшого числа самцов в «рабочих» выводках многих примитивно-эусоциальных видов пчел. Благодаря этому часть самок, отрождающихся в «рабочем» выводке, после копуляции может самостоятельно основать гнездо (или наследовать материнское в случае гибели матки).

« » « ».

Charnov, 1978; Craig, 1979,).

($r = 1/4$) $1/2$; . 143, 144) (

« » (12.2), $(1/2 + 1/4) : 2 = 3/8$.

$K > (1/4 : 3/8) = 2/3$.

K 12.2 -

(« », . 6),

($r = 3/8$) ($r = 3/16$)

$(3/8 + 3/16) : 2 = 9/32$.

$K > (1/4 : 9/32) = 8/9$.

($K > 4/5$, . 6) ($K > 2/3$),

« »

K .

(Eickwort, 1986)

(

13.

131.

3

(: Fletcher, Ross, 1985).

1974, 1990, 1990b; Andersson, 1984; (: E. Wilson, 1971; Michener, 1985; , 1986)

(12.1) (Michener, 1958, 1969, 1974). « »

(9.1), (Michener et al., 1958).

(Michener, 1958, 1969, 1974) (.)

(9.4), (Michener, 1985b, 1990b)

(Michener, 1990).

(9.1).

(Stoekert, 1923),

12.1), (

(12.1). (West-Eberhard, 1978)

10), (9.1 12.1,

12.2 12.3,

(Roubaud, 1916).

(Wheeler, 1923, 1926, 1928),

(10.1),

() «

».

(1926).

(Michener,

1958, 1969 , 1974; E.Wilson, 1971; West-Eberhard, 1978 ,).

гнездования. Также одинаковы и требования, которые необходимы для включения механизма, постулируемого гипотезой гаплодиплоидии. Как ясно из текста предыдущей главы, авторы настоящей книги признают только субсоциальный путь развития эусоциальности у насекомых. Ниже этот путь описывается таким, каким он, по нашему мнению, реализовался среди пчел.

13.2. Этапы эволюции социальности

Возникновение и эволюция эусоциальности у пчел, как нам представляется, включает 8 этапов (определение основных терминов см. в разделе 9.1 и табл. 4; в конце описания этапа приводятся современные виды, уровень социальной жизни которых ему соответствует).

I. *Примитивно-субсоциальный* этап: 1) появление заботы одиночно гнездящейся самки о развивающемся потомстве; 2) удлинение периода закладки выводка, вызванное затратами времени на уход за расплодом. – Примитивно-субсоциальные виды широко представлены в подсемействах Halictinae, Xylocopinae, Euglossinae и, очевидно, Nomiinae (раздел 9.3).

II. *Эосоциальный* этап: оказание помощи матери отродившимися дочерьми в течение некоторого периода перед основанием ими собственных гнезд. – Halictini: *Evylaeus villosulus* (Plateaux-Quénu et al., 1989); Xylocopini: *X. sonorina* (Gerling, 1982); по-видимому, Euglossinae: *Eulaema nigrita* (Zucchi et al., 1969; раздел 9.3).

III. *Переходный* этап (появление факультативной и очень примитивной эусоциальности): 1) склонность (поддерживаемая отбором родичей, раздел 12.2) части отродившихся дочерей в некоторых гнездах остаться с матерью насовсем, при этом многие даже не копулируют; 2) помимо ухода за потомством, заложенным матерью, строительство и фуражировка дочерьми новых ячеек, в которые мать откладывает яйца, пока еще немногочисленные; 3) частичная замена дочерьми неоплодотворенных яиц матери своими, что отвечает их генетическим интересам (раздел 12.2); 4) изменения в последовательности закладки ячеек в связи с кооперацией особей; 5) нередкие случаи полигинного основания колонии сестрами после диапаузы (в частности, после совместной перезимовки в материнском гнезде), что резко повышает вероятность не только создания материнско-дочерней колонии, но и ее доведение до вылета репродуктивного потомства (раздел 12.3). – Halictini: *Evylaeus albipes* (Plateaux-Quénu, 1988), *E. rhytidophorus* (Michener, Lange, 1958d), *Seladonia confusa* (Dolphin, 1966; цит. по: Michener, 1990a); Augochlorini: *Augochlorella striata* (Packer, 1990), *Augochloropsis sparsilis* (Michener, Lange, 1959), *Pseudaugochloropsis sordicutis* (Michener, Kerfoot, 1967); Ceratinini: *Ceratina japonica* (Sakagami, Maeta, 1985, 1987), *C. okinawana* (Sakagami, Maeta, 1989); Xylocopini: *Xylocopa combusta* (Bonelli, 1977), *X. pubescens* (Velthuis, 1987), *X. sulcatipes* (R. Stark et al., 1990; R. Stark, 1992); Euglossinae: *Euglossa cordata* (Garófalo, 1985).

IV. *Низший примитивно-эусоциальный* этап (стабилизация эусоциальной жизни и ее становление на популяционно-видовом уровне): 1) стремление (поддерживаемое индивидуальным отбором) всех самок в популяции (у вида в целом), основавших гнезда, заложить с помощью дочерей 2-й выводок (репродуктивный); 2) уменьшение «рабочего» выводка, закладываемого самкой, с целью сохранить свой репродуктивный потенциал для репродуктивного выводка; 3) снижение доли самцов в «рабочем» выводке, в результате чего большая часть дочерей остается неоплодотворенными, задерживается развитие их ovaries и увеличивается их склонность остаться в материнском гнезде; 4) факультативное разделение функций между рабочими (пчелы-фуражиры и внутригнездовые рабочие, в том числе

пчелы-сторожа); 5) первый шаг к морфологической дифференциации каст – различие в средних размерах тела и овариев между маткой и рабочими особями. – Halictini: *Evyllaеus laticeps* (Packer, 1983), *E. versatus* (Michener, 1966b), *E. zephyrus* (Batra, 1966d); многие Allodapini (раздел 9.4).

V. *Средний примитивно-эусоциальный этап* (интеграция колонии): 1) исчезновение самцов в «рабочем» выводке; 2) отчетливое поведенческое и (или) феромонное доминирование матки («родительская манипуляция», раздел 12.1), исключающее возможность копуляции у дочерей из «рабочего» выводка, нормального развития их овариев и закладки ими собственных гнезд (т.е. появление механизмов детерминации каст); 3) неперекрывающаяся морфологическая дифференциация каст. – Halictini: *Evyllaеus cinctipes* (Knerer, Plateaux-Quénu, 1967b), *E. linearis* (Knerer, 1983), *E. umbripennis* (Wille, Orozco, 1970), *Seladonia hespera* (Brooks, Roubik, 1983; Packer, 1985).

VI. *Зрелый примитивно-эусоциальный этап* (усиление эффективности семейной жизни): 1) увеличение числа рабочих выводков, что приводит к резкому увеличению репродуктивного выводка колонии; 2) отказ от полигинного основания колонии вследствие усовершенствования стратегии каждой матки на предыдущих этапах, позволяющей ей обойтись без помощниц при выращивании 1-го «рабочего» выводка. – Halictini: *Evyllaеus malachurus* (Noll, 1931, и др.; см. раздел 10.1), *E. pauxillus* (B. Smith, Weller, 1989; Packer, 1991).

VII. *Высший примитивно-эусоциальный этап* (переходный к продвинутой эусоциальности): 1) переход от производства отдельных выводков к непрерывному выращиванию потомства в течение всего сезона; 2) создание запасов корма в гнезде; 3) переход от однократного снабжения ячеек пищей к «прогрессивному» кормлению личинок (дают корм порциями; это свойство варьирует по степени выражения у разных видов шмелей, кроме того, отсутствует у Meliponinae, находящихся на следующем этапе); 4) терморегуляция колонии и инкубация потомства; 5) зачатки коммуникационных связей между особями (способность оценивать запасы корма в гнезде, организовывать коллективную защиту колонии и т. п.). – Все виды *Bombus* (кроме двух, перешедших к клептопаразитизму; раздел 11.8).

VIII. *Продвинуто-эусоциальный этап* (переход колонии к «вечной» жизни): 1) неспособность матки самостоятельно закладывать колонию, которая размножается делением (путем роения); 2) облигатная ранняя и необратимая детерминация каст, приводящая к их сильной морфологической, физиологической и этологической дифференциации; 3) облигатный возрастной полиэтизм (изменение функций рабочих особей с их возрастом); 4) коммуникационные и информационные каналы управления семьей («танцы», феромоны тревоги и т. п.); 5) резкое уменьшение репродуктивного потомства. – Meliponinae и Arpinae (раздел 9.5 и 9.6).

Выделенные этапы достаточно последовательны и сопоставимы: большинство собственно эусоциальных этапов (от III до VIII) предполагает изменение 5 параметров биологии вида (они подробно обсуждаются в гл. 9-11). Естественность этапов подтверждается тем, что среди современных пчел имеются виды (обычно даже из разных родов и триб) полностью соответствующие каждому из них. Вместе с тем, как и любые другие попытки расчленить непрерывный процесс на дискретные куски, разделение эволюции социальности на этапы во многом условно. Особенно это касается 5 этапов эволюции примитивно-эусоциальных колоний (этапы III-VII), что подчеркивается наличием многих видов пчел, по уровню

, *Halictus rubicundus* (Yanega, 1988, 1989; Packer, Owen, 1989b), *Evyllaes duplex* (Sakagami, Hayashida, 1968), *E. lineatulus* (Eickwort, 1986) *E. rhytidophorus* (Michener, Lange, 1958d) III),
 « » (*rhytidophorus*) IV). *Evyllaes calceatus* V,
 (Sakagami, Munakata, 1972) (IV).

– IV), VII (Bombinae Apinae; Allodapini (

13.3.

III,
 « ».
 « »: 1) , 2)
 , 3)
 4)
 12.2,
 4- 6- 7- 8-
 (,).
 12.2).
 (6.4),) ()
 « » , , ()

, (, , -
) (4 , -
), (, - , -
 (, , - , -
 (,), -
 , , -
 : 1) , 2) -
 , 3) -
 , -
 , (, ; 6.3), -
 (. . , -
 ; 9.1), -
 (9.3). (,), -
 , -
 (Knerer, 1969).
Evylaeus (+ Dialictus). -
Evylaeus, (10.1), -
 , -
 (9.3),- , -
 , -
 , -
 (9.1), -
 Halictinae, Xylocopinae Euglossinae, -
 , -
 (. . II), -
 (9.3) (9.4-9.6, 10.1 11.1, .
 5), , -
 , -

III) « 10.2 » 11.1). (12.2), 12.2 . 6). 0.8 ($K > 0.8$, K , 12.1, $K > 0.8$ ((Sakagami, Maeta, 1989) *eratina okinawana*, 6- 49 ; 2 (38 - , 11 - 350 ; 2). (4.2 2.1). (*Augochlorella striata*, *Evylaeus rhytidophorus*, *E. versatus*, *E. zephyrus*, *Seladonia confusa*) (Michener, 1974). (, Starr, 1985; : Kukuk et al., 1989)

(Legewie, 1925 ; Weyrauch, 1939; Michener, 1969 , 1974)

Andersson, 1984)

(: Michener, 1974;

copinae Bombinae).

(Halictini, Augochlorini, Xylo-

134.

, 16

1)

2)

3)

4)

5)

6)

(:

Seladonia hespera

, ; Brooks, Roubik, 1983; Packer, 1985) -
 (), ;
 7) ;
 8) ,
 ;
 9) ,
 ;
 10) ;
 11) ;
 12) ;
 13) « » ;
 14) ;
 15) ;
 16) .
 , 1- , -
 . , -
 . -
 . (-
 ,) . -
 , , -
 , (VI), *Evylaeus marginatus* (.5) « »
 (V),
 (III). Allodapini
 IV, « » (VII.)
 , -
 , -
 . -
 (12.3) Halictini Xylocopinae: 1)
 « » ()
 , 2) -
 « » (1, 2 3)
 . 1-
 , 2- -*Evylaeus marginatus*, *Ceratina*
japonica Allodapini.
 .
 .
 ,
Halictus quadricinctus, *H. sexcinctus* *H. tsingtouensis*
 (Sakagami, 1980; Eickwort, 1985; 10.1), a y Allodapini
 (Michener, 1964b, 1974; 9.3). , -

вании двух выводков за один сезон маловероятен, некоторые виды пчел, колонии которых по уровню социальной жизни находятся даже близко к среднему этапу, переходят к одиночному существованию, например: *Euvlaeus calceatus* в горах о. Хоккайдо (Sakagami, Munakata, 1972). Иногда такая реверсия носит частичный характер, например: у *E. imitatus* в канадской провинции Онтарио (Knerer, Plateaux-Québec, 1967b) «рабочий» выводок включает много (до 45%) самцов, в то время как в южных частях ареала самцы в нем отсутствуют полностью (Michener, Wille, 1961; Michener, 1969a).

Вместе с тем для видов, колонии которых достигли высшего этапа примитивной эусоциальности (так же, как и для продвинуто-эусоциальных видов), возврат к одиночной жизни, по-видимому, уже невозможен. Так, шмели (и осы-веспиды) даже в условиях Арктики все же всегда выращивают «рабочий» выводок, хотя и небольшой.

В качестве специфических реверсий к одиночной жизни можно рассматривать переход некоторых пчел, бесспорно бывших ранее эусоциальными, к клептопаразитизму на родственных им группах (гл. 3, табл. 2). Примеры этому есть среди Allodapini (все виды *Inquilina* и некоторые другие роды и виды) и Bombinae (все виды *Psithyrus*, а также *Bombus hyperboreus* и *B. inexpectatus*).

Эволюция эусоциальности в разных группах пчел. Распределение колоний изученных к настоящему времени эусоциальных пчел из разных таксономических групп по уровню социальной организации выглядит следующим образом. Колонии Halictinae характеризуются наиболее широким спектром, охватывающим 4 этапа (III-VI, причем на двух последних представлены только они), но самых высших этапов не достигают. Эусоциальные Xylocopinae и Euglossinae остановились на двух самых низших этапах (III и IV). Колонии современных Apinae и Meliponinae, наоборот, занимают исключительно два самых высших этапа в эволюции эусоциальности (VII и VIII), которых достигли только они.

Указанные таксоны пчел имеют четкие биологические различия, прежде всего по местам и способам устройства гнезд и по используемым строительным материалам: галиктины выкапывают гнезда в почве, применяя пигидиальный способ сооружения ячеек; цератины, ксилокопы и аллодапины выгрызают гнезда в мягкотелых стеблях растений, выполняя строительные работы преимущественно мандибулярным способом, или используют пустотелые стебли растений; эуглоссины, шмели, мелипонины и апины также мандибулярным способом лепят ячейки из смолы или воска (или из их смеси) в открытых местах или внутри относительно больших полостей. Эти особенности гнездования, характерные, без сомнения, еще для живших одиночно предков соответствующих групп (Bombinae, Meliponinae, Apinae) или современных эусоциальных видов (у Halictinae, Xylocopinae и Euglossinae), не только во многом детерминировали устройство гнезд эусоциальных колоний и их биологию, но и как будет показано ниже, позволяют объяснить достигнутый ими уровень социальности и даже оценить перспективы ее дальнейшей эволюции в разных группах.

Начнем с галиктин. Колониальные гнезда видов, даже достигших наиболее высоких (для галиктин) уровней социальности (например, *Euvlaeus malachurus* и *E. marginatus*), почти не отличаются от гнезд одиночно живущих видов галиктин, кроме большего числа ячеек (колонии *E. marginatus* часто включают сотни особей, раздел 10.5), а также обычно усложнения устройства входа в гнездо для организации его охраны пчелами-сторожами (раздел 10.4). Консервативная стабильность архитектуры гнезд галиктин объясняется как сохранением прежнего субстрата гнездования (почва), так и морфобиологическими особенностями этих

развития эусоциальности у *Proxylocopa* может быть во многом сходен с галиктинами, имеющими аналогичное гнездование.

По сравнению с Halictinae, *Ceratina* и *Xylocopa* эусоциальные виды трибы Allopodini, казалось бы, имеют явные биологические предпосылки для развития социальной жизни вплоть до продвинутой эусоциальности: отсутствие перегородок в гнезде позволяет легко осуществлять уход за потомством и способствует установлению коммуникации между особями, этому же благоприятствует и наличие у большинства аллодапин «прогрессивного» кормления личинок, известной среди пчел еще только у шмелей и апин. В действительности, эволюция колоний аллодапин ограничена низшим примитивно-эусоциальным уровнем (этап IV), так как эти пчелы практически не используют никаких строительных материалов (кроме опилок для сужения входного отверстия гнезда), что не дает им возможности ни создавать большие семьи, ни сооружать сосуды для хранения запасов корма, ни тем более устраивать свободные от субстрата гнезда.

Подведем некоторые итоги. Сделанный выше анализ позволяет утверждать, что ни Halictinae, ни Xylocorinae без существенных изменений в своей биологии не смогут продвинуться по уровню социальной жизни заметно дальше того этапа эволюции эусоциальности, который уже достигнут наиболее продвинутыми в этом отношении представителями данных групп (Halictinae –этапа VI, Xylocorinae –этапа IV). При этом в обоих подсемействах эусоциальными стали лишь некоторые их представители.

Иная картина наблюдается в семействе Apidae, три из четырех подсемейств которого полностью перешли к эусоциальной жизни, достигнув при этом высших уровней ее организации (этапов VII и VIII), недоступных для большинства других пчел. Исходные биологические предпосылки для успешной эволюции эусоциальности апид можно обнаружить еще у Euglossinae, все изученные виды которых (за исключением *Euglossa cordata*; раздел 9.48) остаются одиночными (точнее субсоциальными): лепка ячеек (рис 135, 136) из смолы, устройство гнезд в готовых полостях или на открытых местах, развитая забота матери о развивающемся потомстве (раздел 9.3).

По мнению большинства современных авторов (см. ссылки в разделах 9.1, 9.6 и 12.2), предки Vombinae и Meliponinae с Arinae перешли к эусоциальной жизни независимо друг от друга. Это хорошо согласуется и с представлениями о филогенетических отношениях внутри Apidae (Michener, 1990c). Независимое возникновение эусоциальности, но на основе очень близкой биологии их одиночных предков, которая наблюдается у большинства современных Euglossinae, также хорошо объясняет, с одной стороны, большое сходство в организации семей у Meliponinae и Arinae, а с другой, – их различия, например, Meliponinae в основном, сохраняют использование растительной смолы при строительстве ячеек и «массовое» провиантирование ячеек, от чего почти полностью отказались *Bombus* и *Apis*. Поэтому последовательность Euglossinae (субсоциальность и переходный этап) → Vombinae (зрелая примитивная эусоциальность) → Meliponinae + Arinae (продвинутая эусоциальность), показывающая основные этапы возникновения и эволюции семейной жизни у Apidae, не отражает действительного хода эволюции в семействе, который не был линейным.

Матки продвинуто-эусоциальных видов не могут самостоятельно существовать и основывать колонии. Наличие такой облигатной эусоциальной жизни среди всех насекомых известно только для Meliponinae и Arinae (разделы 9.5 и 9.6). Их колонии, охарактеризованные выше 5 параметрами этапа VIII, очень сходны по своей организации, отличаясь в основном только степенью и формой выражения

, « (» . .). - ,
 . (. .), ,
 - Meliponinae Apinae
 . -
 « » (»), - « -
 , « »
 (), -
 (,), -
 , (12.2) , -
 . - -
 - -
 , (-
 , . .)
 , VII). (. .)
 , (-
), - ,
 . ,
 (11.7).

- B.B.* 1946. .51, .3. .54-62. //
- [.] *Alpatov V.V.* Bee races and red clover pollination // *Bee World*. 1948. Vol.29, N 8. P.61-63. //, 1969. .45-79. //, 1955.
- H.H.* N 9. .51-53. //, 1955.
- H.H.* *Dasypoda plumipes* Pz. (Hymenoptera, Melittidae) // 1963. T.42, .1. C. 115-117. //, 1982. .56-58. //, 1985. N 5. .38-44. //, 1988. N 2. .38-40. //, 1986. 398 .
- *A.A. Megachile willughbiella* - //, 1988. N 2. .38-40. //, 1986. 398 .
- *Senotainia tricuspis* Mg. //, 1939. . 24, N 3. .304-306. //, 1986. 398 .
- (Hymenoptera, Sphecoidea, Apoidea) //, 1990. .22-24. //, 1989).
- Sarcophagidae* (Diptera) (Apoidea, Hymenoptera) //, 1984. .128. .53-63. //, 1954. 75 .
- //, 1984. .128 .87-93. //, 1969. .80-148. //, 1986. 16 . (. 27.03.1986. N 2082-). //, 1969. .436-476. //, 1984. 528 . //, 1972 . N 7. .40-41. //, 1972 . N 9. .41-42. //, 1982. 51 . //, 1984. 62 . //, 1985 .), 1986. .43-73. //, 1990. .56-62. //, 1954. 56 . //, 1977. .49-73. //, 1984. 69 . //, 1936. .61-99. //, 1947. 290 .
- (Hymenoptera Aculeata) //, 1915 . 10, N 7. .214-220. //, 1915 . 10, N 9. .257-275. //, 1916. .41, N 7. .1-57. //, 1926. N 2/3. .1-6.
- A.B.* 1922-1924 //, 1926. N 2/3. .1-6.

- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб: Наука, 1991. 539 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Длусский Г.М. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С.3-25.
- Долгов Л.А. Особенности биологии шмелей, заселяющих искусственные гнезда // Насекомые-опылители с.-х. культур. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1982. С.83-86.
- Дорошина Л.П. Противогрибковая адаптация пчел-листорезов (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) // 9-й съезд Всес. энтомол. о-ва. Тез. докл. (Киев, окт. 1984). Киев: Наук, думка, 1984. 4.1. с 148.
- Дочкова Б.К., Атанасов Н., Атанасова Е.В. Морфо-экологични изследвания на *Halictus calceatus* Scop. (Hymenoptera, Halictidae) // Экология. 1984. Т. 13. С.56-65.
- Еськов Е.И.С Терморезим шмелиного гнезда и механизм его регулирования // Насекомые-опылители с.-х. культур. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1982. С.43-45.
- Еськов Е.К. Эволюция семьи у пчелиных // Журн. общей биол. 1982. Т. 43, N 2. С. 186-196.
- Еськов Е.К., Долгов Л. А. Регуляция температуры в гнезде и ее роль в жизни шмелиной семьи // Зоол журн. 1986. Т.65, вып.10. С.1500-1507.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 277 с.
- Зерова М.Д., Ромасенко Л.П. Хальциды (Hymenoptera, Chalcidoidea) – паразиты пчел-мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae) фауны СССР // Зоол. журн. 1986. Т.65, вып.П. С. 1635-1643.
- Зинченко Б.С. Вредители опылителей люцерны // Пчеловодство. 1981а. N 10. С.29.
- Зинченко Б.С. К разведению одиночных пчелиных Hymenoptera, Apoidea - опылителей люцерны // Междунар. симп. по пчелоопылению энтомофильных культур и медоносной базе пчеловодства (Кишнев, 31 авг. -5 сент. 1981). Кишнев: Апимондия, 1981б, с.26-27.
- Зинченко Б.С. Опылитель сельскохозяйственных культур // Пчеловодство. 1984а, N 1, с. 16.
- Зинченко Б.С. К разведению одиночных пчелиных (Hymenoptera, Megachilidae) - опылителей люцерны и плодовых культур // 9-й съезд Всес. энтомол. о-ва. Тез. докл. (Киев, октябрь 1984). Киев: Наук. думка, 1984б. Ч.1. С. 183-184.
- Зинченко Б.С., Осычнюк А.З., Корбецкая Л.А. К биологии мегахилы *Megachile centuncularis* L. – опылителя люцерны // С.-х. биол. 1980. Т. 15, N 4. С.625-627.
- Иванов С.П. Методика изучения гнезд пчелиных // Вестн. зоол. 1977. N 1. С.81-84.
- Иванов С.П. Переселение пчел *Osmia tufa* L. (Apoidea, Megachilidae) в период гнездования // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1983. N 5. С.40-43.
- Каспарян Д.Р. Введение. Подсем. Pimplinae (Ephialtinae) // Определитель насекомых европейской части СССР. Т.3. Перепончатокрылые. Л.: Наука, 1981. Ч.3. С.1-97.
- Керенский И.П. Два случая колебания строительного инстинкта пчел // Протоколы заседаний о-ва естествоиспыт. при Донском ун-те 1916-1918. Ростов-на-Дону: Донской ун-т, 1919. Вып.1. С.74-76.
- Кипятков В.Е. Происхождение общественных насекомых. М.: Знание, 1985. 62 с.
- Кипятков В.Е. Проблема происхождения общественных насекомых: обзор и синтез // Докл. на 38-м ежегод. чтении памяти Н.А.Холодковского (Ленинград, 4-5 апр. 1985). Л.: Наука, 1986. С.3-42.
- Кипятков В.Е. Мир общественных насекомых. Л.: ЛГУ, 1991. 406 с.
- Колох Г.Ф. Условия гнездования и паразиты одиночной пчелы (*Osmia sogdiana* F.Mor.) // Вопросы музееведения. Ташкент: Фан, 1970. С.72-74.
- Костылев А.Д., Виноградов С.Н. Роль пчел в повышении семенной продукции люцерны. Ростов-на-Дону: Азово-Черномор. изд-во, 1934. 19 с.
- Крейн Е. Пчеловодство мира в прошлом и настоящем // Пчела и улей. М.: Колос, 1969. С. 15-29.
- Купчикова Л.М. Гнездование шмелей в Коми АССР // Энтомол. обзор. 1959. Т.38, вып.3. С.540-545.
- Левченко И.А. Индивидуальное распознавание особей в семье медоносных пчел // Химическая коммуникация животных. Теория и практика. М.: Наука, 1986. С.97-103.
- Левченко И.А., Шалимов И.И. Железа Насонова у пчел-сборщиц // Пчеловодство. 1975. N 9. С. 26-27.
- Макгрегор С.Е. Насекомоопыление и его значение в международном плане // Апиакта. 1973. Т. 8, N 4. С.164-166.
- Мальшев С.И. К биологии одинокеров и их паразитов // Труды Рус. энтомол. о-ва. 1911. Т.40, N 2. С. 1-58.
- Мальшев С.И. Жизнь и инстинкты цератин (Hymenoptera, Apidae). Сравнительное и экспериментальное исследование // Труды Рус. энтомол. о-ва. 1913. Т.40, N 8. С. 1-58.
- Мальшев С.И. К вопросу о классификации пчелиных и осиных гнезд // Рус. энтомол. обзор. (1917) 1921. Т.18. С.1-19.
- Мальшев С.И. Гнездование коллетов, *Colletés* Latr. (Hymenoptera Apidae) // Рус. энтомол. обзор-1923а. Т.18. С.103-124.
- Мальшев С.И. Гнездование *Melitta leporina* Pz. (Hymenoptera, Apidae) // Изв. Петрогр. научн. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1923б. Т.6. С.64-70.

- Мальшев С.И.* Гнездование панургин, *Panurginus Nyl.* (Hym. Apoidea) // Изв. Петрогр. научн. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1924а. Т.9, N 2. С. 196-200.
- Мальшев С.И.* Гнездование длинноусых пчел подрода *Macrocera* Latr. (*Tetralonia* Spin.; Apoidea) // Изв. Петрогр. научн. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1924б. Т.8. С.251-266.
- Мальшев С.И.* Гнездование спиралеусых пчел рода *Systropha* Latr. (Hymenoptera Apoidea) // Рус. энтомол. обзор. 1925а. Т. 19, вып. 1. С.21-26.
- Мальшев С.И.* Гнездование антофор, *Anthophora* Latr. (Hymenoptera, Apoidea) // Труды Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1925б. Т.55, вып.2. С.137-183.
- Мальшев С.И.* Гнездование *Rophites* Spin. (Hymenoptera Apoidea) // Русск. Энтомол. обзор. 1925в. Т.19, вып.2. С.105-110.
- Мальшев С.И.* Эволюция инстинктов у пчел // Пчеловодн. дело (Москва). 1926а. N 1, вып.44. С.7-10.
- Мальшев С.И.* Гнездование земляных пчел, *Andrena* F. (Hymenoptera, Apoidea) // Труды Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1926б. Т. 56, вып.2. С.25-78.
- Мальшев С.И.* Гнездование мохноногих пчел, *Dasypoda* Latr. (Hymenoptera, Apoidea) // Труды Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1927. Т.57, вып.2. С.123-146.
- Мальшев С.И.* Биологические особенности шмелей // Пчеловодн. дело (Москва). 1928а. N 5 (Вып.70). С.237-238.
- Мальшев С.И.* История жизни шмелиной общины // Пчеловодн. дело (Москва). 1928б. N 6 (Вып.71). С.292-297.
- Мальшев С.И.* Проблема одомашнивания шмелей // Пчеловодн. дело (Москва). 1929в. N 8/9 (Вып. 73). С.401-405.
- [*Мальшев С.И.*] *Malyshev S.J.* Lebensgeschichte der *Anthophora acervorum* L. // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1928г. Bd 11, H.5. S.763-781.
- [*Мальшев С.И.*] *Malyshev S.J.* The nesting habits of *Macropis* Pz. (Hymen. Apoidea) // Eos. 1929. Т.5, cuad.1. P.97-109.
- [*Мальшев С.И.*] *Malyshev S.J.* Nistgewohnheiten der Steinbienen *Lithurgus* Latr. (Apoidea) // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1930. Bd 19, H. 1. S.116-134.
- Мальшев С.И.* Наставления к собиранию и изучению гнезд пчел и некоторых других перепончатокрылых. Л.: Изд-во АН СССР, 1931а. 81 с.
- [*Мальшев С.И.*] *Malyshev S.J.* Lebensgeschichte der Holzbienen *Xylocopa* Latr. (Apoidea) // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1931б. Bd 23, H.3/4. S.754-809.
- [*Мальшев С.И.*] *Malyshev S.I.* The nesting habits of solitary bees. A comparative study. // Eos. (1935) 1936. Т.11, cuad.3. P.201-309.
- [*Мальшев С.И.*] *Malyshev S.J.* Lebensgeschichte der Osmien (*Osmia* Latr.) (Hymen. Apoidea) // Zool. Jb. (Abt. Syst.). 1937. Bd 69, H.2. S.93-176.
- Мальшев С.И.* Жизнь и инстинкты карликовой ксилокопы *Xylocopa iris* Christ. (Hymenoptera, Apoidea) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1947. N 1. С.53-77.
- Мальшев С.И.* Пути и условия происхождения пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) // Докл. АН СССР. 1950. Т.72, N 5. С.969-973.
- Мальшев С.И.* Пути и условия возникновения инстинктов пчел (Hymenoptera, Apoidea) в процессе эволюции // Труды Всес. энтомол. о-ва. 1951. Т.43. С.83-114.
- Мальшев С.И.* Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Сов. наука, 1959. 297 с.
- Мальшев С.И.* Дикie опылители на службе у человека. М.; Л.: Наука, 1963. 67 с.
- Мальшев С.И.* Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.; Л.: Наука, 1966. 326 с.
- Мальшева М.С.* Пчелы-листорезы рода *Megachile* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae), вредящие молодым насаждениям в СССР // Энтомол. обзор. 1958. Т.37, вып.2. С.319-329.
- Мариковская Т.П.* Новые данные по биологии некоторых видов колониальных пчелиных (Hymenoptera, Megachilidae) Юго-Востока Казахстана // Энтомол. обзор. 1968. Т.47, вып.4. С.796-805.
- Мариковская Т.П.* К изучению колониальных пчел Алма-Атинского заповедника // Тр. Алма-Атинск. гос. заповедника. 1970. Т.9. С.211-216.
- Мариковская Т.П.* К биологии пчелиных (Apoidea) Юго-Востока Казахстана // Труды Всес. энтомол. о-ва. 1972. Т.55. С.187-216.
- Мариковская Т.П.* Биология пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) юго-востока Казахстана. Автореф. дисс. ... кандидата биол. наук. Алма-Ата: Ин-т зоол. АН КазССР, 1974. 24 с.
- Мариковская Т.П.* К систематике пчелиных трибы *Anthophorini* (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae) // Энтомол. обзор. 1976. Т.65, вып.3. С.684-690.
- Мариковская Т.П.* Пчелиные – опылители сельскохозяйственных культур. Алма-Ата: Наука, 1982. 115 с.
- Мариковская Т.П.* Новые данные по биологии галиктин (Apoidea, Halictinae) в горах Заилийского Алатау // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1984. N 2. С.24-31.
- Мариковская Т.П.* Гнездование двух видов антофорин (Hymenoptera, Anthophorinae) // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1989. N 1. С.67-73.

1983. N 3. 28. // (Apoidea) //
 : , 1985. 6. 60-67. 1957. 1.
 // 1915. 10,
 N 4. 97-110. Osmia rufa L. // 9-
 (, 1984). : , 1984. 2. 79.
 [.] (Apoidea) :
 , 1959. 92 .
 [A.3.] . 12. . 4. :
 , 1970. 158 . //
 . 1956. 61, 4/5. 467-484. (Hymenoptera,
 Bombus) // . 1962. 67, 3. 38-44.
 // . 1. : , 1967. 1.
 .116-121. (Hymenoptera, Apoidea)
 I. Megachilidae // . 1971. 50, 1. 66-78.
 (Hymenoptera, Apoidea)
 II. Halictidae // . 1972. 51, 2. 282-295.
 (Apoidea) 3.
 Andrenidae // . 1972. 51, 8. 1201-1205.
 (Hymenoptera, Apoidea) //
 26- (, 6 . 1973). : , 1974 .
 3-48. (Hymenoptera, Apoidea)
 IV. Anthophoridae // . 1974 . 53, 2. 324-333.
 () // . 1974 .
 .53, . 449-453.
 // . 1974 . T.35, N 4. 507-517.
 (Hymenoptera, Apoidea)
 5. //
 . 1974 . 53, 6. 882-887. (Hymenoptera, Apoidea) . VI.
 // . 1975. 54, . 555-564.
 () // . 1976. N 2. 7-12.
 [] Michener C.D. The social behavior of the bees. Belknap Press.
 Cambridge, 1974. XII+404p. // . 1977. T.56, 1. C.235-237.
 (Hymenoptera, Apoidea)
 VII. // . 1978.
 .57, 4. 762-771. Megachile rotundata
 , 1982. 136 . XVII, 1 (. ; N 129).
 (Halictidae). Halictinae. Nomioidini (
). : , 1983. 199 . Halictus Latreille sensu stricto (Hymenoptera,
 Halictidae) // . 1984a. T.63, 2. C.340-356. Halictus Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Halictidae)
 Halictini Prohalictus
 // . : , 1984 . 9. 446-481. Halictus
 Latreille sensu stricto (Hymenoptera, Halictidae) // .
 1984 . 128. 16-32.

- Halictus Latreille (Hymenoptera, Halictidae) -
 7 8 : Platyhalictus // . 1984. . 128.
 .33-48.
- Halictus Latreille (Hymenoptera, Halictidae) -
 7- 8- : Monilapis Cockerell // . . .
 1985. .132. .77-105.
- Halictus Latreille (Hymenoptera, Halictidae) -
 7- 8- : Tythhalictus Pesenko // . 1986 . .65,
 .3. .618-632.
- Lasioglossum
 sensu stricto (Hymenoptera, Halictidae) //
 . 1986 . .159. .113-151.
- I.
 // . 1989. .206. .8-119.
- [.] *Pesenko Y.A.* A new halictine bee of the tribe Nomioiini from Madagascar (Hymenoptera:
 Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1993. Vol.66, N 1. P. 1-5.
- *A.C.*, *Apis cerana cerana*
 F. (Hymenoptera, Apoidea) // . 1989. .68, .3.
 .527-548.
- (Hymenoptera, Apoidea) :
 // . 1992.
 .71, .2. .251-265.
- *Strigosella grandiflora* *Erysimum*
badghysi (Brassicaceae) (Hymenoptera, Apoidea) :
 // . 1980. .59, .4. .768-782.
- // : . . . , 1982. .106-116.
 *A.A.* *Eucerini*
 (Hymenoptera, Anthophoridae) // . 1988. .67,
 .4. .846-860.
- (Apoidea) .1.
 // . 1929. .59, .2. .21-46.
 : . . . , 1981. 399 .
- (Hymenoptera, Apidae, Bombus
 Latr.) // , 1988. .142-147.
 // , 1977. .5-9.
- // -
 : . . . , 1954. .184-204.
- *Anthophorinae* -
 (Hymenoptera, Apoidea) // .
 . 1967 . .38. .330-365.
- *A.A.* *Systropha* Ill. (Hymenoptera: Apoidea:
 Halictidae) // *Polsk. Pismo entomol.* 1967 . Vol.37, N 4. P.677-698.
- *B.B.* *Biastes* Panz. (Hymenoptera, Nomadidae) //
 1933. .2, .1. .51-75.
 (Hymenoptera, Apoidea) // .
 . 1935. N 5. .351-408.
- *Dioxys* Lep. (Hymenoptera Apoidea) // 1936.
 .3. .3-32.
- [.] *Popov V.* . Zur Kenntnis der Bienengattung *Parammobatodes* Popov (Hymenoptera, Apoidea)
 // *Konowia.* 1937. Bd 16, H.1. S.10-14.
- *B.B.* *Fideliidae* //
 1939. T.27, N 9. .645-647.
- *Anthophora meridionalis* Fedtsch. (Hymenoptera, Apoidea) //
 . 1941. .20, .4/5. .572-582.
- *Dioxyna*e (Hymenoptera, Megachilidae) //
 . 1947. .29, .1/2. .84-92.
- -Hymenoptera //2. ; :
 , 1948. .195-222.
- *Pararhophitini* (Hymenoptera, Anthophorinae) -
 // . 1949. .66, N 3. .507-510.

- . . . Amegilla Friese (Hymenoptera, Apoidea) // . . . 1950. .31, .1/2.
 257-261.
 Ammobates Latr. (Hymenoptera, Anthophoridae) //
 1951. .9,895-949.
 Tridentosmia Schmied. (Hymenoptera, Megachilidae) -
 // 1952. .31, .2. .183-190.
 (Hymenoptera, Apoidea) -
 // 1952. .10. .61-117.
 // 1952. .31, .4. .494-503.
 (Dioxynae),
 (Hymenoptera, Megachilidae) // 1953. .13. .337-351.
 Radoszkowskiana (Hymenoptera, Megachilidae) -
 // 1955. .34, .3. .547-556.
 (Hymenoptera, Apoidea) //
 1956. .35, .1. .159-171.
 Ctenoplectra F.Sm. (Hymenoptera,
 Melittidae) // 1956. .108, N 5. .969-972. //
 1956. .35,582-598.
 Macropis, Epeoloides (Hymenoptera, Apoidea) Lysi-
 machia (Primulaceae) // 1958. T.37,C.499-519.
 (Hymenoptera, Apoidea) //
 1962. .30. .291-309.
 Megalosmia Schmied. (Hymenoptera, Megachilidae) //
 1962. .18. .155-162. //
 1967. .38. .11-329. //
 A.A. Xylocopini (Hymenoptera, Apoidea) //
 1961. .40, .2. .393-404.
 Anthophora Latr. (Hymenoptera, Anthophoridae) //
 1984. .128. .74-81.
 21. 5. : , 1987.
 248 : , 1975. 24 .
 Metallinella atrocaerulea (Hyme-
 noptera, Megachilidae) // 1978. .57, .3. .515-519.
 Nomioides minutissimus (Rossi) (Hymenoptera, Halictidae) //
 1979. T.58, .4. .762-765.
 Andrena chrysopus Per. (Hymenoptera, Andreni-
 dae) // 1980. N 3. C.88-90.
 Andrena F. (Hymenoptera, Andrenidae) // -
 1981. .60, .4. .766-774.
 (Hymenoptera, Apoidea) // -
 : , 1981. .114-116.
 // -
 : , 1981. .116-118. -
 // , 1982. .132-135.
 (Hymenoptera, Anthophoridae) -
 // 1984. .128. .82-85.
 Paranthidiellum lituratum Stelis
 punctulatissima // 1985. N 3. .77-79.
 Anthophora caucasica Rad. Eucera pusilla Mor. (Hymenoptera, Antho-
 phoridae) // 1986. .65, .2. .301-303.
 Dasygoda braccata Eversm. - //
 1987. .66, .2. .299-301.
 Megachile bicoloriventris Mocs. (Hymenoptera, Apoidea) -
 // :
 , 1987. .61-65.
 Colletes Latr. -
 Epeolus cruciger Pz. (Hymenoptera, Colletidae Anthophoridae) //
 (. 03.06.88 N 4388- 88). 1988. 14 .

- Радченко В.Г. Биология шмелиной семьи. Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1989а. 55 с.
- Радченко В.Г. О гнездовании *Andrena nigroaenea* и *Lasioglossum xanthopus* (Hymenoptera, Andrenidae, Halictidae) // Вестн. зоол. 1989б. N 1. С.71-75.
- Радченко В.Г. Основные тенденции в эволюции гнездования пчел (Hymenoptera, Apoidea) // Успехи энтомологии в СССР: Насекомые перепончатокрылые и чешуекрылые. Материалы 10-го съезда Всес. энтомолог. о-ва (Ленинград, сент. 1989). Л.: Зоол. ин-т, 1990. С. 102-104.
- Радченко В.Г. Происхождение социальности у насекомых: решение проблемы полигинного основания колоний в рамках гипотезы гаплодиплоидии // Энтомолог. обозр. 1992а. Т.71, вып.3. С.505-509.
- Радченко В.Г. Эволюция гнездования и социального образа жизни пчел (Hymenoptera, Apoidea). Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб: Зоол. ин-т, 1992б. 52 с.
- Радченко В.Г. Эусоциальные колонии пчел-галиктин (Hymenoptera, Halictidae, Halictinae). Киев: Ин-т зоол. АН Украины, 1993. 60 с.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Определительная таблица пчел рода *Dasypoda* Latreille (Hymenoptera, Melittidae) европейской части СССР с обозначением лектотипов // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т.184. С.114-121.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Об эффекте старения цветков люцерны и его влиянии на урожай семян // Сб. научн. трудов по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л.: Всес. ин-т растениевод., 1990. Т.137. С.30-33.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А., Малышева Н.Ю., Веселовский В.Г. Некоторые способы повышения плодovitости люцерновой пчелы-листореза (Hymenoptera, Apoidea) в условиях разведения // Вестн. зоол. 1993 (в печати).
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т.174. 191 с.
- [Расницын А.П.] *Rasnitsyn A.P.* Paleontological succession of the hymenopterans // Proc. 18th Intern. Congr. Entomol. (Vancouver, July 3rd-9th, 1988). Abst. a. Author Index. [Vancouver], [1988]. P.9.
- Речкин Д.В., Долгов Л.А. Оценка факторов, влияющих на гнездование шмелей // Научн.-техн. бюл. СО ВАСХНИЛ. 1984. N 22. С.46-50.
- Романькова Т.Г. Новые данные о *Stenoplectra davidi* (Hymenoptera, Apoidea, Stenoplectridae) из Приморского края // Вестн. зоол. 1989. N 4. С.60-63.
- Ромасенко Л.Г. Гнездостроящие мегахилиды (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) Украины и их экологические особенности. Автореф. дис. ... кандидата биол. наук. Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1984. 23 с.
- Ромасенко Л.П. Строение гнезд некоторых видов пчелиных рода *Megachile* Latr. (Apoidea, Megachilidae) // Фауна и биоценологические связи насекомых Украины. Киев: Наук. думка. 1987. С.69-75.
- Ромасенко Л.Г. Пчелы мегахилиды (Apoidea, Megachilidae) Украинского государственного степного заповедника (Хомутовская степь, Каменные могилы). Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1990. 64 с.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. М.: Мир, 1985. 572 с.
- Сапаев Е.А. К изучению зимовки мегахил в искусственных гнездовьях // 9-й съезд Всес. энтомолог. о-ва. Тез. докл. (Киев, октябрь 1984). Киев: Наук. думка, 1984. Ч.2. С.140-141.
- Синадский Е.К., Каргополов Е.А. Результаты опытов по опылению люцерны пчелами в Южном Казахстане // С.-х. наука в Казахстане. 1935. N 3/4. С.83-87.
- Ситдииков А.А. Гнездование пчелы *Lasioglossum (Evylaeus) quadrinotatum* (Hymenoptera, Halictidae) // Вест. ЛГУ. 1987, N 1. С.107-109.
- Ситдииков А.А., Песенко Ю.А. Подродовая классификация пчел рода *Eucera* Scopoli (Hymenoptera, Anthophoridae) со схемой филогенетических отношений между под родами // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т.175. С.75-101.
- Скориков А.С. Шмели Палеарктики. Часть I. Общая биология (со включением зоогеографии). Петроград: Сев. обл. станция защиты раст., 1922. Т.4, вып.1. 160 с.
- Скориков А.С. К вопросу о поднятии семенной продукции клевера // Изв. Гос. ин-та опыт. агрономии. 1928. Т.6, N 1. С.19-27.
- Скориков А.С. Современное состояние вопроса об осеменении культур насекомыми // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т.4, вып.1. С.1-70.
- [Скориков А.С.] *Skorikov A.S.* Die grönländischen Hummeln im Aspekte der Zirkumpolarfauna // Entomol. Medd. 1937. Bd 20. S.37-64.
- Смарагдова Н.П. Клевер и пчелы в нечерноземной полосе. М.: Изд-во МГУ, 1969. 119 с.
- Тарбинский С.П. О гнездовании пчел-листорезов в цветочных стрелках лука // Сborn. энтомолог. работ. Фрунзе: Изд. АН Кирг. ССР. 1962. С.137-145.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с.
- Халифман И.А. Шмели и термиты. М.: Дет. л-ра, 1972. 319 с.
- Шапшов И.И., Боднарчук Л.И., Олифир В.Н. Регуляция кормодобывания и зачатки мобилизации особей для поиска корма у шмелей (Hymenoptera, Apidae) // Вестн. зоол. 1980. N 3. С.63-67.

- Шалимов И.И., Олифир В.Н., Диаманди Я.М. Новый аппарат для регистрации летной активности пчелиных // Вестн. зоол. 1978. N 6. С.64-65.
- Abrol D.P. Time and energy budgets of alfalfa pollinating bees *Megachile nana* Bingh. and *Megachile flavipes* Spinola (Hymenoptera: Megachilidae) // Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.) 1986. Vol.95, N 5. P.579-586.
- Abrol D.P. Metabolic expenditures of *Megachile nana* Bingh. and *Megachile flavipes* Spinola (Megachilidae: Hymenoptera) as determined by rate of oxygen consumption // J. Anim. Morphol. a. Physiol. 1987. Vol.33, N 1/2. P.113-118.
- Abrol D.P. Effect of climatic factors on pollination activity of alfalfapollinating subtropical bees *Megachile nana* Bingh and *Megachile flavipes* Spinola (Hymenoptera: Megachilidae) // Acta oecol. 1988. Vol.9, N 4. P.371-377.
- Acereto J.G., Moreles S.M., Medina E.O. Manual práctico criar abejas nativas sin aguijon. Merida (Mexico): Yik'el Kab. A.C., 1991. 43 p.
- Ackerman J.D. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction // Biol. J. Linn. Soc. 1983. Vol.20, N 3. P.301-314.
- Adlerz G. Iakttagelser öfver solitära getingar // Ark. Zool. 1907. Bd 3, N 17. 64 p.
- Akahira Y., Sakagami S.F. Zum gegenwärtigen Zuchtzustand der japanischen Honig Biene in Kyushu, Süd-Japan // Ztschr. Bienenforsch. 1958. Bd 4, S.87-96.
- Åkerberg E., Lesi & K. Insect pollinating alfalfa in Central Sweden // Ann. roy. agric. College Sweden. 1949. Vol.16. P.630-643.
- Akre R.D., Hill W.B., MacDonald J.F. Magnetic recovery of ferrous labels in a capture-recapture system for yellowjackets // J. econ. Entomol. 1973. Vol.66, N 4. P.903-905.
- Albans K.P., Alpin R.T., Brehcist J., Moore J.E., O'Toole C. Dufour's gland and its role in secretion of nest cell lining in bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae) // J. chem. Ecol. 1980. Vol.6, N 3. P.549-564.
- Alcock J., Alcock J.P. Male behaviour in two bumblebees, *Bombus nevadensis auricomus* and *B. griseicollis* (Hymenoptera: Apidae) // J. Zool. 1983. Vol.200, pt 4. P.561-570.
- Alcock J., Barrows E.M., Gorgh G. et al. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps // Zool. J. Linn. Soc. 1978. Vol.64, pt 4. P.293-326.
- Alexander B. A. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera) // J. Hymenoptera Res. 1992. Vol.1, N 1. P.25-61.
- Alexander R.D. The evolution of social behavior // Annu. Rev. Ecol. a. Syst. 1974. Vol.5. P.325-383.
- Alford D.V. The biology and immature stages of *Syntretus splendidus* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae), a parasite of adult bumblebees // Trans. roy. entomol. Soc. London. 1968. Vol.120, pt 17. P.392-393.
- Alford D.V. A study of the hibernation of bumblebees (Hymenoptera: Bombidae) in southern England // J. Anim. Ecol. 1969. Vol.38, N 1. P.149-170.
- Alford D.V. The incipient stages of development of bumblebee colonies // Insectes soc. 1970a. T.17, N 1. P.1-10.
- Alford D.V. The production of adults in incipient colonies of *Bombus agrorum* (F.) (Hymenoptera: Bombidae) // Proc. roy. entomol. Soc. London (ser. A). 1970b. Vol.45, pt 1/3. P.6-13.
- Alford D.V. Egg laying by bumble bee queens at the beginning of colony development // Bee World. 1971. Vol.52, N 1. P.11-18.
- Alford D.V. Cohabitation of a birdbox by two species of bumblebee // Entomol. Mon. Mag. 1974. Vol.109, N 1307/1309. P.114-116.
- Alford D.V. Bumblebees. London: Davis-Poynter, 1975. 352 p.
- Allen M.D. The honeybee queen and her attendants // Anim. Behav. 1960. Vol.8. P.201-208.
- Allen T., Cameron S., McGinley R., Heinrich B. The role of workers and new queens in the ergonomics of a bumblebee colony (Hymenoptera: Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1978. Vol.51, N 3. P.329-342.
- Andersson M. The evolution of eusociality // Annu. Rev. Ecol. a. Syst. 1984. Vol.15. P.165-189.
- Andow D., Wetzler R. A new method for mass marking insects // Entomol. Mon. Mag. 1982. Vol.119, N 1420/1423. P.211-212.
- Anzenberger G. How do carpenter bees recognize the entrance of their nests? An experimental investigation in a natural habitat // Ethology. 1986. Vol.71, N 1. P.54-62.
- Arretz V.P. Factores de mortalidad de *Megachile rotundata* (Fabricius) eu Chile (Hymenoptera: Megachilidae) // Rev. Chil. Entomol. 1973. T.7, N 1. P.59-78.
- Arretz V.P., Macfarlane R.P. The introduction of *Bombus ruderatus* to Chile for red clover pollination // Bee World. 1986. Vol.67, N 1. P.15-22.
- Atwood C.E. Studies on the Apoidea of western Nova Scotia with special reference to visitors to apple bloom // Canad. J. Res. 1933. Vol.9, N 5. P.443-457.
- Aurivillius C. Über Zwischenformen zwischen sozialen und solitären Bienen // Zool. Studien, Festschrift Wilhelm Lalljeborg. 1896. S.67-77.
- Baker H.G. Hybridization and natural gene-flow between higher plants // Biol. Rev. 1951. Vol.26. P.302-337.

- Bales G.L.* The honey bee's environmental role // Amer. Bee J. 1985. Vol.125, N 4. P.234-235.
- Barbier M.* Vingt-cinq ans apres: histoire de la découverte de la substance royale (acide 9-céto (E)-2-déonoïque), phéromone des reines d'abeilles // Apidologie. 1986. Vol. 17, N 1. P. 1-11.
- Barrow D.A., Pickard R.S.* Larval temperature in brood clumps of *Bombus pascuorum* (Scop.) // J. Apicult. Res. 1985. Vol.24, N 2. P.69-75.
- Barrows E.M.* Mating behavior in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae): 3. Copulatory behavior and olfactory communication // Insectes soc. 1975. T.22, N 3. P.307-331.
- Barrows E.M.* Mating behavior in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae): I. Patrolling and age-specific behavior in males // J. Kansas entomol. Soc. 1976. Vol.49, N 1. P.105-119.
- Barrows E.M.* Mating behavior in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae) : II. Microterritorial and patrolling behavior in males of *Lasioglossum rohweri* // J. Tierpsychol. 1976b. Bd 40, H.4. S.377-389.
- Barrows E.M., Bell W.J., Michener C.D.* Individual odor differences and their social functions in insects // Proc. natl. Acad. Sci. USA. 1975. Vol.72, N 7. P.2824-2828.
- Bartz S.H.* Evolution of eusociality in termites // Proc. natl. Acad. Sci. USA. 1979. Vol.76, N 11. P.5764-5768.
- Batra S.W.T.* Behavior of the social bee, *Lasioglossum zephyrum*, within the nest (Hymenoptera: Halictidae) // Insectes soc. 1964. T.11, N 2. P.159-186.
- Batra S.W.T.* Organisms associated with *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1965. Vol.38, N 4. P.567-589.
- Batra S.W.T.* Nesting behavior of *Halictus scabiosae* in Switzerland (Hymenoptera, Halictidae) // Insectes soc. 1966a. T. 13, N 2. P.87-92.
- Batra S.W.T.* Social behavior and nests of some nomiine bees in India (Hymenoptera, Halictidae) // Insectes soc. 1966b. T.13, N 3. P.145-154.
- Batra S.W.T.* Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae) // Indian J. Entomol. 1966c. Vol.28, pt 3. P.375-393.
- Batra S.W.T.* The life cycle and behavior of the primitively sociale bee, *Lasioglossum zephyrum* (Halictidae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1966d. Vol.46, N 10. P.359-423.
- Batra S.W.T.* Behavior of some social and solitary halictine bees within their nests: a comparative study (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1968. Vol.41, N 1. P.120-133.
- Batra S.W.T.* Behavior of the alkali bee, *Nomia melanderi*, within the nest (Hymenoptera: Halictidae) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1970. Vol.63, N 2. P.400-406.
- Batra S.W.T.* Some properties of the nest-building secretions of *Nomia*, *Anthophora*, *Hylaeus* and other bees // J. Kansas entomol. Soc. 1972. Vol.45, N 2. P.208-218.
- Batra S.W.T.* Ecology, behavior, pheromones, parasites and management of the sympatric vernal bees *Colletes inaequalis*, *C.thoracicus*, and *C.validus* // J. Kansas entomol. Soc. 1980. Vol.53, N 3. P.509-538.
- Batra S.W.T.* Solitary bees // Sci. Amer. 1984. Vol.250, N 2. P.120-127.
- Batra S.W.T.* Ethology of the vernal eusocial bee, *Dialictus laevisissimus* (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1987. Vol.60, N 1. P.100-108.
- Batra S.W.T., Bohart G.E.* Alkali bees: response of adults to pathogenic fungi in brood cells // Science. 1969. Vol.165, N 3893. P.607-608.
- Batra S.W.T., Bohart G.E.* Brood care in halictid bees // Science. 1970. Vol.168, N 3933. P.875.
- Bego L.R.* On social regulation in *Nannotrigona* (Scaptotrigona) *postica* Latreille, with special reference to male production cycles (Hym., Apidae, Meliponinae) // Bol. Zool. 1983. Vol.7. P.181-196.
- Beig D.* The production of males in queenright colonies of *Trigona* (Scaptotrigona) *postica* // J. Apicult. Res. 1972. Vol.11, N 1. P.33-39.
- Bell W.J., Breed M.D., Richards K.W., Michener C.D.* Social, stimulatory and motivational factors involved in intraspecific nest defense of a primitively eusocial halictine bee // J. compar. Physiol. (Ser. A), 1974. Vol.93, N 3. P.173-181.
- Benest G.* Note préliminaire sur la réaction d'ouvrières de *Bombus terrestris* a la présence d'intruses // Insect. soc. 1972. T.19, N 2. P.131-135.
- Benest G.* Relations interspécifiques et intraspécifiques entre butineuses de *Bombus* sp. et d'*Apis mellifica* L. // Apidologie. 1976. Vol.7, N 2. P.113-117.
- Ben-Mordechal Y., Cohen R., Gerling D., Moscovitz E.* The biology of *Xylocopa pubescens* (Spinola) (Hymenoptera: Anthophoridae) in Israel // Israel J. Entomol. (1978) 1979. Vol.12. P.107-121.
- Bennett C.F.* Stingless beekeeping in western Mexico // Geogr. Rev. 1964. Vol.51, N 1. P.85-92.
- Bennett C.F.* Beekeeping with stingless bees in western Panama // Bee World. 1965. Vol.46, N 1. P.23-24.
- Bennett F.D.* Notes on the nesting site of *Centris derasa* (Hymenoptera, Apoidea) // Pan-Pacific Entomol. 1964. Vol.40, N 2. P.125-148.
- Bergström G.* Studies on natural odoriferous compounds. X. Macrocylic lactones in the Dufour gland secretion of the solitary bees *Colletes cunicularius* L. and *Halictus calceatus* Scop. // Chem. Scripta. 1974. Vol.5. P.39-46.
- Bergström G.* Development of an integrated system for the analyses of volatile communication substances in social Hymenoptera // Pheromones and defensive secretions in social insectes. Proc. Symp. Intern. Union Study Social Insects. Dijon: IUSSI, 1975. P.173-187.

- Bergström G., Appelgren M., Svensson B.C.* et al. Marking pheromones of *Megabombus sylvorum* (L.) and *M. maderarius* (Müller) males (Hymenoptera: Apidae) // *Apidologie*. 1985. Vol. 16, N 1. P.57-68.
- Bergström G., Kullenberg B., Stållberg-Stenhagen S., Stenhagen E.* Studies on natural odoriferous compounds. II. Identification of a 2,3-dihydrofarnesol as the main component of the marking perfume of male bumble-bees of the species *Bombus terrestris* L. // *Ark. Kemi*. 1968. Deel 28. P.453-468.
- Bergström G., Svensson B.G.* 2,3-dihydro-6, trans-farnesol: main components in the cephalic marker secretion of *Bombus jonellus* K. (Hymenoptera, Apidae) males // *Zoon*. 1973. Suppl.1. P.61-65.
- Bergström G., Svensson B.G., Appelgren M., Groth I.* Complexity of bumble bee marking pheromones: biochemical ecological and systematical interpretations // P.E.Howse, J.-L.Clement (eds.). *Biosystematics of social insects*. London e.a.: Acad. Press, 1981. P.175-183.
- Bergström G., Tengö J.* Studies on natural odoriferous compounds. IX. Farnesyl- and geranyl esters as main volatile constituents of the secretion from Dufour's gland in 6 species of *Andrena* (Hymenoptera, Apidae) // *Chem. Scripta*. 1974. Vol.5. P.28-38.
- Bergwall H.-E.* Ecologiska iakttagelser över några humlearter (*Bombus* Latr.) vid Staloluckta inom Padjelanta nationalpark, Lule lappmark // *Entomol. Tidskr.* 1970. Årg.91, h. 1/4. P.3-23.
- Berkelhamer R.C.* Intraspecific genetic variation and haplodiploidy, eusociality, and polygyny in the Hymenoptera // *Evolution*. 1983. Vol.37, N 3. P.540-545.
- Berland L.* Atlas des hyménoptères de France, Belgique, Suisse ... II. Porte-aiguillon: bethylodes (fin), scolioides, formicoides, pompiloides, vespoïdes, sphécoides, apoïdes. Paris: Boubee et Cie, 1958. 184 p.
- Bernard F.* Super-famille des Apoïde ou abeilles Ashmead 1899 // P.Grassé. *Traité de Zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Tome X. Insectes supérieurs et hemipteroïdes. Paris: Masson, 1951. Fasc.2. P.1198-1257.
- Berthelem P.* Essai d'utilisation d'insectes pollinisateurs (*Bombus* Latr.) dans l'amélioration de la fève (Vicia faba L.) // *Ann. ameliorat, plantes*. 1966. T.16, N 1. P.101-115.
- Bertsch A.* Foraging in male bumblebees (*Bombus lucorum* L.): Maximizing energy or minimizing water load? // *Ecology*. 1984. Vol.62, N 3. P.325-336.
- Betts A.D.* The constancy of the pollen-collecting bee // *Bee World*. 1920. Vol.2, N 1. P.10-11.
- Biegeleben F.* Appunti sulle api parassite e descrizione di una nuova specie: *Dioxys* (sottogenere *Paradioxys*, Mocs) *Giovanelli*, mihi // *Soc. Stud. Venezia Tridentina*. 1932. An. 13, fasc.2. P.116-119.
- Bienvenu R.J., Atchison F.W.* Microbial inhibition by prepupae of the alkali bee, *Nomia melanderi* // *J. Invertbr. Pathol.* 1968. Vol.12, N 3. P.278-282.
- Bili ski M.* Praktyczna metoda uzyskiwania rodzin trzmieli dla zapylania ro lin uprawnych // *Zesz. probi. post pów nauk roln.* 1973. Zesz. 131. P.177-182.
- Bili ski M.* Chów trzmieli w izolatorach // *Pszczel. zesz. nauk. Odd. Pszczel. Inst. sad. Puławach*. 1976. Zesz.20. P.41-68.
- Bili ski M.* Method of rearing bumblebees in cages // *Pszczel. zesz. nauk. Odd. Pszczel. Inst. sad. Puławach*. 1977. Zesz.21. P.237-246.
- Bino R.J., Dafni A., Meeuse A.D.J.* Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Forsk. (=E. alte C.A.Mey.), with some notes on *E. campulopoda* C.A.Mey. I. Aspects of the entomophilous syndrome // *Proc. kon. nederl. Akad. wetensch. (Ser. C)*. 1984. Vol.87, N 1. P.1-13.
- Bischoff H.* Hymenoptera. II // P.Schulze (ed.). *Biologie der Tiere Deutschlands*. Berlin: Borntraeger, 1923. Lief.8, Teil 42. 156 S.
- Bischoff H.* *Biologie der Hymenopteren*. Berlin: Springer, 1927. 598 S.
- Blom J. van der.* Reproductive dominance within colonies of *Bombus terrestris* (L.) // *Behaviour*. 1986. Vol.97, N 1/2. P.37-49.
- Blom J. van der.* Mutual, benefit for reproducing and non-reproducing females in nest of the carpenter bee *Xylocopa pubescens* Spinola // *Actes Coll. Insect. Soc.: C.R. collog. ann. (Londres, 20-22 sept. 1988)*. Paris, s.a. [1988], Vol.5. P.131-136.
- Blomquist G.J., Roubik D.W., Buchmann S.E.* Wax chemistry of stingless bees of the *Trigonisca* group (Apidae: Meliponinae) // *Compar. Biochem. Physiol. (Ser.B)*. 1985. Vol.82, N 1. P.137-142.
- Bluthgen P.* Zur Biologie der Bienengattung *Sphecodes* Latr. (Hym.) // *Ztschr. wiss. Insektenbiol.* 1923. Bd 18, H. 1. S.19-23.
- Boch R., Shearer D.A.* Iso-pentyl acetate in sting of honeybees of different ages // *J. Apicult. Res.* 1966. Vol.5. P.65-70.
- Boch R., Shearer D.A.* 2-Heptanone and 10-hydroxy-dec-2-enoic acid in the mandibular glands of worker honeybees of different ages // *Ztschr. vergl. Physiol.* 1967. Bd 54, H. 1. S.1-11.
- Bohart G.E.* Pollination of alfalfa and red clover // *Annu. Rev. Entomol.* 1957. Vol.2. P.355-380.
- Bohart G.E.* Transfer and establishment of the alkali bee // *Rep. 16th Alfalfa Improvement Conf. Ithaca*, 1958. P.94-98.
- Bohart G.E.* Insect pollination of forages legumes // *Bee World*. 1960. Vol. 41, N 3. P.57-64; N 4. P.85-97.
- Bohart G.E.* How to manage the alfalfa leaf-cutting bee (*Megachile rotundata* Fabr.) for alfalfa pollination. Logan: Utah State Univ., 1962a. 7 p. (Agric. exper. Station, Circ. 144).

- Bohart G.E.* Introduction of foreign pollinators, prospects and problems // Proc. 1st Intern. Symp. Pollination 1960. Copenhagen, 1962b. P.181-188.
- Bohart G.E.* Notes on *Tripeolus remigatus* (Fabricius), a «cuckoo bee» parasite of the squash bee, *Xenoglossa strenua* (Cresson) (Hymenoptera: Apoidea) // Pan-Pacific Entomol. 1966. Vol.42, N 4. P.255-262.
- Bohart G.E.* Management of habitats for wild bees // Proc. Tall Timbers Conf. ecol. Animal Control Habitat Management, N 3 (Tallahassee, Florida, Febr. 25-27, 1971). Tallahassee: Tall Timbers Res. Station, 1971. P.253-266.
- Bohart G.E.* Management of wild bees for the pollination of crops // Annu. Rev. Entomol. 1972. Vol.17. P.287-312.
- Bohart G.E., Knowlton G.F.* Managing alkali bees for alfalfa pollination. Logan: Utah State Univ., 1960. 8 p. (Extension Serv. Leaflet 78).
- Bohart G.E., Nye W.P.* Insect pollinators of alfalfa grown for seed // Insects and nematodes associated with alfalfa in Utah. Logan: Utah Agric. Exper. Station. 1976. P.33-45. (Bull. 494).
- Bohart G.E., Youseff N.N.* The biology and behavior of *Evylaeus galpinsiae* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) // Wasmann J. Biol. (1976) 1977. Vol.34, N 2. P.185-234.
- Bohart R.M., Menke A.C.* (in collaboration with others). Sphecids wasps of the world. A generic revision. Berkeley e.a.: Univ. Calif. Press, 1976. 695 p.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sull' «*Halictus malachurus*» K. (Hymenoptera – Apoidea) // Boll. Ist. Entomol. Univ. Studi Bologna. 1948. Vol. 17. P.22-42.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. VII Contributo. *Halictus calceatus* Scop. (sin *Lasioglossum cylindricum* F.) // Studi Trent. Sci. Natur. (Sez.B). 1965a. Vol.42, N 1. P.5-54.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. VIII Contributo. *Halictus sexcinctus* F. // Studi Trent. Sci. Natur. (Sez.B). 1965b. Vol.42, N 2. P.97-122.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XIII Contributo. *Andrena schenckii* (Hymenoptera – Andrenidae) // Studi Trent. Sci. Natur. (Sez.B). 1966. Vol.43, N 1. P.34-45.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XIX Contributo. *Osmia coerulescens* Linne (Hymenoptera – Megachilidae) // Studi Trent. Sci. Natur. (Sez.B). 1967a. Vol.44, N 1. P.30-43.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XXIII Contributo. *Halictus rubicundus* Christ (Hymenoptera – Halictidae) // Studi Trent. Sci. Natur. (Sez.B). 1967b. Vol.44, N 1. P.85-96.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. *Halictus calceatus* Scop. // Studi Trent. Sci. Natur. (Sez.B). 1968. Vol.45, N 1. P.42-47.
- Bonelli B.* La biologia degli *Halictus* Latr. (Hymenoptera Apoidea) nel quadro dei primi stadi dell'evoluzione della socialita' negli imenotteri aculeati // Mem. Soc. entomol. Ital. 1969. Vol.48, fasc.1B. P.68-78.
- Bonelli B.* Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XXXV. // Boll. Ist. entomol. Univ. Studi Bologna. 1970. Vol.29. P.197-206.
- Bonelli B.* Osservazioni eto-ecologiche sugli imenotteri aculeati dell'Etiopia. VII. *Xylocopa* (Mesotrichia) *combusta* Smith (Hymenoptera – Anthophoridae) // Boll. Ist. entomol. Univ. Studi Bologna. 1977. Vol.33. P.1-31.
- Bonetti A.M.* Efeitos do hormônio juvenil no desenvolvimento ovariano de *Melipona quadrifasciata* // Rev. brasil. Biol. 1984. Vol.44, N 4. P.509-516.
- Boorman S.A., Levitt P.R.* Group selection on the boundary of a stable population // Proc. Natl. Acad. Sci. 1972. Vol.69. P.2711-2713.
- Boorman S.A., Levitt P.R.* Group selection on the boundary of a stable population // Theor. Popul. Biol. 1973. Vol.4. P.85-128.
- Börner C.* Stammesgeschichte der Hautflüger. // Biol. Zentralblatt. 1919. Bd 34, H.4. S.145-186.
- Bosch J.* Parasitism in wild and managed populations of the almond pollinator *Osmia cornuta* Latr. (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Apicult. Res. 1992. Vol.31, N 2. P.77-82.
- Bott R.* Der Nestbau der Furchenbiene (*Halictus malachurus* Kirby) // Natur u. Volk. 1937. Bd 67, H.2. S.73-83.
- Bou ek Z.* A revision of the Leucospidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the world. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Entomol. 1974. Suppl.23. 211 p.
- Bou ek Z., Askew R.R.* Index entomophagous insects. Vol.3. Palearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). (Hym. Chalcidoidea). Paris: Le François, 1968. 254 p.
- Bowers M.A.* Experimental analyses of competition between two species of bumble bees (Hymenoptera: Apidae) // Oecologia. 1985. Vol.67, N 2. P.224-230.
- Bray R.A.* The use of native leafcutter bees as pollinators of lucerne // J. Austral. Inst. Agric. Sci. 1968. Vol.34, N 2. P.92-93.
- Bray R.A.* Characteristics of some bees of the family Megachilidae in Southeast Queensland and their potential as lucerne pollinators // J. Austral. entomol. Soc. 1973. Vol.12, N 2. P.99-102.

- Breed M.D.* Life cycle and behavior of a primitively social bee, *Lasioglossum rohweri* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1975a. Vol.48, N 1. P.64-80.
- Breed M.D.* Sociality and seasonal size variation in halictine bees // *Insectes soc.* 1975b. T.22, N 4. P.375-379.
- Breed M.D.* The evolution of social behavior in primitively social bees: a multivariate analysis // *Evolution.* 1976. Vol.30, N 2. P.234-240.
- Breed M.D., Gamboa G.J.* Behavioral control of workers by queens in primitively eusocial bees // *Science.* 1977. Vol.195, N 4279. P.694-696.
- Breed M.D., Silverman J.M., Bell W.J.* Agonistic behavior, social interactions, and behavioral specialization in a primitively eusocial bee // *Insectes soc.* 1978. T.25, N 4. P.351-364.
- Brew J.S.* Competition and niche dynamics from steady-state solutions of dispersal equations // *Theor. Popul. Biol.* 1987. Vol.32, N 2. P.240-261.
- Brian A.D.* Brood development in *Bombus agrorum* (Hymenoptera, Bombidae) // *Entomol. Mon. Mag.* 1951. Vol.87, N 1046. P.207-212.
- Brian A.D.* Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius // *J. Anim. Ecol.* 1952. Vol.21, N 2. P.223-240.
- Brian A.D.* Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes // *J. Anim. Ecol.* 1957. Vol.26, N 1. P.69-96.
- Brittain W.H., Newton D.E.* A study in the relative constancy of hive bees and wild bees in pollen gathering // *Canad. J. Res.* 1933. Vol.9, N 4. P.334-349.
- Brittain W.H., Newton D.E.* Further observations on the pollen constancy of bees // *Canad. J. Res.* 1934. Vol.10, N 3. P.255-263.
- Bromley S.W.* Bee-killing robber flies // *J. New York entomol. Soc.* 1930. Vol.1.38, N 2. P.159-175.
- Bromley S.W.* Asilidae feeding on bumblebees in New England // *Psyche.* 1936. Vol.43, N 1. P. 14.
- Brooks R.W.* Systematics and phylogeny of the anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae; Anthophorini) // *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1988. Vol.53, N 9. P.436-575.
- Brooks R.W., Cane J.H.* Origin and chemistry of the secreted nest entrance lining of *Halictus hesperus* (Hymenoptera: Apoidea) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1984. Vol.57, N 1. P. 161-165.
- Brooks R.W., Michener C.D.* Nests of *Tetralonia lepida* (Hymenoptera, Anthophoridae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1985. Vol. 58, N 3. P.559-561.
- Brooks R.W., Roubik D.W.* A halictine bee with distinct castes: *Halictus hesperus* (Hymenoptera: Halictidae) and its bionomics in Central Panama // *Sociobiology.* 1983. Vol.7, N 3. P.263-282.
- Brothers D.J.* Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1975. Vol.50, N 11. P.483-648.
- Brothers D.J., Michener C.D.* Interactions in colonies of primitively social bees. III. Ethometry of division of labor in *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. compar. Physiol.* 1975. Vol.90, N 2. P.129-168.
- Brown J.H., Kodric-Brown A.* Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers // *Ecology.* 1979. Vol.60, N 5. P.1022-1035.
- Buchanan G.M., Bitterman M.E.* Learning in honeybees as a function of amount and frequency of reward // *Anim. Learn. a. Behav.* 1988. Vol.16, N 3. P.247-255.
- Buchmann S.L.* Bees use vibration to aid pollen collection from non-poroidal flowers // *J. Kansas entomol. Soc.* 1985. Vol.58, N 3. P.517-525.
- Buchmann S.L., Buchmann M.D.* Anthecology of *Mouriri myrtilloides* (Melastomataceae: Memecyleae), an oil flower in Panama // *Biotropica.* 1981. Vol.13, suppl. P.7-24.
- Buckle G.R.* Differentiation of queens and nestmate interactions in newly established colonies of *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae) // *Sociobiology.* 1982a. Vol.7, N 1. P.8-20.
- Buckle G.R.* Queen-worker behavior and nestmate interactions in young colonies of *Lasioglossum zephyrum* // *Insectes soc.* 1982b. T.29, N 2. P.125-137.
- Buckle G.R.* A second look at queen-forager interactions in the primitively eusocial halictid, *Lasioglossum zephyrum* // *J. Kansas entomol. Soc.* 1984. Vol.57, N 1. P.1-6.
- Buckle G.R.* Increased queen-like behaviour of workers in large colonies of the sweat bee, *Lasioglossum zephyrum* // *Anim. Behav.* 1985. Vol.33, N 4. P.1275-1280.
- Buckle G.R., Greenberg L.* Nestmate recognition in sweat bees (*Lasioglossum zephyrum*): does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates? // *Anim. Behav.* 1981. Vol.29, N 3. P.802-809.
- Bulmer M.G.* The significance of protandry in social Hymenoptera // *Amer. Natur.* 1983a. Vol.121, N 4. P.540-551.
- Bulmer M.G.* Sex ratio evolution in social Hymenoptera under worker control with behavioral dominance // *Amer. Natur.* 1983b. Vol.121, N 6. P.899-902.
- Burdick D.J., Torchio P.F.* Notes on the biology of *Hesperapis regularis* (Cresson) (Hymenoptera: Melittidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1959. Vol.32, N 2. P.83-87.
- Burrai R.M., Dietz A.* An automatic honey bee counting and recording devise (apicard) for possible systems analysis of a standart colony // *Amer. Bee J.* 1973. Vol.113, N 6. P.216-218.
- Butler C.G.* Queen substance // *Bee World.* 1959. Vol.40. P.269-275.

- Butler C.G. Sex attraction in *Andrena flavipes* Panzer (Hymenoptera: Apidae), with some observations on nest-site restriction // Proc. roy. entomol. Soc. London. (Ser.A). 1965. Vol.40, pts 4/6. P.77-80.
- Butler C.G. The honey bee colony – life history // The hive and honey bee. Hamilton (Illinois) : Dadent, 1975. P.39-74.
- Butler G.D., Jr., Ritchie P.L., Jr. Additional biological notes on *Megachile concinna* Smith in Arizona (Hymenoptera: Megachilidae) // Pan-Pacific Entomol. 1965. Vol.41, N 3. P. 153-157.
- Butler G.D., Wargo M.J. Biological notes on *Megachile concinna* Smith in Arizona (Hymenoptera: Megachilidae) // Pan-Pacific Entomol., 1963. Vol.39, N 3. P.201-206.
- Buttel-Reepin H.von. Die Stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponen, etc.). Leipzig: Thieme, 1903a. 138 S.
- Buttel-Reepin H.von. Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden // Biol. Centralbl. 1903b. Bd 33. S.4-31, 89-108.
- Calam D.H. Species and sex-specific compounds from the heads of male bumblebees (*Bombus* spp.) // Nature. 1969. Vol.221, N 5183. P. 856-857.
- Cameron S.A. Chemical signals in bumble bee foraging // Behav. Ecol. a. Sociobiol. 1981. Vol.9, N 4. P.257-260.
- Cameron S.A. Brood care by male bumble bees // Proc. Natl. Acad. Sci. USA (Appl. Biol). 1985. Vol.82. P.6371-6373.
- Camillo E., Garofalo C.A. Analysis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil // J. Trop. Ecol. 1989a. Vol.5, N 1. P.81-92.
- Camillo E., Garofalo C.A. Social organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in Southeastern Brasil // Insectes soc. 1989b. T.36, N 2. P.92-105.
- Campbell D.R. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination // Ecology. 1985. Vol.62, N 2. P.544-553.
- Campbell D.R. Interpopulation variation in fruit production: the role of pollination-limitation in the Olympic Mountains // Amer. J. Bot. 1987. Vol.74, N 2. P.269-273.
- Campbell D.R., Motten A.F. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs // Ecology. 1985. Vol.62, N 2. P.554-563.
- Cane J.H. Dufour's gland secretion in the cell linings of bees (Hymenoptera: Apoidea) // J. chem. Ecol. 1981. Vol.7, N 2. P.403-410.
- Cane J.H. Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by kleptoparasitic *Nomada* bees // Anim. Behav. 1983a. Vol.31, N 1. P.138-144.
- Cane J.H. Chemical evolution and chemosystematics of the Dufour's gland secretions of the lactone-producing bees (Hymenoptera: Colletidae, Halictidae, and Oxaeidae) // Evolution. 1983b. Vol.37, N 4. P.657-674.
- Cane J.H. Preliminary chemosystematics of the Andrenidae and exocrine lipid evolution of the short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea) // Syst. Zool. 1983c. Vol.32, N 4. P.417-430.
- Cane J.H., Carlson R.G. Dufour's gland triglycerides from *Anthophora*, *Emphoropsis* (Anthophoridae) and *Megachile* (Megachilidae) bees (Hymenoptera: Apoidea) // Compar. Biochem. a. Physiol. (Ser. B). 1984. Vol.78, N 3. P.769-772.
- Cane J.H., Eickwort G.C., Wesley F.R., Spielholz J. Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings // Amer. Midland Natur. 1983a. Vol.110, N 2. P.257-264.
- Cane J.H., Gerdin S., Wife G. Mandibular gland secretions of solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) : potential for nest cell disinfection // J. Kansas entomol. Soc. 1983b. Vol.56, N 2. P. 199-204.
- Cane J.H., Michener C.D. Chemistry and function of mandibular gland products of bees of the genus *Exoneura* (Hymenoptera, Anthophoridae) // J. chem. Ecol. 1983. Vol.9, N 12. P.1525-1531.
- Cane J.H., Tengö J.O. Pheromonal cues direct mate-seeking behavior of male *Colletes cunicularius* (Hymenoptera: Colletidae) // J. chem. Ecol. 1981. Vol.7, N 2. P.421-426.
- Caraco T. On foraging time allocation in a stochastic environment // Ecology. 1980. Vol.61, N 1. P.119-128.
- Cardale J. Nests and nesting behaviour of *Amegilla* (*Amegilla*) *pulchra* (Smith) (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) // Austral. J. Zool. 1968. Vol.16, N 4. P.689-707.
- Carre S. Biologie de deux prédateurs de l'abeille solitaire *Megachile rotundata* F. (= *pacifica* Panz.) (Hymenoptera Megachilidae) : *Trichodes alvearius* F. et *Trichodes apiarius* L. (Coleoptera, Cleridae). Méthodes de lutte // Apidologie. 1980. Vol.11, N 3. P.255-300.
- Cartar R.V. Are bumble bees risk-sensitive foragers? A lab study // Proc. 18th Intern. Congr. Entomol. (Vancouver, 3-9 July, 1988): Abstr. a. Author index. [Vancouver, 1988]. P.221.
- Ceballos G. Catálogo de los himenópteros de España. Madrid: Inst. Esp. Entomol., 1956. 554 p.
- Ceballos G. Primer suplemento al catalogo de los himenópteros de España // Eos. 1959. T.35, cuad.3. P.215-242.
- Ceballos G. Segundo suplemento al catálogo de los himenópteros de España // Eos. 1964. T.40, cuad.1/2. P.43-97.
- Cederberg B. Evidence for trail marking in *Bombus terrestris* workers (Hymenoptera, Apidae) // Zoon. 1977. Vol.5, N 2. P.143-146.

- Cederberg B.* The role of trail pheromones in host selection by *Psithyrus rupestris* (Hymenoptera, Apidae) // *Ann. entomol. fenn.* 1983. Vol.49, N 1. P.11-16.
- Chambers V.H.* Pollens collected by species of *Andrena* (Hymenoptera: Apoidea) // *Proc. roy. entomol. Soc. London (Ser. A)*. 1968. Vol.43, pts 10/12. P.155-160.
- Chansigaud J.* Étude de comportement d'*Andrena carantonica* Perez au cours de la floraison des pommiers de la variété golden delicious // *Apidologie*. 1975. Vol.6, N 4. P.341-359.
- Chapman T.W., Wilsie A.P., Kevan P.G., Willis D.S.* Fiberglass resin for determining nest architecture of ground nesting bees // *J. Kansas entomol. Soc.* 1990. Vol.63, N 4. P.641-643.
- Charlesworth B.* Some models of the evolution of altruistic behaviour between siblings // *J. theor. Biol.* 1978. Vol.72, N 2. P.297-319.
- Charnov E.L.* Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? // *J. theor. Biol.* 1978. Vol.75, N 4. P.451-465.
- Chmielewski W.* The mites (Acarina) found on bumble-bees (*Bombus* Latr.) and in their nests // *Ecol. Polska*. 1971. Vol.19, N 4. P.57-71.
- Claude-Joseph F.* Recherches biologiques sur les hyménoptères du Chili (Mellifères) // *Ann. Sci. natur. Zool.* 1926. (Ser.10) T.9, N 3/4. P. 113-268.
- Clements F.E., Long F.L.* Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects. Washington: Carnegie Inst., 1923. 274 p. (Publ. 336).
- Cockerell T.D.A.* Some insect pests of the Salt River Valley and remedies for them // *Arizona agric. exper. Station Bull.* 1899. N 32. P.273-295.
- Cocucci A.A.* Polinizacion en *Nierembergia hippomanica* (Solanaceae) // *Kurtziana*. 1984. N 17. P.31-47.
- Cole B.J.* Multiple mating and the evolution of social behavior in the Hymenoptera // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1983. Vol.12, N 3. P.191-201.
- Coleman E.* Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila* // *Vict. Natur.* 1927. Vol.44, N 1. P.20-22.
- Coleman E.* Pollination of an Australian orchid by the male ichneumonid *Lissopimpla semipunctata* Kirby // *Trans. roy. entomol. Soc. London*. 1928. Vol.76, pt 2. P.533-539.
- Coleman E.* Pollination of *Diurus pedunculata* R.Br. // *Vict. Natur.* 1932. Vol.49. P.179-186.
- Corbet S.A., Kerslake C.J.C., Brown D., Morland N.E.* Can bees select nectar-rich flowers in a ranch? // *J. Apicult. Res.* 1984. Vol.23, N 4. P.234-242.
- Correla M. de L.A.* Notes sur la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Megachilidae) // *Apidologie*. 1976. Vol.7, N 2. P.169-187.
- Correla M. de L.A.* Sur l'origine des résines employées par *Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Megachilidae) pour la construction de ses nids // *Apidologie*. 1977. Vol.8, N 2. P.101-109.
- Correla M. de L.A.* Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) I – Aspect biologique et morphologique // *Apidologie*. 1980. Vol.11, N 4. P.309-339.
- Correla M. de L.A.* Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera; Apoidea; Megachilidae) II – Aspect écologique // *Apidologie*. 1981a. Vol.12, N 1. P.3-30.
- Correla M. de L.A.* Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera; Apoidea; Megachilidae) III – Aspect éthologique // *Apidologie*. 1981b. Vol.12, N 3. P.221-256.
- Correvon H., Pouyanne A.* Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydiées // *J. Soc. natur. Hort. France*. 1916. T.29 (ser.4, t.17). P.23-84.
- Courtois G., Lecointe J.* Sur la résistance au rayonnement gamma de l'abeille ouvrière // *Ann. Abeilles*. 1959. Vol.2, N 4. P.285-290.
- Coutin R., Chenon R.D. de.* Biologie et comportement de *Cacoxenus indagator* Loew (Dipt., Drosophilidae) cleptoparasite d'*Osmia cornuta* Latr. (Hym., Megachilidae) // *Apidologie*. 1983. Vol.14, N 3. P.233-240.
- Coville F.* Notes on bumble-bees // *Proc. entomol. Soc. Washington*. 1890. Vol.1, N 4. P.197-202.
- Craig R.* Parental manipulation, kin selection and the evolution of altruism // *Evolution*. 1979. Vol.33, N 1, pt 2. P.319-334.
- Craig R.* Sex ratio changes and the evolution eusociality in the Hymenoptera: simulation and games theory studies // *J. theor. Biol.* 1980. Vol.87, N 1. P.55-70.
- Craig R.* Evolution of the male workers in Hymenoptera // *J. theor. Biol.* 1982. Vol.94, N 1. P.95-105.
- Crane E.* Bibliography of tropical apiculture. London: Intern. Bee Res. Ass., 1978. (Pagination within 24 parts).
- Crane E.* The past and present status of beekeeping with stingless bees // *Bee World*. 1992. Vol.73, N 1. P.29-42.
- Cresswell J.E.* How and why do nectar-foraging bumblebees initiate movements between inflorescences of wild bergamot *Monarda fistulosa* (Lamiaceae)? // *Oecologia*. 1990. Vol.82, N 4. P.430-460.
- Cros A.* Entomologie algérienne. *Nemognatha chrysomelina* F. Ses variétés – son evolution // *Ztschr. wiss. Insektenbiol.* 1912a. Bd 8. S.137-141.
- Cros A.* Sur l'évolution du *Nemognatha chrysomelina* F. // *Bull. Soc. Hist. natur. Afr. Nord*. 1912b. T.3. P.9-10.
- Cros A.* Note sur le *Trichodes umbellatorum* Ol. // *Bull. Soc. Hist. natur. Afr. Nord*. 1913. T.4. P.111-115, 135-140, 142-149.

- Cros A.* Dégâts commis dans les ruches par les larves des Meloés // Trav. 5e Congr. Intern. Entomol. (Paris. 1932). Paris: Berland et Jeannel, 1933. P.841-845.
- Cros A.* *Eucera notata* Lep. (Syn. *Eucera obesa* Dours.). Étude biologique // Verh. 7. Intern. Kongr. Entomol. Weimar: Uschmann, 1939. Bd 2. S.1079-1088.
- Cross E.A., Bohart G.E.* The biology of *Nomia* (*Epinomia*) *triangulifera* with comparative notes on other species of *Nomia* // Univ. Kansas Sci. Bull. 1960. Vol.41, N 6. P.761-792.
- Crozier R.H.* Evolutionary genetics of the Hymenoptera // Annu. Rev. Entomol. 1977. Vol.22. P.263-288.
- Crozier R.H.* Genetics of sociality // H.R.Hermann (ed.). Social insects. New York e.a.: Acad. Press. 1979. Vol.1. P.223-286.
- Crozier R.H., Luykx P.* The evolution on termite eusociality is unlikely to have been based on a male-haploid analogy // Amer. Natur. 1985. Vol.126, N 6. P.867-869.
- Crozier R.H., Smith B.H., Crozier Y.C.* Relatedness and population structure in the primitively eusocial bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae) in Kansas // Evolution. 1987. Vol.41, N 4. P.902-910.
- Cruz-Landim C. da.* Evolution on the wax and scent glands in the Apinae (Hymenoptera: Apidae) // J. New York entomol. Soc. 1963. Vol.71, N 1. P.2-13.
- Cruz-Landim C. da.* Estudo comparativo de algumas glândulas das abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e respectivas implicações evolutivas // Arquivos Zool. São Paulo. 1967. Vol.15, fasc.3. P.177-290.
- Cruz-Landim C. da.* Mandibular gland development and communication in field bees of *Trigona* (Scaptotrigona) *postica* // J. Kansas entomol. Soc. 1968. Vol.41, N 4. P.474-481.
- Cumber R.A.* The biology of humble-bees, with special reference to the production of the worker caste // Trans. roy. entomol. Soc. London. 1949a. Vol.100, pt 1. P.1-45.
- Cumber R.A.* Larval specific characters and instars of English Bombidae // Proc. roy. entomol. Soc. London (Ser. A). 1949b. Vol.24, pts 1/3. P.14-19.
- Cumber R.A.* Some aspects of the biology and ecology of humble-bees bearing upon the yields of red-clover seed in New Zealand // New Zealand J. Sci. Tech. (Ser.B). 1953. Vol.34, N 4. P.227-240.
- Cumber R.A.* The life cycle of humble-bees in New Zealand // New Zealand Sci. Tech. Bull. (Ser.B). 1954. Vol.36, N 2. P.95-107.
- Cuningham G.R.van S.* On the nest of *Halictus* (*Seladonia*) *jucundus komensis* Cockerell (Hymenoptera: Apoidea, Andrenidae) // Entomol. Rec. a. J. Var. 1973a. Vol.85, N 2/3. P.47-49.
- Cuningham G.R.van S.* On the nest of *Halictus* (*Seladonia*) *jucundus komensis* Cockerell (Hymenoptera: Apoidea, Andrenidae) // Entomol. Rec. a. J. Var. 1973b. Vol.85, N 4. P.99-106.
- Cure J.R.* Revisão de *Pseudagapostemon* Schrottky e descrição de *Oragapostemon*, gen n. (Hymenoptera, Halictidae) // Rev. bras. entomol. 1989. Vol.33, fasc.2. P.229-335.
- Cushman R.A.* Some types of parasitism among the Ichneumonidae // Proc. entomol. Soc. Washington. 1926. Vol.28, N 2. P.29-51.
- Custer C.P.* On the nesting habits of *Melissodes Latreille* (Hymenoptera) // Canad. Entomol. 1928. Vol.60, N 1. P.28-31.
- Dafni A.* Mimicry and deception in pollination // Annu. Rev. Ecol. a. Syst. 1984. Vol.15. P.259-278.
- Dalla Torre C.G. de* Catalogus hymenopterorum ... Vol.X: Apidae (Anthophila). Lipsiae: Engelmann, 1896. VIII, 643 p.
- Daly H.V.* Biological observations on *Hemihalictus lustrans*, with a description of the larva (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1961. Vol.34, N 3. P.134-141.
- Daly H.V.* Biological studies on *Ceratina dallatorreana*, an alien bee in California with reproduces by parthenogenesis (Hymenoptera: Apoidea) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1966. Vol.59, N 6. P.1138-1153.
- Daly H.V.* Bees of the genus *Ceratina* in America North of Mexico (Hymenoptera: Apoidea) // Univ. Calif. Publ. Entomol. 1973. Vol.73. 114 p.
- Daly H.V.* Taxonomy and ecology of *Ceratinini* of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea) // Syst. Entomol. 1983. Vol.8, N 1. P.29-62.
- Daly H.V.* Bees of the new genus *Ctenoceratina* in Africa south of the Sahara (Hymenoptera: Apoidea) // Univ. Calif. Publ. Entomol. 1988. N 108. 69 p.
- Daly H.V., Michener C.D., Moure J.S., Sakagami S.F.* The relictual bee genus *Manuelia* and its relation to other Xylocopinae (Hymenoptera: Apoidea) // Pan-Pacific Entomol. 1987. Vol.63, N 2. P.102-124.
- Daly H.V., Stage G.I., Brown T.* Natural enemies of bees of the genus *Ceratina* (Hymenoptera: Apoidea) // Ann. entomol. Soc. America. 1967. Vol.60, N 6. P.1273-1282.
- Danforth B.N.* Provisioning behavior and the estimation of investment ratios in a solitary bee, *Calliopsis* (*Hypomacrotera*) *persimilis* (Cockerell) (Hymenoptera: Andrenidae) // Behav. Ecol. a. Sociobiol. 1990. Vol.27. P.159-168.
- Darchen R., Delage-Darchen B.* Le déterminisme des castes chez les trigones (Hymenoptera, Apidae) // Insectes soc. 1971. T.18, N 2. P.121-134.
- Darchen R., Delage-Darchen B.* Contribution à l'étude abeille du Mexique *Melipona beecheli* B. (hyménoptère: apide). Le déterminisme des castes chez les mélipones // Apidologie. 1975. Vol.6, N 4. P.295-339.

- Darwin C.* The various contrivances by which orchids are fertilized by insects. London: Murray, 1862. 300 p.
- Davis L.R., LaBerge W.E.* The nest biology of the bee *Andrena* (*Ptilandrena*) *erigeniae* Robertson (Hymenoptera: Andrenidae) // Illinois natur. Hist. Survey. Biol. Notes. 1975. N 95. P.1-16.
- Decelles P., Laroca S.* Behavioral interactions among solitary foraging bees (Hymenoptera: Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1979. Vol.52, N 3. P.483-488.
- De Jonghe R.* Copulations interspécifiques en captivité d'espèces du genre *Bombus* Latreille (sensu stricto) (Hymenoptera, Apidae, Bombinae) // Bull. Ann. Soc. roy. belge entomol. 1982. T. 118, fasc.4/6. P.171-175.
- Deleurance E.P.* Phénomène social chez *Osmia emarginata* Lep. (Hymenoptera, Apidae) // Bull. Soc. entomol. France. 1949. T.54, Jan. P.9-10.
- Delfinado-Baker M., Underwood B.A., Baker E.W.* The occurrence of *Tropilaelaps* mites in brood nests of *Apis dorsata* and *A.laboriosa* in Nepal, with descriptions of the nymphal stages // Amer. Bee J. 1985. Vol. 125, N 10. P.703-706.
- Dennis B.A., Haas H.* Pollination and seed-setting in diploid and tetraploid red clovers (*Trifolium pratense* L.) under Danish conditions. I, II. // Yearbook roy. Vet. a. Agric. College. Copenhagen. 1967. P.93-133.
- Deodikar G.B., Thakar C.V., Shah P.N.* Cyto-genetic studies in Indian honeybees. I. Somatic chromosome complement in *Apis indica* and its bearing on evolution and phylogeny // Proc. Indian Acad. Sci. (Sect.B). 1959. Vol.47, N 3. P. 194-206.
- DeSantis L.* Himenópteros parásitos de megaquilas en la República Argentina // Ciencia y Abejas. 1973. T. 2, N 6. P.15-19.
- Dias D.* Contribuição para o conhecimento da bionomia de *Bombus incarum* Franklin da Amazônia (Hymenoptera, Bombidae) // Rev. brasil. Entomol. 1956. Vol.8. P.1-20.
- Dietz A.* Honey bees // H.R.Hermann (ed.). Social insects. New York e.a.: Acad. Press, 1982. Vol.3. P.323-360.
- Dietz A.* Evolution // T.E.Rinderer (ed.). Bee genetics and breeding. London: Acad. Press, 1986. P.3-21.
- Dingemans-Bakels F.N.* The pollen-collecting activities of some andrenid bees // Zool. Medd. 1972. Deel 47, N 37. P.465-467.
- Dobson H.E.M.* Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees // Oecologia. 1987. Vol.72, N 4. P.618-623.
- Dodson C.H.* The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America // Amer. Orchid Soc. Bull. 1962. Vol.31. P.525-534, 641-649, 731-735.
- Dodson C.H.* Ethology of some bees of the tribe Euglossini // J. Kansas entomol. Soc. 1966. Vol.39, N 4. P.607-629.
- Dodson C.H.* Coevolution of orchids and bees // L.E.Gibbert, P.Raven (eds.). Coevolution of animals and plants. Austin: Univ. Texas Press, 1975. P.91-97.
- Dollin L., Dollin A.* Farming with Australian native bees – a commercial need for the bees from the bush // Austral. Beekeeper. 1985. Vol.87, N 1. P.14-16.
- Domenichini G.* Index of entomophagous insects. Vol. 1: Palearctic Tetrastichinae. (Hym. Eulophidae). Paris: Le François, 1966. 101 p.
- Dönhoff.* Beiträge zur Bienenkunde. I. Ueber Zwitterbienen // Bienenzeitung. 1860. S.209-210.
- Donovan B.J.* Interactions between native and introduced bees in New Zealand // New Zealand J. Ecol. 1980. Vol.3. P.104-116.
- Doom A. van.* Investigations into the regulation of dominance behaviour and of the division of labour in bumblebee colonies (*Bombus terrestris*) // Neth. J. Zool. (1987) 1988. Vol.37, N 3/4. P.255-276.
- Doom A. van, Heringa J.* The ontogeny of a dominance hierarchy in colonies of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae) // Social Insects. 1986. Vol.33, N 1. P.3-25.
- Döttlinger S.* Beiträge zur Biologie der Hummeln // Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1967. Bd 107. S.29-41.
- Douglas J.M.* Double generations of *Bombus jonellus subborealis* Rich. (Hym. Apidae) in an arctic summer // Entomol. scand. 1973. Vol.4, N 4. P.283-284.
- Downes J.A.* What is an Arctic insect? // Canad. Entomol. 1962. Vol.94, N 2. P.143-162.
- Downes J.A.* Adaptations of insects in the arctic // Annu. Rev. Entomol. 1965. Vol.10. P.257-274.
- Duchateau M.J.* Analyse einiger Methoden des Hummelzüchtung // Apidologie. 1985. Vol.16, N 3. P.225-227.
- Duchateau M.J., Velthuis H.H.W.* Ovarian development and egg laying in workers of *Bombus terrestris* // Entomol. exper. et appl. 1989. Vol.51. P. 199-213.
- Dudich E.* A Megachile – méhek biológijához // Rovart. Lapok. 1884. Köt.1, füz.12. P.241-246.
- Duffield R.M., Fernandes A., Lamb C., Wheeler J.W., Eickwort G.C.* Macrocylic lactones and isopentyl esters in the Dufour's gland secretion of halictine bees (Hymenoptera: Halictidae). // J. chem. Ecol. 1981. Vol.7, N 2. P.319-331.
- Duffield R.M., Harrison S.E., Maglott D., Ayorinde F.O., Wheeler J.W.* Exocrine secretions of bees. V. Terpenoid esters in the Dufour's secretions of Panurginus bees (Hymenoptera: Andrenidae). // J. chem. Ecol. 1983. Vol.9, N 2. P.277-283.

- Duffield R.M., LaBerge W.E., Cane J.H., Wheeler J.W.* Exocrine secretions of bees. IV. Macrocyclic lactones and isopentil esters in Dufour's gland secretions of *Nomia* bees (Hymenoptera: Halictidae) // *J. chem. Ecol.* 1982. Vol.8, N 2. P.535-543.
- Dunning J.W.* Acclimatization of humblebees in New Zealand // *Proc. roy. entomol. Soc. London.* 1886. P.32-34.
- Dzierzon J.* Eichstädt // *Bienenzeitung.* 1845. Bd 1. S.109-113, 119-121.
- Eberhard W.G.* Group nesting in two species of *Euglossa* bees (Hymenoptera: Apidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1988. Vol.61, N 4. P.406-411.
- Ebmer A.W.* Die Bienengattung *Rophites Spinola* 1808 (Insecta: Hymenoptera: Halictidae: Dufoureaeinae). Illustrierte Bestimmungstabellen // *Senckenberg. biol.* 1986. Bd 66, H.4/6. S.271-304.
- Ehrenfeld J., Rozen J.G., Jr.* The cuckoo bee genus *Kelita*, its systematics, biology and larvae // *Amer. Mus. Novit.* 1977. N 2631. 24 p.
- Eickwort G.C.* Aspects of the biology of *Chilicola ashmeadi* in Costa Rica (Hymenoptera: Colletidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1967. Vol.40, N 1. P.42-73.
- Eickwort G.C.* A comparative morphological study and generic revision of the augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae) // *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1969. Vol.48, N 13. P.325-524.
- Eickwort G.C.* Biology of the European mason bee, *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) in New York State. *Search Agric. Entomol. (Ithaca).* 1973. Vol.3, N 2. 31 p.
- Eickwort G.C.* Gregarious nesting of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* and the evolution of parasitism and sociality among megachilid bees // *Evolution.* 1975. Vol.29, N 1. P.142-150.
- Eickwort G.C.* Two European species of *Chelostoma* established in New York State (Hymenoptera: Megachilidae) // *Psyche.* 1980. Vol.87, N 3/4. P.315-323.
- Eickwort G.C.* Presocial insects // *H.R.Hermann (ed.). Social insects.* New York e.a.: Acad. Press. 1981. Vol.2. P.199-280.
- Eickwort G.C.* The nesting biology of the sweat bee *Halictus farinosus* in California, with notes on *H. ligatus* (Hymenoptera, Halictidae) // *Pan-Pacific Entomol.* 1985. Vol.61, N 2. P.122-137.
- Eickwort G.C.* First steps into eusociality: the sweat bee *Dialictus lineatulus* // *Florida Entomol.* 1986. Vol.69, N 4. P.742-754.
- Eickwort G.C., Eickwort K.R.* Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees. II. *Dialictus umbripennis* and adaptations of its caste structure to different climates // *J. Kansas entomol. Soc.* 1971. Vol.44, N 3. P.343-373.
- Eickwort G.C., Eickwort K.R.* Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees. IV. *Augochlora (Oxystoglossella)* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1972a. Vol.45, N 1. P. 18-45.
- Eickwort G.C., Eickwort K.R.* Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees. III. *Sphecodes kathleenae*, a social cleptoparasite of *Dialictus umbripennis* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1972b. Vol.45, N 4. P.529-541.
- Eickwort G.C., Eickwort K.R.* Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees. V. *Augochlorella edentata* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1973. Vol.46, N 1. P.3-16.
- Eickwort G.C., Ginsberg H.S.* Foraging and mating behavior in Apoidea // *Annu. Rev. Entomol.* 1980. Vol.25. P.421-446.
- Eickwort G.C., Kukuk P.F., Wesley F.R.* The nesting biology of *Dufourea novaengliae* (Hymenoptera: Halictidae) and the systematic position of the Dufoureaeinae based on behavior and development // *J. Kansas entomol. Soc.* 1986. Vol.59, N 1. P.103-120.
- Eickwort G.C., Matthews R.W., Carpenter J.* Observations on the nesting behavior of *Megachile rubi* and *M. texana* with a discussion of the significance of soil nesting in the evolution of megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1981. Vol.54, N 3. P.557-570.
- Eickwort G.C., Sakagami S.F.* Classification of nest architecture of bees in the tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae; Halictinae), with description of a Brazilian nest of *Rhinocorynura inflaticeps* // *Biotropica.* 1979. Vol.11, N 1. P.28-87.
- Eidmann H.* Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L. // *Zool. Anz.* 1929. Bd 82 (Wasmann-Festband). S.99-114.
- Eijnde J. van den.* Method for continuous rearing of *Bombus terrestris* and the production of bumblebee colonies for pollination purposes // *Apidology.* 1990. Vol.21, N 4. P.330-332.
- Elfvig R.* Die Hummeln und Schmarotzerhummeln Finnlands // *Fauna fenn.* 1960. T.10. 43 S.
- Elfvig R.* Die Bienen Finnlands // *Fauna fenn.* 1968. T.21. 69 S.
- Emerson A.E.* Social coordination and the superorganism // *Amer. Midland Natur.* 1939a. Vol.21, N 1. P. 182-209.
- Emerson A.E.* Populations of social insects // *Ecol. Monogr.* 1939b. Vol.9, N 3. P.287-300.
- Emerson A.E.* The evolution of behavior among social insects // *R.Simpson (ed.). Behaviour and evolution.* New Haven, 1958. P.311-335.
- Emlen J.M.* The role of time and energy in food preference // *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100, N 916. P.611-617.
- Emlen J.M.* Optimal choice in animals // *Amer. Natur.* 1968. Vol.102, N 926. P.385-389.

- Engels E., Engels W.* Drogen-Ansammlungen bei Nestern der stachellosen Biene *Scaptotrigona postica* // *Apidologie*. 1984. Vol.15, N 3. P.315-328.
- Enslin E.* Die Bewohnen der Brombeerstengel // *Entomol. Jb.* (1932) 1933. Jg.42. S.134-148.
- Enwald R.* *Bombus hyperboreus* Schönh., en för Finlands fauna ny humla // *Medd. Soc. Fauna et Flora fenn.* 1881. T.6. P.255.
- Erickson E.H., Enns W.R., Werner F.G.* Bionomics of the bee-associated Meloidae (Coleoptera); bee and plant host of some Nearctic meloid beetles – a synopsis // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1976. Vol.69, N 5. P.959-970.
- Estes J.R., Thorp R.W.* Pollination ecology of *Pyrrhopappus carolinianus* (Compositae) // *Amer. J. Bot.* 1975. Vol.62, N 2. P.148-159.
- Eugene G.* Une méthode d'élevage des bourdons (Hym. Apidae) // *Bull. Soc. entomol. France.* 1957. T.62, N 3/4. P.71-75.
- Evans H.E.* Extrinsic versus intrinsic factors in the evolution of insect sociality // *Biosciences.* 1977. Vol.27, N 9. P.613-617.
- Evans H.E., Linsley E.G.* Note on a sleeping aggregation of solitary bees and wasps // *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.* 1960. Vol.59, N 1. P.30-37.
- Fabre J.H.* Études sur le moeurs et la parthénogenèse des *Halictus* // *Compte Rendu Acad. Sci. France.* 1879. T.89. P.1079-1081.
- Fabre J.H.* Études sur le moeurs et la parthénogenèse des *Halictus* // *Ann. Sci. natur. Zool.* 1880. (Sér.6), t.9, art.4, P.1-27.
- Fabre J.H.* Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les moeurs des insectes. 4 sér. Paris: Delagrave, 1891. 3, 327 p.
- Fabre J.H.* Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les moeurs des insectes. 8 sér. Paris: Delagrave, 1903. 378 p.
- Faegri K., Pijl van. der L.* The principles of pollination ecology. Oxford: Pergamon Press, 1966. 248 p.
- Faegri K., Pijl van. der L.* The principles of pollination ecology. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, 1971. 291 p.
- Fahrenhorst H.* Chromosome number in the tropical honey-bee species *Apis dorsata* and *Apis florea* // *J. Apicult. Res.* 1977a. Vol.16, N 1. P.56-58.
- Fahrenhorst H.* Nachweis übereinstimmender Chromosomen-Zahlen (N = 6) bei allen 4 *Apis*-Arten // *Apidologie.* 1977b. Vol.8, N 1. S.89-100.
- Fahringer J.* Die Naturungsmittel einiger Hymenopteren und die Erzeugnisse ihrer Lebenstätigkeit. Ein Beitrag zur Biologie dieser Insektengruppe // *Jber. K. - K. Staatsobergymnasiums. Brück.*, 1909-1910. S.3-25.
- Fahringer J.* Ueber den Nestbau zweiter Bienen (*Halictus*, *Macrocera*) // *Ztsch. wiss. Insektenbiol.* 1914. Bd 10, H. 1. S.16-20.
- Fahringer J., Tölg F.* Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise und Entwicklungsgeschichte einiger Hautflüger // *Verh. naturf. Ver. Brünn.* 1912. Bd 12. S.1-28.
- Feisinger P.* Coevolution and pollination // D.J.Futuyma, M.Slatkin (eds.) *Coevolution.* Sunderland (Massachusetts): Sinauer Ass., 1983. P.282-310.
- Ferton C.* Nouvelles observations sur l'instinct des hyménoptères gastrilegides de France et de Corse // *Actes Soc. Linn. Bordeaux.* 1897. (Sér.6), t.2 (52). P.37-50.
- Ferton C.* Sur les moeurs des *Sphécodes* Latr. et des *Halictus* Latr. // *Bull. Soc. entomol. France.* 1898. P.75-77.
- Ferton C.* Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (3 sér.). Avec la description de quelques espèces // *Ann. Soc. entomol. France.* 1905. Vol.74. P.56-104.
- Ferton C.* Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (8 sér.) // *Ann. Soc. entomol. France.* 1914. Vol.83. P.81-117.
- Fischer R.L.* A nest of *Heriades variolosus* (Cress.); (Hymenoptera: Megachilidae) // *Canad. Entomol.* 1955. Vol.87, N 1. P.33-36.
- Fisher R.A.* The genetical theory of natural selection. Oxford: Academic Press, 1930. 272 p.
- Fisher R.M.* Inability of the social parasite *Psithyrus ashtoni* to suppress ovarian development in workers of *Bombus affinis* (Hymenoptera: Apidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1983a. Vol.56, N 1. P.69-73.
- Fisher R.M.* Recognition of host nest odour by the bumblebee social parasite *Psithyrus ashtoni* (Hymenoptera: Apidae) // *J. New York entomol. Soc.* 1983b. Vol.91, N 4. P.503-507.
- Fisher R.M.* Evolution and host specificity: a study of the invasion success of a specialized bumblebee social parasite // *Canad. J. Zool.* 1984. Vol.62, N 8. P.1641-1644.
- Fisher R.M.* Evolution and host specificity: dichotomous invasion success of *Psithyrus citrinus* (Hymenoptera: Apidae), a bumblebee social parasite in colonies of its two hosts // *Canad. J. Zool.* 1985. Vol.63, N 4. P.977-981.
- Fisher R.M., Pomeroy N.* Pollination of greenhouse muskmelons by bumble bees (Hymenoptera: Apidae) // *J. econ. Entomol.* 1989. Vol.82, N 4. P.1061-1066.
- Flanders S.E.* Physiological prerequisites of social reproduction in the Hymenoptera // *Insectes soc.* 1962. T.9, N 4. P.375-388.

- Fletcher D.J.C., Ross K.G.* Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera // Annu. Rev. entomol. 1985. Vol.30. P.319-343.
- Folsom J.P.* Dos nuevas tecnicas para capturar y marcar abejas machos de la tribu Euglossini (Hymenoptera: Apidae) // Actual. Biol. 1985. T.14, N 51. P.20-25.
- Fonia C., Masson C.* Analyse de l'équipement sensoriel antennaire du bourdon *Bombus hypnorum* L. // Apidologie. 1982. Vol.13, N3. P.247-263.
- Fontana F., Amorelli M.* Chromosomal translocations in 2 Italian populations of *Reticulitermer lucifugus* (Rossi) (Insecta, Isoptera: Rhinotermitidae) // Experientia. 1978. Vol.34. P.708-709.
- Forsyth A.* Worker control of queen density in hymenopteran societies // Amer. Natur. 1980. Vol.116, N 6. P.895-898.
- Frankie G.W.* A simple field technique for marking bees with fluorescent powders // Ann. entomol. Soc. Amer. 1973. Vol.66, N3. P.690-691.
- Frankie G.W., Baker H.G., Opler P.A.* Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology // H.Lieth (ed.). Phenology and seasonality. New York e.a.: Springer, 1974. Vol.8. P.287-296.
- Frankie G., Vinson S.B.* Scent marking of passion flowers in Texas by females of *Xylocopa virginica texana* (Hymenoptera, Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1977. Vol.50, N 4. P.613-625.
- Free J.B.* The division of labour within bumblebee colonies // Insectes soc. 1955a. T.2, N 3. P.195-212.
- Free J.B.* The collection of food by bumblebees // Insect. soc. 1955b. T.2, N 4. P.303-311.
- Free J.B.* The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies // Brit. J. anim. Behav. 1955c. Vol.3, N 4. P.147-153.
- Free J.B.* Queen production in colonies of bumblebees // Proc. roy. entomol. Soc. London (Ser. A). 1955d. Vol.30, pts 1/3. P.19-25.
- Free J.B.* The effect of social facilitation on the ovarian development of bumble-bee workers // Proc. roy. entomol. Soc. London (Ser. A). 1957. Vol.32, pts 10/12. P.182-184.
- Free J.B.* Hypopharyngeal gland development and division of labour in honeybee (*Apis mellifera* L.) colonies // Proc. roy. entomol. Soc. London (Ser. A). 1961. Vol.36, pt 1. P.5-8.
- Free J.B.* The flower constancy of honeybees // J. Anim. Ecol. 1963. Vol.32, N 1. P.119-131.
- Free J.B.* Dandelion as a competitor to fruit trees for bees visits // J. appl. Ecol. 1968. Vol.5. P.169-178.
- Free J.B.* Insects pollination of crops. London: Acad. Press, 1970a. 544 p.
- Free J.B.* The flower constancy of bumblebees // J. Anim. Ecol. 1970b. Vol.39, N 2. P.395-402.
- Free J.B., Butler C.G.* Bumblebees. London: Collins, 1959. 208 p.
- Free J.B., Simpson J.* The alerting pheromones of the honey bee // Ztschr. vergl. Physiol. 1968. Bd 61. P.361-365.
- Free J.B., Wienberg J., Whiten A.* The egg-eating behaviour of *Bombus lapidarius* L. // Behaviour. 1969. Vol.35, N 3/4. P.313-317.
- Free J.B., Williams I.H.* Preliminary investigations on the occupation of artificial nests by *Osmia rufa* L. (Hymenoptera, Megachilidae) // J. appl. Ecol. 1970. Vol.7, N 3. P.559-566.
- Frick K.E.* Biology and control of tiger beetles in alkali bee nesting sites // J. econ. Entomol. 1957. Vol.50, N 4. P.503-504.
- Frick K.E.* Ecological studies on the alkali bee, *Nomia melanderi*, and its bombyliid parasite, *Heterostylum robustum*, in Washington // Ann. entomol. Soc. Amer. 1962. Vol.55, N 1. P.5-15.
- Frick K.E., Potter H., Weaver H.* Development and maintenance of alkali bee nesting sites // Pullman: Washington agric. exper. Station, 1960. 10 p. (Circ.366).
- Friese H.* Ein Bienennest mit Vorratskammern (*Lithurgus dentipes* Sm.) // Ztschr. wiss. Insektenbiol. 1905. Bd 11. S.118-119.
- Friese H.* Die Bienen Afrikas, nach dem stände unserer heutigen kenntnisse // L.Schulze (ed.). Zool. u. antrop. Erg. einer Forsch.-Reise im westl. u. centr. Südafrika, 2. Lief.2. 1909. Bd 10. S.85-476.
- Friese H.* Das Tierreich. Lieferung 28: Hymenoptera. Apidae I. Megachilinae. Berlin: Friedländer, 1911. 440 S.
- Friese H.* Ueber die Lebensweise der Grabwespenbiene, *Sphexcodes* Latr. // Ztschr. wiss. Insektenbiol. 1920. Bd 15, H.7/9. S.175-187.
- Friese H.* Die europäischen Bienen (Apidae). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. Berlin; Leipzig: de Gruyter, 1923a. 456 S.
- Friese H.* Apidae // O.Holtedahl (ed.). Hymenoptera. Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921. Kristiania: Videnskapsselskapet, 1923b. N 14. P.3-9.
- Friese H.* Die Insekten Mitteleuropas insbesondere Deutschlands, Bd 1. Th.1. Die Bienen, Wespen, Grab- und Goldwespen. Stuttgart: Franckh, 1926. V, 192 S.
- Frisch J.L.* Beschreibung von allerley Insecten in Teutschland ... Berlin: Nicolai, 1734. T.11. VI, 34 S.
- Frisch K von.* Ueber die «Sprache» der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung // Zool. Jb. (Abt. Physiol.). 1923. Bd 40. S.1-186.
- Frisch K. von.* The dance language and orientation of bees. Cambridge (Mass.): Belknap Press, 1967. 566 p.
- Frisch V.K.* Zucker als Baustoff bei Hummelnestern // Ztschr. Tierpsychol. 1978. Bd 47, H.3. S.523-527.

- Frisson T.H.* A contribution to the knowledge of the life history of *Bremus bimaculatus* (Cresson) (Hym.) // Entomol. Amer. 1928. Vol.8, N 4. P.159-223.
- Frohlich D.R.* On the nesting biology of *Osmia* (*Chenosmia*) *bruneri* (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1983. Vol.56, N 2. P. 123-130.
- Frohlich D.R., Parker F.D.* Nest building behavior and development of the sunflower leafcutter bee: *Eumegachile* (*Sayapis*) *pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megachilidae) // Psyche. 1983. Vol.90, N 3. P. 193-209.
- Fronk W.D.* Factors associated with diseased alkali bee larvae // J. Insect Pathol. 1963. Vol.5, N 4. P.473-477.
- Fuller G.A., Plowright R.C.* Nest defence by honey-daubing in the bumblebee *Bombus griseocollis* De Geer (Hymenoptera: Apidae) // Canad. Entomol. 1986. Vol.118, N 5. P.479-480.
- Fye R.E., Medler J.T.* Field domiciles for bumblebees // J. econ. Entomol. 1954a. Vol.47, N 4. P.672-676.
- Fye R.E., Medler J.T.* Temperature studies in bumblebee domiciles // J. Econ. Entomol. 1954b. Vol.47, N 5. P.847-852.
- Fyg W.* Anomalies and diseases of the queen honey bee // Annu. Rev. Entomol. 1964. Vol.9. P.207-224.
- Gadagkar R.* Evolution of insect sociality – a review of some attempts to test modern theories // Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.). 1985a. Vol.94, N 3. P.309-324.
- Gadagkar R.* Kin recognition in social insects and other animals. A review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection // Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.). 1985b. Vol.94, N 6. P.587-621.
- Gadagkar R.* The haplodiploidy threshold and social evolution // Curr. Sci. 1990a. Vol.59, N 7. P.374-376.
- Gadagkar R.* Towards an understanding of the origin of social life in insects // Curr. Sci. 1990b. Vol.59, N 23. P.1262.
- Garófalo C.A.* Bionomics of *Bombus* (*Fervidobombus*) *morio*. 2. Body size and length of life of workers // J. apicult. Res. 1978. Vol.17, N 3. P.130-136.
- Garófalo C.A.* Social structure of *Euglossa cordata* nests (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) // Entomol. Gener. 1985. Vol.11. P.77-83.
- Garófalo C.A., Zucchi R., Muccillo G.* Reproductive studies of a Neotropical bumblebee, *Bombus atratus* (Hymenoptera, Apidae) // Rev. brasil. genét. 1986. Vol.9, N 2. P.231-243.
- Gary N.E.* Magnetic retrieval of ferrous labels in a capture-recapture system for honey bees and other insects // J. econ. Entomol. 1971. Vol.64, N 4. P.961-965.
- Gauld I.D.* The classification, evolution and ancient southern group of Ichneumonidae (Hymenoptera) // Syst. Entomol. 1983. Vol.8, N 2. P.167-178.
- Gerling D.* Nest biology and flower relationships of *Xylocopa sonorina* Smith in Hawaii (Hymenoptera: Anthophoridae) // Pan-Pacific Entomol. 1982. Vol.58, N 4. P.336-351.
- Gerling D., Hurd P.D., Hefetz A.* Comparative behavioral biology of two middle east species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera: Apoidea) // Smiths. Contr. Zool. 1983. N 369. 33 p.
- Gerling D., Velthuis H.H.W., Hefetz A.* Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa* // Annu. Rev. Entomol. 1989. Vol.34. P.163-190.
- Getz W.M.* An analysis of learned kin recognition in Hymenoptera // J. theor. Biol. 1982. Vol.99, N 3. P.585-597.
- Giblin R.M., Kaya H.K., Brooks R.W.* Occurrence of *Huntapheenchoides* sp. (Aphelenchoididae) and *Acrostichis* sp. (Diplogasteridae) in the reproductive tracts of soil nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) // Nematodologica. 1981. Vol.27. P.20-27.
- Gibo D.L.* A laboratory study on the selective advantage of foundress association in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // Canad. Entomol. 1974. Vol.106, N 1. P.101-106.
- Gibo D.L.* The selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae): a field study of the effects of predation on productivity // Canad. Entomol. 1978. Vol. 110, N 5. P.519-540.
- Gilliam M., Buchmann S.L., Lorenz B. L.* Microbiology of the larval provisions of the stingless bee, *Trigona hypogea*, an obligate necrophage // Biotropica. 1985. Vol.17, N 1. P.28-31.
- Ginsberg H.S.* Foraging ecology of bees in an old field // Ecology. 1983. Vol.64, N 1. P.165-175.
- Godfery M.J.* The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca* // J. Bot. 1925. Vol.63. P.33-40.
- Godfery M.J.* Recent observation on the pollination of *Ophrys* // J. Bot. 1929. Vol.67. P.298-302.
- [*Godfery M.J.*] A male *Anthidium septemdentatum*, Latr., Bearing on its head the pollinia from two orchids of the genus *Serapias* // Hope Records 1926-1930 (Oxford). 1930. Vol.17, N 29. P.20.
- Goedart J.* Metamorphosis et historia naturalis insectorum ... Medioburgi: Tierensium, s.a. [1667]. Pars 2. 259, 30 p.
- Gogala A.* Initiation of new nests in a social bee, *Halictus scabiosae* Rossi (Hymenoptera: Halictidae) // Opusc. zool. flumin. 1991. Vol.67. P.1-7.
- Conclave L.S., Stort A. C.* Honey bee improvement through behavioral genetics // Annu. Rev. Entomol. 1978. Vol.23. P.197-213.
- Gôukon K., Maeta Y., Sakagami S.F.* Seasonal changes in ovarian state in a eusocial halictine bee, *Lasioglossum duplex*, based on stages of the oldest oocytes in each ovariole (Hymenoptera: Halictidae) // Res. Popul. Ecol. 1987. Vol.29, N 2. P.255-269.

- Gôukon K., Sakagami S.F., Maeta Y.* Bionomic comparison of two populations of a eusocial halictine bee, *Lasioglossum duplex*, in northern Japan // *Jap. J. Ecol.* 1986. Vol.35, N 5. P.587-600.
- Graber V.* Die Insekten. Teil 2. Vergleichende Lebens und Entwicklungsgeschichte der Insekten. München: Oldenbourg, 1877. H.1. 261 S.
- Graenicher S.* On the habits of two ichneumonid parasites of the bee, *Ceratina dupla* Say // *Entomol. News.* 1905. Vol.16, N 2. P.43-49.
- Graenicher S.* Wisconsin flowers and their pollination // *Bull. Wisconsin natur. Hist. Soc.* 1909. Vol.7. P.19-77.
- Grafen A.* Split sex ratios and the evolutionary origins of eusociality // *J. theor. Biol.* 1986. Vol.122, N 1. P.95-121.
- Grandi G.* Contributi alla conoscenza degli imenotteri aculeati. XV. // *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna.* 1935. Vol.8. P.27-121.
- Grandi G.* Contributi alla conoscenza degli imenotteri aculeati. XXVI. // *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna.* 1954. Vol.20. P.81-255.
- Grandi G.* Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori // *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna.* 1961. Vol.25. XV, 659 p.
- Grant V.* The flower constancy of bees // *Bot. Rev.* 1950. Vol.16, N 7. P.379-398.
- Grassé P.-P.* Les rassemblements de sommeil des hyménoptères et leur interpretation // *Ann. et Bull. Soc. Entomol. France.* 1942. Vol.111. P.142-148.
- Grassé P.-P.* Sociétés animales et effect de groupe // *Experimentia.* 1946. T.2, N 3. P.77-82.
- Gray H.E.* Observations on tripping of alfalfa blossoms // *Canad. Entomol.* 1925. Vol.57, N 10. P.235-237.
- Greenberg L.* Genetic component of bee odor in kin recognition // *Science.* 1979. Vol.206, N 4422. P. 1095-1097.
- Greenberg L.* Year-round culturing and productively of sweat bee, *Lasioglossum zephyrum* // *J. Kansas entomol. Soc.* 1982a. Vol.55, N 1. P. 13-22.
- Greenberg L.* Persistent habituation to female odor by male sweat bee (*Lasioglossum zephyrum*) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1982b. Vol.55, N 3. P.525-531.
- Greenberg L., Buckle G.R.* Inhibition of worker mating by queens in a sweat bee, *Lasioglossum zephyrum* // *Insectes soc.* 1981. T.28, N 4. P.347-352.
- Grimaldi D., Beck C.W., Boon J.J.* Occurrence, chemical characteristics, and paleontology of the fossil resine from New Jersey // *Amer. Mus. Novit.* 1989. N 2948. 28 p.
- Griswold T.E., Michener C.D.* Taxonomic observations on Anthidiini of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1988. Vol.61, N 1. P.22-45.
- Grozđani S.* *Halictus marginatus* Brulle, kao prelazna forma između solitarnih i socijalnih p elaa // *Pcelarstvo.* 1956. Kn.11, N 2. P.321-329.
- Grozđani S.* Nova posmatranja na nekim vrstama roda *Halictus* (Hym.) prilog poznavanju filogenetskog postanka peclinje porodice // *Zb. radova Inst. biol. istraz.* 1966. Kn.10, N 15. P.1-29.
- Grozđani S.* Recherches zoosociologiques sur certaines especes du genre *Halictus* (hyménoptères), effectuées en 1965 // *Glasn. Srp. Acad. Nauka (Otdel Prir.-mat. Nauk.).* 1969a. Kn.32. P.9-24.
- Grozđani S.* Neue Untersuchungen an *Eucera excisa* Mocs. (Apoidea, Hymenoptera) // *Glasn. Prirod. Muz. Beograd (Ser.B).* 1969b. Kn.24. P.57-61.
- Grozđani S.* Filogenetski postanak p elinje porodice. Beograd: Univ. Beogradu, 1971a. 150 p.
- Grozđani S.* Biologische Untersuchungen an den Bienen (Apoidea, Hymenoptera) // *Dtsch. entomol. Ztsch. (N.F.).* 1971b. Bd 18, H.1/3. S.217-226.
- Grozđani S.* Biologische Untersuchungen an den Bienen –*Halictus sajoi* (Bluthg.) – (Apoidea, Hymenoptera) // *Glasn. Prirod. Muz. Beograd (Ser.B).* 1971c. Kn.26. S.151-157.
- Grozđani S.* Biologische Untersuchungen an den Bienen (Apoidea, Hymenoptera) – *Halictus kessleri* Bramson // *Glasn. Srp. Acad. Nauka,* 1973. Kn.34. S.41-54.
- Grozđani S., Mu alica Z.* Biologische Untersuchungen an den Bienen (Apoidea, Hymenoptera) – *Halictus interruptus* Panz. // *Arch. biol. Nauka (Beograd) (Ser.B).* 1968. Kn.20. S.9P-10P.
- Grozđani S., Stevanovi A.* Beobachtungen an einer Kolonie von *Anthophora parietina* Fabr. (Hymenoptera) // *Bull. Acad. Sci. et Arts, Class Sci. math. et natur. (Ser. Sci. natur.).* 1967. T.39, N 11. P. 19-20.
- Grozđani S., Vasi Z.* Biološka ispitivanja na p elama *Halictus malachurus* K. (Hymenoptera, Apoidea) // *Glasn. Prirod. Muz. Beograd (Ser.AB).* 1970. Kn.25. P.271-303.
- Grozđani S., Vasi Z.* *Eucera excisa* Mocsary (Apoidea, Hymenoptera) // *Glasn. Prirod. Muz. Beograd (Ser.B).* 1976. Vol.22. P.145-152.
- Grünwaldt W.* *Andrena grossella* n.sp., eine Insekten-Art mit 9 glie drigen Maxillar- und Labialpalpen. (Hymenoptera, Apoidea) // *Nachrichtenbl. bayer. Entomol.* 1976. Jg.25, N 4. S.65-70.
- Griitte E.* Zur Abstammung der Kuckuksbienen (Hymenopt. Apid.) // *Arch. Naturg. (N.F.).* 1935. Bd 4. S.449-534.
- Gupta R.K.* A new species of genus *Cressoniella* Mitchell from South India (Insecta, Hymenoptera, Apoidea: Megachilidae) // *Reichenbachia.* 1988a. Bd 26, H.1. S.67-69.

- Gupta R.K.* Two new species of genus *Eumegachile* Friese from India (Insecta, Hymenoptera, Apoidea: Megachilidae) // *Reichenbachia*. 1988b. Bd 26, H.1. S.71-74.
- Haas A.* Gesetzmäßigkeiten und Rätsel des Hummelfluges // *Entomon*. 1949. Bd 1, H.2. S.37-40.
- Haas A.* Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm der Hummeln (*Bombus*) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*). I. Teil // *Ztschr. Tierpsychol.* 1967. Bd 24, H.3. S.257-277.
- Haeseler V.* Markierungsergebnisse und Beobachtungen an Völkern (insbesondere jungen Königinnen) von *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera, Apidae) in Schleswig-Holstein (BRD) // *Zool. Jb. (Abt. Syst.)*. 1974. Bd 101, H.3. S.397-416.
- Haeseler V.* Solitäre Wespen und Bienen als Transporteure der Wander-nymphen von Uropodiden // *Mikrokosmos*. 1982. Bd 71, H.8. S.227-229.
- Hagen E. von.* The bumblebee, an important domestic insect: its occurrence, importance and care // *Bio-Dyn*. 1981. Vol.139. P.39-43.
- Haldane J.B.S.* The causes of evolution. London: Longmans a. Green, 1932. 260 p.
- Haldane J.B.S.* Population genetics // *Penguin new Biol.* 1955. Vol.18. P.34-51.
- Hallett H.M.* Nesting-habits of *Sapyga 5-punctata* Fab. // *Entomol. Mon. Mag.* 1920. Ser.3, vol.6 (56), N 675. P.185.
- Hamilton W.D.* The evolution of altruistic behavior // *Amer. Natur.* 1963. Vol.97. P.354-356.
- Hamilton W.D.* The genetical evolution of social behavior. I // *J. theor. Biol.* 1964a. Vol.7, N 1. P.1-16.
- Hamilton W.D.* The genetical evolution of social behavior. II // *J. theor. Biol.* 1964b. Vol.7, N 1. P.17-52.
- Hamilton W.D.* Extraordinary sex ratios // *Science*. 1967. Vol.156, N 3774. P.477-488.
- Hamilton W.D.* Altruism and related phenomena, mainly in social insects // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.* 1972. Vol.3. P.193-232.
- Hamilton W.D.* Evolution sozialer Verhaltenweisen bei sozialen Insekten // G.H.Schmidt (ed.). *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. Stuttgart: Wiss. Verlagsges., 1974. S.60-93.
- Harder L.D.* Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea) // *Canad. J. Zool.* 1983. Vol.61, N 7. P.1580-1586.
- Harder L.D.* Choice of individual flowers by bumble bees: Interaction of morphology, time and energy // *Behaviour*. 1988. Vol.104, N 1/2. P.60-77.
- Harder L.D., Real L.A.* Why are bumble bees risk averse? // *Ecology*. 1987. Vol.68, N 4. P.1104-1108.
- Hardouin R.* La vie des abeilles solitaires. Paris: Gallimard, 1948. 269 p. (Hist. natur.; T.9).
- Hartfelder K.H.* Rates of juvenile hormone synthesis control caste differentiation in the stingless bee *Scaptotrigona postica depilis* // *Roux's Arch. Dev. Biol.* 1987. Vol.196, N 8. P.522-526.
- Hartling L.K., Plowright R.C.* Foraging by bumble bees on patches of artificial flowers: a laboratory study // *Canad. J. Zool.* 1979. Vol.57, N 10. P.1866-1870.
- Hartman C.G.* Note on the habits of *Osmia georgica* Cresson as ascertained by the glass-tube method // *Psyche*. 1944. Vol.51, N 3/4. P.162-165.
- Hasselrot T.B.* Studies on Swedish bumblebees (genus *Bombus* Latr.). Their domestication and biology // *Opusc. entomol.* 1960. Suppl. 17. 192 p.
- Haverhorst P.* De ledige cel in de nesten van graafbijen en graafwespen // *Entomol. Ber.* 1933. Deel 8, N 190. P.471-475.
- Haynes J., Mesler M.* Pollen foraging by bumblebees: foraging patterns and efficiency on *Lupinus polyphyllus* // *Oecologia*. 1984. Vol.61, N 2. P.249-253.
- Heard T.A.* Propagation of hives of *Trigona carbonaria* Smith (Hymenoptera: Apidae) // *J. Austral. entomol. Soc.* 1988. Vol.27, N 4. P.303-304.
- Hebling N.J., Kerr W.E., Kerr F.S.* Divisão de trabalho entre operárias de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* Moure // *Papeis Avulsos Dept. Zool. (São Paulo)*. 1964. Vol. 16. P. 115-127.
- Hedström I.* Interference competition between two species of piloglossa bees (Hymenoptera, Colletidae) in the Central Valley of Costa Rica // *Brenesia*. 1984. Vol.22. P.219-231.
- Heemert C. van, Ruijter A. de, Eijnde J. van den, Steen J. van der.* Year-round production of bumble bee colonies for crop pollination // *Bee World*. 1990. Vol.71, N 2. P.54-56.
- Hefetz A.* The role of Dufour's gland secretions in bees // *Physiol. Entomol.* 1987. Vol.12, N 3. P.243-253.
- Hefetz A., Batra S.W.T., Blum M.S.* Linalool, neral and geranial in the mandibular glands of *Colletes* bees – an aggregation pheromone // *Experientia*. 1979. Vol.35, N 3. P.319-320.
- Hefetz A., Blum M.S., Eickwort G.C., Wheeler J.W.* Chemistry of the Dufour's gland secretion of halictine bees // *Compar. biochem. a. Physiol. (Ser.B)*. 1978. Vol.61, N 1. P.129-132.
- Hefetz A., Eickwort G.C., Blum M.S., Cane J., Bohart G.E.* A comparative study of the exocrine products of cleptoparasitic bees (Holcopasites) and their hosts (Calliopsis) (Hymenoptera: Anthophoridae, Andrenidae) // *J. chem. Ecol.* 1982. Vol.8, N 11. P.1389-1397.
- Heinrich B.* Energetics of temperature regulation and foraging in a bumblebee, *Bombus terricola* Kirby // *J. compar. Physiol.* 1972. Vol.77, N 1. P.49-64.
- Heinrich B.* The energetics of the bumblebee // *Sci. Amer.* 1973. Vol.228, N 4. P.96-102.
- Heinrich B.* Thermoregulation in bumblebees. I. Brood incubation by *Bombus vosnesenskii* queens // *J. compar. Physiol. (Ser.B)*. 1974. Vol.88, N 2. P.129-140.

- Heinrich B.* The role of energetics in bumble-flower interrelationships // L.E.Gilbert, P.H.Raven (eds.). Coevolution of animals and plants. Austin: Univ. Kansas, 1975a. P.91-99.
- Heinrich B.* Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times // *Evolution*. 1975b. Vol.29, N 2. P.325-334.
- Heinrich B.* Thermoregulation in bumblebees. II. Energetics of warm-up and free flight // *J. compar. Physiol.* (Ser.B). 1975c. Vol.96, N 2. P.155-166.
- Heinrich B.* Energetics of pollination // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.* 1975d. Vol.6. P.139-170.
- Heinrich B.* Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees // *Ecology*. 1976a. Vol.57, N 5. P.874-889.
- Heinrich B.* Flowering phenologies: bog, woodland and disturbed habitats // *Ecology*. 1976b. Vol.57, N 5. P.890-899.
- Heinrich B.* The foraging specializations of individual bumblebees // *Ecol. Monogr.* 1976c. Vol.46, N 2. P.105-128.
- Heinrich B.* The physiology of exercise in the bumblebee // *Amer. Sci.* 1977. Vol.65, N 4. P.455-465.
- Heinrich B.* Bumblebee economics. Cambridge (Mass.); London: Harvard Univ. Press, 1979a. 248 p.
- Heinrich B.* «Majoring» and «minoring» by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis // *Ecology*. 1979b. Vol.60, N 2. P.245-255.
- Heinrich B.* Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees // *Oecologia*. 1979c. Vol.40. N 3. P.235-245.
- Heinrich B.* Do bumblebees forage optimally, and does it matter? // *Amer. Zool.* 1983. Vol.23, N 2. P.273-281.
- Heinrich B., Heinrich M.J.E.* Size and caste in temperature regulation by bumblebees // *Physiol. Zool.* 1983. Vol.56, N 4. P.552-562.
- Heinrich B., Mudge P.R., Deringis P.G.* Laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: *Bombus ternarius* and *B.terricola* // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1977. Vol.2. P.247-266.
- Heinrich B., Raven P.H.* Energetics and pollination ecology // *Science*. 1972. Vol.176, N 4035. P.597-602.
- Hely F.M., Zorin M.* Influence of temperature and humidity on tripping of lucerne flowers // *Austral. J. agric. Res.* 1977. Vol.28, N 6. P.1015-1027.
- Henneguy L.F.* Les Insectes. Morphologie-Reproduction-Embryogénie. Paris: Masson et Cie, 1904. XVIII, 804 p.
- Henslow G.* Note on the structure of *Medicago sativa*, as apparently affording facilities for the intercrossing of distinct flowers // *J. Linn. Soc.* 1867. Vol.9. P.327-329.
- Hermann H.R.* Insect sociality – an introduction // H.R.Hermann (ed.). Social insects. New York e.a.: Acad. Press, 1979. Vol.1. P.1-33.
- Heroin D.J.* Étude des constructions d'*Osmia cornuta* (Hymenoptera, Apoidea) apres injections de produits marqués // *Compte rendu Soc. biol.* 1966. T.160, N 11. P.2027-2030.
- Herreira J.* Pollination relationships in southern Spanish Mediterranean shrublands // *J. Ecol.* 1988. Vol.76, N 1. P.27-287.
- Hicks C.H.* Notes on certain bees, with a consideration of the use of the abdomen by bees in nest construction // *Canad. Entomol.* 1931. Vol.63, N 8. P.173-178.
- Himmer A.* Die Temperaturverhältnisse bei den socialen Hymenopteren // *Biol. Rev. (Cambridge)*. 1932. Vol.7. P.224-253.
- Himmer A.* Körpertemperaturmessungen an Bienen und anderen Insekten // *Erlanger Jb. Bienenkunde*. 1933. Bd 3. S.44-115.
- Himmer A.* Die Nestwärme bei *Bombus agrorum* (F.) // *Biol. Zentralbl.* 1933. Bd 53. S.270-276.
- Hinton H.E.* Natural reservoirs of some beetles of the family Dermestidae known to infest stored products, with notes on those found in spider webs // *Proc. roy. entomol. Soc. London (Ser. A)*. 1943. Vol.18, pts 4/6. P.33-42.
- Hirashima Y.* Notes on the utilization of *Osmia cornifrons* as a pollinator of apples // *Kontyû*. 1963a. Vol.31. P.280.
- Hirashima Y.* Further notes on the utilization of *Osmia cornifrons* as a pollinator of apples // *Kontyû*. 1963b. Vol.31. P.296.
- Hirashima Y.* A synopsis of the bee genus *Palaeorhiza* Perkins (Hymenoptera, Colletidae) of New Guinea: Part VII. Subgenus *Cercorhiza* // *J. Fac. agric. Kyushu Univ.* 1982. Vol.26, N 2/3. P.87-109.
- Hobbs G.A.* Importing and managing the alfalfa leaf-cutter bee. Ottawa: Canada Dep. Agric., 1964a. 8 p. (Publ. 1209).
- Hobbs G.A.* Phylogeny of bumble bees based on brood-rearing behaviour // *Canad. Entomol.* 1964b. Vol.96, N 1/2. P.115-116.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. I. Subgenus *Alpinobombus* Skor. // *Canad. Entomol.* 1964c. Vol.96, N 11. P.1465-1470.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. II. Subgenus *Bombias* Robt. // *Canad. Entomol.* 1965a. Vol.97, N 2. P.120-128.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. III. Subgenus *Cullumanobombus* Vogt // *Canad. Entomol.* 1965b. Vol.97, N 12. P.1296-1302.

- Hobbs G.A.* The management of bumble bees for pollination // *Bee World*. 1966a. Vol.47 (Suppl.). P.141-143.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. IV. Subgenus *Fervidobombus* Skorikov // *Canad. Entomol.* 1966b. Vol.98, N 1. P.33-39.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. V. Subgenus *Subterraneobombus* Vogt // *Canad. Entomol.* 1966c. Vol.98, N 3. P.288-294.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. VI. Subgenus *Pyrobombus* // *Canad. Entomol.* 1967. Vol.99, N 12. P.1271-1292.
- Hobbs G.A.* Ecology of species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. VII. Subgenus *Bombus* // *Canad. Entomol.* 1968a. Vol.100, N 2. P.156-164.
- Hobbs G.A.* Controlling insect enemies of the alfalfa leaf-cutter bee, *Megachile rotundata* // *Canad. Entomol.* 1968b. Vol.100, N 7. P.781-784.
- Hobbs G.A.* Alfalfa leafcutter bees for pollinating alfalfa in western Canada. Ottawa: Canada Dep. Agric., 1973. 30 p. (Inform. Div., Publ. 1495).
- Hobbs G.A., Nummi W.O., Virostek J.F.* Managing colonies of bumble bees (Hymenoptera: Apidae) for pollination purposes // *Canad. Entomol.* 1962. Vol.94, N 11. P.1121-1132.
- Hobbs G.A., Virostek J.F., Nummi W.O.* Establishment of *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae) in artificial domiciles in southern Alberta // *Canad. Entomol.* 1960. Vol.92, N 11. P.868-872.
- Hodges C.M.* Optimal foraging in bumblebees: hunting by expectation // *Anim. Behav.* 1981. Vol.29, N 4. P.1166-1171.
- Hodges C.M.* Bumble bee foraging: the threshold departure rule // *Ecology.* 1985a. Vol.66, N 1. P.179-187.
- Hodges C.M.* Bumble bee foraging: energetic consequences of using a threshold departure rule // *Ecology.* 1985b. Vol.66, N 1. P.188-197.
- Hodges C.M., Miller R.B.* Pollinator flight directionality and the assessment of pollen returns // *Oecologia.* 1981. Vol.50, N 3. P.376-379.
- Hofeneder K.* Über zwei neue Strepsipteren aus *Andrena similis* F. Smith und *Halictus malachurus* Kirby // Veröffentlich. Dtsch. Kolon.- u. Uebersee Mus. Bremen. 1939. Bd 2, H. 3. S.181-200.
- Hoffer E.* Die Hummeln Steiermark. Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. Graz: Leuschner u. Lubinsky, (31. Jber. steierm. Landes-oberrealschule zu Graz). 1882. H. 1. 92 S.
- Hohndorf A.* Bemerkungen zum Artikel des Freiherrn von Tunkl. «Ueber die Nistgemeinschaft von *Halictus marginatus* Brullé und *Andrena albicans* Müller (Hym)» // *Entomol. Ztschr.* 1932. Jg.46, N 7. S.82-84.
- Hölldobler B., Michener C.D.* Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera // H. Markl (ed.). Evolution of social behavior: hypotheses and empirical test. Dahlem Konf. (Berlin, 18-22 Feb. 1980). Weinheim: Chemie, 1980. P.35-57. (Life Sci. Res. Rep., N 18).
- Holm S.N.* Experiments on the domestication of bumble-bees (*Bombus* Latr.) in particular *B. lapidarius* and *B. terrestris* // Yearbook. roy. Vet. Agric. College. Copenhagen, 1960. P.1-19.
- Holm S.N.* The utilization and management of bumble bees for red clover and alfalfa seed production // *Annu. Rev. Entomol.* 1966. Vol.11. P.155-182.
- Holm S.N.* Weight and life length of hibernating bumble bee queens (Hymenoptera, Bombidae) under controlled conditions // *Entomol. scand.* 1972. Vol.3, N 4. P.313-320.
- Holm S.N.* *Osmia rufa* L. (Hym. Megachilidae) as a pollinator of plants in greenhouse // *Entomol. scand.* 1973. Vol.4, N 3. P.217-224.
- Holm S.N., Haas H.* Erfahrungen und Resultate dreijähriger Domestikationsversuche mit Hummeln (*Bombus* Latr.) // *Abbr.-Thaer-Archiv.* 1961, Bd 5, H.4. S.281-304.
- Holm S.N., Skou J.P.* Studies on trapping, nesting, and rearing of some Megachilid species (Hymenoptera, Megachilidae) and on their parasites in Denmark // *Entomol. scand.* 1972. Vol.3, N 3. P.169-180.
- Honk C. van, Hogeweg P.* The ontogeny of the social structure in a captive *Bombus terrestris* colony // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1981. Vol.9, N 2. P.111-119.
- Honk C.G.J. van, Röseler P.-F., Velthuis H.H.W., Hoogeveen J.C.* Factors influencing the egg laying of workers in a captive *Bombus terrestris* colony // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1981a. Vol.9, N 1. P.9-14.
- Honk C. van, Röseler P.-F., Velthuis H., Malotaux M.* The conquest of a *Bombus terrestris* colony by a *Psithyrus vestalis* female // *Apidologie.* 1981b. Vol.12, N 1. P.57-67.
- Honk C.G.J. van, Röseler P.-F., Velthuis H.H. W., Malotaux M.E.* The mandibular glands of *Bombus terrestris* queens as a source of queen pheromones // *Entomol. exper. et applic.* 1980. Vol.28, N 19. P.191-198.
- Honk C.G.J. van, Velthuis H.H.W., Röseler P.-F.* A sex pheromone from the mandibular glands in bumblebee queens // *Experientia.* 1978. Vol.34, N 7. P.838-839.
- Höppner H.* Zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren // *Ill. Ztschr. Entomol.* 1899. Bd 4. S.374-378.
- Höppner H.* Zur Biologie der Rubus-Bewohner. III. *Eurytoma rubicola* Gir. und ihre Wirte // *Allg. Ztschr. Entomol.* 1904. Bd 9, H.9/10. S.161-171.
- Horber E.* Beitrag zur Domestikation der Hummeln. Untersuchungen über die natürliche Überwinterung, die Lagerung im Kühlschrank und die kontinuierliche Haltung ganzer Völker von *Bombus hypnorum* L. (Hym., Ap.) // *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich.* 1961. Bd 106, H.4. S.424-447.
- Horovitz A., Thorp R. W.* Bees as tools in studies of reproductive biology of plants // *Amer. Midland Natur.* 1970. Vol.84, N 2. P.560-563.

- Hoshiba H. Karyological analysis of a stingless bee, *Melipona favosa* (Apidae, Hymenoptera) // *Cytologia*. 1988. Vol.53, N 1. P.153-156.
- Houston A., Schmid-Hempel P., Kacelnik A. Foraging strategy, worker mortality, and growth of the colony in social insects // *Amer. Natur.* 1988. Vol.188, N 1. P.107-114.
- Houston T.F. Discovery of an apparent male soldier caste in a nest of a halictine bee (Hymenoptera, Halictidae), with notes on the nest // *Austral. J. Zool.* 1970. Vol.18, N 3. P.345-351.
- Houston T.F. Notes on the biology of a lithurgine bee (Hymenoptera: Megachilidae) in Queensland // *J. Austral. entomol. Soc.* 1971. Vol.10, N 1. P.31-36.
- Houston T.F. Nests, behaviour and larvae of the bee *Stenotritus pubescens* (Smith) and behaviour of some related species (Hymenoptera: Apoidea; Stenotritinae) // *J. Austral. entomol. Soc.* 1975. Vol.14, N 2. P.145-154.
- Houston T.F. Nesting biology of three allodapine bees in the subgenus *Exoneurella* Michener (Hymenoptera: Anthophoridae) // *Trans. roy. Soc. South Austral.* 1977. Vol.101, N 2/4. P.99-113.
- Houston T.F. Alimentary transport of pollen in a paracolletine bee (Hymenoptera: Colletidae) // *Austral. entomol. Mag.* 1981. Vol.8, N4. P.57-59.
- Houston T.F. An extraordinary new bee and adaptation of palpi for nectar-feeding in some Australian Colletidae and Pergidae (Hymenoptera) // *J. Austral. entomol. Soc.* 1983. Vol.22, N 3. P.263-270.
- Houston T.F. Fossil brood cells of stenotritid bees (Hymenoptera: Apoidea) from the Pleistocene of South Australia // *Trans. roy. Soc. South Austral.* 1987a. Vol.111, N 2. P.93-97.
- Houston T.F. A second contribution to the biology of Ctenocolletes bees (Hymenoptera: Apoidea: Stenotritidae) // *Rec. West Austral. Mus.* 1987b. Vol.13, N 2. P.189-201.
- Houston T.F. The symbiosis of acarid mites, genus *Ctenocolletacarus* (Acarina: Acariformes), and stenotritid bees, genus *Ctenocolletes* (Insecta: Hymenoptera) // *Austral. J. Zool.* 1987c. Vol.35, N 5. P.459-468.
- Howell J.F. A technique employing bio-plastic in the excavation of burrows of ground-nesting bees // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1960. Vol.53, N 5. P.679-682.
- Huber J.P. Observations on several species of the genus *Apis*, known by the name of humble-bees, and called *Bombinatrices* by Linnaeus // *Trans. Linn. Soc. London.* 1802. Vol.6. P.214-298.
- Hurd P.D. Observation on the nesting habits of some New World carpenter bees with remarks on their importance in the problem of species formation // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1958. Vol.51, N 4. P.365-375.
- Hurd P.D. Apoidea // K.V.Krombein, P.D.Hurd, D.R.Smith and B.D.Burks. *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Vol.2. Apocrita (Aculeata). Washington: Smiths. Inst., 1979. P.1741-2209.
- Hurd P.D., Linsley E.G. Pollination of the unicorn plant (Martynaceae) by an oligolectic, corollacutting bee (Hymenoptera: Apoidea) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1963. Vol.36, N 4. P.248-252.
- Hurd P.D., Linsley E.G. The squash and gourd bees — genera *Peponapis* Robertson and *Xenoglossa* Smith — inhabiting America North of Mexico (Hymenoptera, Apoidea) // *Hilgardia*. 1964. Vol.35, N 15. P.375-477.
- Hurd P.D., Linsley E.G. The principal *Larrea* bees of the southwestern United States (Hymenoptera: Apoidea) // *Smiths. Contr. Zool.* 1975. 193. 74 p.
- Inouye D.W. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior // *Ecology*. 1978. Vol.59, N 4. P.672-678.
- Inouye D.W. The effect of proboscis and corolla tube length on patterns and rates of flower visitation by bumblebees // *Oecologia*. 1980. Vol.45, N 2. P.197-201.
- Iuga V.G. La structure de la region gnathale n'etaye pas l'origine sphecoïdienne des apoïdes // *Trav. Mus. Hist. natur. «Gr. Antina»*. 1989. T.30. P.41-56.
- Iwata K. Studies on the nesting habits and parasites of *Megachile sculpturalis* Smith (Hymenoptera, Megachilidae) // *Mushi*. 1933. Vol.6. P.6-24.
- Iwata K. Comparative studies on the habits of solitary wasps. *Tenthredo*. 1942. Vol.4. 146 p.
- Iwata K. Egg giantism in subsocial Hymenoptera, with ethological discussion on tropical bamboo carpenter bees // *Kyoto: Fauna and Flora. Res. Soc.* 1964. P.399-434. (Nature a. Life Southeast Asia. Vol.3).
- Iwata K. Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. New Delhi: Amer. Publ. Co., 1976. 535 p.
- Jackson J.E. Mimicry of *Irigana* bees by a reduviid (Hemiptera) from British Honduras // *Florida Entomol.* 1973. Vol.56, N 3. P.200-202.
- Janvier H. Étude biologique de quelques hyménoptères du Chili // *Ann. Sci. Natur. (Zool.)*. 1933. (Ser. 10), t.16, fasc.2. P.209-356.
- Janvier H. Le nid et la nidification chez quelques abeilles des Andes tropicales // *Ann. Sci. Nat. (Zool.)*. 1955. (Ser.11), t.17, fasc.2. P.311-349.
- Jaycox E.R. Territorial behavior among males of *Anthidium banningense* (Hymenoptera, Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1967. Vol.40, N 4. P.565-570.
- Johansen C.A., Eves J.D. Parasites and nest destroyers of the alfalfa leaf-cutting bee. Pullman: Washington State Univ., 1966. 12 p. (Agric. exper. Station, Circ. N 469).
- Johansen C.A., Eves J.D. Enemies of the alfalfa leafcutting bee and their control. Pullman: Washington State Univ., 1967. 4 p. (Agric. Coop. Extension Serv. Publ. EM 2631; revised).

- Johansen C.A., Mayer D.F., Eves J.D.* Biology and management of the alkali bee, *Nomia melanderi* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) // *Melanderia*. 1978. Vol.28. P.24-46.
- Johansson I.S.K.* Tracking honey bees in cotton field with fluorescent pigments // *J. econ. Entomol.* 1959. Vol.52, N 4. P.572-577.
- Johnson L.K., Hubbell S.P.* Aggression and competition among stingless bees: field studies // *Ecology*. 1974. Vol.55, N1. P.120-127.
- Johnson R.A.* Intraspecific resource partitioning in the bumble bees *Bombus ternarius* and *B. pennsylvanicus* // *Ecology*. 1986. Vol.67, N 1. P.133-138.
- Jordan R.* Ein Weg zur zwangsläufigen Nestgründung Überwinterer *Bombus* Weibchen an einem bestimmten Platze // *Arch. Bienenkunde*. 1936a. Bd 17. S.39-44.
- Jordan R.* Beobachtungen der Arbeitsteilung im Hummelstaate (*B.muscorum*) // *Arch. Bienenkunde*. 1936b. Bd 17. S.81-91.
- Kamm D.R.* Effects of temperature, day length, and number of adults on the sizes of cells and offspring in a primitively social bee (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1974. Vol.47, N 1. P.8-18.
- Kammer A.E., Heinrich B.* Insect flight metabolism // J.E.Treherne, M.J.Berridge, V.B.Wigglesworth (eds.). *Advances in insect physiology*. London: Acad. Press, 1978. Vol.13. P.133-228.
- Kapil R.P., Dhaliwal J.S.* Defense of nest by the female of *Xylocopa fenestrata* Fab. (Xylocopinae, Hymenoptera) // *Insectes soc.* 1968. T.15, N 4. P.419-422.
- Kapil R.P., Sinag R.C.* Storage and incubation in the management of the alfalfa-pollinating bee, *Megachile flavipes* Spinola // *J. Apicult. Res.* 1985. Vol.24, N3. P.199-202.
- Kaplan J.K.* The africanized honey bees // *Agric. Res.* 1990. Dec. P.4-11.
- Karg W.* Die mit Arten der Gattung *Bombus* Latreille vergesellschafteten Raubmilben der Gattung *Parasitus* Latreille, 1795 (Acarina, Parasitiformes) // *Zool. Jb. (Abt. Syst.)*. 1985. Bd 112, H.4. S.525-535.
- Katayama E.* Studies on the development of the broods of *Bombus diversus* Smith. I. On the egg-laying habits // *Kontyû*. 1965. Vol.33. P.291-298.
- Katayama E.* Studies on the development of the broods of *Bombus diversus* Smith (Hymenoptera, Apidae). II. Brood development and feeding habits // *Kontyû*. 1966. Vol.34, N 1. P.8-17.
- Katayama E.* [Nests of *Megachile tsurugensis* Cockerell (Hym., Megachilidae) constructed with the webs of spiders] // *Kontyû*. 1970. Vol.38, N 2. P.162-167. (in Japanese with English summary).
- Katayama E.* Observations on the brood development in *Bombus ignitus* (Hymenoptera, Apidae). II. Brood development and feeding habits // *Kontyû*. 1973. Vol.41. P.203-216.
- Katayama E.* Comparative studies on the egg-laying habits of some Japanese species of bumblebees (Hymenoptera, Apidae) // *Occas. Publ. entomol. Soc. Japan*. 1989. N 2. 161 p.
- Kent R.B.* Mesoamerican stingless beekeeping // *J. Cult. Geography*. 1984. Vol.4, N 2. P.14-18.
- Kephart S.R.* The partitioning of pollinators among three species of *Asclepias* // *Ecology*. 1983. Vol.64, N 1. P.120-133.
- Kerfoot W.B.* Observations on the nests of *Nomia nevadensis bakeri* with comparative notes on *Nomia nevadensis arizonensis* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1964. Vol.37, N 2. P.152-157.
- Kerfoot W.B.* A photoelectric activity recorder for studies of insect behavior // *J. Kansas entomol. Soc.* 1969. Vol.39, N 4. P.629-633.
- Kerfoot W.B.* Nest architecture and associated behavior of the nocturnal bee, *Sphecodogastra texana* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1967. Vol.40, N 1. P.84-93.
- Kerr W.E.* Evolution of the mechanism of caste determination in the genus *Melipona* // *Evolution*. 1950a. Vol.4, N 1. P.7-13.
- Kerr W.E.* Genetic determination of castes in *Melipona* // *Genetics*. 1950b. Vol.35. P.143-152.
- Kerr W.E.* Introdução de abelhas africanas no Brasil // *Brazil. Apic.* 1957. Vol.3. P.211-213.
- Kerr W.E.* Some aspects of the evolution of social bees (Apidae) // T.Dobzhansky, M.K.Hecht, W.C.Steere (eds.). *Evolutionary biology*. New York: Meredith, 1969. Vol.3. P.119-176.
- Kerr W.E.* Advances in cytology and genetics of bees // *Annu. Rev. Entomol.* 1974. Vol.19. P.253-268.
- Kerr W.E.* Sex determination in bees. III. Caste determination and genetic control in *Melipona* // *Insectes soc.* 1975. T.21, N 4. P.357-367.
- Kerr W.E.* Population genetic in bees. 2. Sex-limited genes // *Evolution*. 1976. Vol.30, N 1. P.94-99.
- Kerr W.E., Nielsen R.A.* Evidences that genetically determined *Melipona* queens can become workers // *Genetics*. 1966. Vol.54. P.859-866.
- Kerr W.E., Zucchi R., Nakadaira J.T., Botolo J.E.* Reproduction in the social bees // *J.New York entomol. Soc.* 1962. Vol.70. P.265-276.
- Kevan P.G., Baker H.G.* Insects as flower visitors and pollinators // *Annu. Rev. Entomol.* 1983. Vol.28. P.407-453.
- Kikkawa J.* Specialisation in the biological world // *Biol. Forum*. 1987. Vol.80, N 4. P.477-497.
- Kimsey L.S.* Systematics of bees of the genus *Eufriesea* (Hymenoptera, Apidae) // *Univ. California Publ. Entomol.* 1982. Vol.95. XI, 125 p.

- Kimsey L.S.* The behavioural and structural aspects of grooming and related activities in euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) // *J. Zool.* 1984. Vol.204, pt 4. P.541-550.
- Kimsey L.S.* Generic relationships within the Euglossini // *Syst. Entomol.* 1987. Vol.12, N 1. P.63-72.
- King J., Exley E.M.* A reinstatement and revision of the genus *Thaumatosoma* Smith (Apoidea: Magachilidae) // *J. Austral. entomol. Soc.* 1985. Vol.24, N 2. P.87-92.
- Kinzelbach R.K.* Die Tierwelt Deutschlands, 65 Teil: Strepsiptera. Jena: Fischer, 1978. 166 S.
- Kirby W.* Monographia apum Angliae ... Ipswich: Raw, 1802. Vol.1. XXII, 258 p.
- Kitamura T., Maeta Y.* Studies on the pollination of apple by *Osmia*. III. Preliminary report on the homing ability of *Osmia cornifrons* (Radoszkowsky) and *O.pedicornis* Cockerell // *Kontyû.* 1969. Vol.37, N 1. P.83-90.
- Klausnitzer B.* Nistkolonie von *Andrena fulva* Schrank im Stadtgebiet von Dresden (Hym.) // *Entomol. Nachr.* 1976. Bd20, N 6. S.99.
- Klostermeyer E.C., Gerber H.S.* Nesting behaviour of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) monitored with an event recorder // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1969. Vol.62, N 6. P.1321-1325.
- Knerer G.* Zur Bienenfauna Niederösterreichs: Die Unterfamilie Halictinae // *Zool. Anz.* 1968. Bd 181, H. 1/2. S.82-117.
- Knerer G.* Brood care in halictine bees // *Science.* 1969a. Vol. 164, N 3878. P.429-430.
- Knerer G.* Stones, cement and guards in halictine nest architecture and defense // *Entomol. News.* 1969b. Vol.80, N6. P.141-147.
- Knerer G.* Synergistic evolution of halictine nest architecture and social behaviour // *Canad. J. Zool.* 1969c. Vol.47, N 5. P.925-930.
- Knerer G.* Caste and male production in halictine bees // *Proc. Congr. Intern. Union Study Social Insects.* 1977. Vol.8. P.132-133.
- Knerer G.* *Panurgus calcaratus* Scopoli (Hymenoptera; Andrenidae), eine kommunale Biene in Europa // *Zool. Anz.* 1980a. Bd 204, H. 1/2. S.64-68.
- Knerer G.* Evolution of halictine castes // *Naturwissenschaften.* 1980b. Bd 67, H.3. S.133-135.
- Knerer G.* Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae) // *Zool. Jb. (Abt. Syst.).* 1980c. Bd 107, H.4. S.511-536.
- Knerer G.* Biologie von vier kleinen *Evylaeus*-Arten in Mittelmeergebiet (Hymenoptera; Halictinae) // *Zool. Anz.* 1981. Bd 206, H.1/2. S.1-10.
- Knerer G.* The biology and social behaviour of *Evylaeus linearis* (Schenck) (Apoidea: Halictinae) // *Zool. Anz.* 1983. Bd 211, N 3/4. S.177-186.
- Knerer G., Atwood C.E.* Further notes on the genus *Evylaeus* Robertson (Hymenoptera: Halictidae) // *Canad. Entomol.* 1964. Vol.96, N 7. P.957-962.
- Knerer G., Atwood C.E.* Polymorphism in some Nearctic halictine bees // *Science.* 1966. Vol.152, N 3726. P.1262-1263.
- Knerer G., Atwood C.E.* Parasitization of social halictine bees in southern Ontario // *Proc. entomol. Soc. Ontario.* 1967. Vol.97. P.103-110.
- Knerer G., MacKay P.* Bionomic notes on the solitary *Evylaeus oenotherae* (Stevens) (Hymenoptera: Halictidae), a maternal summer bee visiting cultivated Onagraceae // *Canad. J. Zool.* 1969. Vol.47, N 3. P.289-294.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* Sur l'importance de l'ouverture des cellules à couvain dans l'évolution des Halictinae (insectes hyménoptères) sociaux // *Compte Rendu Acad. Sci. (Sér.D).* 1966a. T.263. P.1622-1625.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* Sur la polygynie chez les Halictinae (Insectes, Hyménoptères) // *Compte Rendu Acad. Sci. (Sér.D).* 1966b. T.263, N 25. P.2014-2017.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* Usurpation de nids étrangers et parasitisme facultatif chez *Halictus scabiosae* (Rossi) (Hymenoptera) // *Insectes soc.* 1967a. T.14, N 1. P.47-50.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* Sur la production continue ou périodique de couvain chez les Halictinae (insectes hyménoptères) // *Compte Rendu Acad. Sci. (Sér.D).* 1967b. T.264, N 4. P.651-653.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* Comparaison de la construction et de l'architecture de quelques nids d'*Evylaeus* (Hymenoptera, Halictidae) à rayon de cellules // *Compte Rendu Acad. Sci. (Sér.D).* 1967c. T.265, N 5. P.455-458.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* Sur la production de mâles chez les Halictinae // *Compte Rendu Acad. Sci. (Sér.D).* 1967d. T.264, N 8. P.1096-1099.
- Knerer G., Plateaux-Quénu C.* The life cycle and social level of *Evylaeus nigripes* (Hymenoptera: Halictinae), a Mediterranean halictine bee // *Canad. Entomol.* 1970. Vol.102, N 2. P.185-196.
- Knerer G., Schwarz M.* Halictine social evolution: the Australian enigma // *Science.* 1976. Vol.194, N 4263. P.445.
- Knerer G., Schwarz M.* Beobachtungen an australischen Furchenbienen (Hymenopteren; Halictinae) // *Zool. Anz.* 1978. Bd 200, H.5/6. S.321-333.
- Kochmer J.P., Handel S.N.* Constraints and competition in the evolution of flowering phenology // *Ecol. Monogr.* 1986. Vol.56, N 4. P.303-325.

- Koeniger N., Vorwohl G.* Competition for food among four sympatric species of Apini in Sri Lanka (*Apis dorsata*, *Apis cerana*, *Apis florea*, and *Trigona iridipennis*) // *J. Apicult. Res.* 1979. Vol.18. P.95-109.
- Krogh A., Zeuthen E.* The mechanism of flight preparation in some insects // *J. exper. Biol.* 1941. Vol.18. P.1-10.
- Krombein K.V.* Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1967. 570 p.
- Krombein K.V., Hurd P.D., Smith D.S., Burks B.D.* Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Vol.1-3. Washington: Smiths. Inst. Press, 1979. 2735 p.
- Kronenberg S., Hefetz A.* Role of labial glands in nesting behaviour of *Chalicodoma sicula* (Hymenoptera: Megachilidae) // *Physiol. Entomol.* 1984. Vol.9, N 2. P.175-179.
- Kuhn E.D., Ambrose J.T.* Foraging behavior of honey bees on «Golden Delicious» and «Delicious» cultivars // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1982. Vol.107. P.391-395.
- Kuhn E.D., Ambrose J.T.* Pollination of «delicious» apple by megachilid bees of the genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1984. Vol.57, N 2. P.169-180.
- Kukuk P.F.* Diurnal activity of a primitively eusocial bee, *Lasioglossum zephyrum*, within the nest // *J. Kansas entomol. Soc.* 1980. Vol.53, N 1. P.149-156.
- Kukuk P.F.* Multiple foundress associations in a primitively eusocial bee species // *Proc. 18th Intern. ethol. Conf. (Brisbane, 29 Aug. – 6 Sept. 1983)*. Abstr. s.l., s.a [1983]. P.173.
- Kukuk P.F.* Evidence for an antiaphrodisiac in the sweat bee *Lasioglossum (Dialictus) zephyrum* // *Science*. 1985. Vol.227, N 4687. P.656-657.
- Kukuk P.F., Breed M.D., Sobti A., Bell W.J.* The contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in a primitively eusocial bee, *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae) // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1977. Vol.2, N 3. P.319-327.
- Kukuk P.F., Eickwort G.C., May B.* Multiple maternity and multiple paternity in first generation brood from single foundress colonies of the sweat bee, *Dialictus zephyrus* // *Insectes soc.* 1987. T.34. P.131-135.
- Kukuk P.F., Eickwort G.C., Raveret-Richter M.* et al. Importance of the sting in the evolution of sociality in the Hymenoptera // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1989. Vol.82, N 1. P.1-5.
- Kukuk P.F., May B.* A re-examination of genetic variability in *Dialictus zephyrus* (Hymenoptera: Halictidae) // *Evolution*. 1985. Vol.39, N 1. P.226-228.
- Kukuk P.F., Schwarz M.* Macrocephalic male bees as functional reproductives and probable guards // *Pan-Pacific Entomol.* 1988. Vol.64, N 2. P.131-137.
- Kullenberg B.* Studies in Ophrys pollination. Uppsala: Almqvist a. Wiksells, 1961. 340 p. (Zool. Bidrag Uppsala; Bd 34).
- Kullenberg B.* New observations on the pollination of *Ophrys L.* (Orchidaceae) // *Zoon*. 1973a. Suppl.1. P.9-14.
- Kullenberg B.* Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males. II // *Zoon*. 1973b. Suppl.1. P.31-42.
- Kullenberg B., Bergström G.* The pollination of *Ophrys* orchids // *Bot. notis*. 1976. Vol.129, N 1. P.11-19.
- Kullenberg B., Buel H., Tkalčů B.* Übersicht von Beobachtungen über Besuche von Eucera- und Tetralonia-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae) // *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. (Ser.V: C)*. 1984. Vol.3. P.27-40.
- Kumar S.* Relations among bee size, cell size, and caste, in *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera, Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1975. Vol.48, N 3. P.374-380.
- Lacy R.C.* The evolution of eusociality in termites: a haplodiploid analogy? // *Amer. Natur.* 1980. Vol.116, N 3. P.449-451.
- Lacy R.C.* The evolution of termite eusociality: reply to Leinaas // *Amer. Natur.* 1984. Vol.123, N 6. P.876-878.
- Lameere A.* The origin of insect societies // *Smithsonian report for 1920 (Washington)*. 1922. P.511-522.
- Lanham U.N.* Possible phylogenetic significance of complex hairs in bees and ants // *J. New York entomol. Soc.* 1979. Vol.87, N 1. P.91-94.
- Lanham U.N.* Evolutionary origin of bees (Hymenoptera: Apoidea) // *J. New York entomol. Soc.* 1980. Vol.88, N 3. P.199-209.
- Lanham U.N.* Development of a theory of the origin of bees: a contribution to the methodology of phylogenetic studies // *Sphecos*. 1988. N 16. P.7-9.
- Larocca S.* Adaptação das palpos labiais de *Niltonia virgillii* (Hymenoptera, Apoidea, Colletidae) para coleta de néctar em *Jacaranda puberula* (Bignoniaceae), com descrição do Macho // *Rev. brasil. Entomol.* 1985. Vol.29, fasc.2. P.289-297.
- Latter O.H.* Note on the habits of the bee *Melitta (Cilissa) leporina* // *Entomologist*. 1918. Vol.51, N 664. P.215-216.
- Laverty T.M.* The flower-visiting behaviour of bumble bees: floral complexity and learning // *Canad. J. Zool.* 1980. Vol.58, N 7. P.1324-1335.
- Lecomte J.* Observations sur le comportement des abeilles butineuses // *Ann. Abeille*. 1960. Vol.3, N 4. P.317-327.

- Lecomte J.* Techniques d'étude des populations d'insectes pollinisateurs // Ann. Abeille. 1962. Vol.5, N 3. P.201-213.
- Lecomte J.* Étude des échanges de nourriture de la colonie de bourdons au moyen de radiosotopes // Compte Rendu Acad. Sci. 1963. T.257, N 23. P.3664-3665.
- Lee W.R.* The nonrandom distribution of foraging honey bees between apiaries // J. econ. Entomol. 1961. Vol.54, N 5. P.928-933.
- Legewie H.* Zur Theorie der Staatenbildung. I. Teil: Die Biologie der Furchenbiene *Halictus malachurus* K. // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1925a. Bd 3, H.5. S.619-684.
- Legewie H.* Zur Theorie der Staatenbildung. (II. Teil) // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1925b. Bd 4, H.1/2. S.246-300.
- Legewie H.* Zum Problem des tierischen Parasitismus. I Teil: Die Lebensweise der Schmarotzerbiene *Sphecodes monilicornis* K. (=subquadratus Sm.) (Hym. Apid.) // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1925c. Bd 4, H.3. S.430-464.
- Lehmenschick R., Stein G.* Biologische Beobachtungen an einem polygynen Nest von *Bombus hypnorum* L. // Zool. Jahrb. (Abt. Syst.). 1958. Bd 86, H.1/2. S.71-84.
- Leinaas H.P.* A haplodiploid analogy in the evolution of termite eusociality? Reply to Lacy // Amer. Natur. 1983. Vol.121, N 2. P.302-304.
- Levin B.R., Kilmer W.L.* Interdemic selection and the evolution of altruism: a computer simulation study // Evolution. 1974. Vol.28, N 4. P.527-545.
- Levin D.A., Anderson W.W.* Competition for pollinators between simultaneously flowering species // Amer. Natur. 1970. Vol.104, N 939. P.455-467.
- Levin M.D.* Artificial nesting burrows for *Osmia lignaria* Say // J. econom. Entomol. 1957. Vol.50, N 4. P.506-507.
- Levin M.D.* A comparison of two methods of mass marking foraging honey bees // J. econ. Entomol. 1960. Vol.53, N 4. P.696-698.
- Levin M.D.* Value of bee pollination to U.S. Apiculture // Bull. entomol. Soc. Amer. 1983. Vol.29, N 4. P.50-51.
- Levins R.* Extinction // M.Gerstenhaber (ed.). Some mathematical questions in biology. Providence (Rhode Island): Amer. math. Soc., 1970. P.75-107.
- Leys R.* On the biology of *Andrena ferox* Smith (Hymenoptera, Aculeata: Andrenidae) // Entomol. Ber. 1978. Deel 38, N 4. P.58-60.
- Liefstunck M.A.* Bij het nest van een Javaans harsbijtje (Hymenoptera, Apoidea) // Idea (Bogor). 1954. Deel 10, N 1/2. P.20-25.
- Liefstunck M.A.* De slobkousbij en haar gewoonten // De Levende Natuur. 1957. Deel 60, N 6. P.121-128.
- Liefstunck M.A.* A review of Old World species of *Thyreus* Panzer (=Crocisa Jurine) (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). Part 4. Palearctic species // Zool. Verh. 1968. Deel 98. 144 p.
- Liefstunck M.A.* Further studies on Old World melectine bees, with stray notes on their distribution and host relationships (Hymenoptera, Anthophoridae) // Tijdschr. Entomol. 1972. Deel 115, afl.7. P.253-322.
- Liefstunck M.A.* Prodrôme to a monograph of the Palearctic species of the genus *Melecta* Latreille 1802 (Hymenoptera, Anthophoridae) // Tijdschr. Entomol. 1980. Deel 123, afl.6. P.129-349.
- Lin N.* Increased parasitic pressure as a major factor in the evolution of social behavior in halictine bees // Insectes soc. 1964. T. 11, N 2. P.187-192.
- Lin N., Michener C.D.* Evolution of sociality in insects // Quart. Rev. Biol. 1972. Vol.47, N 2. P.131-159.
- Lindauer M.* Communication among social bees. Cambridge (Massachusetts): Harvard Univ. Press. 1961. XII, 143 p.
- Lindauer M., Kerr W.E.* Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen // Ztschr. vergl. Physiol. 1958. Bd 41. S.405-434.
- Lindauer M., Kerr W.E.* Communication between the workers of stingless bees // Bee World. 1960. Vol.41. P.29-41, 65-71.
- Lindhard E.* Humlebieen som Husdyr. Spredte Traec af nogle danske Humlebiarters Biologi // Tidsskr. Landbrugets Planteavl. 1912. Bd 19. S.335-352.
- Linsley E.G.* Notes on the habits of *Melecta sierrae* Linsley // Pan-Pacific Entomol. 1943. Vol. 19, N 4. P. 160.
- Linsley E.G.* Prey of the robber fly *Callinicus calcanus* Loew (Diptera, Asilidae) // Pan-Pacific Entomol. 1944a. Vol.20, N 2. P.67-68.
- Linsley E.G.* Host relationships of some sapygid wasps (Hymenoptera, Sapygidae) // Bull. Brooklyn entomol. Soc. 1944b. Vol.39, N 2. P.54-55.
- Linsley E.G.* The ecology of solitary bees // Hilgardia. 1958. Vol.27, N 19. P.543-599.
- Linsley E.G.* Sleeping aggregations of aculeate Hymenoptera – II // Ann. entomol. Soc. Amer. 1962. Vol.55, N 2. P.148-164.
- Linsley E.G.* Temporal patterns of flower visitation by solitary bees, with particular reference to the south-western United States // J. Kansas entomol. Soc. 1978. Vol.51, N 4. P.531-546.
- Linsley E.G., Cazier M.A.* Some competitive relationships among matinal and late afternoon foraging activities of caupolicanine bees in south-eastern Arizona // J. Kansas entomol. Soc. 1970. Vol.43, N 3. P.251-261.

- Linsley E.G., Cazier M.A. Diurnal and seasonal behavior patterns among adults of *Protoxaea gloriosa* (Hymenoptera, Oxaeidae) // Amer. Mus. Novit. 1972. N 2509. 25 p.
- Linsley E.G., MacSwain J.W. Observations on the life history of *Trichodes ornatus* (Coleoptera, Cleridae), a larval predator in the nest of bees and wasps // Ann. entomol. Soc. Amer. 1943. Vol.26, N 4. P.589-601.
- Linsley E.G., MacSwain J.W. Notes on the biology and some host relationships of some species of *Nemognatha* (Coleoptera, Meloidae) // Wasmann J. Biol. 1952. Vol.10, N 1. P.91-102.
- Linsley E.G., MacSwain J.W. The habits of *Nomada opacella* Timberlake with notes on other species (Hymenoptera: Anthophoridae) // Wasmann J. Biol. 1955. Vol.13, N 2. P.253-276.
- Linsley E.G., MacSwain J.W. The nesting habits, flower relationships, and parasites of some North American species of *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae) // Wasmann J. Biol. 1957. Vol.15, N 2. P.199-235.
- Linsley E.G., MacSwain J.W. Sleeping habits of males of *Hesperapis* (Hymenoptera, Melittidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1958. Vol.31, N 4. P.273-274.
- Linsley E.G., MacSwain J.W. Ethology of some *Ranunculus* insects with emphasis on competition // Univ. Calif. Publ. Entomol. 1959. Vol.16, N 1. 46 p.
- Linsley E.G., MacSwain J.W., Raven P. Comparative behavior of bees and Onagraceae. I. *Oenothera* bees of the Colorado Desert. II. *Oenothera* bees of the Great Basin // Univ. Calif. Publ. Entomol. 1963. Vol.33, N 1. 58 p.
- Linsley E.G., MacSwain J.W., Raven P.H. Comparative behavior of bees and Onagraceae. III. *Oenothera* bees of the Mojave Desert, California // Univ. Calif. Publ. Entomol. 1964. Vol.33, N 2. P.59-98.
- Linsley E.G., MacSwain J.W., Smith R.F. Outline for ecological life histories of solitary and semi-social bees // Ecology. 1952. Vol.33, N 4. P.558-567.
- Linsley E.G., Rick C.M., Stephen S.G. Observations on the floral relationships of the Galapagos carpenter bee (Hymenoptera: Apidae) // Pan-Pacific Entomol. 1966. Vol.42, N 1. P.1-18.
- Lith J.P. van. A note on the biology of *Anthophora acervorum* L. (Hymenoptera, Apidae) // Entomol. Ber. 1947. Deel 12, N 278. P.197-200.
- Litte M. Aspects of the social biology of the bee *Halictus ligatus* in New York State (Hymenoptera, Halictidae) // Insectes soc. 1977. T.24, N 1. P.9-36.
- Litte M. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasps // Ztschr. Tierpsychol. 1979. Bd 50, H. 3. S.282-312.
- Litte M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: Survival in a Colombian rain forest // Smiths. Contrib. 1981. N 327. 27 p.
- Løken A. Observations on Norwegian bumblebee nests (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) // Norsk. entomol. Tidsskr. 1961. Bd 11, h.5/6. P.255-268.
- Løken A. Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Norsk. entomol. Tidsskr. 1973. Bd 20, N 1. 219 p.
- Løken A. The biology and seasonal activity of the tundra species in Scandinavian bumble bee fauna (Hymenoptera, Apidae) // Norweg. J. Entomol. 1977. Vol.24, N 2. P.153-157.
- Lomholdt O. On the origin of the bees // Entomol. scand. 1982. Vol.13. P.185-190.
- Lundberg H., Svensson B.G. Studies on the behaviour of *Bombus* Latr. species (Hymenoptera, Apidae) parasitized by *Sphaerularia bombi* Dufour (Nematoda) in an alpine area // Norweg. J. Entomol. 1975. Vol.22, N 2. P.129-134.
- Lupo A. *Osmia latreillei iberoafricana* (Megachilidae, Hymenoptera) as a potential pollinator // Colloq. INRA. 1984. N 21. P.467-476.
- Luykx P. Genetic relations among castes in lower Termites // J.A. L.Watson e.a. (eds.). Caste differentiation in social insects. Current themes in tropical science. New York e.a. : Pergamon Press, 1985. Vol.3. P.17-25.
- Luykx P., Syren R.M. The cytogenetics of *Incisitermes schwarzi* and other Florida termites // Sociobiology. 1979. Vol.4. P.191-209.
- MacArthur R.H., Pianka E.R. On the optimal use of a patchy environment // Amer. Natur. 1966. Vol.100, N 916. P.603-609.
- Macevicz S., Oster G. Modelling social insect populations. II. Optimal reproductive strategies in annual eusocial insect colonies // Behav. Ecol. a. Sociobiol. 1976. Vol.1. P.265-282.
- Macfarlane R.P. A review of insects, spiders and mites predaceous on bumble bees (Bombinae) in North America // Proc. entomol. Soc. Ontario. (1973) 1974. Vol.104. P.27-30.
- Macfarlane R.P., Donovan B.J. Bees and pollination // D.N.Ferro (ed.). New Zealand insect pests. Canterbury: Lincoln Univ. College Agric., 1976. P.221-240.
- Macfarlane R.P., Griffin R.P., Read P.E.C. Hives for management of bumble bees in New Zealand // Colloq. INRA. 1984. N 21. P.435-441.
- Macior L.W. Foraging behavior of *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in relation to *Aquilegia* pollination // Amer. J. Bot. 1966. Vol.53, N 3. P.302-309.
- Macior L.W. Co-evolution of plant and animals – systematic insights from plant-insect interactions // Taxon. 1971. Vol.20, N 1. P.17-28.
- Mackensen O., Tucker S.C. Preference for some other pollens shown by lines of honeybees selected for high and low alfalfa pollen collection // J. Apicult. Res. 1973. Vol. 12. P.187-190.

- MacSwain J.W., Bohart G.E.* Some records of parasitism of solitary bees by conopid flies // Pan-Pacific Entomol. 1946. Vol.23, N 1. P.30.
- Maeta Y.* Two examples of nest superseding within the genus *Osmia* // Life Study. 1969. N 3/4. P.41-43.
- Maeta Y.* [Comparative studies on the biology of the bees of the genus *Osmia* of Japan, with special reference to their management for pollination of crops (Hymenoptera: Megachilidae)] // Bull. Tohoku natur. agron. exper. Station. 1978. N 57. P.1-221. (in Japanese with English summary).
- Maeta Y.* A preliminary study on the physical control of *Melittobia acasta* (Walker) by cold treatment (Hymenoptera: Eulophidae) // Bull. Tohoku natur. agron. exper. Station. 1978. N 58. P.211-229.
- Maeta Y.* Utilization of wild bees // Farming Japan. 1990. Vol.24, N 6. P.13-22.
- Maeta Y., Gōukon K.* [Some adventitious nests of the two species of ceratinid bees in Japan (Hymenoptera, Anthophoridae)] // New Entomol. 1980. Vol.29, N 3. P.65-68. (in Japanese with English summary).
- Maeta Y., Katayama E.* Life history and nesting habits of a small carpenter bee, *Ceratina megastigmata* (Hymenoptera, Anthophoridae) // Bull. Tohoku natur. agron. exper. Station. 1978. N 58. P.231-260.
- Maeta Y., Kitamura T.* [Studies on the apple pollination by *Osmia*. I. Idea and present condition in utilizing *Osmia* as pollinator of the apples in Japan] // Tohoku Konchu Kenkyu. 1964. Vol.1, N 2. P.45-52. (in Japanese with English summary).
- Maeta Y., Kitamura T.* [Studies on the apple pollination by *Osmia*. II. Characteristics and underlying problems in utilizing *Osmia*] // Kontyū. 1965. Vol.33, N 1. 17-34. (in Japanese with English summary).
- Maeta Y., Kitamura T.* Some biological notes on the introduced wild bee, *Osmia* (*Osmia*) *lignaria* Say (Hymenoptera, Megachilidae) // Bull. Tohoku natur. agron. exper. Station. 1968. N 36. P.53-70.
- Maeta Y., Kubota N., Sakagami S.F.* *Nomada japonica* as a thelytokous cleptoparasitic bee, with notes on egg size and egg complement in some cleptoparasitic bees // Kontyū. 1987. Vol.55, N 1. P.21-31.
- Maeta Y., Sakagami S.F., Michener C.D.* Laboratory studies on the life cycle and nesting biology of *Braunsapis sauteriella*, a social xylocopine bee (Hymenoptera: Apidae) // Sociobiology. 1985. Vol.10, N 1. P.17-41.
- Mahunka S.* Beiträge zur Kenntnis der an Hymenopteren Milben (Acari). II. // Rovart. Közlem. (Folia Entomol. Hungarica) (ser. nov.). 1974. T.27, füz.1. S.99-108.
- Maindron M.* Appendice au mémoire sur les Guêpes solitaires de l'archipel Austro-Malais. Sur la vie évolutive de *Eumenes petiolatus* var. Fabr., espèce habitant les indes orientales // Ann. Soc. entomol. France. 1885. (Sér.6), t.5, Dec. P.219-224.
- Maneval H.* Quelques précisions sur le mode de vie de *Ptinus sexpunctatus* Panz. // Miscel. Entomol. 1929. Vol.31. P.86-87.
- Maneval H.* Notes recueillies sur les hyménoptères // Ann. Soc. entomol. France. 1932. T.101, trim.2. P.85-110.
- Manning A.* Some evolutionary aspects of flower constancy of bees // Proc. roy. phys. Soc. 1957. Vol.25, N 3. P.67-71.
- Manninger S.* A lucernaszabóméh *Megachile rotundata* F. (*M. pacifica* Panzer) magyarországi fészekparazitái // Növénytermelés. 1972. T.21, N 4. L.321-328.
- Manninger S.* Possibilities and results of multiplying wild bees for lucerne pollination in Hungary // Honey plants – basis of apiculture. Intern. Symp. on melliferous flora (Budapest, 1976). Bucharest: Apimondia, 1977. P.122-124.
- Morden J.H., Waddington K.D.* Floral choices by honeybees in relation to the relative distances to flowers // Physiol. Entomol. 1981. Vol.6, N 4. P.431-435.
- Maréchal P.* Étude sur l'instinct du *Cerceris ornata* // Arch. Zool. Expt. et Gener. 1887. (Sér.2), t.5. P.27-60.
- Maréchal P.* Formation d'une espèce par le parasitisme. Étude sur le *Sphecodes gibbus* // Rev. Sci. 1890. T.45. P.199-204.
- Maréchal P.* Le parasitisme des *Sphecodes* // Bull. Soc. entomol. France. 1894. T.63. P. CXV.
- Maréchal P.* Sur quelques habitants des chaumes des toitures. *Eriades maxillosus* L. (Hym. Apidae) et ses parasites, principalement *Trichodes alvearius* F. (Col. Cleridae) // Bull. et Ann. Soc. entomol. Belgique. 1933. T.73, fasc.9. P.227-258.
- Marilteau R., Pouvreau A., Bekaert A.* Evolution quantitative des lipides chez les reines de bourdons (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae, *Bombus* Latr.) au cours de leur torpeur hivernale // Compte Rendu Soc. Biol. 1974. T.169, N 8/9. P.952-958.
- Markin G.P.* Lead casts for studying insect nests // Med. a. biol. Illustration. 1966. Vol.16, N 3. P.195-196.
- Mason C.A.* Division of labour and adult interactions in eusocial colonies of two allopapine bee species (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1988. Vol.61, N 4. P.477-491.
- Matessi C., Jayakar S.D.* A model for the evolution of altruistic behavior // Genetics. 1973. Vol.74. P. 174.
- Matessi C., Jayakar S.D.* A model for the evolution of altruism under Darwinian selection // Theor. Popul. Biol. 1976. Vol.9. P.360-387.
- Mathew K.P., Mathew S.* Further observations on characters and behaviour of *Apis koschevnikovi*, the «red bee» of Sabah // Bee World. 1990. Vol.71, N 2. P.61-66.
- Mathewson J.A.* Nest construction and life history of the eastern cucurbit bee, *Peponapis pruinosa* (Hymenoptera: Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1968. Vol.41, N 2. P.255-261.

- Matsumura T., Sakagami Sh.F.* Bees from Nepal. II. *Lasioglossum albescens*, with some bionomic notes (Hymenoptera, Halictidae) // *Annot. zool. Jap.* 1971. Vol.44, N 1. P.47-55.
- Mathews R.W.* *Microstigmus comes*: Sociality in a sphecoid wasp // *Science.* 1968. Vol.160, N 3829. P.787-788.
- Mathews R.W., Ross K.G.* Sociality in a sphecoid wasp, *Microstigmus comes*: new insights from genetic analysis of a natural population // *Proc. 18th Intern. Congr. Entomol. (Vancouver, July 3rd-9th, 1988): Abstr. and Author Index.* [Vancouver], [1988]. P.241.
- Maurizio A.* Factors influencing the lifespan of bees // *Ciba Found. Symp. The Lifespan of Animals.* London: Churchill, 1959. P.231-243.
- May D.G.K.* Brood care in halictid bees // *Science.* 1970. Vol.170, N 3958. P.651.
- May D.G.K.* Water uptake during larval development of a sweat bee, *Augochlora pura* (Hymenoptera: Apoidea) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1972. Vol.45, N 4. P.439-449.
- May D.G.K.* An investigation of the chemical nature and origin of the waxy lining of the brood cells of a sweat bee, *Augochlora pura* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1974. Vol.47, N 4. P.504-516.
- Mayer D.F., Johansen C.A.* A bibliography of the alkali bee, *Nomia melanderi* (Hymenoptera: Halictidae) // *Bull. entomol. Soc. Amer.* 1976. Vol.22, N 4. P.423-425.
- Mayer D.F., Johansen C.A.* Bionomics of *Meloe niger* Kirby (Coleoptera: Meloidae) a predator of the alkali bee, *Nomia melanderi* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) // *Melanderia.* 1978. Vol.28. P.1-23.
- Maynard Smith J.* Group selection and kin selection: A rejoinder // *Nature.* 1964. Vol.201, N 4924. P.1145-1147.
- Maynard Smith J.* Group selection // *Quart. Rev. Biol.* 1976. Vol.51, N 2. P.227-283.
- Maynard Smith J.* The evolution of social behaviour : a classification of models // *Current problems in sociobiology.* Ed. by King's Coll. Sociobiol. Group. Cambridge (Massachusetts): Cambridge Univ. Press, 1982. P.29-44.
- McGinley R.J.* Glossal morphology of the Colletidae and recognition of the Stenotritidae at the family level (Hymenoptera: Apoidea) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1980. Vol.53, N 3. P.539-552.
- McGinley R.J.* Systematics of the Colletidae based on mature larvae with phenetic analysis of apoid larvae (Hymenoptera: Apoidea) // *Univ. Calif. Publ. Entomol.* 1981. Vol.91. XVI, 307 p.
- McGinley R.J.* A catalog and review of immature Apoidea (Hymenoptera) // *Smiths. Contrib. Zool.* 1989. N 494. 24 p.
- McGinley R.J., Rozen J.G.* Nesting biology, immature stages, and phylogenetic placement of the Palaearctic bee *Pararhophites* (Hymenoptera: Apoidea) // *Amer. Mus. Novit.* 1987. N 2903. 39 p.
- McGregor S.E.* Insect pollination of cultivated crop plants. Washington: US Dept. Agric., 1976. 411 p. (Agric. Handbook, N 496).
- Medler J.T.* Parasitism of bees in trap-nests by *Leucospis affinis* Say (Hymenoptera, Leucospidae) // *Entomol. News.* 1858a. Vol.69, N 1. P.21-24.
- Medler J.T.* Principles and methods for the utilization of bumblebees in cross-pollination of crops // *Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Ottawa, Aug. 17-25, 1956).* Ottawa: Mortimer, 1958b. Vol.4. P.973-981.
- Medler J.T.* Effectiveness of domiciles for bumblebees // *Proc. 1th Intern. Symp. Pollination.* 1962. P.126-133.
- Meidell O.* Fra dagliglivet i et homlebol. // *Natuuren.* 1934. H.58. P.85-95, 108-116.
- Meidell O.* Notes on the pollination of *Melampyrum pratense* and the «honeysteealing» of bumble-bees and bees // *Bergens Mus. Arbor. (Naturvitens. Rekke).* (1944) 1946. H.2, N 11. P.1-11.
- Meidell O.* *Bombus jonellus* (Kirby) (Hym., Apidae) has two generations in a season // *Norsk. entomol. Tidsskr.* 1968. Bd 14, h. 1. P.31-32.
- Melander A.L., Brues C.T.* Guests and parasites of the burrowing bee *Halictus* // *Biol. Bull.* 1903. Vol.5. P.1-27.
- Mello M.L.S., Carvalho H.F., Garófalo C.A.* Polarization microscopy and topochemistry of the cocoon of *Lithurgus huberi* (Hymenoptera, Megachilidae) // *Zool. Anz.* 1987. Bd 219, N 5/6. P.369-376.
- Mello M.L.S., Garófalo C.A.* Structural dimorphism in the cocoons of a solitary bee, *Lithurgus corumbae* (Hymenoptera, Megachilidae) and its adaptative significance // *Zool. Anz.* 1986. Bd 217, N 3/4. P.195-206.
- Menzel R., Erber J., Masuhr T.* Learning and memory in the honeybee // L.B.Browne (ed.). *Experimental analysis in insect behavior.* Berlin e.a.: Springer, 1974. P.195-217.
- Mesquida J., Renard M.* Étude de l'aptitude à germer in vitro du pollen de colza (*Brassica napus* L.) récolté par l'abeille domestique (*Apis mellifica* L.) // *Apidologie.* 1989. T.20, N 3. P.197-205.
- Messer A.C.* *Chalicodoma pluto*: the world's largest bee rediscovered living communally in termite nests (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1984. Vol.57, N 1. P.165-168.
- Metcalf R.A.* Sex ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus* // *Amer. Natur.* 1980. Vol.116, N 5. P.642-654.
- Metcalf R.A., Whitt G.S.* Relative inclusive fitness in the social wasp *Polistes metricus* // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1977. Vol.2. P.353-360.

- Meves F.* Die spermatocyteinteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion // Arch. Mikroskop. Anat. Entwickl. 1907. Bd 70. S.414-491.
- Meyer-Holzappel M.* Zur Ethologie des Männchens der Trugbiene (*Panurgus banksianus* Kirby) (Hymenoptera, Apidae). Feldbeobachtungen und experimente // Ztschr. Tierpsychol. 1984. Bd 64, H.3/4. S.221-252.
- Michelbacher A.E., Hurd P.D.* *Monodontomerus montivagus* Ashmead, a parasite of *Megachile centuncularis* (Linnaeus) (Hymenoptera) // Pan-Pacific Entomol. 1954. Vol.30, N 2. P.146.
- Michelbacher A.E., Hurd P.D., Linsley E.G.* Experimental introduction of squash bees (*Peponapis*) to improve yields of squashes, gourds and pumpkins // Bee World. 1971. Vol.52, N 4. P.156-166.
- Micheli L.* Note biologiche e morfologiche sugli imenotteri. (Contributo 1) // Boll. Soc. entomol. ital. 1929. Vol.61, N 3. P.34-43.
- Michener C.D.* Comparative external morphology, and a classification of the bees (Hymenoptera) // Bull. Amer. Mus. natur. Hist. 1944. Vol.82, art.6. P.151-326.
- Michener C.D.* Problems in the development of social behaviour and communication among insects // Trans. Kansas Acad. Sci. 1953a. Vol.56. P.1-15.
- Michener C.D.* Comparative morphological and systematic studies of bee larvae with a key to the families of hymenopterous larvae // Univ. Kansas Sci. Bull. 1953b. Vol.35, pt 2, N 8. P.987-1102.
- Michener C.D.* The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates // Univ. Kansas Sci. Bull. 1953c. Vol.35, N 3. P.1659-1748.
- Michener C.D.* Bees of Panamá // Bull. Amer. Mus. natur. Hist. 1954. Vol.104, N 1. P.1-175.
- Michener C.D.* Some biological observations on *Hoplitis pilosifrons* and *Stelis lateralis* (Hymenoptera, Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1955. Vol.28, N 3. P.81-87.
- Michener C.D.* The evolution of social behavior in bees // Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Ottawa, Aug. 17-25, 1956). Ottawa: Mortimer, 1958. Vol.2. P.441-448.
- Michener C.D.* Observations on the behaviour of a burrowing bee (*Amegilla*) near Brisbane, Queensland (Hymenoptera, Anthophorinae) // Queensl. Natur. 1960. Vol.16. P.63-68.
- Michener C.D.* Observations on the nests and behavior of *Trigona* in Australia and New Guinea (Hymenoptera, Apidae) // Amer. Mus. Novit. 1961a. N 2026. 46 p.
- Michener C.D.* A new parasitic genus of Ceratinini from Australia (Hymenoptera: Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1961b. Vol.34, N 4. P.178-180.
- Michener C.D.* Biological observations on the primitively social bees of the genus «*Allodapula*» in the Australian region (Hymenoptera, Xylocopinae) // Insectes soc. 1962. T.9, N 4. P.355-373.
- Michener C.D.* Observations on the bionomics of a colonial bee of the genus *Perdita* (Hymenoptera, Apoidea, Panurginae) // J. Kansas entomol. Soc. 1963. Vol.36, N 2. P.114-118.
- Michener C.D.* Evolution of the nests of bees // Amer. Zool. 1964a. Vol.4, N 2. P.227-239.
- Michener C.D.* The bionomics of *Exoneurella*, a solitary relative of *Exoneura* (Hymenoptera: Apoidea: Ceratinini) // Pacific Insects. 1964b. Vol.6, N 3. P.411-426.
- Michener C.D.* A classifications of the bees of the Australian and South Pacific regions. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. Vol.130, 1965a. 362 p.
- Michener C.D.* The life cycle and social organization of bees of the genus *Exoneura* and their parasite, *Inquilina* (Hymenoptera: Xylocopinae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1965b. Vol.46, N 9. P.317-358.
- Michener C.D.* Interaction among workers from different colonies of sweat bees (Hymenoptera, Halictidae) // Anim. Behav. 1966a. Vol.14, N 1. P.126-129.
- Michener C.D.* The bionomics of a primitively social bee, *Lasioglossum versatum* (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1966b. Vol.39, N 2. P.193-217.
- Michener C.D.* Evidence of cooperative provisioning of cells in *Exomalopsis* (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1966c. Vol.39, N 2. P.315-317.
- Michener C.D.* Nests of some African megachilid bees, with description of a new *Hoplitis* (Hymenoptera, Apoidea) // J. entomol. Soc. South. Africa. 1968a. Vol.31, N 2. P.337-359.
- Michener C.D.* *Heriades spiniscutis*, a bee that facultatively omits partitions between rearing cells (Hymenoptera, Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1968b. Vol.4, N 4. P.484-493.
- Michener C.D.* Comparative social behavior of bees // Annu. Rev. Entomol. 1969a. Vol.14. P.299-342.
- Michener C.D.* Notes on the nests and life histories of some African halictid bees with description of a new species // Trans. Amer. entomol. Soc. 1969b. Vol.94, N 4. P.473-497.
- Michener C.D.* Nest sites of stem and twig inhabiting African bees // J. entomol. Soc. South. Africa. 1970. Vol.33, N 1. P.1-22.
- Michener C.D.* Biologies of African allodapinae bees (Hymenoptera, Xylocopinae) // Bull. Amer. Mus. natur. Hist. 1971. Vol.145, art.3. P.219-302.
- Michener C.D.* Direct food transferring behavior in bees // J. Kansas entomol. Soc. 1972. Vol.45, N 3. P.373-376.
- Michener C.D.* The social behavior of the bees: a comparative study. Cambridge (Massachusetts): Belknap Press, 1974. XII, 404 p.

- Michener C.D.* A taxonomic study of African allodapine bees (Hymenoptera: Anthophoridae, Ceratinini) // Bull. Amer. Mus. natur. Hist. 1975. Vol.155, art.2. P.67-240.
- Michener C.D.* Aspects of the evolution of castes in primitively social insects // Proc. Intern. Congr. IUSSI. Wageningen. 1977a. Vol.8. P.2-6.
- Michener C.D.* Allodapini bees of Madagascar (Hymenoptera, Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1977b. N 2622. 18 p.
- Michener C.D.* The parasitic groups of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1978. Vol.51, N 10. P.291-339.
- Michener C.D.* Biogeography of the bees // Ann. Missouri bot. Gard. 1979. Vol.66. P.277-347.
- Michener C.D.* Classification of the bee family Melittidae with a review of species of Meganomiinae // Contribs. Amer. entomol. Inst. 1981. Vol.18, N 3. 135 p.
- Michener C.D.* Early stages in insect social evolution: individual and family odor differences and their functions // Bull. entomol. Soc. Amer. 1982. Vol.28, N 1. P.7-11.
- Michener C.D.* The classification of the Lithurginae (Hymenoptera: Megachilidae) // Pan-Pacific Entomol. 1983a. Vol.59, N 1/4. P.176-187.
- Michener C.D.* The parasitic Australian allodapine genus *Inquilina* (Hymenoptera, Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1983b. Vol.56, N 4. P.555-559.
- Michener C.D.* A comparative study of the mentum and lorum of bees (Hymenoptera: Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. (1984) 1985a. Vol.57, N 4. P.705-714.
- Michener C.D.* From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? // B.Hölldobler, M.Lindauer (eds.). Experimental behavioral ecology and sociobiology. Stuttgart, New York: Fisher, 1985b. P.293-305. (Fortschritte der Zoologie; Bd 31).
- Michener C.D.* New Peruvian genus and a generic review of Andreninae (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1986a. Vol.79, N 1. P.67-72.
- Michener C.D.* Family-group names among bees // J. Kansas entomol. Soc. 1986b. Vol.59, N 2. P.219-234.
- Michener C.D.* A review of the tribes Diphaglossini and Dissoglossini (Hymenoptera, Colletidae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1986c. Vol.53, N 4. P.183-214.
- Michener C.D.* The parasitic anthophorid genus *Xeromelecta* in Cuba (Hymenoptera: Apoidea) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1988. Vol.81, N 3. P.377-379.
- Michener C.D.* Classification of American Colletinae (Hymenoptera, Apoidea) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1989. Vol.53, N 11. P.622-703.
- Michener C.D.* Reproduction and castes in social halictine bees // W. Engels (ed.). Social insects: an evolutionary approach to castes and reproduction. Heidelberg: Springer, 1990a. P.77-121.
- Michener C.D.* Castes in xylocopine bees // W.Engels (ed.). Social insects: an evolutionary approach to castes and reproduction. Heidelberg: Springer, 1990b. P.123-146.
- Michener C.D.* Classifications of the Apidae (Hymenoptera) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1990c. Vol.54, N 4. P.75-164.
- Michener C.D., Amir M.* The seasonal cycle and habitat of a tropical bumble bee // Pacific Insects. 1977. Vol.17, N 2/3. P.234-240.
- Michener C.D., Bennett F.D.* Geographical variation in nesting biology and social organization of *Halictus ligatus* // Univ. Kansas Sci. Bull. 1977. Vol.51, N 7. P.233-260.
- Michener C.D., Breed M.D., Bell W.J.* Seasonal cycles, nests, and social behavior of some Colombian halictine bees (Hymenoptera; Apoidea) // Rev. Biol. Trop. 1979. Vol.27, N 1. P.13-34.
- Michener C.D., Brooks R.W.* Comparative study of the glossae of bees (Apoidea) // Contrib. Amer. entomol. Soc. 1984. Vol.22, N 1. P.1-73.
- Michener C.D., Brothers D.J.* A simplified observation nest for burrowing bees // J. Kansas entomol. Soc. 1971. Vol.44, N 2. P.236-239.
- Michener C.D., Brothers D.J.* Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed? // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol.71, N 3. P.671-674.
- Michener C.D., Brothers D.J., Kamm D.R.* Interactions in colonies of primitively social bees: II. Some queen—worker relations in *Lasioglossum zephyrum* // J. Kansas entomol. Soc. 1971a. Vol.44, N 2. P.276-279.
- Michener C.D., Brothers D.J., Kamm D.R.* Interactions in colonies of primitively social bees: artificial colonies of *Lasioglossum zephyrum* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1971b. Vol.68, N 6. P.1241-1245.
- Michener C.D., Cross E.A., Daly H.V., Rettenmeyer C.W., Wille A.* Additional techniques for studying the behavior of wild bees // Insectes soc. 1955. T.2, N 3. P.237-246.
- Michener C.D., Fraser A.* A comparative anatomical study of mandibular structure in bees // Univ. Kansas Sci. Bull. 1978. Vol.51, N 14. P.463-482.
- Michener C.D., Greenberg L.* Ctenoplectridae and the origin of long-tongued bees // Zool. J. Linn. Soc. 1980. Vol.69, N 3. P.183-203.
- Michener C.D., Greenberg L.* The fate of the lacinia in the Halictidae and Oxaeidae (Hymenoptera—Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1985. Vol.58, N 1. P.137-141.

- Michener C.D., Grimaldi D.A.* A Trigona from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae) // Amer. Mus. Novit. 1988a. N 2917. 10 p.
- Michener C.D., Grimaldi D.A.* The oldest fossil bee: apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988b, Vol.85. P.6424-6426.
- Michener C.D., Kerfoot W.B.* Nests and social behavior of three species of Pseudaugochloropsis (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1967. Vol.40, N 2. P.214-222.
- Michener C.D., LaBerge W.E.* A large Bombus nest from Mexico // Psyche. 1954. Vol.61, N 2. P.63-67.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the ethology of some Brazilian colletid bees (Hymenoptera, Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1957. Vol.30, N 2. P.71-80.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea). I. Pseudagapostemon // Ann. entomol. Soc. Amer. 1958a. Vol.51, N 2. P.155-164.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the behavior of Brazilian halictid bees II. Paroxystoglossa jocastra // J. Kansas entomol. Soc. 1958b. Vol.31, N 2. P.129-138.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the behavior of Brazilian halictid bees III. // Univ. Kansas Sci. Bull. 1958c. Vol.39, N 11. P.473-505.
- Michener C.D., Lange R.B.* Distinctive type of primitive social behavior among bees // Science. 1958d. Vol.127, N 3305. P.1046-1047.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the ethology of neotropical anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1958e. Vol.39, N 3. P.69-96.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the behavior of Brazilian halictid bees V. Chloralictus // Insectes soc. 1958f. T.5, N 4. P.379-407.
- Michener C.D., Lange R.B.* Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea). IV. Augochloropsis, with notes on extralimital forms // Amer. Mus. Novit. 1959. N 1924. 41 p.
- Michener C.D., Lange R.B., Bigarella J.J., Salamuni R.* Factors influencing the distribution of bees' nests in earth banks // Ecology. 1958. Vol.39, N 2. P.207-217.
- Michener C.D., Michener M.H.* American social insects. A book about bees, ants, wasps and termites. Toronto e.a.: Nostrand, 1951. XIV, 267 p.
- Michener C.D., Ordway E.* The life history of Perdita maculigera maculipennis (Hymenoptera: Andrenidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1963. Vol.36, N 1. P.34-45.
- Michener C.D., Rettenmeyer C.W.* The ethology of Andrena erythronii with comparative data on other species (Hymenoptera: Andrenidae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1956. Vol.37, N 2. P.645-684.
- Michener C.D., Seabra C.A.C.* Observations on the behavior of Brazilian halictid bees, VI. Tropical species // J. Kansas entomol. Soc. 1959. Vol.32, N 1. P.19-28.
- Michener C.D., Smith B.H.* Kin recognition in primitively eusocial insects // D.J.C.Fletcher, C.D.Michener (eds.). Kin recognition in animals. Chichester; New York: Wiley, 1987. P.209-242.
- Michener C.D., Szent-Ivany J.J.H.* Observations on the biology of a leaf-cutter bee Megachile frontalis, in New Guinea // Papua a. New Guinea Agric. J. 1960. Vol.13, N 1. P.22-35.
- Michener C.D., Wille A.* The bionomics of a primitively social bee, Lasioglossum inconspicuum // Univ. Kansas Sci. Bull. 1961. Vol.42, N 11. P.1124-1202.
- Michod R.E.* The theory of kin selection // Annu. Rev. Ecol. a. Syst. 1982. Vol.13. P.23-55.
- Milborrow B.V., Kennedy J.M., Dollin A.* Composition of wax made by the Australian stingless bee Trigona australis // Austral. J. Biol. Sci. 1987. Vol.40, N 1. P.15-25.
- Miller N.C.E.* The biology of the Heteroptera. London: Hill, 1956. 162 p.
- Milliron H.E.* A successful method for artificially hibernating Megabombus f. fervidus, and notes on a related species (Hymenoptera: Apidae: Bombinae) // Canad. Entomol. 1967. Vol.99, N 12. P.1321-1332.
- Milliron H.E., Olivier D.R.* Bumblebees from Northern Ellesmere Island, with observations on usurpation by Megabombus hyperboreus (Schonh) (Hymenoptera: Apidae) // Canad. Entomol. 1966. Vol.98, N 2. P.207-213.
- Minckley R. L.* Host records and biological notes for two Anthrax species in Arizona (Diptera: Bombyliidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1989. Vol.62, N 2. P.274-278.
- Mishra R.C.* Honey-bee (Apis species) research in India: achievements, problems and possibilities // Indian J. Agr. Sci. 1989. Vol.59, N 2. P.85-90.
- Mitchell T.B.* Bees of the Eastern United States. S.I.: North Carolina Exper. Station, 1960. Vol.1. 538 p. (Tech. Bull.; N 141)
- Miyamoto S.* [Flower-visiting habits of fourteen species of andrenid bees (Biological studies on Japanese bees XIV)] // Kontyû. 1960. Vol.28, N 2. P.65-86. (in Japanese with English summary).
- Móczár L.* Eindringen solitärer Hymenopteren in das nest fremder Arten (Fam.: Eumenidae, Sphecidae, Megachilidae) // Acta biol. Szeged. 1973. T.19, N 1/4. S.143-146.
- Mohamed M.I., El-Kladem M.* Aspergillus flavus link als neuer Parasit auf Tetralonia lanuginosa Klug // Zentralbl. Bakteriol., Parasitenk., Infektionskrankh. u. Hyg. (Abt. 2). 1976. Bd 131, H.6. S.569-570.
- Moldenke A.R.* Niche specialization and species diversity along a California transect // Oecologia. 1975. Vol.21, N 3. P.219-242.

- Moldenke A.R.* Host-plant coevolution and the diversity of bees in relation to the flora of North America // *Phytologia*. 1979. Vol.43, N 4. P.357-419.
- Moldenke A.R., Neff J.L.* The bees of California: a catalog with special relevance to pollination and ecological research. Santa Cruz: Univ. Calif., 1974. (Tech. Reports 74-1 to 74-6, Origin and structure of ecosystems, IRP/IBP).
- Moraal L.G.* De populiereroest als voedselbron voor een galmug en de honingbij (Diptera: Cecidomyiidae; Hymenoptera: Apidae) // *Entomol. Ber.* 1988. Deel 48, N 12. P.184-186.
- Moradeshaghi M.J., Bohart G.E.* The biology of *Euphytomima nomiivora* (Diptera: Sarcophagidae), a parasite of the alkali bee, *Nomia melanderi* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1968. Vol.41, N 4. P.456-473.
- Moritz R.F.A., Crewe R.M.* Air ventilation in nests of two African stingless bees *Trigona denoiti* and *Trigona gribodoi* // *Experientia*. 1988. Vol.44, N 11/12. P.1024-1027.
- Morse D.H.* Resource partitioning in bumblebees: the role of behavioral factors // *Science*. 1977a. Vol.197, N 4304. P.678-680.
- Morse D.H.* Foraging of bumble bees: the effect of other individuals // *J. New York entomol. Soc.* 1977b. Vol.85, N 4. P.240-248.
- Morse D.H.* Interactions among bumble bees on roses // *Insectes soc.* 1978. T.25, N 4. P.365-371.
- Morse D.H.* Foraging rate, foraging position, and working size in bumblebee workers // D.Caron (ed.). *Proc. 4th Intern. Symp. on Pollination*. S.I.: Maryland Agric. Exper. Station. 1979. P.447-452. (Spec. Misc. Publ.; N 1).
- Morse D.H.* The effect of nectar abundance on foraging patterns of bumble bees // *Ecol. Entomol.* 1980. Vol.5, N 1. P.53-59.
- Morse D.H.* Interactions among syrphid flies and bumblebees on flowers // *Ecology*. 1981. Vol.62, N 1. P.81-88.
- Morse D.H.* Foraging relationships within a guild of bumble bees // *Insectes soc.* 1982a. T.29, N 3. P.445-454.
- Morse D.H.* [Chapter] 2. Behavior and ecology of bumble bees // H.R.Hermann (ed.). *Social insects*. New York e.a.: Acad. Press, 1982b. Vol.3. P.245-322.
- Morse R.A., Laigo F.M.* *Apis dorsata* in the Philippines. *Monogr. Philipp. Assoc. Entomol.* 1969. 96 p.
- Morse R.A., Shearer D.A., Boch R., Benton A.W.* Observations on alarm substances in the genus *Apis* // *J. Apicult. Res.* 1967. Vol.6. P.113-118.
- Mosquin T.* Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time // *Oikos*. 1971. Vol.22, N 3. P.398-402.
- Motter M.* Alfalfa seed pollination in San Joaquin Valley, California, USA // *Bee World*. 1981. Vol.62, N 3. P.111-114.
- Moure J.S.* *Sakagamilla affabra*, gen. n. e sp. n. de Meliponinae (Hymenoptera, Apidae) de Rondonia // *Rev. bras. zool.* 1989. Vol.6, fasc.4. P.681-684.
- Moure J.S., Hurd P.D.* An annotated catalog of the halictid bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Halictidae). Washington: Smiths. Inst. Press, 1987. VII, 405 p.
- Moure J.S., Sakagami S.F.* As mamangabas sociais do Brasil (*Bombus* Latr.) (Hymenoptera, Apoidea) // *Studia Entomol.* 1962. Vol.5, fasc.1/4. P.65-194.
- Mu alica Z.* Observations of a colony of *Halictus fulvipes* Klug (Apoidea, Hymenoptera) // *Glasn. Prirod. Muz. Beograd (Ser.B)*. 1968. Vol.23. P.179-183.
- Müller A.H.* *Lehrbuch der Paläozoologie*. Bd II: Invertebraten. Teil 3: Arthropoda 2 - Hemichordata. (2. Aufl.). Jena: Fischer, 1978. 748 S.
- Müller H.* [Die Anwendung der Darwinschen Theorie auf Blumen und blumen-besuchende Insekten] // *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 1869. Jg.26, Korres.-Bl. S.43-66.
- Müller H.* Die Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen // *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 1872. Jg.29, Folge 3, Bd 9. S.1-96.
- Müller H.* Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntnis der ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Leipzig: Engelmann, 1873. 478 S.
- Müller H.* Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene // *Kosmos*. 1882. Bd 12. S.273-299.
- Müller H.* The fertilization of flowers. London: s.e., 1883. XII, 669 p.
- Müller H.* Ein Beitrag zur Lebensgeschichte der *Dasypoda hirtipes* // *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 1884. Jg.41, Bd 5. S.1-52.
- Musgrave A.J.* The use of a fluorescent material for marking and detecting insects // *Canad. Entomol.* 1949. Vol.81, N 7. P.173.
- Musgrave A.J.* A note on the dusting of crops with fluorescein to mark visiting bees // *Canad. Entomol.* 1950. Vol.82, N 9. P.195-196.
- Myles T.G., Nutting W.L.* Termites eusocial evolution: a re-examination of Bartz's hypothesis and assumptions // *Quart. Rev. Biol.* 1988. Vol.63, N 1. P.1-23.
- Nairn N.* A new method of marking bees // *New Zealand J. Agric.* 1953. Vol.86, N 1. P.6.

- Nedel J.O.* Morphology und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen-Arten (Apidae) // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1960. Bd 49, H.2. S.139-183.
- Neff J.L.* Observations on the biology of *Eremapis parvula* Ogloblin, an anthophorid bee with a metasomal scopa (Hymenoptera: Anthophoridae) // Pan-Pacific Entomol. 1984. Vol.60, N 2. P.155-162.
- Neff J.L., Simpson B.B.* Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics // J. Kansas entomol. Soc. 1981. Vol.54, N 1. P.95-123.
- Neff J.L., Simpson B.B., Dorr L.J.* The nesting biology of *Diadasia afflicta* Cress. (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1982. Vol.55, N 3. P.499-518.
- Nelson B.W., Absy M.L., Barbosa E.M., Prance G.T.* Observations on flower visitors to *Berholletia excelsa* H. B. K. and *Couretari tenuiceps* A. C. SM (Lecythydaceae) // Acta Amazon. 1985. Vol.15, N 1/2. P.225-234.
- Nevinson E.B.* Hymenoptera Aculeata at Criccieth, Lyndhurst and Newquay // Entomol. Mon. Mag. 1902. (Ser.2). Vol.13 (38), Jan. P.11-12.
- Newman H.W.* On the habits of the Bombinatrices. Genus *Bombus* // Trans. entomol. Soc. London. 1851. (Ser.2). Vol.1. Proc. P.LXXXVI-XCII.
- Newport G.* On the temperature of insects and its connexion with the functions of respiration and circulation in this class of invertebrate animal // Philos. Trans. (Ser.B). 1837. Vol.127. P.259-338.
- Nicolai H.* Les hyménoptères du midi de la France. - Le genre *Osmia* // Compte Rendu Ass. franç. Av. Sci. (1889) 1890. T.18, N 2. P.564-570.
- Nielsen E.T.* Quelques procédés améliorés à employer à l'étude de nids des hyménoptères solitaires // Entomol. Medd. 1931. Bd.17, h.5. P.312-318.
- Nielsen E.T.* Sur les habitudes des hyménoptères aculéates solitaires. V. (La nidification. Avec quelques considérations sur une méthode comparée à l'étude de la biologie des insectes) // Entomol. Medd. 1936. Bd.19, h.7/8. P.298-384.
- Nielsen J.C.* Om Bislaegten Sphecodes Latr. // Entomol. Medd. 1903. Bd.2, h. 1. S.21-30.
- Nilson L.A., Jonsson L., Rason L., Randrianjahany E.* Pollination of *Plectranthus vestitus* (Lamiaceae) by trap-lining hovering bees in Madagascar // Plant Syst. a Ecol. 1985. Vol.150, N 3/4. P.223-236.
- Nogueira-Neto P.* A criação de abelhas indígenas semi ferraõ. Sa õ Paulo: Chacaras e Quintais, 1953. 280 p.
- Nogueira-Neto P.* Uma nova colméia para meliponíneos (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) // Publ. Tecn. Ecol. e Etol. 1990. N 2. P.1-10.
- Noirot Ch.* Glands and secretions // K. Krishna, F.M. Weesner (eds.). Biology of termites. New York; London: Acad. Press, 1969a. Vol.1. P.89-123.
- Noirot Ch.* Formation of castes in the higher termites // K. Krishna, F.M. Weesner (eds.). Biology of termites. New York; London: Acad. Press, 1969b. Vol.1. P.311-350.
- Noll J.* Untersuchungen über die Zeugung und Staatenbildung des *Halictus malachurus* Kirby // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1931. Bd 23, H. 1/2. S.285-368.
- Noonan K.M.* Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses // Natural selection and social behavior: recent research and new theory. New York: Chiron, 1981. P.18-44.
- Norden B., Baira S.W.T., Fales H.M., Hefetz A., Shaw G.J.* Anthophora bees: unusual glycerides from maternal Dufour's glands serve as larval food and cell lining // Science. 1980. Vol.207, N 4435. P.1095-1097.
- Norden B., Scarbrough A.G.* Predators, parasites, and associates of *Anthophora abrupta* Say (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. New York entomol. Soc. 1982. Vol.90, N 3. P.181-185.
- North F., Lillywhite H.* The function of burrow turrets in a gregariously nesting bee // Southwest. Natur. 1980. Vol.25, N 3. P.373-378.
- Nye W.P.* Notes on the biology of *Halictus (Halictus) farinosus* Smith (Hymenoptera: Halictidae) // U.S. Dept. Agric. /Sci. Educ. Admin./ Agric. Res. Results (West. ser.). 1980. N 11. 29 p.
- Oliveira B. L. de.* Morfologia externa da larva de *Paratetrapedia (Paratetrapedia) gigantea* (Schroetky, 1909) e considerações filogenéticas sobre algumas larvas de Anthophoridae (Hymenoptera - Apoidea) // Bol. Univ. Paraná (Zool.). 1962. N 12. 21 p.
- Oliveira B.L de.* Descrição de estadios imaturos de *Isepeolus viperinus* (Holmberg) e confrontações com outras larvas de Anthophoridae parasitas conhecidas (Hymenoptera - Apoidea) // Bol. Univ. Federal Paraná (Zool.). 1966. T.2, N 11. P. 163-176.
- Ollason J.G.* Learning to forage - optimally? // Theor. Popul. Biol. 1980. Vol. 18. P.44-56.
- Opler P.A., Frankie G.W., Baker H.G.* Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical west and dry forests in the lowlands of Costa Rica // J. Ecol. 1980. Vol.68, N 1. P.167-188.
- Ordetx G.S., Perez D.E.* [Beekeeping in the tropics]. Mexico City: Bartolome Trueco, 1966. 412 p. (in Spanish).
- Ordway E.* Sphecodes pimpinellae and other enemies of *Augochlorella* (Hymenoptera: Halictidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1964. Vol.37, N 2. P.139-152.
- Ordway E.* Caste differentiation in *Augochlorella* (Hymenoptera: Halictidae) // Insectes soc. 1965. T.12, N 4. P.291-308.

- Ordway E.* The bionomics of *Augochlorella striata* and *A. persimilis* in eastern Kansas (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1966. Vol.39, N 2. P.270-313.
- Ordway E.* Aspects of the nesting behaviour and nest structure of *Diadasia opuntiae* Ckll. (Hymenoptera: Anthophoridae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1984. Vol.57, N 2. P.216-230.
- Oster G., Eshel I., Cohen D.* Worker-queen conflict and the evolution of social insects // *Theor. Popul. Biol.* 1977. Vol.12, N 1. P.49-85.
- Ott J.R., Real L.A., Silverfine E.M.* The effect of nectar variance on bumblebee pattern of movement and potential gene dispersal // *Oikos.* 1985. Vol.45, N 3. P.333-340.
- Owen R.E.* Population genetics of social Hymenoptera with worker produced males // *Heredity.* 1980. Vol.45. P.31-46.
- Owen R.E., Plowright R.C.* Abdominal pile colour dimorphism in the bumble bee *Bombus melanopygus* // *J. hered.* 1980. Vol.71. P.241-247.
- Owen R.E., Plowright R.C.* Worker-queen conflict and male parentage in bumble bees // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1982. Vol.11, N 2. P.91-99.
- Owen R.E., Rodd F.H., Plowright R.C.* Sex ratios in bumble bee colonies: Complications due to orphaning? // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1980. Vol.7, N 4. P.287-291.
- Packard A.S.* The humble-bees of New England and their parasites; with notices of a new species of *Anthophorabia*, and a new genus of Proctotrupidae // *Proc. Essex Inst.* 1864. Vol.4. P.107-140.
- Packard A.S.* The home of the bees // *Amer. Natur.* 1868. Vol.1. P.364-378, 596-606.
- Packard A.S.* Guide to the study of insects. Salem (Massachusetts): Natur. Agency, 1869. 702 p.
- Packer L.* The nesting biology and social organisation of *Lasioglossum (Evylaeus) laticeps* (Hymenoptera, Halictidae) in England // *Insectes soc.* 1983. T.30, N 4. P.367-373.
- Packer L.* Two social halictine bees from southern Mexico with a note on two bee hunting philanthine wasps (Hymenoptera: Halictidae and Sphecidae) // *Pan-Pacific Entomol.* 1985. Vol.61, N 4. P.291-298.
- Packer L.* The biology of a subtropical population of *Halictus ligatus*. IV. A cuckoo-like caste // *J. New York entomol. Soc.* 1986a. Vol.94, N 4. P.458-466.
- Packer L.* The social organisation of *Halictus ligatus* (Hymenoptera; Halictidae) in southern Ontario // *Canad. J. Zool.* 1986b. Vol.64, N 10. P.2317-2324.
- Packer L.* Multiple-foundress associations in a temperate population of *Halictus ligatus* (Hymenoptera; Halictidae) // *Canad. J. Zool.* 1986c. Vol.64, N 10. P.2325-2332.
- Packer L.* Solitary and eusocial nests in a population of *Augochlorella striata* (Provancher) (Hymenoptera; Halictidae) at the northern edge of its range // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1990. Vol. 27. P.339-344.
- Packer L.* The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera; Halictidae): a phylogenetic approach // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1991. Vol.29. P.153-160.
- Packer L., Knerer G.* Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera: Halictidae) // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1985. Vol.17, N 2. P.143-149.
- Packer L., Knerer G.* The biology of a subtropical population of *Halictus ligatus* (Hymenoptera: Halictidae). I. Phenology and social organisation // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1986. Vol.18, N 5. P.363-375.
- Packer L., Owen R.E.* Notes on the biology of *Lasioglossum (Evylaeus) cooleyi* (Crawford), an eusocial halictine bee (Hymenoptera: Halictidae) // *Canad. Entomol.* 1989a. Vol.121, N 6. P.431-438.
- Packer L., Owen R.E.* Allozyme variation in *Halictus rubicundus* (Christ): a primitively social halictine bee (Hymenoptera: Halictidae) // *Canad. Entomol.* 1989b. Vol.121, N 12. P.1049-1058.
- Packer L., Simpson J., Lockerie C., Jessome W.* Nest architecture and brood mortality in four species of sweat bee (Hymenoptera: Halictidae) from Cape Breton Island // *Canad. J. Zool.* 1989. Vol.67, N 12. P.2864-2870.
- Page R.E., Metcalf R.A.* Multiple mating, sperm utilization, and social evolution // *Amer. Natur.* 1982. Vol.119, N 2. P.263-281.
- Palmer T.P.* Establishment of bumble bees in nest boxes at Christchurch // *New Zealand J. Agric. Res.* 1968. Vol.11, N 3. P.737-739.
- Pamilo P.* Estimating relatedness in social groups // *Trends Ecol. Evol.* 1989. Vol.4, N 11. P.353-355.
- Pape T.* Observations on nests of *Bombus polaris* Curtis usurped by *B. hyperboreus* Schonherr in Greenland (Hymenoptera: Apidae) // *Entomol. Medd.* 1983. Bd.50, h.3. P.145-150.
- Pardi L.* Ricerche sui Polistini. V. - La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). // *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna.* 1942. Vol.14. P.1-104.
- Parker F.D.* Nest description and associates of three american bees of the genus «*Anthocopa*» Lepeletier (Hymenoptera: Megachilidae) // *Pan-Pacific Entomol.* 1975. Vol.51, N 2. P. 113-122.
- Parker F.D.* Alfalfa leafcutter bee-reducing parasitism of loose cells during incubation (Hymenoptera: Megachilidae) // *Pan-Pacific Entomol.* 1979. Vol.55, N 2. P.90-94.
- Parker F.D.* A candidate red clover pollinator *Osmia coerulescens* (L.) // *J. Apicult. Res.* 1981. Vol.20, N 1. P.62-65.
- Parker F.D.* A candidate legume pollinator, *Osmia sanrafaelae* Parker (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Apicult. Res.* 1985. Vol.24, N 2. P.132-136.

- Parker F.D.* Factors influencing mortality and nesting in managed populations of the sunflower leafcutter bee (Hymenoptera: Megachilidae) // Environ. Entomol. 1986. Vol.15, N 4. P.877-879.
- Parker F.D.* Nest clustering as a means of managing *Osmia sanrafaelae* (Hymenoptera: Megachilidae) // J. econ. Entomol. 1989. Vol.82, N2. P.401-403.
- Parker F.D., Cane J.H., Frankie G.W., Vinson S.B.* Host records and nest entry by *Dolichostelis*, a kleptoparasitic anthidiine bee (Hymenoptera: Megachilidae) // Pan-Pacific Entomol. 1987. Vol.63, N 2. P.172-177.
- Parker F.D., Frohlich D.R.* Hybrid sunflower pollination by a manageable composite specialist: the sunflower leafcutter bee *Eumegachile* (*Sayapis*) *pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megachilidae) // Environ. Entomol. 1983. Vol.12, N 2. P.576-581.
- Parker F.D., Frohlich D.R.* Studies on management of the sunflower leafcutter bee, *Eumegachile pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Apicult. Res. 1985. Vol.24, N 2. P.125-131.
- Parker F.D., Griswold T.* Biological notes on *Andrena* (*Callandrena*) *haynesi* Viereck and Cockerell (Hymenoptera: Andrenidae) // Pan-Pacific Entomol. 1982. Vol.58, N 4. P.284-287.
- Parker F.D., Tepedino V.J.* A nest and pollen-collection records of *Osmia sculleni* Sandhouse, a bee with hooked hairs on the mouthparts (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1982. Vol.55, N 2. P.329-334.
- Pasteels J.J.* Status, affinités et origines des Anthidiinae parasites (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) // Natur. Canad. 1968a. Vol.95, N 5. P.1055-1063.
- Pasteels J.J.* Revision des Megachilidae de l'Afrique noire. II. - Le genre *Coelioxys*. Ann. Mus. roy. Afr. centr. (Sér.8, Sci. Zool.). 1968b. T.167. 139p.
- Pasteels J.J.* La systématique générale et subgénérique des Anthidiinae (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) de l'Ancien Monde // Mem. Soc. roy. entomol. Belg. 1969. T.31. P.3-148.
- Pate V.S.L.* Neotropical Sapygidae, with a conspectus of the family (Hymenoptera: Aculeata) // Acta Zool. Lilloana. 1947. Vol. 4. P.393-426.
- Pauly A.* Paradiacticus, un nouveau genre cleptoparasitic recolté au Parc National des Virungas (Zaire) (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) // Rev. Zool. Afr. 1984. T. 98, N 4. P.689-692.
- Pawlikowski T.* Nieznany przypadek zimowania trzmiela *Bombus terrestris* (L.) // Przegl d zool. 1984. T.28, zes.2. S.233-235.
- Pedersen M.W., Bohart G.E.* Using bumble bees in cages as pollinators for small seed plots // Agron. J. 1950. Vol.42. N 10. P.608.
- Peer D.F.* Further studies on the mating range of honey bee, *Apis mellifera* L. // Canad. Entomol. 1957. Vol. 89, N 3. P.108-110.
- Peer D.F., Forrar C.E.* The mating range of the honey bee // J. econ. Entomol. 1956. Vol.49, N 2. P.254-256.
- Penny J.H.J.* Nectar guide colour contrast: a possible relationship with pollination strategy // New Phytol. 1983. Vol.95, N 4. P.707-721.
- Percival M.S.* Floral biology. New York: Pergamon Press, 1965. 243 p.
- Pérez J.* Sur la pré tendue parthénogenèse des Halictes // Actes Soc. Linn. Bordeaux. 1895. T. 48 (Ser. 5) T.8 (48). P.145-157.
- Perkins R.C.L.* Notes, with descriptions of new species, on aculeate Hymenoptera of the Australian region // Ann. a. Mag. natur. Hist. 1912. (Ser. 8). Vol.9, N 49. P.96-121.
- Peters D.S.* Über die Stellung von *Aspidosmia* Brauns 1926 nebst allgemeinen Erörterungen der phylogenetischen Systematik der Megachilidae (Insecta, Hymenoptera, Apoidea) // Apidologie. 1972. Vol.3, N 2. S.167-186.
- Peterson A.* A manuel of entomological techniques. (8th ed.). Ann. Arbor: Brothers, 1955. 367 p.
- Phillips J.K., Klostermeyer E.C.* Nesting behavior of *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas. entomol. Soc. 1978. Vol.51, N 1. P.91-108.
- Pierce G.J., Ollason J.G.* Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time // Oikos. 1987. Vol.49, N 1. P.111-118.
- Pijl L. van der.* Xylocopa and flowers in the tropics. I. The bees as pollinators. List of the flower visited // Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet. (Ser.C). 1954a. Vol.57, N 4. P.413-424.
- Pijl L. van der.* Xylocopa and flowers in the tropics. II. Observations on *Thunbergia*, *Ipomoea*, *Costus*, *Centrosema* and *Canavallia* // Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet. (Ser. C). 1954b. Vol. 57, N 5. P. 541-551.
- Pijl L. van der.* Xylocopa and flowers in the tropics. III. Observations on some Papilionaceae, *Melastoma*, *Calotropis*, *Cassia* and some orchids, with general considerations // Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet. (Ser.C). 1954c. Vol.57, N 5. P.552-562.
- Pijl L. van der, Dodson C.H.* Orchid flowers: their pollination and evolution. Coral Gables: Univ. Miami Press, 1966. 214 p.
- Plateaux-Quénu C.* Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brulle (Hym., Apoidea) // Année Biol. (1959) 1960a. T.35, fasc.9/12. P.325-446.
- Plateaux-Quénu C.* Utilisation d'un nid de *Halictus marginatus* par une fondatrice de *Halictus malachurus* // Insectes soc. 1960b. T.7, N 4. P.349-352.

- Plateaux-Quénu C.* Nouvelle preuve d'un déterminisme imaginaire des castes chez *Halictus marginatus* Brulle // *Compte Rendu hebdomad. Séance Acad. Sci.* 1960c. T. 250, N 26. P.4465-4466.
- Plateaux-Quénu C.* Biology of *Halictus marginatus* Brulle // *J. Apicult. Res.* 1962. Vol.1, N 1. P.41-51.
- Plateaux-Quénu C.* Sur les femelles d'été de *Halictus calceatus* Scopoli // *Compte Rendu hebdomad. Séance Acad. Sci.* 1963. T.256, N 8/10. P.2247-2248.
- Plateaux-Quénu C.* Sur quelques traits de la biologie de *Halictus calceatus* Scopoli // *Insectes soc.* 1964. T.11, N 1. P.91-96.
- Plateaux-Quénu C.* Sur le cycle biologique de *Halictus nigripes* Lep. // *Compte Rendu Acad. Sci. (Gr. 12)* 1965a. T. 260, fasc.8. P.2331-2333.
- Plateaux-Quénu C.* Sur la succession des activités de la fondatrice de *Halictus nigripes* Lep. // *Compte Rendu Acad. Sci. (Gr. 12)* 1965b. T.260, fasc.9. P.2609-2612.
- Plateaux-Quénu C.* La biologie des abeilles primitives. Paris: Masson, 1972. 200 p.
- Plateaux-Quénu C.* Construction et évolution annuelle du nid d'*Evylaeus calceatus* Scopoli (Hym., Halictinae) avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes // *Insect. soc.* 1973. T.20, N 3. P.297-320.
- Plateaux-Quénu C.* Comportement de sociétés orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) // *Insectes soc.* 1974. T.21, N 1. P.5-12.
- Plateaux-Quénu C.* Une technique simplifiée pour l'élevage des Halictinae. [Hym. Apidae] // *Bull. Soc. entomol. France.* 1976. T.81, sept.-oct. P.209-216.
- Plateaux-Quénu C.* Les sexués de remplacement chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hymenoptera, Halictinae) // *Insectes soc.* 1978. T.25, N 3. P.227-236.
- Plateaux-Quénu C.* Variations des échanges respiratoires en fonction de l'état de nutrition des reines de bourdons (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.) // *Apidologie.* 1979a. Vol.10, N 1. P.99-113.
- Plateaux-Quénu C.* Qui remplace la reine dans un groupe d'ouvrières orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae)? // *Ann. Sci. natur. (Zool. et Biol. Anim.)* 1979b. (Ser. 13) Vol.1, N 3. P.213-218.
- Plateaux-Quénu C.* Le volume d'un pain d'abeille influence-t-il le sexe de leuf pondu sur lui? Étude expérimentale portant sur la première couvée d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) // *Ann. Sci. natur. (Zool. et Biol. anim.)* 1983. (Sér.13). Vol.5, N 1. P.41-52.
- Plateaux-Quénu C.* Fondation tetragyne chez *Evylaeus calceatus* (Scopoli) (Hym., Halictidae) // *Actes Colloq. Insectes soc.* Vol.1. *Compte Rendu Colloq. annu. (Les Eyzies, 22-24 sept., 1983)*. Tours, 1984. P.225-231.
- Plateaux-Quénu C.* Seconde couvée d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Les fondatrices sont-elles seules capables d'engendrer des fondatrices? // *Ann. Sci. natur. (Zool. et Biol. Anim.)* 1985. (Ser. 13) Vol.7, N 1. P.13-21.
- Plateaux-Quénu C.* Premières observations sur le caractère social d'*Evylaeus albipes* F. (Hymenoptera, Halictinae) // *Actes Colloq. Insectes soc.: Compte Rendu Colloq. annu. (Londres, 20-22 sept. 1988)*. Paris, s.a. [1989]. P.335-344.
- Plateaux-Quénu C., Knerer G.* Régulation sociale dans les sociétés orphelines d'*Evylaeus nigripes* (Lep.) (Hym., Halictidae) // *Insect. soc.* 1968. T.15, N 1. P.31-35.
- Plateaux-Quénu C., Plateaux L.* Action de la température sur la taille des ouvrières d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) (I). // *Ann. Sci. natur. (Zool. et Biol. Anim.)* 1979. (Sér. 13) Vol.1, N 1. P.63-67.
- Plateaux-Quénu C., Plateaux L.* Action de la température sur la taille, le sexe et le cycle des individus de première couvée (I) chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae): première étude expérimentale // *Ann. Sci. natur. (Zool. et Biol. Anim.)* 1980a. (Sér. 13) Vol.2, N 1. P.27-33.
- Plateaux-Quénu C., Plateaux L.* Analyse des constituants mâles et femelles de la première couvée chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) // *Ann. Sci. natur. (Zool. et Biol. Anim.)* 1980b. (Sér. 13). Vol.2, N 4. P.209-214.
- Plateaux-Quénu C., Plateaux L., Packer L.* Biological notes on *Evylaeus villosulus* (K.) (Hymenoptera, Halictidae), a bivoltine, largely solitary halictine bee // *Insectes soc.* 1989. T.36, N 4. P.245-263.
- Plath O.E.* A unique method of defense of *Bremus* (*Bombus*) *fervidus* Fabricius // *Psyche.* 1922. Vol.29, N 4. P.180-187.
- Plath O.E.* Breeding experiments with confined *Bremus* (*Bombus*) queens // *Biol. Bull. mar. Biol. Lab. (Woods Hole)*. 1923. Vol.45. P.325-341.
- Plath O.E.* Bumblebees and their ways. New York: The Macmillan, 1934. XVI, 201 p.
- Pleasants J.M.* Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities // *Ecology.* 1980. Vol.61, N 6. P.1446-1459.
- Pleasants J.M.* Bumble response to variation in nectar availability // *Ecology.* 1981. Vol.62, N 6. P.1648-1661.
- Pleasants J.M., Zimmerman M.* Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spot // *Oecologia.* 1979. Vol.41, N 3. P.283-288.
- Plowright R.C.* On the distribution of bumblebees in Norfolk // *Trans. Norfolk Norwich natur. Soc.* 1967. Vol.21. P.48-88.

- Plowright R.C., Galen C.* Landmarks or obstacles: the effect of spatial heterogeneity on bumble bee foraging behavior // *Oikos*. 1985. Vol.44, N 3. P.459-464.
- Plowright R.C., Hartling I.K.* Red clover pollination by bumblebees: a study of the dynamics of a plant-pollinator relationship // *J. appl. Ecol.* 1981. Vol.18. P.639-647.
- Plowright R.C., Jay S.C.* Rearing bumble bee colonies in captivity // *J. Apicult. Res.* 1966. Vol.5, N 3. P.155-165.
- Plowright R.C., Jay S.C.* Caste differentiation in bumblebees (*Bombus* Latr.: Hymenoptera). I. The determination of female size // *Insectes soc.* 1968. T.15, N 2. P.171-192.
- Plowright R.C., Jay S.C.* On the size determination of bumble bee castes (Hymenoptera: Apidae) // *Canad. J. Zool.* 1977. Vol.55, N 7. P.1133-1138.
- Plowright R.C., Laverty T.M.* The ecology and sociobiology of bumble bees // *Annu. Rev. Entomol.* 1984. Vol.29. P.175-199.
- Plowright R.C., Stephen W.P.* Advances and techniques of rearing bumble bee colonies in captivity // *Proc. 13th Intern. Congr. Entomol. (Moscow 1968)*. Leningrad: Nauka, 1972. Vol.3. P.314-315.
- Pojar J.* Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia // *Canad. J. Bot.* 1974. Vol.52. P.1819-1834.
- Pollock G.B.* Population viscosity and kin selection // *Amer. Natur.* 1983. Vol.122, N 6. P.817-829.
- Pomeroy N.* Brood bionomics of *Bombus ruderatus* in New Zealand (Hymenoptera: Apidae) // *Canad. Entomol.* 1980. Vol.111, N 8. P.865-874.
- Pomeroy N., Plowright R.C.* Larval ejection following CO₂ narcosis of bumble bees (Hymenoptera: Apidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1979. Vol.52, N 1. P.215-217.
- Pomeroy N., Plowright R.C.* Maintenance of bumble bee colonies in observation hives (Hymenoptera: Apidae) // *Canad. Entomol.* 1980. Vol.112, N 3. P.321-326.
- Poole R.W., Rathcke B.J.* Regularity, randomness and aggregation in flowering phenologies // *Science*. 1979. Vol.203, N 4379. P.470-471.
- Postner M.* Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hummeln und ihren Nestern // *Veröffentl. Mus. Natur. Völk. Handelsk. Bremen (Reihe A)*. 1951. Bd 2, H. 1. S.45-86.
- Poursin J.M., Plateaux-Quénu C.* Niches écologiques de quelques Halictinae. I. Comparaison des cycles annuels // *Apidologie*. 1982. T.13, N 3. P.215-226.
- Pouvreau A.* Données écologiques sur l'hibernation contrôlée des reines de bourdons (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae, *Bombus* Latr.) // *Apidologie*. 1970a. Vol. 1, N 1. P.73-95.
- Pouvreau A.* Quelques aspects de la thermogénèse des femelles de bourdons (Insectes, Hyménoptères, Apoidea, *Bombus lapidarius* L., *Bombus terrestris* L.) // *Compte Rendu Soc. biol.* 1970b. T. 164, fase.4. P.727-733.
- Pouvreau A.* Étude de la thermogénèse des reines de bourdons (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus terrestris* L., *Bombus lapidarius* L.) // *Insectes soc.* 1972. T.19, N 1. P.15-24.
- Pouvreau A.* Les ennemis des Bourdons. I. – Étude d'une zoocénose: le nid de Bourdons // *Apidologie*. 1973. Vol.4, N 2. P.103-148.
- Pouvreau A.* Les ennemis des Bourdons. II. - Organismes affectant les adultes // *Apidologie*. 1974. Vol.5, N 1. P.39-62.
- Pouvreau A.* Variations des échanges respiratoires en fonction de l'état de nutrition des reines de bourdons (hymenoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.) // *Apidologie*. 1979. Vol. 10. N 2. P.99-113.
- Pouvreau A.* Biologie et écologie des bourdons // *Pollinisation et Prod. Vég.* Paris, 1984. P.595-630.
- Pouvreau A.* Adaptations morphologiques à la recolte du nectar chez les bourdons. Incidences sur l'activité de butinage (Hymenoptera, Apidae, Bombinae) // *Actes Colloq. Insect. soc.: Compte Rendu Colloq. annu. (Diepenbeek, 19-22 sept., 1984)*. Parc de Grandmont, 1985. Vol.2. P.65-77.
- Pouvreau A.* Contributions à l'étude du polyéthisme chez les bourdons, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae) // *Apidologie*. 1989. Vol.20, N 3. P.229-244.
- Pouvreau A., Coutin R., Descoins C.* La pollinisation des Ophrys (Orchidaceae) et le pseudo-accouplement des hyménoptères mâles // *Boll. Zool. Agr. e Bachicolt.* 1988. T.20. P.37-60.
- Pouyanne A.* La fécondation des Ophrys par les insectes // *Bull. Soc. Hist. natur. Afr. noir.* 1917. T.8, fasc. 1. P.6-7.
- Proctor M., Yeo P.* The pollination of flowers (3rd ed.). London: Collins, 1979. 418p.
- Pr s-Jones O.E., Corbet S.A.* Bumblebees. New York e.a.: Cambridge Univ. Press, 1987. 86 p. (Natur. Handbook; N 6).
- Punchihewa P.W.K., Koeniger N., Kevan P.G., Gadawski K.M.* Observation on the dance communication and natural foraging ranges of *Apis cerana*, *Apis dorsata*, and *Apis florea* in Sri Lanka // *J. Apicult. Res.* 1985. Vol.24, N 3. P.168-175.
- Pyke G.* Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescens // *Theor. Popul. Biol.* 1978a. Vol.13, N 1. P.72-98.
- Pyke G.* Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants // *Oecologia*. 1978b. Vol.36, N 3. P.281-293.

- Pyke G. Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescens // Anim. Behav. 1979. Vol.27, N 4. P.1167-1181.
- Pyke G. Optimal foraging in bumblebees: calculation of net rate of energy intake and optimal patch choice // Theor. Popul. Biol. 1980. Vol.17, N 2. P.232-246.
- Pyke G. Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence // Canad. J. Zool. 1982. Vol.60, N 3. P.417-428.
- Pyke G. Optimal foraging theory: A critical review // Annu. Rev. Ecol. a. Syst. 1984. Vol.15. P.523-575.
- Queller D.C. The evolution of eusociality: reproductive head starts of workers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1989. Vol.86, N 9. P.3224-3226.
- Queller D.C., Goodnight K.F. Estimating relatedness using genetic markers // Evolution. 1989. Vol.43, N 2. P.258-275.
- Queller D.C., Strassmann J.E., Hughes C.R. Genetic relatedness in colonies of tropical wasps with multiple queens // Science. 1988. Vol.242, N 4882. P.1155-1157.
- Quénu C. Sur le cycle biologique de *Halictus marginatus* (Brullé) (Insecte Hyménoptère) // Compte Rendu Acad. Sci. 1955. T.241, fasc.21. P.1512-1514.
- Quénu C. Sur la fondation du nid chez *Halictus marginatus* (Brullé) (Insecte Hyménoptère) // Compte Rendu Acad. Sci. 1957a. T.244, fasc.10. P.1416-1418.
- Quénu C. Sur quelques traits de la biologie «de *Halictus marginatus*» (Brullé) (insecte hyménoptère) // Compte Rendu Acad. Sci. 1957b. T.244, fasc.11. P.1548-1550.
- Quénu C. Sur la possibilité d'une inhibition des ouvrières par la reine chez *Halictus marginatus* (Brullé) (insecte hyménoptère) // Compte Rendu Acad. Sci. 1958a. T.245, fasc.7. P.1102-1104.
- Quénu C. Sur l'existence de castes chez *Halictus marginatus* (Brullé) (insecte hyménoptère) // Compte Rendu Acad. Sci. 1958b. T.246, fasc.8. P.1294-1296.
- Rabaud E. Les rassemblements de mâles d'*Halictus* et le phénomène social chez les insectes // Bull. Biol. (Paris). 1927. T.61. P.163-185.
- Ranta E. Proboscis length and the coexistence of bumblebee species // Oikos. 1984. Vol.43, N 2. P.189-196.
- Ranta E., Lappalainen K., Miettinen H. Foraging dynamics of two bumblebee species (*B. lucorum* and *B. lapidarius*) during one summer // Ann. zool. fenn. 1984. Vol.21, N 2. P.77-88.
- Ranta E., Lundberg H., Teräs I. Patterns of resource utilization in two Fennoscandian bumblebee communities // Oikos. 1981. Vol.36, N 1. P.1-11.
- Ranta E., Vepsäläinen K. Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities // Oikos. 1981. Vol.36, N 1. P.28-34.
- Rasmont P. *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) dans le Massif de Maures (France, Var), une génération d'hiver? // Bull. et Ann. Soc. roy. belge entomol. 1984. T.120, fasc.9/12. P.359-363.
- Rasnitsyn A.P., Michener C.D. Miocene fossil bumble bee from the Soviet Far East with comments of the chronology and distribution of fossil bees (Hymenoptera: Apidae) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1991. Vol.84, N 6. P.583-589.
- Rau P. Ecological and behavioral notes on Missouri insects // Trans. Acad. Sci. St.-Louis. 1922. Vol.24, N 7. P.1-71.
- Rau P. A population study of bumblebees colony, *Bombus americanorum* Fabr. (Hymen.: Bombidae) // Entomol. News. 1941a. Vol.52, N 3. P.70-73.
- Rau P. The nesting habits of *Bombus medius* Cresson, the Mexican bumblebee // Psyche. 1941b. Vol.48, N 4. P.166-168.
- Raw A. Pollen preference of three *Osmia* species (Hymenoptera) // Oikos. 1974. Vol.25. N 1. P.54-60.
- Raw A. The behaviour of males of the solitary bee *Osmia rufa* (Megachilidae) searching for females // Behaviour. 1976. Vol.56, N 3/4. P.279-285.
- Raw A., O'Toole Ch. Errors in the sex of eggs laid by the solitary bee *Osmia rufa* (Megachilidae) // Behaviour. 1979. Vol.70, N 1/2. P.168-171.
- Ray J. *Historia insectorum* ... London: Churchill, 1710. 400 p.
- Rayment T. New bees and wasps. Part XIV. Three new bees in the genus *Cladocerapis*, and their role in the pollination of several *Persoonia* species («Geebung») // Vict. Natur. 1950. Vol.67. P.101-111.
- Rayment T. Biology of the reed-bees, with descriptions of three new species and two allotypes of *Exoneura* // Austral. Zool. 1951. Vol.11, N 4. P.285-313.
- Rayment T. The *Nomia australica* Sm. complex – its taxonomy, morphology and biology with the description of a new mutillid wasp // Austral. Zool. 1956. Vol.12, N 3. P.176-200.
- Reader R.J. Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators // Cañad. J. Bot. 1975. Vol.53. P.1300-1305.
- Real E.A. Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers // Ecology. 1981. Vol.62, N 1. P.20-26.
- Real E.A., Ott J., Silverfine E. On the tradeoff between the mean and the variance in foraging: effect of spatial distribution and color preference // Ecology. 1982. Vol.63, N 6. P.1617-1623.
- Reaumur R.A.de. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Paris: Imprim. Royale, 1742. T.6. LXXXII. 608 p.

- Reddi S., Reddi E.U.B.* Bee-flower interactions and pollination potential // Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.). 1984. Vol.93, N 4. P.373-390.
- Renner S.* The widespread occurrence of anther destruction by Trigona bees in Melastomataceae // Biotropica. 1983. Vol.15, N4. P.251-256.
- Retallack G.J.* Trace fossils of burrowing beetles and bees in an Oligocene paleosol, Badlands National Park, South Dakota // J. Paleontol. 1984. Vol.58, N 2. P.571-592.
- Reuter O.M.* Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Berlin: Friedländer, 1913. XVI, 448 S.
- Richards K.W.* Biology of *Bombus polaris* Curtis and *B.hyperboreus* Schonherr at Lake Hazen, Northwest Territories (Hymenoptera: Bombini) // Quaest. entomol. 1973. Vol.9, N 2. P.115-157.
- Richards O.W.* Observations on *Bombus agrorum* (Fabricius) (Hymenoptera, Bombidae) // Proc. Roy. entomol. Soc. London (Ser.A). 1946. Vol.21, pts 7/9. P.66-71.
- Richards O.W.* The social insects. London: MacDonald, 1953. 219 p.
- Richards O.W.* The subgeneric divisions of the genus *Bombus* Latreille (Hymenoptera: Apidae) // Bull. Brit. Mus. natur. Hist. (Entomol.). 1968. Vol.22. P.209-276.
- Rincher C.M., Marbie V.L., Brown D.E., Johansen C.A.* Seed production practices // Alfalfa and alfalfa improvement. Madison, 1988. P.958-1021. (Agron. Ser. Monogr., N 29).
- Roberts R.B.* Biology of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1969. Vol.48, N 16. P.689-719.
- Roberts R.B.* Biology of the crepuscular bee *Ptiloglossa guinnae* n.sp. with notes on associated bees, mites, and yeasts // J. Kansas entomol. Soc. 1971. Vol.44, N 3. P.283-294.
- Roberts R.B.* Bees of northwestern America: *Halictus* (Hymenoptera: Halictidae) // Corvallis: Agric. Exper. Station Oregon State Univ., 1973. 23 p. (Tech. Bull.; N 126).
- Roberts R.B.* The nesting biology, behavior and immature stages of *Lithurge chrysurus* an adventitious wood-boring bee in New Jersey (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1978. Vol.51, N 4. P.735-745.
- Roberts R.B., Brooks R.W.* *Agapostemonine* bees of Mesoamerica (Hymenoptera: Apoidea) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1987. Vol.53, N 7. P.357-392.
- Roberts R.B., Dodson C.H.* Nesting biology of two communal bees, *Euglossa imperialis* and *Euglossa ignita* (Hymenoptera: Apidae), including description of larvae // Ann. entomol. Soc. Amer. 1967. Vol.60, N 5. P.1007-1014.
- Roberts R.B., Vallespir S.R.* Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1978. Vol.71, N 4. P.619-627.
- Robertson C.* Heterotrophic bees // Ecology. 1925. Vol.6, N 4. P.412-436.
- Robertson C.* Flowers and Insects. Carlinville (Illinois): Sci. Press, 1928. 221 p.
- Robinson G.E.* Orchids pollinated by euglossine bees // Bee World. 1984. Vol.65, N 2. P.68-73.
- Roig-Alsina A.* The classification of the *Caenoprosopini* (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1987. Vol.60, N 2. P.305-315.
- Roig-Alsina A.* A revision of the bee genus *Doeringiella* (Hymenoptera, Anthophoridae, Nomadinae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1989a. Vol.53, N 10. P.576-621.
- Roig-Alsina A.* The tribe *Osirini*, its scope, classification, and revisions of the genera *Parepeolus* and *Osirinus* (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1989b. Vol.54, N 1. P.1-23.
- Roig-Alsina A.* *Coelioxoides* Cresson, a parasitic genus of *Tetrapediini* (Hymenoptera: Apoidea) // J. Kansas entomol. Soc. 1990. Vol.63, N 2. P.279-287.
- Roig-Alsina A.* Cladistic analysis of the *Nomadinae* s.str. with description of a new genus (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1991. Vol.64, N 1. P.23-37.
- Ronna A.* *Melaloncha ronnai* Brgm. 1935 (Phoridae) endoparasita de *Apis mellifica* L. // Rev. Indus. Anim. 1937. T.4. P.113-116.
- Röseler L., Röseler P.-F.* Änderungen im Muster der Haemolymphproteine von adulten Königinnen der Hummelart *Bombus terrestris* // J. Insect Physiol. 1973. Vol.19, N 9. P.1741-1752.
- Röseler P.-F.* Arbeitsteilung und Drüsenzustände in Hummelvolkern // Naturwissenschaften. 1967. Bd 54, H.6. S.146-147.
- Röseler P.-F.* Untersuchungen über das Aufzieren der 3 Formen im Hummelstaat // Zool. Jahrb. Jb. (Abt. Physiol.) 1968a. Bd 74, H.2. S.178-197.
- Röseler P.-F.* Lage und Funktionsleistung der Wachsdrüsen bei einigen Hummelarten in Verleich zu anderen Apiden // Zool. Anz. 1968b. Suppl. Bd 31. S.773-783.
- Röseler P.-F.* Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den Hummelarten *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris* // Ztschr. Naturforsch. (B). 1970. Bd 25, H. 5. S.543-548.
- Röseler P.-F.* Die Anzahl der Spermien in Receptaculum seminis von Hummelköniginnen (Hym., Apoidea, Bombinae) // Apidologie. 1973. Vol.4, N 3. S.267-274.
- Röseler P.-F.* Vergleichende Untersuchungen zur Öogenese bei weiselrichtigen und weisellosen Arbeiterinnen der Hummelart *Bombus terrestris* (L.) // Insectes soc. 1974. T.21, N 3. P.249-274.

- Röseler P.-F. Die Bedeutung von Juvenilhormon für die Regulation der Fertilität innerhalb der Arbeiterinnenkaste der Hummelart *Bombus terrestris* (L.) // Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1975. Jverh. 68. S.124.
- Röseler P.-F. Juvenile hormone and queen rearing in bumblebees // M.Lüscher (ed.). Phase and caste determination in insect. Oxford e.a.: Pergamon Press, 1976. P.55-61.
- Röseler P.-F. Juvenile hormone control of oögenesis in bumblebee workers, *Bombus terrestris* // J. Insect Physiol. 1977. Vol.23, N 8. P.985-992.
- Röseler P.-F. Caste differentiation in bees. The influence of behaviour, pheromones and food on the endocrine activity // Bull. Intern. Sect. franç. Union intern. Étude Insectes soc. 1981. P.3-17.
- Röseler P.-F. A technique for year-round rearing of *Bombus terrestris* (Apidae, Bombini) // Apidologie. 1985. Vol.16, N 2. P.165-169.
- Röseler P.-F., Röseler I. Morphologische und physiologische Differenzierung der Kasten bei den Hummelarten *Bombus terrestris* (L.) // Zool. Jb. (Abt. Physiol.). 1974. Bd 78, H.2. S.175-198.
- Röseler P.-F., Röseler I. Dominance in bumblebees // Proc. 8th Intern. Congr. Intern. Union Study social Insects, Wageningen, 1977. P.232-235.
- Röseler P.-F., Röseler I. Studies on the regulation of the juvenile hormone titre in bumblebee worker, *Bombus terrestris* // J. Insect Physiol. 1978. Vol.24, N 10/11. P.707-713.
- Röseler P.-F., Röseler I. Der Einfluß von CO₂ und der Kauterisation der Pars intercerebralis auf die Aktivität der Corpora allata und die Eibildung bei Hummeln (*Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris*) // Zool. Jb. (Abt. Physiol.). 1984. Bd 88, H.2. S.237-246.
- Röseler P.-F., Röseler I., Honk C.G.J. van. Evidence for inhibition of corpora allata activity in workers of *Bombus terrestris* by a pheromone from the queen's mandibular glands // Experientia. 1981. Vol.37, N 4. P.348-351.
- Rothenbuhler W.C. Semidomesticated insects: honey bee breeding // M. A. Hoy, J.J. McKeluey (eds.). Genetics in relation to insect management. New York: Rockefeller Found., 1979. P.84-92.
- Roubaud E. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternal chez les vespides // Ann. Sci. natur. (Zool.). 1916. (Sér.10) T.1. 160p.
- Roubik D.W. Competitive interactions between Neotropical pollinator and africanized honey bees // Science. 1978. Vol.201, N 4360. P.1030-1032.
- Roubik D.W. Africanized honey bees, stingless bees, and the structure of tropical plant-pollinator communities // D.Caron (ed.). Proc. 4th Intern. Symp. on Pollination, s.l.: Maryland Agric. Exper. Station, 1979. P.403-417. (Spec. Misc. Publ.; N 1).
- Roubik D.W. Foraging behavior of competing africanized honeybees and stingless bees // Ecology. 1980. Vol.61, N 4. P.836-845.
- Roubik D.W. Obligate necrophagy in a social bee // Science. 1982. Vol.217, N 4564. P.1059-1060.
- Roubik D.W. Experimental community studies: time-series test of competition between African and Neotropical bees // Ecology. 1983. Vol.64, N 5. P.971-978.
- Roubik D.W. Notes on the biology of anthophorid bee *Tetrapedia* and the mite *Chaetodactylus panamensis* Baker, Roubik and Delfinado-Baker // Intern. J. Acarol. 1987. Vol.13, N 1. P.75-76.
- Roubik D.W. A mixed colony of *Eulaema* (Hymenoptera: Apidae), natural enemies, and limits to sociality // J. Kansas entomol. Soc. 1990. Vol.63, N 1. P.150-157.
- Roubik D.W., Ackerman J.D. Long-term ecology of euglossine orchid-bees (Apidae: Euglossini) in Panama // Oecologia. 1987. Vol.73, N 3. P.321-333.
- Roubik D.W., Aguilera P.F.J. Thermodynamics in nests of two *Melipona* species in Brasil // Acta amazon. 1983. T.13, N 2. P.453-466.
- Roubik D.W., Michener C.D. Nesting biology of *Crawfordapis* in Panamá (Hymenoptera, Colletidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1984. Vol.57, N 4. P.662-671.
- Roubik D.W., Sakagami S.F., Kudo I. A note on distribution and nesting of the Himalayan honey bee *Apis laboriosa* Smith (Hymenoptera: Apidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1985. Vol.58, N 4. P.746-749.
- Rozen J.G. The biology of *Svastra obliqua obliqua* (Say) with a taxonomic description of its larvae (Apoidea, Anthophoridae) // Amer. Mus. Novit. 1964. N 2170. 13 p.
- Rozen J.G. The biology and immature stages of *Melitturga clavicornis* (Latreille) and of *Sphecodes albibrbis* (Kirby) and the recognition of the Oxaeidae at the family level (Hymenoptera, Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1965a. N 2224. 18 p.
- Rozen J.G. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea). Part 1. Introduction, Eucerini, and Centridini (Anthophorinae) // Amer. Mus. Novit. 1965b. N 2233. 27 p.
- Rozen J.G. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea). Part 2. The Nomadinae // Amer. Mus. Novit. 1966. N 2244. 38 p.
- Rozen J.G. Review of the biology of panurgine bees, with observations on North American forms (Hymenoptera, Andrenidae) // Amer. Mus. Novit. 1967. N 2297. 44 p.
- Rozen J.G. Biology and immature stages of the aberrant bee genus *Melitturgula* (Hymenoptera, Andrenidae) // Amer. Mus. Novit. 1968a. N 2331. 18 p.
- Rozen J.G. The biology of Scrapper and its cuckoo bee, *Pseudodichroa* (Hymenoptera: Colletidae, Anthophoridae) // Amer. Mus. Novit. 1968b. N 2335. 13 p.

- Rozen J. G.* Biological notes on the bee *Tetralonia minuta* and its cleptoparasite, *Morgania histrio transvaalensis* (Hymenoptera: Anthophoridae) // Proc. entomol. Soc. Washington. 1969a. Vol.71, N 1. P. 102-107.
- Rozen J.G.* The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea). Part 3. The Melectini, Ericrocini, and Rhathymini // Amer. Mus. Novit. 1969b. N 2382. 24 p.
- Rozen J. G.* Biology and immature stages of Moroccan panurgine bees (Hymenoptera, Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1971. N2457. 37 p.
- Rozen J.G.* Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fideiidae) // Amer. Mus. Novit. 1973. N2519. 14 p.
- Rozen J.G.* Biology and immature stages of the bee genus *Meganomia* (Hymenoptera, Melittidae) // Amer. Mus. Novit. 1977a. N 2630. 14 p.
- Rozen J.G.* The ethology and systematic relationships of fidelinae bees, including a description of the mature larva of *Parafidelia* (Hymenoptera, Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1977b. N 2637. 15 p.
- Rozen J.G.* Immature stages of and ethological observations on the cleptoparasitic bee tribe Nomadir (Apoidea, Anthophoridae) // Amer. Mus. Novit. 1977c. N 2638. 16 p.
- Rozen J.G.* The relationships of the bee subfamily Ctenoplectrininae as revealed by its biology and mature larva (Apoidea: Melittidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1978. Vol.51, N 4. P.637-652.
- Rozen J.G.* Nesting biology of diphaglossine bees (Hymenoptera, Colletidae) // Amer. Mus. Novit. 1984a. N 2786. 33 p.
- Rozen J.G.* Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae) // Amer. Mus. Novit. 1984b. N 2798. 37 p.
- Rozen J.G.* The natural history of the Old World nomadine parasitic bee *Pasites maculatus* (Anthophoridae: Nomadinae) and its host *Pseudapis diversipes* (Halictidae: Nomiinae) // Amer. Mus. Novit. 1986. N 2868. 8 p.
- Rozen J.G.* Nesting biology and immature stages of a new species in the bee genus *Hesperapis* (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae: Dasypodinae) // Amer. Mus. Novit. 1987. N 2887. 13 p.
- Rozen J. G.* Two new species and the redescription of another species of the cleptoparasitic bee genus *Triepeol* with notes on their immature stages (Anthophoridae: Nomadinae) // Amer. Mus. Novit. 1989a. N 29518. 18 p.
- Rozen J. G.* Life history studies of the «primitive» panurgine bees (Hymenoptera: Andrenidae: Panurginae) // Amer. Mus. Novit. 1989b. N 2962. 27 p.
- Rozen J.G.* Pupa of the bee *Pararhophites orobinus* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) // J. New York entomol. Soc. 1990. Vol.98, N 3. P.379-382.
- Rozen J. G.* Evolution of cleptoparasitism in Anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera: Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1991. N 3029. 36 p.
- Rozen J.G.* Biology of the bee *Ancylandrena larreae* (Andrenidae: Andreninae) and its cleptoparasite *Hexepeolus rhodogyne* (Anthophoridae: Nomadinae) with a review of egg deposition in the Nomadir (Hymenoptera: Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1992a. N 3038. 15 p.
- Rozen J.G.* Systematics and host relationships of the cuckoo bee genus *Oreopasites* (Hymenoptera: Anthophoridae: Nomadinae) // Amer. Mus. Novit. 1992b. N 3046. 56 p.
- Rozen J.G., Buchmann S.E.* Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae*, *C. palli** and the cleptoparasitic *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) // Amer. Mus. Novit. 1990. N2985. 30p.
- Rozen J. G., Eickwort K.R., Eickwort G. C.* The biology and immature stages of the cleptoparasitic bee genus *Protepeolus* (Anthophoridae, Nomadinae) // Amer. Mus. Novit. 1978. N 2640. 24 p.
- Rozen J.G. y Favreau M. S.* Biological notes on *Dioxys pomonae pomonae* and on its host, *Osmia nigrobarbata* (Hymenoptera: Megachilidae) // J. New York entomol. Soc. 1967. Vol.75, N 4. P. 197-203.
- Rozen J.G., Favreau M. S.* Biological notes on *Colletes compactus compactus* and its cuckoo bee, *Epepeolus pusillus* (Hymenoptera: Colletidae and Anthophoridae) // J. New York entomol. Soc. 1968. Vol.76, N 4. P.106-111.
- Rozen J.G., Jacobson N.R.* Biology and immature stages of *Macropis nuda*, including comparison to related species (Apoidea, Melittidae) // Amer. Mus. Novit. 1980. N 2702. 11 p.
- Rozen J.G., MacNeill C.D.* Biological observation on *Exomalopsis* (*Anthophorula*) *chionura* Cockerell including a comparison of the biology of *Exomalopsis* with that of other anthophorid groups (Hymenoptera: Apoidea) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1957. Vol.50, N 5. P.522-529.
- Rozen J.G., McGinley J.* Biology of the bee genus *Conanthalictus* (Halictidae, Dufoureae) // Amer. Mus. Novit. 1976. N2602. 6 p.
- Rozen J.G., McGinley J.* Biology and the larva of the cleptoparasitic bee *Townsendiella pulchra* and nesting biology of its host *Hesperapis larreae* (Hymenoptera: Apoidea) // Amer. Mus. Novit. 1991. N 3011. 11 p.
- Rozen J.G., Michener C.D.* Nests and immature stages of the bee *Paratetrapedia swainsonae* (Hymenoptera: Anthophoridae) // Amer. Mus. Novit. 1988. N 2909. 13 p.
- Rozen J.G., Roig-Alsina A.* Biology, larvae, and oocytes of the parasitic bee tribe *Caenoprosopidini* (Hymenoptera: Anthophoridae: Nomadinae) // Amer. Mus. Novit. 1991. N 3004. 10 p.

- Rozen J.G., Snelling R.R. Ethology of the bee *Exomalopsis nitens* and its cleptoparasite (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. New York entomol. Soc. 1986. Vol.94, N 4. P.480-488.
- Rudow F. Die Wohnungen der Hautflüger Europas mit Berücksichtigung der wichtigen Ausländer // Berlin. Entomol. Ztschr. 1900. Bd 45. S.269-296.
- Rudow F. Die Wohnungen der Hautflüger Europas mit Berücksichtigung der wichtigen Ausländer // Berlin. Entomol. Ztschr. 1901. Bd 46. S.339-378.
- Rudow F. Die Wohnungen der honigsammelnden Bienen (Anthophiliden). (Fortsetzung) // Insekten-Borse. 1905a. Jg.22, N 10. S.38-39.
- Rudow F. Die Wohnungen der honigsammelnden Bienen (Anthophiliden). (Fortsetzung) // Insekten-Borse. 1905b. Jg.22, N 11. S.42-43.
- Rust R.W. The biology of *Ptilothrix bombiformis* (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1980. Vol.53, N 2. P.427-436.
- Rust R., Torchio P., Trostle G. Late embryogenesis and immature development of *Osmia rufa cornigera* (Rossi) (Hymenoptera: Megachilidae) // Apidologie. 1989. Vol.20, N 4. P.359-367.
- Ruttner F. The lytokous reproduction – a selective advantage in a social insect? The case of the Cape bee (*Apis mellifera capensis* Escholz) // Proc. Congr. Intern. Union Study soc. Insects. 1977. Vol.8. P.199.
- Ruttner F., Kauhhausen D., Koeniger N. Position of the red honey bee, *Apis koschevnikovi* (Buttel-Reepen 1906), within the genus *Apis* (Hymenoptera: Apoidea) // Apidologie. 1989. Vol.20, N 5. P.395-404.
- Sage R.D. Observations on feeding, nesting, and territorial behavior of carpenter bees genus *Xylocopa* in Costa Rica // Ann. entomol. Soc. Amer. 1968. Vol.61, N 4. P.884-889.
- Sakagami S.F. Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser.6, Zool.). 1953. Vol.11. S.343-400.
- Sakagami S.F. Ethological peculiarities of the primitive social bees *Allodape Lepeltieri* and allied genera // Insectes soc. 1960a. T.7, N 3. P.231-249.
- Sakagami S.F. Preliminary report on the specific difference of behaviour and other ecological characters between European and Japanese honeybees // Acta Hymenopterologica. 1960b. Vol.1, N 2. P.171-198.
- Sakagami S.F. Wiederentdeckung des Nestes einer Nachtfurchebiene, *Megalopta* sp. am Amazonas (Hymenoptera, Halictidae) // Kontyû. 1964. Vol.32, N 4. P.457-463.
- Sakagami S.F. Ueber den Nestbau von zwei *Euplusia* – Bienen (Hymenoptera, Apidae) // Kontyû. 1965. Vol.33, N 1. P. 11-16.
- Sakagami S.F. Socialstruktur und Polymorphismus bei Furcher- und Schmalbienen (Halictinae) // G.H.Schmidt (ed.). Socialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart: Wiss. Verl., 1974. S.257-293.
- Sakagami S.F. Specific difference in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser.6, Zool.). 1976. Vol.20, N 3. P.390-447.
- Sakagami S.F. Bionomics of the halictine bees of northern Japan. I. *Halictus* (*Halictus*) *tsingtouensis* (Hymenoptera, Halictidae), with notes on the number of origin of eusociality // Kontyû. 1980. Vol.48. P.526-536.
- Sakagami S.F. Stingless bees // H.R.Hermann (ed.). Social insects. New York; London: Acad. Press. 1982. Vol.3. P.361-423.
- Sakagami S.F. Bionomics of the halictine bees in northern Japan. 4. *Lasioglossum* (*Evyllaesus*) *nupricola* sp. nov., a climatic relic // Kontyû. 1988. Vol.56, N 2. P.337-353.
- Sakagami S.F., Akahira Yu., Zucchi R. Nest architecture and brood development in a Neotropical bumblebee, *Bombus atratus* // Insectes soc. 1967. T.14, N 4. P.389-413.
- Sakagami S.F., Ebmer P.A.W. *Halictus* (*Seladonia*) *tumorum higashi* ssp. nov. from the northeastern Palearctics (Hymenoptera: Apoidea, Halictidae) // Kontyû. 1979. Vol.47, N 4. P.543-549.
- Sakagami S.F., Ebmer P.A.W., Matsumura T., Maeta Y. Bionomics of the halictine bees in northern Japan. 2. *Lasioglossum* (*Evyllaesus*) *sakagami* (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae), with taxonomic notes on allied species // Kontyû. 1982a. Vol.50, N 2. P. 198-211.
- Sakagami S.F., Fukuda H. Life of a Japanese eusocial halictine bee, *Lasioglossum duplex*, out of brood rearing season (Hymenoptera, Halictidae) // Insectes soc. 1972. T.19, N 3. P.137-152.
- Sakagami S.F., Fukuda H. Nest founding and nest survival in a eusocial halictine bee, *Lasioglossum duplex*: additional observations // Res. Popul. Ecol. 1989. Vol.31, N 1. P.139-151.
- Sakagami S.F., Fukushima K. Female dimorphism in a social halictine bee, *Halictus* (*Seladonia*) *aerarius* (Smith) (Hymenoptera, Apoidea) // Japan. J. Ecol. 1961. Vol.11, N 3. P.118-124.
- Sakagami S.F., Hayashida K. Biology of the primitive social bee, *Halictus duplex* Dalla Torre. I. Preliminary report on the general life history // Annot. Zool. Japan. 1958. Vol.31, N 3. P.151-155.
- Sakagami S.F., Hayashida K. Biology of the primitive social bee, *Halictus duplex* Dalla Torre. II. Nest structure and immature stage // Insectes soc. 1960. T.7, N 1. P.57-98.
- Sakagami S.F., Hayashida K. Biology of the primitive social bee, *Halictus duplex* Dalla Torre. III. Activities in spring solitary phase // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser.6, Zool.). 1961. Vol.14, N 4. P.639-682.
- Sakagami S.F., Hayashida K. Bionomics and sociology of the summer matrifilial phase in the social halictine bee, *Lasioglossum duplex* // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser.6, Zool.). 1968. Vol.16, N 3. P.413-513.

- Sakagami S.F., Hirashima Y., Maeta Y., Matsumura T.* Bionomic notes on the social halictine bee *Lasioglossum affine* (Hymenoptera, Halictidae) // *Esakia* (Kyushu Univ. Publ. Entomol.). 1982b. N 19. P.161-176.
- Sakagami S.F., Hoshikawa K., Fukuda H.* Overwintering ecology of two social bees, *Lasioglossum duplex* and *L. problematicum* // *Res. Popul. Ecol.* 1984. Vol.26, N 2. P.363-378.
- Sakagami S.F., Inoue T., Yamane S., Salmah S.* Nests of the myrmecophilous stingless bee, *Trigona moorei*: how do bees initiate their nest within an arboreal ant nest? // *Biotropica*. 1989. Vol.21, N 3. P.265-274.
- Sakagami S.F., Kouta S.* An attempt to rear the Japanese bee in a framed hive // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (Ser.6, Zool.). 1958. Vol.14, N 1. P.1-8.
- Sakagami S.F., Laroca S.* Observations on the bionomics of some Neotropical xylocopine bees, with comparative and biofaunistic notes (Hymenoptera, Anthophoridae). Wild bee biofaunistics and biocoenotics in Eastern Paraná, South Brasil. // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (Ser.6, Zool.). 1971. Vol.18, N 1. P.57-127.
- Sakagami S.F., Laroca S.* Nests of an exomalopsine bee *Lanthanomelissa goeldiana* (Hymenoptera, Anthophoridae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1988. Vol.61, N 3. P.347-349.
- Sakagami S.F., Laroca S., Moure J.S.* Wild bee biocoenotics in São Jose dos Pinhais (PR), South Brazil. Preliminary report // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (Ser.6, Zool.). 1967. Vol.16, N 2. P.253-291.
- Sakagami S.F., Maeta Y.* Some presumably presocial habits of Japanese *Ceratina* bees, with notes on various social types in Hymenoptera // *Insectes soc.* 1977. T.24, N 4. P.319-343.
- Sakagami S.F., Maeta Y.* Multifemale nests and rudimentary castes in the normally solitary bee *Ceratina japonica* (Hymenoptera: Xylocopinae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1985. Vol.57, N 4. P.639-656.
- Sakagami S.F., Maeta Y.* Multifemale nests and rudimentary castes of an «almost» solitary bee *Ceratina flavipes*, with additional observations on multifemale nests of *Ceratina japonica* // *Kontyû.* 1987. Vol.55, N 3. P.391-409.
- Sakagami S.F., Maeta Y.* Compatibility and incompatibility of solitary life with eusociality in two normally solitary bees *Ceratina japonica* and *Ceratina okinawana* (Hymenoptera, Apoidea), with notes on the incipient phase of eusociality // *Kontyû.* 1989. Vol.57, N 2. P.417-439.
- Sakagami S.F., Matsumura T., Maeta Y.* Bionomics of the halictine bees in northern Japan III. *Lasioglossum (Evyllaesus) allodalum*, with remarks on the serially arranged cells in the halictine nests // *Kontyû.* 1985. Vol.53, N 3. P.409-419.
- Sakagami S.F., Michener C.D.* The nest architecture of the sweat bees (Halictinae). A comparative study of behavior. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1962. VI, 135 p.
- Sakagami S.F., Michener C.D.* Tribes of Xylocopinae and origin of the Apidae (Hymenoptera: Apoidea) // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1987. Vol.80, N 3. P.439-450.
- Sakagami S.F., Moure J.S.* Cephalic polymorphism in some Neotropical halictine bees (Hymenoptera, Apoidea) // *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 1965. T.38. P.306-307.
- Sakagami S.F., Moure J.S.* Additional observations on the nesting habits of some Brazilian halictine bees (Hymenoptera, Apoidea) // *Mushi.* 1967. Vol.40, pt 10. P.119-138.
- Sakagami S.F., Munakata M.* Distribution and bionomics of a transpalaeartic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evyllaesus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (Ser. 6, Zool.). 1972. Vol.18, N 3. P.411-439.
- Sakagami S.F., Okazawa T.* A populous nest of the halictine bee *Halictus (Seladonia) lutescens* from Guatemala (Hymenoptera, Halictidae) // *Kontyû.* 1985. Vol.53, N 4. P.645-651.
- Sakagami S.F., Usui M.* Occurrence of communal nests in *Eucera sociabilis* (Hymenoptera, Anthophoridae) // *Kontyû.* 1976. Vol.44, N 3. P.354-357.
- Sakagami S.F., Wain F. L.* *Halictus latisignatus* Cameron: a polymorphic Indian halictine bee with caste differentiation // *J. Bombay natur. Hist. Soc.* 1966. Vol.63. P.57-73.
- Sakagami S.F., Yoshikawa K.* Bees of Xylocopinae and Apinae collected by the Osaka City University Biological Expedition to Southeast Asia 1957-58, with some biological notes // T. Kira, T. Umesao (eds.). *Nature and life in southeast Asia.* Kyoto: Fauna a. Flora Res. Soc., 1961. Vol.1. P.409-444.
- Sakagami S.F., Yoshikawa K.* Additional observations on the nest of the dwarf honeybee, *Apis florea* (Hymenoptera, Apidae) // *Kontyû.* 1973. Vol.41, N 2. P.217-219.
- Sakagami S.F., Zucchi R.* Oviposition behavior of an Amazonian stingless bee, *Trigona (Duckeola) ghilianii* // *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ.* (Ser.6, Zool.). 1968. Vol.16. P.564-581.
- Sakagami S.F., Zucchi R.* Evolution of social regulation in stingless bees // *Proc. Congr. Intern. Union Study Soc. Insects.* 1977. Vol.8. P.236-237.
- Sakagami S.F., Zucchi R.* Notes of *Hylaeus (Hylaeopsis) tricolori*: the first record of non-solitary life in colletid bees, with notes on communal and quasisocial colonies (Hymenoptera: Colletidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1978. Vol.51, N 4. P.597-614
- Saunders E.* Hymenoptera Aculeata at Porthcawl, S. Wales // *Entomol. Mon. Mag.* 1904. (Ser.2) Vol.15, Jan. P.12-13.
- Sazima M., Sazima I., Carvalho-Okano R.M. de.* *Biologia floral de Dalechampia stipulacea* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae) // *Rev. brasil. Biol.* 1985. Vol.45, N 1/2. P.85-93.

- Schaffer W.M., Jensen D.B., Hobbs D.E., Gurevitch J., Todd J.M., Schaeffer M.V. Competition, foraging energetics, and the cost of sociality in three species of bees // *Ecology*. 1979. Vol.60, N 5. P.976-987.
- Scheloske H.W. Die Seidenbiene *Colletes daviesanus* Sm., ein Gebäudeschädling // *Anz. Schadlingsk., Pflanzen. u. Umweltschutz*. 1973. Bd 46, H.8. S.113-117.
- Scheloske H.W. Untersuchungen über das Vorkommen, die Biologie und den Nestbau Der Seidenbiene *Colletes daviesanus* Sm. // *Zool. Jb. (Abt. Syst.)*. 1974. Bd 101, H.2. S.153-172.
- Schmiedeknecht O. *Apidae Europaeae (Die Bienen Europa's) per genera, species et varietates*. T.2. *Osmia* // Gumperda; Berlin: Selbstverl., 1884. P.867-1071.
- Schneider P. Akustische Signale bei Hummeln // *Naturwissenschaften*. 1972. Bd 59, H.4. S.168-169.
- Schneider P., Djallal A.S. Vorkommen und Haltung der östlichen Honigbiene (*Apis cerana* Fabr.) in Afghanistan // *Apidologie*. 1970. Vol.1, N 3. P.329-341.
- Schoener T.W. Models of optimal size for solitary predators // *Amer. Natur.* 1969. Vol.103, N 931. P.277-313.
- Schoener T.W. Theory of feeding strategies // *Annu. Rev. Ecol. a. Syst.* 1971. Vol.2. P.369-404.
- Schönichen W. Aus den Kinderstuben der Tiere ... Stuttgart: Lehmann, 1909. V, 360 S.
- Schousboe C. Forsøg over faktorerens betydning for tre redeparasiters lokalisering af reder af humlebie (Bombus spp.) (Hymenoptera: Apidae) // *Entomol. Medd.* 1981. Bd.48, h.3. P.127-129.
- Schremmer F. Beobachtungen über die Nachtruhe bei Hymenopteren, insbesondere die Männchenschlafgesellschaften von *Halictus* // *Österr. Zool. Ztschr.* 1955. Bd 6, H.1/2. S.70-89.
- Schremmer F. Der Stechsaugrüssel, der Nektarraub, das Pollensammeln und der Blütenbesuch der Holzbienen (*Xylocopa*) (Hym., Apidae) // *Ztschr. Morphol. u. Okol. Tiere*. 1972a. Bd 72, H.4. S.263-264.
- Schremmer F. Beobachtungen zum Paarungsverhalten der Männchen von *Bombus confusus* Schenck // *Ztschr. Tierpsychol.* 1972b. Bd 31. S.503-512.
- Schuster J.C., Schuster L.B. Social behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): cooperative brood care // *Florida Entomol.* 1985. Vol.68, N 2. P.266-272.
- Schwarz E.A. Sleeping trees of Hymenoptera // *Proc. entomol. Soc. Washington*. 1901. Vol.4. P.24-26.
- Schwarz H.F. Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere // *Bull. Amer. Mus. natur. Hist.* 1948. Vol.90. XVII, 546 p.
- Schwarz M.P. Intraspecific mutualism and kin-association of cofoundresses in allopapine bees (Hymenoptera Anthophoridae) // *Monit. zool. ital.* 1988. Vol.22, N 3. P.245-254.
- Schwarz M.P., Scholz O., Jensen G. Ovarian inhibition among nestmates of *Exoneura bicolor* Smith (Hymenoptera: Xylocopinae) // *J. Austral. entomol. Soc.* 1987. Vol.26, N 4. P.355-359.
- Seeley T.D., Morse R.A. The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.) // *Insectes soc.* 1976. T.23, N 4. P.495-512.
- Seguy E. Un nouveau parasite de l'abeille domestique // *Encycl. Entomol. (Ser.B) Bd II, Diptera.* (1929) 1930. T.5. P.169-170.
- Selander R.B., Bohart G.E. The biology of *Zonitis atripennis flavida* LeConte (Coleoptera: Meloidae) // *Wasmann J. Biol.* 1954. Vol.12, N 2. P.227-243.
- Semichon L. Recherches morphologiques et biologiques sur quelques mellifères solitaires // *Bull. sci. France et Belg.* 1906. T.40. P.281-442.
- Sharitz R.R., McCormick J.F. Population dynamics of two competing annual plant species // *Ecology*. 1976. Vol.54, N 4. P.723-740.
- Shinn A.F. A revision of the bee genus *Calliopsis* and the biology and ecology of *C. andreniformis* (Hymenoptera, Andrenidae) // *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1967. Vol.46, N 21. P.753-936.
- Sihag R.C. Differential brood emergence of sub-tropical megachilid bees // *Curr. Sci.* 1984. Vol.53, N 10. P.551-552.
- Sihag R.C. Reproduction in alfalfa pollinating sub-tropical megachilid bees. 1. Functional anatomy and histology of the organs of reproduction // *Zool. Anz.* 1986a. Bd 216, N 3/4. P.191-203.
- Sihag R.C. Reproduction in alfalfa pollinating sub-tropical megachilid bees. 5. Effect of different feeding conditions on the ovarian recrudescence and haemolymph protein synthesis // *Zool. Anz.* 1986b. Bd 217, N 1/2. P.89-102.
- Silbernagel E. Ueber den Nestbau der *Osmia rufohirta* Lep. (Hym. Apidae) // *Verh. Mt. Siebenburg, Ver. Naturw. Hermannstadt*. 1927. Bd 77. S.62-63.
- Silva D.L.N., da. Estudos bionômicos em colonias mistas de Meliponinae (Hymenoptera, Apoidea) // *Bol. Zool. Univ. São Paulo*. 1977. Vol.2. P.7-106.
- Silva D.L.N., da., Zucchi R., Kerr W.E. Biological and behavioral aspects of the reproduction in some species of Melipona // *Anim. Behav.* 1972. Vol.20. P.123-132.
- Silvola J. Respiration and energetics of the *Bombus terrestris* queen // *Holarctic Ecol.* 1984. Vol.7, N 2. P.177-181.
- Simintzis G., Fiasson S. Apimyiasis in Frankreich // *Rev. Med. Veter.* 1951. Vol.102. P.351-361.
- Simpson B.B., Neff J.L. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar // *Ann. Missouri Bot. Garden*. 1981. Vol.68. P.301-322.
- Simpson B.B., Neff J.L., Moldenke A.R. Prosopis flowers as a resource // B.B.Simpson (ed.). *Mesquite: its biology in two desert ecosystems*. Stroudsburg (Pennsylvania): Dowden e.a., 1977a. P.84-107.

- Simpson B.B., Neff J.L., Moldenke A.R.* Reproductive systems of *Larrea* // T.J.Mabry, T.H.Hunziker, D.R.Difeo (eds.). *Creosote bush: biology and chemistry of Larrea in New World deserts*. Stroudsburg (Pennsylvania): Dowden e.a., 1977b. P.92-114.
- Simpson B.B., Neff J.L., Seigler D.* *Krameria*, free fatty acids and oil-collecting bees // *Nature*. 1977c. Vol.267, N 5607. P.150-151.
- Simpson B.B., Neff J.L., Seigler D.* Floral biology and floral rewards of *Lysimachia* (Primulaceae) // *Amer. Midland Natur.* 1983. Vol.110, N2. P.249-256.
- Simpson J.* Dilution by honey bees of solid and liquid food containing sugar // *J. Apicult. Res.* 1964. Vol.3, N 1. P.37-40.
- Simpson J.* Repellency of mandibular gland scent of worker honeybees // *Nature*. 1966. Vol.209. P.531-532.
- Singh A., Tiwari V.K.* Caste differentiation in *Halictus dulcis* Bingham (Hymenoptera: Halictidae) // *J. adv. Zool.* 1988. Vol.9, N 1. P.74-75.
- Skaipe S.H.* A tachinid parasite of the honey bee // *South African J. Sci.* 1921. Vol.17. P.196-200.
- Skaipe S.H.* Subsocial bees of the genus *Allodape* Lep. and Serv. // *J. entomol. Soc. South Africa*. 1953. Vol. 16. P.3-16.
- Skou J.P.* Diseases in bumble-bees (*Bombus* Latr.). The occurrence, description and pathogenicity of five hyphomycetes // *Årsskr. Kgl. vet. landbonojskole, København*. 1967. P.134-153.
- Skou J.P.* *Ascosphaerales* // *Friesia*. 1972. T.10, N 1. P.1-24.
- Skou J.P.* Two new species of *Ascosphaera* and notes on the conidial state of *Bettsia alvei* // *Friesia*. 1975. T.11. N1. P.62-74.
- Skovgaard O.S.* Rødkløverens Bestøvning, Humblebier og Humbleboer // *D. Kong. Danske Videnskab. Selsk. Skrift (Naturvid. Math. Afdel.)*. 1936. (Ser.9). Bd 6, N 6. 140 p.
- Sladen F.W.S.* *Bombi* in captivity, and habits of *Psithyrus* // *Entomol. Mon. Mag.* 1899. (Ser.2). Vol.10 (35), Oct. P.230-234.
- Sladen F.W.S.* The humbl-bee, its life-history and how to domesticate it, with a description of all the british species of *Bombus* and *Psithyrus*. London, 1912. XIII, 283 p.
- Slobodchikoff C.N.* Bionomics of *Grotea californica* Cresson with a description of the larva and pupa (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Pan Pacific Entomol.* 1967. Vol.43, N 2. P.161-168.
- Smith B.H.* Effects of genealogical relationship and colony age on the dominance hierarchy in the primitively eusocial bee *Lasioglossum zephyrum* // *Anim. Behav.* 1987. Vol.35. P.211-217.
- Smith B.H., Ayasse M.* Kin-based male mating preferences in two species of halictine bees // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1987. Vol.20. P.313-318.
- Smith B.H., Carlson R.G., Frazier J.* Identification and bioassay of macrocyclic lactone sex pheromone of the halictine bee *Lasioglossum zephyrum* // *J. chem. Ecol.* 1985. Vol.11, N 10. P. 1447-1456.
- Smith B.H., Weller C.* Social competition among gynes in halictine bees: the influence of bee size and pheromones on behavior // *J. Insect Behav.* 1989. Vol.2, N 3. P.397-411.
- Smith B.H., Wenzel J.* Pheromonal covariation and kinship in the social sweat bee *Lasioglossum zephyrum* // *J. chem. Ecol.* 1988. Vol.14. P.87-93.
- Smith F.* Remarks on the note on the habits of *Bombinatrix* by H.W.Newman // *Trans. entomol. Soc. London*. 1851. (Ser.2). Vol.1, proc. P.93.
- Smith F.* Notes on the habits of a bee-parasite *Melittobia acaata* // *Trans. Roy. entomol. Soc. London*. 1854. (Ser.2). Vol.2, pt 8. P.248-253.
- Smith F.* Note and observations on the aculeate Hymenoptera // *Entomol. Annu.* 1857. P.27-38.
- Smith F.* A contribution to the history of Stylops, with an enumeration of such species of exotic Hymenoptera as have been found attacked by those parasites // *Trans. entomol. Soc. London*. 1859. (Ser. 2) Vol.5, pt 3. P.127-133.
- Smith F.* Notes on Hymenoptera, observed during the past season; some observations on hymenopterous parasites, and a monograph of the family Chrysididae // *Entomol. Annu.* 1862. P.69-104.
- Smith F.* Exportation of humble-bees to New Zealand // *Entomologist*. 1876. Vol.9, N 151. P.15-16.
- Smith J.B.* [Burrows of *Colletes compacta* and *Augochlora humeralis*] // *Entomol. News*. 1898. Vol.9. P.157-158.
- Smith J.B.* Notes on some digger bees. II. // *J. New York entomol. Soc.* 1901. Vol.9, N2. P.52-72.
- Smith M.V., Townsend G.F.* A technique for mass-marking honey bees // *Canad. Entomol.* 1951. Vol.83, N 12. P.346-348.
- Smith R.F., MacSwain J.W., Linsley E.G., Platt F.R.* The effect of DDT dust on honeybees // *J. econ. Entomol.* 1948. Vol.41, N 6. P.960-971.
- Snelling R.R.* Systematics of social Hymenoptera // H.R.Hermann (ed.). *Social insects*. New York e.a.: Acad. Press. 1981. Vol.2. P.369-453.
- Snelling R.R.* Description of *Hesperapis* (*Hesperapis*) *trochanterata*, new species [Appendix: Rozen J.G. Nesting biology and immature stages ...] // *Amer. Mus. Novit.* 1987. N 2887. P.9-12.
- Snelling R.R., Rozen J.G.* Contributions toward a revision of the New World nomadine bees. 2. The genus *Melanomada* (Hymenoptera: Anthophoridae) // *Contribs. Sci. (Natur. Hist. Mus. Los Angeles County)*. 1987. N 384. 12 p.

- Snodgrass R.E.* Anatomy of the honey bee. Ithaca: Comstock. 1956. XVI, 334 p.
- Snyder T.P., Barrows E.M., Chabot M.R.* Nests of *Diadasia afflecta* Cresson (Hymenoptera: Anthophoridae) // J. Kansas entomol. Soc. 1976. Vol.49, N 2. P.200-203.
- Soltz R.L.* Interspecific competition and resource utilization between bumblebees // Southwest. Natur. 1987. Vol.32, N 1. P.39-52.
- Sommeijer M.J.* The social behavior of *Melipona favosa*: some aspects of the activity of the queen in the nest // J. Kansas entomol. Soc. 1985. Vol.58, N 3. P.386-396.
- Sommeijer M.J., Bootsma M.C.* *Melipona trinitatis* comme productrice de miel a Trinidad, Antilles // Act. Colloq. Insectes soc. (Taimpont, 17-19 sept., 1987). Vol.4. Compte Rendu Colloq. annu. Paris, 1988. P.291-294.
- Sommeijer M.J., Bruijn L.L.M. de, Guchte C. van de.* The social food-flow within the colony of a stingless bee, *Melipona favosa* (F.) // Behaviour. 1985. Vol.92, N 1/2. P.39-58.
- Sommeijer M.J., Rooy G.A. de, Punt W., Bruijn L.L.M. de.* A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honeybees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies // Apidologie. 1983. Vol.14, N 3. P.205-224.
- Sommeijer M.J., Zeijl M. van, Dohmen M.R.* Morphological differences between worker-laid eggs from a queenright colony and a queenless colony of *Melipona rufiventris paraensis* (Hymenoptera: Apidae) // Entomol. Ber. 1984. Deel 44, N 6. P.91-95.
- Southwick E.E., Loper G.M., Sadwick S.E.* Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of western New York // Amer. J. Bot. 1981. Vol.68, N 7. P.994-1002.
- Sowa S., Mostowska I., Wrona S.* Z bada nad biologi *Andrena labialis* Kirby (Hym., Apoidea) w województwie olszty skim // Polsk. Pismo entomol. 1976. T.46, fasc.1. S.127-143.
- Sparre-Schneider J.* Hymenoptera aculeata im arktischen Norwegen // Trø mso Mus. Åarsh. 1906. Bd.29. P.81-160.
- Spradbery J.P.* The biology of *Stenogaster concinna* van der Vecht with comments on the phylogeny of Stenogasterinae (Hymenoptera: Vespidae) // J. Austral. entomol. Soc. 1975. Vol.14, N 3. P.309-318.
- Stark A.H.* Bees role in improving lucerne pollination // New Zealand J. Agric. 1975. Vol. 131, N 1. P.27-29.
- Stark R.E.* Sex ratio and maternal investment in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* (Apoidea: Anthophoridae) // Ecol. Entomol. 1992. Vol.17, N 2. P.160-166.
- Stark R.E., Hefetz A., Gerling D., Velthuis H.H.W.* Reproductive competition involving oophagy in the socially nesting bee *Xylocopa sulcatipes* // Naturwissenschaften. 1990. Bd 77, H. 1. S.38-40.
- Starr C.K.* Origin and evolution of insect sociality: a review of modern theory // H.R.Hermann (ed.). Social insects. New York e.a.: Acad. Press. 1979. Vol.1. P.35-79.
- Starr C.K.* Enabling mechanisms in the origin of sociality in the Hymenoptera – the sting's the thing // Ann. entomol. Soc. Amer. 1985. Vol.78, N 6. P.836-840.
- Stebbins G.L.* Variation and evolution in plants. New York: Columbia Univ. Press, 1950. 634 p.
- Stebbins G.L.* The role of hybridization in evolution // Proc. Amer. Phil. Soc. 1959. Vol.103. P.231-251.
- Stebbins G.L.* Flowering plants. Cambridge (Massachusetts): Belknap Press, 1974. XVIII, 400 p.
- Stein G.* Beiträge zur Biologie der Hummeln (*Bombus terrestris* L., *Bombus lapidarius* L. u.a.) // Zool. Jb. (Abt. Syst.). 1956. Vol.84, N 4/5. S.439-462.
- Stein G.* Untersuchungen über der Sexuallockstoff der Hummelmännchen // Biol. Centralbl. 1963. Bd 82. S.343-349.
- Steiner K.E.* The role of nectar and oil in the pollination of *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) by *Epicharis* bees (Anthophoridae) in Panama // Biotropica. 1985. Vol.17, N 3. P.217-229.
- Steiner K.E.* The *Diadasia* (Scrophulariaceae) window: an orientation cue for oil-collecting bees // Bot. J. Linn. Soc. 1990. Vol.102, N 2. P.175-195.
- Steinmann E.* Über die Nahorientierung der Einsiedlerbienen *Osmia bicornis* L. und *Osmia cornuta* Latr. (Hymenoptera, Apoidea) // Mitt. Schweiz. entomol. Ges. 1973. Bd 43, H.1/2. S.119-122.
- Steinmann E.* Über die Nahorientierung solitärer Hymenopteren: individuelle Markierung der Nesteingänge // Mitt. schweiz. entomol. Ges. 1976. Bd 49, H.3/4. S.253-258.
- Steinmann E.* Über die Nahorientierung solitärer Hymenopteren: Wahlversuche mit Eingangsmasken // Mitt. schweiz. entomol. Ges. 1981. Bd 54, H.3. S.215-220.
- Stephen W.P.* Maintaining alkali bees for alfalfa seed production. Corvallis: Oregon Agric. Exper. Station. 1959. 23 p. (Bull. 568).
- Stephen W.P.* Artificial bee beds for the propagation of the alkali bee, *Nomia melanderi* Ckll. // J. econ. Entomol. 1960a. Vol.53, N 6. P.1025-1030.
- Stephen W.P.* Studies in the alkali bee (*Nomia melanderi* Ckll.). III. Management and renovation of native soils for alkali bee inhabitation // Tech. Bull. Oregon Agric. Exper. Station (Corvallis), 1960b. N 52. P.27-39.
- Stephen W.P.* Artificial nesting sites for the propagation of the leaf-cutter bee, *Megachile* (*Eutricharaea*) *rotundata*, for alfalfa pollination // J. econ. Entomol. 1961. Vol.54, N 5. P.989-993.
- Stephen W.P.* Artificial beds for alkali bee propagation // Corvallis: Agric. Exper. Station, Oreg. State Univ., 1965a. 20 p. (Bull.598).

- Stephen W.P.* Effects of soil moisture on survival of prepupae of the alkali bee // *J. econ. Entomol.* 1965b. Vol.58, N 3. P.472-474.
- Stephen W.P.* *Andrena* (*Cryptandrena*) *viburnella* I. *Bionomics* // *J. Kansas entomol. Soc.* 1966. Vol.39, N 1. P.42-51.
- Stephen W.P., Bohart G.E., Torchio P.F.* The biology and external morphology of bees with a synopsis of the genera of northwestern America. *Corvallis: Agric. Exper. Station Oregon State Univ.*, 1969. 140 p.
- Stephen W.P., Evans D.D.* Studies in the alkali bee (*Nomia melanderi* Ckll.). I. Soil physical requirements for bee nesting // *Tech. Bull. Oregon Agric. Exper. Station (Corvallis)*. 1960. N 52. P.3-14.
- Stephen W.P., Torchio P.F.* Biological observations on *Emphoropsis miserabilis* (Cresson), with comparative notes on other anthophorids (Hymenoptera: Apoidea) // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1961. Vol.54, N 5. P.687-692.
- Stephen W.P., Undurraga J.M.* X-radiography, an analytical tool in population studies of the leafcutter bee *Megachile pacifica* // *J. Agric. Res.* 1976. Vol.15, N 2. P.81-87.
- Stephen W.P., Undurraga J.M.* Chalk brood disease in the leafcutting bee. *Corvallis: Agric. Exper. Station Oregon State Univ.*, 1978. 7 p. (Bull. 630).
- Stockhammer K.A.* Aspects of the life-history of the sweat bee, *Augochlora p. pura* (Say) // *Proc. north centr. Branch entomol. Soc. Amer.* 1961. Vol.16. P.17.
- Stockhammer K.A.* Nesting habits and life cycle of a sweat bee, *Augochlora pura* (Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1966. Vol.39, N 2. P.157-192.
- Stockhammer K.A.* Some notes of the biology of the blue sweat bee, *Lasioglossum coeruleum* (Apoidea: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1967. Vol.40, N 2. P.177-189.
- Stöckert E.* Zur Biologie von *Prosopis variegata* F. (Hym.) // *Konowia*. 1922. Bd 1, H. 1/2. S.39-58.
- Stöckert E.* Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer (Hym.). Zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte des Bienenstaates. Erster Teil. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. // *Konowia*. 1923a. Bd 2. S.48-64.
- Stöckert E.* Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer (Hym.). Zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte des Bienenstaates. (Fortsetzung aus S.64) // *Konowia*. 1923b. Bd 2. S.146-165.
- Stöckert E.* Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer (Hym.). Zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte des Bienenstaates. (Fortsetzung aus S.165) // *Konowia*. 1923c. Bd 2. S.216-247.
- Strassmann J.E.* Wasps reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses // *Florida Entomol.* 1981. Vol.64. P.74-88.
- Strassmann J.E.* Altruism and relatedness at colony foundation in social insects // *Trends Ecol. Evol.* 1989. Vol.4, N 12. P.371-374.
- Strassmann J.E., Hughes C.B., Queller D.C. et al.* Genetic relatedness in primitively eusocial wasps // *Nature*. 1989. Vol.342, N 6247. P.268-270.
- Strickler K.* Specialization and foraging efficiency of solitary bees // *Ecology*. 1979. Vol. 60, N 5. P.998-1009.
- Stubblefield J.W., Charnov E.L.* Some conceptual issues in the origin of eusociality // *Heredity*. 1986. Vol.57, N 2. P.181-187.
- Sturtevant A.H.* Essays on evolution. II. On the effects of selection on social insects // *Quart. Rev. Biol.* 1938. Vol.13. P.74-76.
- Sugden E.A.* A semi-natural, manipular observation nest for *Exoneura* spp. and other allodapine bees (Hymenoptera: Anthophoridae) // *Pan-Pacific Entomol.* 1989. Vol.65, N 1. P.17-24.
- Sundwik E.E.* Über das Wachs der Hummeln // *Hoppe-Seyler's Ztschr. Physiol. Chemie.* 1899. Bd 26. S.56-59.
- Svensson B.G.* Patrolling behaviour of bumble bee males (Hymenoptera, Apidae) in a subalpine/alpine area, Swedish Lapland // *Zoon*. 1979a. Vol.7, N 2. P.67-94.
- Svensson B.G.* Markeringsferomoner och beteende hos humlehanar // *Entomol. Tidskr.* 1979b. Årk. 100, h.3-4. S.134-135.
- Swammerdamm J.* *Biblia naturae ... Leydae: Severin e.a.*, 1738. T.2. P.I-IV, 551-910.
- Syren R.M., Luykx P.* Permanent segmental interchange complex in the termite *Incisitermes schwarzi* // *Nature*. 1977. Vol.266. P.167-168.
- Taber S.* Estimation of total honey bee populations using a known population of marked bees // *J. econ. Entomol.* 1960. Vol.53, N 6. P.993-995.
- Taber S., Wendel J.* Concerning the number of times queen bees mates // *J. econ. Entomol.* 1958. Vol.51, N 6. P.786-789.
- Talamy D.W.* Insect parental care // *Bioscience*. 1984. Vol.34, N 1. P.20-24.
- Tasei J.-N.* Observations sur la pollinisation de la luzerne par les abeilles (*Apis mellifica* L.) en zone aride irriguée au Maroc // *Apidologie*. 1972a. Vol.3, N 2. P.105-124.

- Tasei J.-N.* Observations préliminaires sur la biologie d'*Osmia* (*Chalcosmia*) *coerulescens* L. (Hymenoptera Megachilidae), pollinisatrice de la lucerne (*Medicago sativa* L.) // *Apidologie*. 1972b. Vol.3, N 2. P.149-165.
- Tasei J.-N.* Le comportement de nidification chez *Osmia* (*Osmia*) *cornuta* Latr. et *Osmia* (*Osmia*) *rufa* L. (Hymenoptera Megachilidae) // *Apidologie*. 1973a. Vol.4, N 3. P.195-225.
- Tasei J.-N.* Observations sur le développement d'*Osmia cornuta* Latr. et *Osmia rufa* L. (Hymenoptera Megachilidae) // *Apidologie* 1973b. Vol.4, N 4. P.295-315.
- Tasei J.-N.* Le problème de l'adaptation de *Megachile* (*Eutricharaea*) *pacifica* Panz. (Megachilidae) américain en France // *Apidologie*. 1975. Vol.6, N 1. P.1-57.
- Tasei J.-N.* Récolte des pollens et approvisionnement du nid chez *Osmia coerulescens* L. (Hymenoptera, Megachilidae) // *Apidologie*. 1976. Vol.7, N 4. P.277-300.
- Tasei J.-N.* Action de deux insecticides sur *Melittobia acasta* Walk, et son hôte: *Megachile pacifica* Pz. (Hymenoptera Eulophidae, Megachilidae). Méthode de prévention du parasitisme // *Apidologie*. 1978. Vol.9, N 2. P.101-110.
- Telford H.S., Johansen C.A., Eves J.D.* Management practices and insecticide poisoning of *Nomia melanderi* Ckll. and *Megachile rotundata* (Fab.), two valuable pollinators of alfalfa grown for seed in Washington State // *Meded. Fac. landbouwwetensch. Rijksuniv. Gent*. 1972. Lg 37, N 2. P.776-783.
- Tengö J., Bergström G.* Identical isoprenoid esters in the Dufour's gland secretions of North American and European *Andrena* bees (Hymenoptera: Andrenidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1978. Vol.51, N 3. P.521-526.
- Tepedino V.J., Parker F.D.* Interspecific differences in the relative importance of pollen and nectar to bee species foraging on sunflowers // *Environ Entomol.* 1982. Vol.11, N 1. P.246-250.
- Tepedino V.J., Parker F.D.* Nest selection, mortality and sex ratio in *Hoplitis fulgida* (Cresson) (Hymenoptera: Megachilidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1984. Vol.57, N2. P.181-189.
- Tepedino V.J., Stanton N.L.* Diversity and competition in bee-plant communities on short-grass prairie // *Oikos*. 1981. Vol.36, N 1. P.35-44.
- Tepedino V.J., Torchio P.F.* Influence of nest hole selection on sex ratio and progeny size in *Osmia lignaria* propinqua (Hymenoptera: Megachilidae) // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1989. Vol.82, N 3. P.355-360.
- Teräs I.* Flower constancy of individual bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apoidea) // *Mem. Soc. Fauna et Flora fenn.* 1981. Vol.57, N 1. P.18.
- Thakar C.V., Deodigar G.B.* Chromosome number in *Apis florea* Fab. // *Curr. Sci.* 1966. Vol.35, N 7. P.186.
- Thompson G.M.* The humble-bee in New Zealand // *New Zealand J. Sci.* 1891. (New Ser.) Vol.1. P.16-26.
- Thompson G.M.* The naturalisation of animals and plants in New Zealand. Cambridge: Univ. Press, 1922. X, 607 p.
- Thomson J.D.* Effects of stand competition on insect visitation in two species mixtures of *Hieracium* // *Amer. Midland Natur.* 1978. Vol.100, N2. P.431-440.
- Thomson J.D.* Field measures of constancy in bumble bees // *Amer. Midland Natur.* 1981, Vol.105, N 2. P.377-380.
- Thomson J.D.* Patterns of visitation by animal pollinators // *Oikos*. 1982. Vol.39, N 2. P.241-250.
- Thomson J.D., Peterson S.C., Harder L.D.* Response of traplining bumble bees to competition experiments: shifts in feeding location and efficiency // *Oecologia*. 1987. Vol.71, N 2. P.295-300.
- Thorp R.W.* Systematics and ecology of bees of the subgenus *Diandrena* (Hymenoptera: Andrenidae). Univ. California Publ. Entomol. 1969. Vol.52. 146 p.
- Thorp R.W.* Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1979. Vol.66, N 4. P.788-812.
- Tkalců B.* Sur l'hibernation des bourdons // *Bull. Soc. entomol. Mulhouse*. 1960. N 12. P.96-97.
- Tkalců B.* Deuxième contribution sur l'hibernation des bourdons // *Bull. Soc. Entomol. Mulhouse*. 1962. N 6. P.14-16.
- Tkalců B.* Revision der Gattung *Cubitalia* Friese, 1911 (Hymenoptera, Apoidea) // *Annot. zool. et bot.* 1984. N 161. P.1-15.
- Tokuda Y.* Studies on the honey-bee with special reference to the Japanese honey-bee // *Trans. Sapporo natur. Hist. Soc.* 1924. Vol.9, pt 1. P.1-27.
- Tölke A.* Quantitative und qualitative Analyse von Verhaltenssequenzen mit Hilfe einer elektronischen Kleinrechenanlage – demonstriert am Beispiel *Osmia rufa* (L.) // *Biol. Zentralbl.* 1973. Bd 92, H.1. S.1-25.
- Torchio P.F.* A chalcid wasp parasite of the alfalfa leaf-cutting bee // *Farm a. Home Sci.* 1963. Vol.24, N 1. P.70-71.
- Torchio P.F.* Observations on the biology of *Colletes ciliatoides* (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1965. Vol.38, N 2. P.182-187.
- Torchio P.F.* Biology and control of *Sapyga pumila*, a parasite of the alfalfa leafcutting bee. Logan: Agric. Exper. Station Utah State Univ., 1974. 13 p. (Res. Rep. 16).
- Torchio P.F.* The biology of *Perdita nuda* and descriptions of its immature forms and those of its *Sphecodes* parasite (Hymenoptera: Apoidea) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1975. Vol.48, N 3. P.257-279.

- Torchio P.F.* Use of *Osmia lignaria* Say as a pollinator of cages almond in California // Proc. 4th Intern. Symp. on Pollination. S.1.: Maryland Agric. Exper. Station. 1978. P.285-293. (Spec. Misc. Publ.; N 1).
- Torchio P.F.* An eight-year field study involving control of *Sapyga pumila* Cresson (Hymenoptera: Sapygidae), a wasp parasite of the alfalfa leafcutter bee, *Megachile pacifica* Panzer // J. Kansas entomol. Soc. 1979. Vol.52, N 2. P.412-419.
- Torchio P.F.* Field experiments with *Osmia lignaria propinqua* Cresson as a pollinator in almond orchards. I. 1975 studies (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1981. Vol.54, N 4. P.815-823.
- Torchio P.F.* Field experiments with *Osmia lignaria propinqua* Cresson as a pollinator in almond orchards: III, 1977 studies (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1982. Vol.55, N 1. P.101-116.
- Torchio P.F.* The nesting biology of *Hylaeus bisinuatus* Forster and development of its immature forms (Hymenoptera: Colletidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1984a. Vol.57, N 2. P.276-297.
- Torchio P.F.* Field experiments with the pollinator species *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards: IV, 1978 studies (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1984b. Vol.57, N 4. P.689-694.
- Torchio P.F.* Field experiments with the pollinator species *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards: V (1979-1980), Methods of introducing bees, nesting success, seed counts, fruit yields (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1985. Vol.58, N 3. P.448-464.
- Torchio P.F.* Use of non-honey bee species as pollinators of crops // Proc. entomol. Soc. Ontario. 1987. Vol.118. P.111-124.
- Torchio P.F.* The blue orchard bee: an alternative pollinator of apples // Utah Science. 1988. Vol.49, N 1. P.2-9.
- Torchio P.F.* In-nest biologies and development of immature stages of three *Osmia* species (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. entomol. Soc. Amer. 1989. Vol.82, N 5. P.599-615.
- Torchio P.F.* *Osmia ribifloris*, a native bee species developed as a commercially managed pollinator of highbush blueberry (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1990. Vol.63, N 3. P.427-436.
- Torchio P.F., Asensio E.* The introduction of the European bee, *Osmia cornuta* Latr., into the U.S. as a potential pollinator of orchard crops, and a comparison of its manageability with *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. 1985. Vol.58, N 1. P.42-52.
- Torchio P.F., Asensio E., Thorp R.W.* Introduction of the European bee *Osmia cornuta*, into California almond orchards (Hymenoptera: Megachilidae) // Environ. Entomology. 1987. Vol.16, N 3. P.664-667.
- Torchio P.F., Burdick D.J.* Comparative notes on the biology and development of *Epeolus compactus* Cresson, a cleptoparasite of *Colletes kincaidii* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae, Colletidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1988. Vol.81, N 4. P.626-636
- Torchio P.F., Tepedino V.J.* Sex ratio, body size and seasonality in a solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) // Evolution. 1980. Vol.34, N 5. P.993-1003.
- Torchio P.F., Tepedino V.J.* Parsivoltinism in three species of *Osmia* bees // Psyche. 1982. Vol.89, N 3/4. P.221-238.
- Torchio P.F., Trostle G.E.* Biological notes on *Anthophora urbana urbana* and its parasite, *Xeromelecta californica* (Hymenoptera: Anthophoridae), including description of late embryogenesis and hatching // Ann. entomol. Soc. Amer. 1986. Vol.79, N 3. P.434-447.
- Torchio P.F., Trostle G.E., Burdick D.J.* The nesting biology of *Colletes kincaidii* Cockerell (Hymenoptera: Colletidae) and development of its immature forms // Ann. entomol. Soc. Amer. 1988. Vol.81, N 4. P.605-625.
- Tosswill R.G.D.* Despatch of humble bees to New Zealand // Entomologist. 1876. Vol.9, N 156. P.142-143.
- Traynor J.* Improving honey bee pollination of alfalfa // Amer. Bee J. 1980. Vol.120, N 10. P.710-711, 729.
- Trivers R.L.* Parent-offspring conflict // Amer. Zool. 1974. Vol.14, N 1. P.249-264.
- Trivers R.L., Hare H.* Haplodiploidy and the evolution of social insects // Science. 1976. Vol.191, N 4224. P.249-263.
- Truckenbrodt W.* Zytologische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen am besamten und am parthenogenetischen Ei von *Kalotermes flavicollis* Fabr // Zool. Jb. (Abt. Anat.). 1964. Bd 81. S.359-434.
- Tuck W.H.* Inquiline and other inhabitants in nests of Aculeate Hymenoptera // Entomol. Mon. Mag. 1896. (Ser.2). Vol.7 (32), July. P.153-155.
- Tulloch A.* The composition of beewax and other waxes secreted by insects // Lipids. 1970. Vol.5. P.247-259.
- Tunkl F.F. von.* Ueber die Nistgemeinschaft von *Halictus marginatus* Brullé und *Andrena albicans* Müller // Entomol. Ztschr. 1932. Jg.45, N 21. S.286-287.
- Underwood B.A.* The natural history of *Apis laboriosa* Smith in Nepal. (MS Thesis). Ithaca: Cornell Univ., 1986. VIII, 88 p. (црт. no: Apic. Abstr. 1988. Vol.39, N 1. P.17-18).
- Valle O.* Untersuchungen zur Sicherung der Bestäubung von Rotklee // Suom. maatal. Seur Julk. 1955. Bd 83. S.205-220.
- Vandenberg J.D., Fichter B.L., Stepher W.P.* Spore load of *Ascospaera* species on emerging adults of the alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata* // Appl. a. Environ. Microbiol. 1980. Vol.39, N 3. P.650-655.
- Vasi Z.* Poliginija kod *Halictus scabiosae* Rossi (Hymenoptera, Apoidea) // Glas. Prirod. Muz. Beograd (Ser.B). 1979. Kn.34. P.211-217.

- Velthuis H.H.W.* Queen substances from the abdomen of the honeybee queen // *Ztschr. vergl. Physiol.* 1970. Bd 70. P.210-222.
- Velthuis H.H.W.* Observations on the transmission of queen substance in the honey bee colony by the attendants of the queen // *Behaviour.* 1972. Vol.41. P.103-129.
- Velthuis H.H.W.* The evolution of sociality: ultimate and proximate factors leading to primitive social behavior in carpenter bees // *Ind. to Collect. Behav. soc. Insects: Les Treilles Workshop.* Basel: Boston, 1987. P.405-430.
- Velthuis H.H.W.* The biology and the economic value of the stingless bees, compared to the honeybees // *Apiacta.* 1990. Vol.25, N 3. P.68-74.
- Verhoeff C.* Biologische Aphorismen über einige Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren // *Verh. natur. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 1891. Jg.48, Folge 5, Bd 8. S.1-80.
- Verhoeff C.* Beiträge zur Biologie der Hymenoptera // *Zool. Jb. (Abt. Syst.).* 1892. Bd 6. S.680-754.
- Verhoeff C.* Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus* (Anthophila), insbesondere einer Übergangsform zu sozialen Bienen // *Zool. Anz.* 1897. Bd 20, N 542. S.369-393.
- Verlaine L.* La détermination du sexe mâle chez les *Bombus* // *Bull. Ann. Soc. entomol. Belg.* 1934. T.74. P.197-208.
- Vincke P.P., Tilquin J.P.* A sex-linked ring quadrivalent in Termitidae (Isoptera) // *Chromosoma.* 1978. Vol.67. P.151-156.
- Vintrová M.* Foraging of *Bombus terrestris* and *B.lapidarius* (Hymenoptera, Apidae) on shared food resources // *Acta entomol. bohemosl.* 1981. T.78, N 5. P.318-324.
- Vleugel D.A.* Observations on the behaviour of the primitively social bee, *Evylaeus* (=Halictus) *calceatus* Scop. I. Preliminary report on the general life history // *Entomol. Ber.* 1973. Deel 33, N 7. P.121-127.
- Vogel S.* Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Abh. Akad. Wiss. u. Lit. math.-naturwiss. Kl. Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt, 1974. N 7. 267 S.
- Vogel S.* *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktict // *Naturwissenschaften.* 1976. Bd 63, H. 1. S.44-45.
- Vogel S.* The *Diascia* flower and its bee- and oilbased symbiosis in southern Africa // *Acta bot. neerl.* 1984. T.33, N 4. P.509-518.
- Vogel S.* Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Zweite Folge. *Lysimachia* und *Macropis* // Abh. Akad. Wiss. u. Lit. math.-naturwiss. Kl. Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt, 1986. N 54. 168 S.
- Vogel S.* Die Ölblumensymbiosen-Parallelismus und andere Aspekte ihrer Entwicklung in Raum und Zeit // *Ztschr. zool. Syst. u. Evolutionsforsch.* 1988. Vol.26, N 5. S.341-362.
- Vogel S., Michener C.D.* Long bee legs and oil-producing floral spurs, and new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae; Scrophulariaceae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1985. Vol.58, N 2. P.359-364.
- Vöth W.* Bestäubungsbiologische Beobachtungen an *Orchis militaris* // *Orchidee.* 1987. Bd 38, H. 2. S.77-84.
- Waddington K.D.* Foraging patterns of halictid bees at flowers of *Convolvulus arvensis* // *Psyche.* 1976. Vol.83, N 1. P.112-119.
- Waddington K.D.* Divergence in inflorescence height and evolutionary response to pollinator fidelity // *Oecologia.* 1979a. Vol.40, N 1. P.43-50.
- Waddington K.D.* Flight patterns of three species of sweat bees (Halictidae) foraging at *Convolvulus arvensis* // *J. Kansas entomol. Soc.* 1979b. Vol.52, N 4. P.751-758.
- Waddington K.D., Allen T., Heinrich B.* Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards // *Anim. Behav.* 1981. Vol.29. P.779-784.
- Waddington K.D., Holden L.R.* Optimal foraging on flower selection by bees // *Amer. Natur.* 1979. Vol. 114, N 2. P.179-196.
- Wafa A.K., Rashad S., Moustafa M.A.* On the nesting habits of *Andrena ovatula* (K.) in Egypt (Hymenoptera, Apoidea) // *Deutsch. entomol. Ztsch.* 1972. Bd 19, H.4/5. S.303-306.
- Wagner W.* Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln. II Teil // *Zoologica.* 1907. Bd 19, H.46. S.79-239.
- Walckenaer C.A.* Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des abeilles solitaires qui composent le genre Halicte. Paris: Didot, 1817. IV, 95 p.
- Walker A.K., Joshi N.K., Verma S.K.* The biosystematics of *Syntretomorpha szaboi* Papp (Hymenoptera: Apidae), with a review of braconid parasitoids attacking bees // *Bull. entomol. Res.* 1990. Vol.80, N 1. P.79-83.
- Walker T.J., Wineriter S.A.* Marking techniques for recognizing individual insects // *Florida Entomol.* 1981. Vol.64, N 1. P.18-29.
- Ward J.D.* An unrecorded habit of the male of the bee *Anthidium manicatum* L. // *Entomologist.* 1928. Vol.61, N 787. P.267-272.
- Warncke K.* Beitrag zur Klärung paläarktischer *Andrena*-Arten (Hym. Apidae) // *Eos.* 1967. T.43, caud. 1/2. S.171-318.
- Warncke K.* *Fidelia*, eine für die Westpaläarktis neue Bienengattung (Hymenoptera, Apidae) // *Mitt. Münch. entomol. Ges.* 1980. Bd 70. S.89-94.
- Warncke K.* Zur Kenntnis der Bienengattung *Pasites* Jurine, 1807, in der Westpaläarktis (Hymenoptera, Apidae, Nomadinae) // *Entomofauna.* 1983. Bd 4, H.21. S.261-347.

- Warncke K.* Die Wildbienen Mitteleuropas, ihre gültigen Namen und ihre Verbreitung (Insecta: Hymenoptera) // Entomofauna. 1986, Suppl.3. 128 S.
- Waser N.M.* Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence // C.E.Jones, R.J.Little (eds.). Handbook of experimental pollination biology. New York: Reinhold, 1983. P.461-473.
- Waser N.M., Real L.A.* Effective mutualism between sequentially flowering plant species // Nature. 1979. Vol.281, N5733. P.670-672.
- Wasmann E.* Beiträge zur sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen // Biol. Centralbl. 1910. Bd 30. S.453-464, 475-496, 515-524.
- Waterhouse G.R.* On the formation of the cells of bees and wasps // Trans. entomol. Soc. London. 1864. Vol.2. P.115-129.
- Waters N.D.* The alfalfa leaf-cutter bee. S.I.: Univ. Idaho, 1962. 14 p. (Dep. Entomol. Publ.).
- Waters N.D.* Insect enemies of the alfalfa leafcutter bee and their control. S.I.: Univ. Idaho, 1974. 4 p. (Agric. Exper. Station: Coop. Extens. Serv., Current Inform. Ser.; N 163).
- Wcislo W.T.* The role of learning in the mating biology of a sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae) // Behav. Ecol. a. Sociobiol. 1987. Vol.20, N 3. P.179-185.
- Weaver N.* Effects of larval age on dimorphic differentiation of the female honeybee // Ann. entomol. Soc. Amer. 1957. Vol.50, N 3. P.283-294.
- Weismann A.* The all-sufficiency of natural selection // Contemporary Rev. 1893. Vol.64. P.309-338, 596-610.
- Wells H., Wells P.H.* Honey bee foraging ecology: optimal diet, minimal uncertainly or individual constancy? // J. anim. Ecol. 1983. Vol.52, N 3. P.829-836.
- Wells H., Wells P.H.* Can honey bees change foraging patterns? // Ecol. Entomol. 1984. Vol.9, N 4. P.467-473.
- Wells H., Wells P.H., Smith D.M.* Ethological isolation of plants. I. Color selection by honeybees // J. Apicult. Res. 1983. Vol.22, N 1. P.33-34.
- West M.J.* Foundress associations in polistine wasps: dominance hierarchies and the evolution of social behavior // Science. 1967. Vol.157, N 3796. P.1584-1585.
- West-Eberhard M.J.* The social biology of polistine wasps // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1969. N 140. 101 p.
- West-Eberhard M.J.* The evolution of social behavior by kin selection // Quart. Rev. Biol. 1975. Vol.50, N 1. P.1-33.
- West-Eberhard M.J.* Polygyny and the evolution of social behavior in wasps // J. Kansas entomol. Soc. 1978a. Vol.51, N 4. P.832-856.
- West-Eberhard M.J.* Temporary queens in Metapolybia wasps: nonreproductive helpers without altruism? // Science. 1978b. Vol.200, N 4340. P.441-443.
- West-Eberhard M.J.* Intragroup selection and the evolution of insect societies // R.D.Alexander, D.W.Tunkle (eds.). Natural selection and social behavior: recent research and new theory. New York: Chiron, 1981. P.3-17.
- West-Eberhard M.J.* Observations of *Xenorhynchium nitidulum* (Fabricius) (Hymenoptera, Eumeninae), a primitively social wasps // Psyche. 1987. Vol.94, N 3/4. P.317-323.
- Westrich P., Schmidt K.* Pollenanalyse, ein Hilfsmittel beim Studium des Sammelverhaltens von Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) // Apidologie. 1987. Vol.18, N 2. P.199-213.
- Weyrauch W.* Ueber einige Baupläne der Wabenmasse in Hummelnester // Ztschr. Morphol. u. Ökol. Tiere. 1934. Bd 28. S.497-552.
- Weyrauch W.* Zur Systematik der paläarktischen Polistinen auf biologischer Grundlage // Arch. Naturg. (N.F.). 1939. Bd 8, H.2. S.145-197.
- Wheeler W.M.* The ant-colony as an organism // J. Morphol. 1911. Vol.22, N 2. P.307-325.
- Wheeler W.M.* The parasitic Aculeata, a study in evolution // Proc. Amer. Phil. Soc. 1919. Vol.58. P.1-40.
- Wheeler W.M.* Social life among the insects. New York: Brace, 1923. VII, 375 p.
- Wheeler W.M.* Les sociétés d'insectes. Leur origine – Leur évolution. Paris: Doin, 1926. 468 p.
- Wheeler W.M.* The social insects, their origin and evolution. New York: Brace, 1928. 378 p.
- Whitcombe R.P.* Aspects of the biology and management of *Apis florea* in Oman // Proc. 3rd Intern. Conf. Apicult. Trop. Clim. (Nairobi, 5-9 Nov. 1984). London, 1985. P.96-103.
- Whitehead V.B., Schelpe E.A., Anthony N.C.* The bee, *Rediviva longimanus* Michener (Apoidea, Melittidae), collecting pollen and oil from *Diascia longicornis* (Thunb.) Druce (Scrophulariaceae) // South Afric. J. Sci. 1984. Vol.80. P.286.
- Whitehead V.B., Steiner K.* Oil-collecting bees in South Africa // Afr. Wildlife. 1985. Vol.39, N 4. P.144, 146-147.
- Whitehead V.B., Steiner K.E.* Variability of the oil-bee *Rediviva neliana* (Hymenoptera: Melittidae) // Proc. 7th Entomol. Congr. (Pictermaritzburg, 10-13 July 1989). Pretoria, 1989. P.147.
- Whitten W.M., Williams N.H., Armbruster W.S. et al.* Carvone oxide: an example of convergent evolution in euglossine pollinated plants // Syst. Bot. 1986. Vol.11, N 1. P.222-228.

- Wiegert R.G., Petersen C.E. Energy transfer in insects // *Annu. Rev. Entomol.* 1983. Vol.28. P.455-486.
- Wiemer D.F., Johnson L., Haynes L. Pheromone communication about resources in two competing species of social bees // *Proc. 18th Intern. ethol. Conf. (Brisbane, 29 Aug.-6 Sept., 1983): Abstr. S.I.: s.a. [1983].* P.304.
- Wille A., Michener C.D. Observations on the nests of Costa Rican *Halictus* with taxonomic notes on Neotropical species (Hymenoptera: Halictidae) // *Rev. biol. trop. Univ. Costa Rica.* 1970. Vol. 18, N 1/2. P.17-31.
- Wille A., Michener C.D. The nests architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae) // *Rev. biol. trop. Univ. Costa Rica.* 1973. Vol.21, N 1. P.1-278.
- Wille A., Orozco E. The life cycle and behavior of the social bee *Lasioglossum (Dialictus) umbripennis* (Hymenoptera: Halictidae) // *Rev. Biol. Trop.* 1970. Vol.17, N 2. P.199-245.
- Williams F.X. The natural history of a Philippine nipa house with descriptions of new wasps // *Philipp. J. Sci.* 1928. Vol.35. P.53-118.
- Williams G.C. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought.* Princeton (New Jersey: Univ. Press, 1966. 328 p.
- Williams G.C. Group selection. Chicago: Aldine-Atherton, 1971. 210 p.
- Williams G.C., Williams D.C. Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects // *Evolution.* 1957. Vol.11, N 1. P.32-39.
- Williams I.H. Solitary bees that inhabit walls // *Bee World.* 1981. Vol.62, N 3. P.106-108.
- Wilson D.S. A theory of group selection // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1975. Vol.72. P.143-146.
- Wilson D.S. Structured demes and the evolution of group-advantageous traits // *Amer. Natur.* 1977. Vol. 111, N 977. P.157-185.
- Wilson D.S. *The natural selection of populations and communities.* Menlo Park (California): Benjamin et Cummings, 1980. 186 p.
- Wilson E.O. The superorganism concept and beyond // *Colloq. Intern. Centre Natur. Rech. Sci. Paris.* 1968. N 173. P.27-39.
- Wilson E.O. *The insect societies.* Cambridge (Massachusetts): Belknap Press, 1971. V, 548 p.
- Wilson E.O. *Sociobiology: new synthesis.* Cambridge e.a.: Belknap Press, 1975. XI, 697 p.
- Wingfield M.J., Wyk P.S. van, Viviers M. Rust-spores, bees and pollen // *Mycologist.* 1989. Vol.3, N 1. P.31-32.
- Winston M.L., Michener C.D. Dual origin if highly social behavior among bees // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1977. Vol.74, N 3. P.1135-1137.
- Wirtz P., Beetsma J. Induction of caste differentiation in the honey bee (*Apis mellifera*) by juvenile hormone // *Entomol. Exper. et appl.* 1972. Vol.15, N 4. P.517-520.
- Wirtz P., Szabados M., Pethig H., Plant J. An extreme case of interspecific territoriality: male *Anthidium manicatum* (Hymenoptera, Megachilidae) wound and kill intruders // *Ethology.* 1988. Vol.78, N 2. P.159-167.
- Wittenberger J.F. *Animal social behavior.* Boston (Massachusetts): Duxbury, 1981. 722 p.
- Wittmann D. Aerial defense of the nest by workers of the stingless bee *Trigona (Tetragonisca) angustula* (Latreille) (Hymenoptera: Apidae) // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1985. Vol.16, N 2. P.111-114.
- Wittmann D. Nest architecture, nest site preference and distribution of *Plebeia wittmanni* (Moure et Camargo, 1989) in Rio Grande do Sul, Brazil // *Stud. Neotropic. Fauna a. Environ.* 1989. Vol.24, N 1. P.17-23.
- Wójtowski F. Observations on the construction and arrangement of bumble-bee nests (Bombinae) // *Zool. Pol.* 1963. Vol.13, fasc.3/4. P.137-152.
- Wójtowski F. Bioekologiczne i techniczne problemy hodowli i praktycznego u ytkowania pszól samotnic // *Wiad. Ecol.* 1971. T.17, zecz.1. P.53-58.
- Wolda H., Roubik D.W. Nocturnal bee abundance and seasonal bee activity in a Panamanian forest // *Ecology.* 1986. Vol.67, N 2. P.426-433.
- Woodring J.P. Four new anoetid mites associated with halictid bees (Acarina: Anoetidae; Hymenoptera: Halictidae) // *J. Kansas entomol. Soc.* 1973. Vol.46, N 3. P.310-327.
- Wright D.H. Patch dynamics of a foraging assemblage of bees // *Oecologia.* 1985. Vol.65, N 4. P.558-565.
- Wu Yan-ru, Kuang B. [A study of the genus *Micrapis* (Apoidea)] // *Zool. Res. (Beijing, China).* 1986. Vol.7. P.99-102. (in Chinese with English summary).
- Wu Yan-ru, Kuang B. Two species of small honeybee – a study of the genus *Micrapis* // *Bee World.* 1988. Vol.88, N 3. P.153-155.
- Wynne-Edwards V.C. *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Edinburgh, London: Oliver a. Boyd, 1962. 653 p.
- Yamada M., Oyama N., Sekita N., Shirasaki S., Tsugawa C. [Preservation and utilization of natural enemies and useful insects in apple pollination. III The ecology of the megachilid bee, *Osmia cornifrons* Radoszkowsky (Hymenoptera: Apidae) and its utilization for apple pollination] // *Bull. Aomoriapple Exper. Station.* 1971. Vol.15. P.1-80. (in Japanese with English summary).
- Yanega D. Social plasticity and early-diapausing females in a primitively social bee // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1988. Vol.85, N 12. P.4374-4377.

- Yanega D.* Caste determination and differential diapause within the first brood of *Halictus rubicundus* in New York (Hymenoptera: Halictidae) // *Behav. Ecol. a. Sociobiol.* 1989. Vol.24. P.97-107.
- Yarrow I.H.H.* An observation on *Melitta leporina* (Panz.) (Hymenoptera, Apidae) // *Entomol. Mon. Mag.* 1940. (Ser.4) Vol.1 (76), N 11. P.253-254.
- Yarrow I.H.H.* Is *Bombus inexpectatus* (Tkalcu) a workerless obligate parasite? (Hym. Apidae) // *Insectes soc.* 1970. T.17, N 2. P.95-111.
- Yarrow I.H.H., Guichard K.M.* Some rare Hymenoptera Aculeata, with two species new to Britain // *Entomol. Mon. Mag.* 1941. Vol.2 (77), N 13. P.2-13.
- Yasumatsu K.* [On the biology of *Megachile kobensis* Cockerell and *M.perfervida* Cockerell] // *Insect World.* 1931. Vol.35, N 5. P.150-158. (in Japanese with English summary).
- Zahavi A., Eisikowitch D., Kadmen Z.A., Cohen A.* A new approach to flower constancy in honey bees // *Colloq. INRA.* 1984. N 21. P.89-95.
- Zanden G. van der.* Die paläarktischen Arten der Gattung *Lithurgus* Latreille, 1825 (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) // *Mitt. zool. Mus. Berlin.* 1986. Bd 62, H.1. S.53-59.
- Zanden G. van der.* Beitrag zur Systematik und Nomenklatur der paläarktischen *Osmiini*, mit Angaben über ihre Verbreitung // *Zool. Meded.* 1988. Deel 62, N 9. P.113-133.
- Zäpletal F.* Über die Domestikation der Hummeln // *Arch. Geflügelzucht u. Kleintierkunde.* 1961. Bd 10, H.4. S.256-262.
- Zeuner F.E., Manning F.J.* A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea) // *Bull. Brit. Mus. (natur. Hist.) (Geol.)* 1976. Vol.27, N 3. P.149-268.
- Zhou W.-R., Wang R., Wei S.-G.* Utilization of *Osmia* bees as pollinators for fruit trees in China // *Proc. 19th Intern. Congr. Entomol. (Beijing, June 28—July 4, 1992): Abstracts. Beijing (China), s. a. [1992].* P.249.
- Zimmerman M.* The effect of nectar production on neighborhood size // *Oecologia.* 1982a. Vol.52, N 1. P.104-108.
- Zimmerman M.* Optimal foraging: random movement by pollen collecting bumblebees // *Oecologia.* 1982b. Vol.53, N 3. P.394-398.
- Zimmerman M.* Plant reproduction and optimal foraging: experimental nectar manipulations in *Delphinium nelsonii* // *Oikos.* 1983. Vol.41, N 1. P.57-63.
- Zimmerman J.K., Roubik D.W., Ackerman J.O.* Asynchronous phenologies of a Neotropical orchid and its euglossine bee pollinator // *Ecology.* 1989. Vol.70, N 4. P.1192-1195.
- Zmarlicki C., Morse R.A.* The effect of mandibular gland extirpation on the longevity and attractiveness to workers of queen honeybees, *Apis mellifera* // *Ann. entomol. Soc. Amer.* 1964. Vol.57, N 1. P.73-74.
- Zucchi R., Sakagami S.F.* Capacidade termo-reguladora em *Trigona spinipes* e em algumas outras espécies de abelhas sem ferrão // *C.da Cruz-Landim e.a. (eds.). Homenagem à Warwick E. Kerr. Rio Claro (Brazil), 1972.* P.301-309.
- Zucchi R., Sakagami S., Camargo J.M.F. de.* Biological observations on a Neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review of the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser.6, Zool.)* 1969; Vol.17, N 2. P.271-380.

SUMMARY

Preface

Bees (superfamily Apoidea) is one of the most prospering groups of insects. This superfamily includes 21 thousand recent species, which belongs to 509 genera of 11 families. Being the main pollinators of angiosperm plants, the bees are an important component of the overwhelming majority of land ecosystems. They also play a significant role in agriculture by providing yield of entomophilous crops. The beekeeping provides the food industry and pharmaceuticals with raw materials. Owing to the diversity of bionomics (especially of nesting) the bees have been attracting of a great interest of researchers for a long time. Numerous data on the biology of bees (obtained mainly during the last forty years) concern almost all tribes and the majority of genera. In this book, an analytical review of data on nesting of bees is given. For the correct interpretation of these data a clear view on the origin of bees and evolution of their nesting patterns is necessary. The points of view on this problem are odd, in many respects outdated or incorrect in initial premises, in particular not coordinated with the morphology of bees. The authors propound a new hypothesis of the origin of bees on a court of the readers. Its basis is the reconstruction of the main morphological and biological features of the «proto-bee» (the nearest common ancestor of the superfamily Apoidea). The main directions of the evolution of the nesting of bees are shown, including new hypotheses of the pathways of the formation of the families Megachilidae and Apidae. Four independent ways of transition to nest building in natural cavities are ascertained. For the first time it is shown that the obligatory cleanliness of larval food is one of the main limiting conditions in the evolution of the bees nesting.

The existence among bees of all levels of sociality (from purely solitary to one of the most advanced in sociality among insects) made them an important object for ascertaining the reasons and ways of the appearance and evolution of sociality in insects. The data on social behavior of bees (especially of halictines) have already served as a basis for the majority of modern hypotheses which explain the origin of eusociality. This problem is undoubtedly of a great theoretical interest, because the appearance of a nonreproductive worker caste in eusocial insects cannot be explained by the theory of classical natural selection.

In this book, the solving of the problem of the polygynous foundation of a family in social hymenopterous insects in the frameworks of Hamilton's «hypothesis of haplodiploidy» is given. This solution removes the main argument used against Hamilton's hypothesis. This hypothesis gives the only real explanation of the genetic mechanism, that makes it possible the eusociality in Hymenoptera to arise. It is demonstrated that alternate hypotheses concerning origin of eusociality in insects are based on erroneous information and incorrect interpretation of data, and they postulate unrealistic initial conditions for appearance of eusociality. The origin of eusociality in all groups of bees was possible only by subsocial pathway. Eight stages of eusociality development are distinguished and characterized. For each stage the real examples among bees are indicated.

Part I. INTRODUCTION: DIVERSITY, DISTRIBUTION, LIFE CYCLES, AND TROPICAL LINKS OF BEES. METHODS FOR STUDY OF THEIR BIOLOGY

Chapter 1. General characteristics of bees

1.1. Origin and diversity. According to most authors, bees take their origin from sphecoid wasps in the Upper Cretaceous. Bees differ from the wasps by flattened metabasitarsus (the first segment of the tarsus of hind legs) and the presence of a scope (a hair structure for pollen collecting and transferring). The earliest fossil bees date from Eocene. Sensational find of the fossil *Trigona prisca* in the Upper Cretaceous amber (Michener and Grimaldi, 1988a, 1988b) was later disproved, the amber rather belonged to Eocene (Rasnitsyn and Michener, 1991).

The modern suprageneric classification of bees is given in the Table 1. As a whole it conforms to the system published by Michener (1986) and McGinley (1989), but contains some alterations according to Sakagami and Michener (1986), Brooks (1988), Roig-Alsina (1989b) and Michener (1990c). The numbers of genera in tribes, subfamilies and families were taken from Michener (1979) and McGinley (1989) with additions made by Pesenko (1984, 1986, 1993), Michener (1986, 1990c), Moure and Hurd (1987), Brooks (1988), Pesenko and Sitdikov (1988), Moure (1989), Roig-Alsina (1989a, 1989b, 1990) and some others.

1.2. Biogeography and distribution. The taxonomic diversity of bees and their distribution in different zoogeographical regions is shown in the Table 1 (column 1 – Afrotropical, 2 – Palearctic, 3 – Nearctic, 4 – Neotropical, 5 – Oriental, 6 – Australian). The taxonomic diversity of the bee fauna in the Neotropical region is the greatest (315 genera and subgenera, 48 tribes and higher taxa undivided into tribes); the least number of tribes (18) is noticed in the Australian region. The comparison of bee faunas of the Old and New World, and of the tropical and temperate regions is made. The greatest number of species is represented in arid and semiarid zones (examples: California – 1985 species, Mediterranean – above 1700, Middle Asia – above 1500).

Thirty bee species have Holarctic distribution: *Hylaeus bisinuatus*, *Andrena clarkella*, *A. wilkella*, *Halictus rubicundus*, *Lasioglossum leucozonium*, *L. zonulum*, *Evylaeus rufitarsis*, *Anthidium manicatum*, *Hoplitis anthocopoides*, *H. robusta*, *Chelostoma campanularum*, *Ch. fuliginosum*, *Osmia bucephala*, *O. coerulea*, *O. cornifrons*, *O. inermis*, *O. nigriventris*, *Lithurge chrysurus*, *Megachile apicalis*, *M. cunctularis*, *M. concinna*, *M. rotundata*, *Chalicodoma lanata*, *Clisodon furcatus*, *Ceratina dallotoreana*, *Bombus lucorum*, *B. balteatus*, *B. hyperboreus*, *B. polaris* and *Apis mellifera*. Most of them were introduced (accidentally, as a rule) to the North America from Europe. A list of bee genera of Russia and neighbouring countries (former USSR), with the number of species in each genus, is given (102 genera, about 2000 species).

1.3. Life cycles and individual development By their life history the bees are divided into three main groups: solitary, social and parasitic. Preimaginal development is realized within cells. Bees reproduce by arrhenotokic parthenogenesis (haplodiploid control of sex) with exception of *Ceratina acantha* and Nearctic population of *C. dallotoreana* (Daly, 1966, 1973, 1983), *Nomada japonica* (Maeta et al., 1987), and *Apis mellifera capensis* (Ruttner, 1977) which have thelytokic parthenogenesis.

Size of eggs varies from 1 mm (e.g. *Nomioides minutissimus*) to 9-10 mm (e.g. *Chalicodoma pluto*). The period of their development varies from 1.7 days (e.g. *Megachile rotundata*) to 21-35 days (e.g. *Colletes cunicularius*). Usually, first age larvae emerge from eggs, but young larvae of megachilids develop within eggs till the ending of the first moult (Torchio, 1988). Various forms of bee eggs and placements of eggs of cleptoparasitic bees in host cells are showed on Fig. 1-14, 85-141.

Larvae of nonparasitic bees are immovable (with exception of *Systropha*, *Rhopitoides*, *Dasygaster*, *Hesperapis*, and some others). They have four, or rarely five age stages. Usually, larvae feed during 1-3 weeks, but in the larvae of *Braunsapis sauteriella* (Maeta et al., 1985) and *Colletes cunicularius* (Malyshev, 1923a) this period is longer (two months and more). Various forms of bee larvae are showed on Fig. 15-22. Usually, larvae excrete faeces after the termination of their feeding, but in some megachilids and anthophorids excretion begins earlier. Excrements of various bee species strongly differ from each other in shape, size, consistence, and position within cells (Fig. 23-28).

Larvae of many bees spin cocoons using the secret produced by salivary glands. The structure of cocoons varies from thin translucent (oil-paper-like) to very thick multilayer. Larvae of many bees intertwine the excrement into their cocoons (Fig. 29-32, 34-37, 39). Usually, the shape of the cocoon is the same as that of the cell, but in some bees cocoons have a nipple-shape appendix (Fig. 35, 36) or some other formations (Fig. 38).

Most of bees fall into diapause for the period of unfavorable conditions (in temperate climate, in winter; in tropical climate, usually in the rain period) being either at prepupa or pupa phase. Some early-spring species fall into winter diapause being imago that have not left their cells yet. Females of social and solitary Halictinae and Xylocopinae usually hibernate after exit from cells. Primitive-eusocial allodapines and some other tropical bees can fall into diapause at any ontogenetic phase. Most of solitary bees are characterized by protandry. Some of the bee species demonstrate parsivoltinism (Torchio and Tepedino, 1982; Sihag, 1984; Rozen, 1990).

Solitary bees inhabiting temperate zones can be divided into two phenological classes: (1) monovoltine (including the following groups: early-spring species, spring-summer, summer, late-summer, and species flying during a long period); (2) bi- and polyvoltine. The examples of each phenological group for Palearctic fauna are given.

1.4. Natural enemies and diseases. This section includes in a brief review of endo- and ectoparasites of preimaginal phases and imago, cleptoparasites, predators, nest-destroyers and diseases of bees.

Chapter 2. Trophical links and foraging behavior

2.1. Anthophily of bees. Links of bees with flowers are obligate and diverse. Bees collect from flowers nectar and/or pollen. Pollen is the main source of proteins in the diet of bees. The only one exception is known: workers of *Trigona hypogea* feed larvae by masticated tissues of death animals (Roubik, 1982; Gilliam et al., 1985). Besides, some bees use flowers for resting, for collecting the sex pheromones (euglossine males), the pieces of petals (for cell constructing by some megachilids), and oil (for feeding and/or cell lining by many melittids, *Ctenoplectra*, some colletids, anthophorines, and apides). A list of oil-collecting bee genera which are known and sources of oil is given. In males of *Eucera*, *Tetralonia*, and some other bees «pseudocopulation» with flowers of *Ophrys* and some other orchids mimetic to females of these bees is observed.

2.2. Kinds of trophical links. The portion of oligolectic species is the largest in the faunas of steppes and deserts. But even in these zones polyleges predominate over oligoleges by the number of individuals in bee populations. In temperate zones, oligoleges are almost absent among spring species. Most of oligoleges fly in the second half of summer. The ranges of oligoleges are generally less than those of polyleges. Usually, the number of oligolectic bee species is scarcely correlated to the species diversity of the botanical family on which they forage and to the abundance of its representatives.

2.3. Oligolectic bees of Russia and neighbouring countries. A list of these species is given. It includes 194 bee species adapted to collecting of pollen of the following botanical families: Anacardiaceae (1 species:

Colletes transitorius, a monolege on *Rhus cortarius*), Apiaceae (4 species of *Colletes*, *Andrena* and *Epi-methea*), Asparagaceae (1 species: *Andrena chrysopus*, an oligolege on Asparagus), Asteraceae (60 species of *Colletes*, *Andrena*, *Camptopoeum*, *Panurgus*, *Dufourea*, *Dasy-poda*, *Anthidium*, *Anthocopa*, *Hierades*, *Icteran-thidium*, *Lithurge*, *Megachile*, *Mesanthidium*, *Osmia*, *Paranthidiellum*, *Eucera*, *Melissina*, *Tetra-lonia*, and *Tarsalia*), Boraginaceae (6 species of *Colletes*, *Andrena*, and *Hoplitis*), Brassicaceae (24 species of *Andrena*, *Panarginus*, and *Metallinella*), Campanulaceae (17 species of *Andrena*, *Halictoides*, *Lasioglos-sum*, *Melitta*, *Chelostoma*, and *Hoplitis*), Chenopodiaceae (1 species: *Colletes annulicornis*, ? monolege on *Horaninowia ulicina*), Convolvulaceae (5 species of *Systropha* and *Eremaphanta*), Cucurbitaceae (2 species: *Andrena florea*, an oligolege on *Bryonia*, *Ctenoplectra davidi*, a monolege on *Thladiantha dubia*), Dipsaca-ceae (9 species of *Andrena*, *Dasy-poda*, *Anthidium*, and *Tetralonia*), Ericaceae (2 species: *Colletes succinctus* and *Andrena fuscipes*, monoleges on *Calluna vulgaris*), Fabaceae (43 species of *Colletes*, *Andrena*, *Melit-tur-ga*, *Nomia*, *Rhophitoides*, *Melitta*, *Anthidiellum*, *Chalicodoma*, *Hoplitis*, *Kumobia*, *Megachile*, *Osmia*, *Trachusa*, *Amegilla*, *Anthophora*, *Eucera*, and *Tetralonia*), Lamiaceae (9 species of *Evylaeus*, *Rophites*, *Clisodon*, and *Paramegilla*), Lythraceae (2 species: *Melitta nigricans* and *Tetralonia salicariae*, monoleges on *Lythrum salicaria*), Malvaceae (3 species of *Anthocopa* and *Tetralonia*), Peganaceae (1 species: *Para-rhophites orobinus*, a monolege on *Peganum harmala*), Primulaceae (3 species of *Macropis*), Ranunculaceae (2 species: *Colletes punctatus*, a monolege on *Nigella arvensis*; *Chelostoma maxillosum*, an oligolege on *Ranunculus*), Rosaceae (1 species: *Andrena potentillae*, an oligolege on *Potentilla*).

2.4. Adaptations of the oligolectic bees. Some examples of seasonal, space, diurnal, morphological, and ethological adaptations are given. The inheritance of tropical specialization in bees is discussed.

2.5. On co-evolution of bees and angiosperm plants. Bees can carry on the selection of plants only if demands of bees are identical. Analogously, the plant can be a factor of bee selection, if the bees forage on the flowers of few plant species that have coinciding interests. The analysis of real situations shows that the systems «pollinators—flowers» consisting of a small number of species are very rare. The causes and evolutionary consequences of this phenomenon are discussed.

The published data on the competition between pollinators (for sources of pollen and nectar), as well as between flower plants (for pollinators) are very fragmentary and contradictory. Few direct estimations (e. g. Mosquin, 1971; Pesenko et al., 1980, 1982; Ginsberg, 1983; Nelson et al., 1985; Camillo, Garofalo, 1989a) are the evidence of the weak competitive interactions of both types or their lack.

Among the most important morphological characters used in the suprageneric and generic classification of bees some are directly linked with foraging behavior (structure of the labiomaxillar complex and relative size of its parts, localization and structure of the scopa, etc.). However, the adaptation of bees to pollen collecting on flowers of some limited plant group is less manifested on all taxonomic levels above specific. Only very few genera and subgenera of bees (all with a few species) consist of oligoleges that forage only on one of the plant families. In the Palearctic fauna such genera (including three monotypic) are *Camptopoeum*, *Lithurge*, *Melissina*, *Panurgus*, *Paranthidiellum* and *Tarsalia* (all on Asteraceae); *Melittur-ga*, *Rhophitoides* and *Kumobia* (all on Fabaceae); *Rophites* and *Clisodon* (the both on Lamiaceae); *Ctenoplectra* (on Cucurbi-taceae); *Halictoides* (on Campanulaceae); *Macropis* (on Primulaceae), *Panurginus* (on Brassicaceae), *Systropha* (on Convolvulaceae), *Pararrhophites* (on Peganaceae).

Apparently, the flower plants played appreciable part in divergence of some phyletic lineages of bees. However, traces of their influence on bee selection were masked by numerous subsequent changes of foraging habits of bees.

2.6. Foraging behavior. Energetics of foraging, learning for flower visitation, flower constancy, and the organization of bees foraging are discussed. It is concluded that the theory of optimal foraging is of a small importance for recognizing the main laws and features concerning to the foraging behavior of bees and their distribution on different plants.

2.7. Pollination of entomophilous plants. Entomophilous crops (190 species) cultivated in Russia and neighbouring countries are listed. There is a grave problem in seed-growing and harvestgetting of those entomophilous crops which are not pollinated by the honey bee: red clover, alfalfa, and apple (some cultivars). The wild bees which pollinate these plants are listed. About 30 bee species managed for pollination of those and some other agricultural crops are reviewed, some of these bees were introduced to other countries.

Chapter 3. Cleptoparasitic bees

3.1. Taxonomic diversity. Cleptoparasitic species are known in five families of bees: Halictidae, Ctenoplectridae, Megachilidae, Anthophoridae, and Apidae. The Table 2 shows the taxonomic diversity of cleptoparasitic bees with the suprageneric taxa consisting of cleptoparasites only marked by an asterisk (column 1), the nearest ancestor of each cleptoparasitic taxon with references (column 2), its distribution (column 3), and hosts (column 4). In their morphological differentiation, the related cleptoparasitic species, as a rule, achieved the generic or even tribal ranks. Exceptions are rare: two parasitic bumble bee species (*Bombus hyperboreus* and *B. inexpectatus*) and some parasitic allopapine species in the genera *Allodape*, *Atlodapula*,

Braunsapis, and *Macrogalea*. In the World fauna of bees there are 111 parasitic genera (21.7 % of all recent bee genera), including *Lestrimelitta* and *Cleptotrigona* (obligate robbers of other meliponines).

3.2. Origins of cleptoparasitism. Cleptoparasitism arose in the Apoidea no less than 34 times. This process began on early stages of the bee evolution. The very large and diverse, subfamily Nomadinae (36 genera of 9 tribes) consists only of parasitic species. Cleptoparasitism develops from facultative habits of some bees to usurpate nests of the same or closely related species. Those bees, which became parasites relatively not long ago, occupy the nests of related genera (or rarely – related species). Independent transitions to cleptoparasitism in different bee taxa are accompanied by similar morphological changes.

3.3. Relation «parasite—host»: a taxonomic aspect. The majority of the non-nomadine parasitic genera and tribes are considered to take their origin from their host taxa or at least from some other nesting bees of related genera. Of the large and widely distributed cleptoparasitic genera, only *Sphecodes*, *Coelioxys*, and *Stelis* parasitize in nest of some unrelated bees as well. The subfamily Nomadinae take especial place in the pattern of host-parasite relationships in the Apoidea. Its representatives parasitize in nest of most taxa of nesting bees. Cleptoparasitic bees were not found in nests of the subfamilies Hylaeinae and Euryglossinae, and of some small tribes with biology almost unknown.

3.4. Relation «parasite—host»: a biological aspect. There are three types of cleptoparasitism in bees: «Nomada-like», «Sphecodes-like», and «social» (Psithyrus-like). Females of *Nomada* and other parasitic bees with similar behavior lays their egg into a wall of the cell (fig.8-12) when their hosts are foraging. Sometimes eggs are laid into capped cells. The emerged larva of the *Nomada*-like parasite actively searches and kills the egg or young larva of the host. Females of *Sphecodes* and other parasitic bees with similar behavior destroy the host brood and sometimes also the host female. Females of social parasites replace the queens in colonies of social bees.

Chapter 4. Methods for study of bee biology. Classifications of nests

4.1. Methods for study of nests and nesting behavior. Search of bee nests, methods for study of nests in soil and plants, of behavior within nest, chronometry, individual marking, and some methods of cameral investigations are described.

4.2. About classifications of nests and kinds of the nesting of bees. A historical review of the bee nests classification is given. The classifications by Gutbier (1916), Malyshev (1936), and Stephen (in: Stephen et al., 1969) are analyzed. In their classifications of nests these authors tried to reflect also the evolution of nest constructions. Thus they produced systems, which included several hierarchically ordered attributes of location and structure of nests, as well as the nest behavior of bees. These researchers considered that the classification of nests (like the system of organisms) should reflect the evolution of nesting connected with the change of building instincts of bees. However, nobody of them has managed to involve such reliable and nonoverlapping attributes so that small changes in the structure of nests does not result in large changes in the classification. Therefore all known variants of division of nest constructions of bees into groups of the higher level should be recognized unsuccessful. Moreover, the attempts to produce a classification of nests based on a hierarchical principle are unpromising, because it is impossible to find objective criteria for weighting relative importance of the nest characters in all bees.

Part II. NESTING OF BEES AND ITS EVOLUTION

Chapter 5. Location and general structure of nests

5.1. Sites and ways of nests constructing. According to the sites and ways of nest constructing, the bees can be divided into the following groups: (1) burrowing in soil, (2) gnawing within plants, (3) using natural cavities, (4) constructing nests on exposed surfaces (open sites). In many respects such division is relative, as far as intermediate forms exist (species with plastic nesting). In the book, a detailed characteristic of nesting of different taxonomic groups of bees is given, with special reference to Palearctic species. The factors which influence the selection of a nest site are analyzed. The cases of usurpation by bees of nests belonging to females of the same or other species are described. The unusual sites for making nests are discussed.

5.2. The main parts of the nest. Sequence of nest making up. All parts of the nest (entrance into the nest, nest tumulus – Fig. 40-47, nest tube – Fig. 48-51, main burrow, lateral burrows, blind burrows, nest chamber and nest plug) are considered and classified (excepting the cell). The comprehensive synopsis of variants and details of the structure of bee nests is given.

5.3. Principal types of nest patterns. It is generally accepted (Malyshev, 1931a, 1936; Sakagami and Michener, 1962; Stephen et al., 1969; Plateaux-Quénu, 1970; Eickwort and Sakagami, 1979; and others) that the architecture of bee nests is determined by an arrangement of cells in respect to one another and to the main burrow of the nest. Just cells almost always are the obligatory and the main parts of a nest, whereas other

elements of nest structure can be completely or partially lacking. Only in the majority of the eusocial allodapines and in *Metallinella brevicornis* (Radchenko, 1978) the nests have no cells at all.

In this book, the following main types of nests are distinguished: (1) simple branched nests (fig.53-58); (2) twice-branched (Fig.59-61); (3) linear unbranched (Fig. 62); (4) linear-branched (Fig. 63-66); (5) nests with «sedentary» (on the main burrow) cells (Fig. 67-77); (6) chamber nests with the main burrow (Fig. 78-84); (7) nests consisting of «free» cells without the main burrow (Fig. 138, 139, 141); (8) nests without cells. These types are based on formal similarity of general architectural design of nests only; other parameters of nesting are not involved. In contrast to other classifications, the type of nests with sedentary cells is distinguished; branched nests are divided into simple and twice-branched; one-cell nests are not considered as a separate type, as far as such nests are not obligatorily made by any species of bees. The characteristics of each nest type are given, and all groups of bees constructing nests of each type are specified.

Chapter 6. Cell

6.1. General structure. A cell is a small cavity made by a bee for rearing brood. As a rule, only one larva develops in each cell. Most of bee species do not use repeatedly the old cells. A list of all known forms of cells is given (Fig. 85-141). Building materials (substrate, secretory, and brought in the nest from the outside) are described. Substrate materials are used more often. Their application is typical of the majority of species burrowing nests in soil or gnawing them in plants. As a rule, the substrate (soil or plant) is mechanically processed by the female, and frequently is covered with secretory lining.

The majority of the apides (excepting Euglossinae) use secreted building material – wax. As building (not as simply lining) material we consider also the thick cellophane-like pellicle made by *Colletes*, Xeromelissinae and many Hylaeinae. The materials transported into the nest from the outside can be of mineral, vegetable, animal, and mixed origin. The ways of transportation of building materials by bees are indicated. It is ascertained that in some descriptions of nests with an unusual combination of building materials the probability of repeated occupation of them by other species is not taken into account.

6.2. Methods for constructing and lining. There are three methods of constructing cells and processing of their walls by bees: pygidial, mandibular and glossar. Pygidial method is the most widely spread one (it is known for 8 of 11 families of bees). the cells are built by using pygidial plate on the 6th metasomal tergum of females. The glossar method of constructing (by using widely bifurcate glossa) is applied by bees making cell walls of a secreted polymere material. This method does not requires mechanical treatment of substrate and therefore enables some bees (many Hylaeinae, all investigated Xeromelissinae, some *Colletes*) to built their nests in natural cavities. The mandibular method of constructing cells is applied only by megachilids and apids, and, probably by some xylocopines. These bees build cells by mandibles.

The data on cell constructing in chamber nests by the halictines are analyzed. It is shown that the opinion of a number of authors (Bonelli, 1965b, 1968; Michener, 1974; Packer, 1983, and others), that these bees may construct the cells inside of the free space of chambers is erroneous. Such method of building can be realized only by using mandibles. In fact, the halictines construct cells (including embedding of their inner walls and cap) in chambers filled with soil and only by pygidial method.

The published information about lining of cells by secreted materials in different groups of bees, the chemical composition of these materials, the glands producing them, and structures used for covering of walls of cells with these materials is summarized. The cases of cell lining by plant oils are considered.

6.3. Defence functions of a cell. High hygroscoy of food stored by bees for offspring requires maintenance of optimal humidity inside cells. It is shown that the cells are usually not protected from overmoistening (Batra and Bohart, 1970; Radchenko, 1981, 1982; Bodnarchuk and Radchenko, 1985). Secretory lining of cells rather on the contrary, is important for the protection of provision from drying out. This lining usually is secreted by Dufour's gland and/or salivary glands. The significance of lining for the protection of offspring and its provision from pathogenic microorganisms is reviewed. The role of the mandibular glands secretes and plant oils brought by bees as factors of preliminary disinfection of cells is discussed. It is shown that different types of cell lining do not provide sufficient protection of the offspring from microbial invasion.

6.4. Formation of provision, laying of eggs and capping cells. Provision for larvae (except for the royal jelly fed to queen honey bee larvae) is a mixture of pollen with nectar. The majority of bees at once mortgages in each cell a full complement of food necessary for development of the larva. This method of food supply is referred to as «mass provisioning». Other method is referred to as «progressive», or «successive provisioning» – It is applied by many eusocial apides and allodapines. These bees add small portions of food into the cell as the larva grows. Composition, shape (Fig. 85-139), and consistence of provision stored by bees of different groups are considered.

Occasional firm inclusions in provision (particles of soil, small stones, etc.) can result in death of larva. Therefore one of the main functions of cells is protection food from soiling (Radchenko, 1990). The cleanness of provision is provided by different means: tamping inner walls of cells and their lining by fine particles of soil, secrets, or oil; special architecture of nests, or special nest behavior. All these means are in detail analyzed in the book. The types of gg placement and methods of cell capping are discussed.

Chapter 7. The «proto-bee» (ancestral bee) and its nest

7.1. Traditional and new hypotheses. Most of authors consider that the bees originated from Sphecoidea and that the main trend of the evolution of the wasp ancestor of bees was the transition from predation to gathering the flower pollen and nectar as food for larvae.

According to the widespread hypothesis suggested by Müller (1872, 1883) and supported by many researchers (Verhoeff, 1892; Reuter, 1913; Malyshev, 1913, 1959, 1966; Gutbir, 1916; Michener, 1953b, 1964a, 1979; Bohart and Menke, 1967; Hermann, 1979; Batra, 1980, 1984; McGinley, 1980, 1981; Budris, 1990, and others), an ancestor of bees shifted from animal food for its offspring to vegetable liquid provision consisting of nectar with a little admixture of pollen. This ancestral bee did not have special structures on its body for gathering and transferring pollen. It simply swallowed nectar together with pollen grains which then were regurgitated into cells covered inside by secretory water-proof lining.

The proposed version is based on similarity of nesting between wasps of the subfamily Pemphredoninae, especially of the tribe Psenini (these wasps store for their larvae liquid gruel that consists of masticated small-sized insects and line inner walls of cells by silk-like pellicle) with bees of the subfamilies Euryglossinae and Hylaeinae (family Colletidae). The bees of these subfamilies are almost not-pubescent (therefore externally very similar to the wasps), transfer pollen in their crops (honey stomachs), make usually linear nests in various cavities, and (as all the other colletides) cover cells by secreted pellicle similar to the lining of cells of the pemphredonines. This version is supported by the opinion on relative primitiveness of Colletidae, which have short bilobed glossa similar to the glossa of the sphecids.

Such an opinion about the origin of the bees was expressed in the well-known monography on phylogeny and classification of bees by Michener (1944) and accepted by practically all apidologists. Only 36 years later it was indirectly subjected to doubt in connection with a revision of the status and phylogenetic placement of bee groups united in the family Melittidae (Michener and Greenberg, 1980; see also: Michener, 1981). Then Michener (Michener, 1981; Michener and Brooks, 1984) carried out special research of glossal structure of bees and agreed with Perkins (1912) and McGinley (1980) that the wide, bilobed glossa in Colletidae is of secondary origin.

Despite of intensive researches of comparative morphology of bees, phyletic relationships of many large groups of Apoidea are not clear yet. In particular, no reliable synapomorphies of the main families of the lower (short-tongued) bees [Colletidae (+ Stenotritidae), Andrenidae, Oxaeidae, and Halictidae] have been found. No synapomorphies have been found also for the subfamilies of the family Melittidae (Meganomiinae, Melittinae, and Dasypodinae). These subfamilies together with the small family Ctenoplectridae take an intermediate position between «short-» and «long-tongued» bees; they probably diverged at the earliest stages of the phylogeny of Apoidea. As groups nearest to the common ancestor of the bees about in an equal degree the following taxa can be considered: Paracolletini, Rophitinae, Andreninae, and Melittinae.

In the book, a new hypothesis on the «proto-bee» (nearest common ancestor of the bees) is suggested. It includes the following statements (Table 3) differing from the previous hypothesis: (1) the proto-bee transferred pollen on the surface of its body (not in crop); (2) it stored dough-like (not liquid) provisions for its larvae; (3) it did not line cells by secreted or other substances; (4) it dug nests in soil (not built of them in natural cavities); (5) for building of nests it loosened soil by mandibles and took soil out from the main burrow by use of the metasoma (it did not dig and threw out soil by the legs as do many wasps); (6) it smoothed and tamped inner walls of cells using pygidial and metabasitibial plates; (7) it built branched (not linear) nests with cells oriented horizontally (not vertically, as it is necessary for storage of liquid provisions); (8) its larvae spun cocoons (that is denied by adherents of the current widespread version).

Pygidial plate is shared by most wasps and bees. It can be presumed that the lineage leading to bees has originated from the main phylogenetic branch of Sphecidae after separation of generalized Ampulicinae and Sphecinae which did not have this plate (for phylogenetic tree of wasps see Bohart and Menke, 1976, p.30, fig.7). Evolution from wasp ancestor to the proto-bee was accompanied with essential morphological changes: the development of pubescence and scopa; the widening and flattening of metabasitarsi and the appearance of brushes on them, the loss of pins on the legs, the appearance of metabasitibial plates, etc. Also significant changes in the bionomics, ethology physiology connected with the transition of imago from predation to collecting and transferring pollen and with the transition of larvae to feeding by pollen and nectar have taken place.

The transition to feeding by pollen was facilitated by gradual inclusion of pollen in diet of larvae: pollen could be admixed to provision of wasp ancestral to bees, which caught small-sized insects strewed by a pollen on flowers besides, some quantity of pollen could be brought to the nest on the body of these wasps. Pollen is reach in proteins and can substitute the animal food in the larval diet (animal food cannot be substituted by nectar containing basically carbohydrates). The transition to storage of pollen as larval food was accompanied with development of body pubescence and cleaning apparatus on legs. Proto-bee having brought pollen in plenty should have a scopa (special hair structure for concentrating and carrying pollen).

The sequence and time of the appearance of various evolutionary innovations in the stem lineage from the wasp ancestor to the proto-bee are not clear, as traces of this process are completely absent in paleontological data. All known fossil bees (see reviews: Zeuner and Manning, 1976; Michener, 1979) belong to recent families

and subfamilies, and even in overwhelming majority – to recent tribes and genera. The known fossil remains of nests presumably ascribed to bees do not add clarity. Therefore reasonably argued hypotheses can be put forward only concerning the nearest common ancestor of recent bees – the proto-bee. In necessary cases for an analysis non-specialized taxa of Sphecoidea are taken as «out group».

7.2. Pollen carrying on the body surface. The following four arguments can be put forward in support of the view that the proto-bee transferred pollen in a scopa: (1) plesiomorphy of flattened metabasitarsus in bees; (2) improbability of multiple (4-5-times) independent appearance of pubescence and a scopa in different branches of Apoidea; (3) obviously secondary specialized character of carrying food in crop, feeding of larvae by liquid provisions, with construction of cells for storage of such provision; (4) incompatibility of opinion about feeding of proto-bee larvae mainly by nectar with the most likelihood model of change of their diet from animal to vegetable.

The main synapomorphy of Apoidea and actually unique character by which imago of all bees differs from Sphecoidea is the flattened metabasitarsus. The metabasitarsus of non-parasitic bee females (which carry pollen in a scopa of any type) always bears a brush of rigid inclined hairs (setae) on its internal surface. By this brush a bee combs pollen grains out from its body and forms «loads». Flattened metabasitarsus remains in species which lost a scopa (including cleptoparasitic species), as well as in males in which the metabasitarsal brush do not have such functions as in females. All these facts unambiguously demonstrate that the proto-bee formed pollen loads and that flattening of metabasitarsus has taken place at early stages of evolution from the wasp-like ancestor.

In addition to cleptoparasitic bees (111 genera of 5 families), and the mentioned above Hylaeinae and Euryglossinae, also Australian *Leioproctus cyanescens* (subfamily Colletinae) is devoid of a scopa. The last species carries large pollen grains of *Hakea* and *Grevillea* in its crop, as these grains cannot be kept between hairs of any scopa. Probably, from the same reason the scopa became reduced also in the ancestor of Hylaeinae and Euryglossinae. Another reason of loss of scopa in Hylaeinae could be the transition of their ancestors to nesting in plant substrate (see 8.2). If the absence of a scopa at bees is accepted as primary, we should accept that scopa has arisen independently 2-3 times among colletides and 2-3 times in main branches of bees outside of colletides. Such an supposal is extremely improbable.

7.3. Machining of cell walls. The following arguments can be forwarded as a proof that the proto-bee tamped and smoothed inner walls of cells: (1) soil walls of cells are machined by pygidial and metabasitibial plates which are destined purely for this purpose, their presence is a synapomorphy for bees; (2) overwhelming majority of the lower (short-tongued) bees machine walls of cells; (3) the proto-bee did not line cells by secretory or other materials (see below).

By tamping and smoothing of cell walls bee female protects larval provision from soiling by ground particles. Similar machining of cell walls is known in some sphecooid wasps, having the pygidial plate. Such processing has become especially significant and common among bees, because the bees cannot effectively clear the mixture of pollen with nectar from outside inclusions and their larvae cannot chew and swallow soil particles by their delicate mouth structures. Soiling of provision results in the death of larva (Radchenko, 1990).

Most of bees (Stenotritidae, Andrenidae, Oxaeidae, Halictidae, Melittidae, most non-parasitic Anthophorinae, some Xylocopini, and many Colletidae) build nests in soil (less often in rotten wood) and thus machine (tamp and smooth) cell walls or even embedded them from small particles of soil often fastened by secretory materials (Stenotritidae, Halictini, a part of Augochlorini, many Anthophorinae, and some Xylocopini), or from sawdust (some Halictini, a part of Augochlorini, *Clisodon*, and some *Paratetrapedia*). *Ctenoplectra* and *Tetrapedia* similarly process soil (brought by them in loads) for building of cells in natural cavities.

In females of taxa listed above the pygidial plate is used directly for tamping and smoothing of cell walls. All these females have also a pair of metabasitibial plates by which they rest against the walls for machining the inner cell surface and making various other works within the nest. The plates protect hairs on hind tibiae from damage. The bees of all other taxa have no the pygidial and metabasitibial plates. These plates are absent also in the relatively few species which build nests in soil but do not machine cell walls: some Hylaeinae, the majority of Colletini, *Hesperapis trochanterata*, all Fideiidae, and Pararhophitini. It can be concluded that the plates are present in all bees machining cell walls and absent in all bees not machining them.

The presence of the pygidial and metabasitibial plates in bees is correctly considered by Michener (1944) as a plesiomorphy. Each case of reduction of plates (no less than 10 times in 5 families) is successfully explained by transition to advanced types of nesting. These cases include: (1) use of mandibular method for cell construction in natural cavities or on exposed surfaces from material brought from outside or secreted (Megachilinae, Allodapini, Ceratinini, and Apidae) and construction of nests in dense wood (Lithurginae and the majority of Xylocopini); (2) use of glossar method for making cells from secretory pellicle (Hylaeinae, *Colletes*, and *Xeromelissinae*).

The pygidial plate more than likely was already present in the wasp ancestor of bees. Metabasitibial plates are absent in wasps (their function is performed by spines on the legs), but they appeared most likely yet at early stages of the evolution of the proto-bee.

7.4. Nesting in soil, the role of mandibles. The following data support the view that the proto-bee built its nests in soil: (1) the majority of the lower bees nest in soil; (2) almost all of these bees have the pygidial and

metabasitibial plates by which they smooth and tamp soil walls of cells (the transition of some bees to nesting in rotten wood was obviously secondary, as follows from the little number of such species and the relatively advanced structure of their nests); (3) the flattened mandibles which are plesiomorphous for Apoidea (Michener and Fraser, 1978) are adapted to loosened soil. The flattening mandibles became possible only after ancestor of bees abandon the predatory habits. In any case, the proto-bee having a scopa on hind legs could not already apply them for digging like wasps.

The transition to nesting in substrate other than soil or on exposed surfaces occurred independently among Apoidea many times: in rotten wood – no less than 5 times among Halictidae and Anthophoridae; in dense wood – 2 times (Lithurginae and Xylocopini), in natural cavities with cellophane-like lining of cells – 2-3 times among Colletidae; in natural cavities with use of materials brought from outside – 4 times (Ctenoplectridae, Euglossinae, the majority of Megachilinae, some Tetrapiidiini), on exposed surfaces with building of clay cells (many *Chalicodoma*, some Osmiini), wax cells (Bombinae and Apinae), cells of mixed wax and plant resin (the most Meliponinae) or of resin with inclusions of various mineral materials (some Anthidiini and Euglossinae).

7.5. Cocoon spinning. Adult larvae of the proto-bee and probably, also of its wasp ancestor spun cocoons in which they pupated. The following arguments can be forwarded in support of this view: (1) larvae of the proto-bee possessed a developed spinning structure (see below), (2) repeated independent origin of a cocoon in various taxa of bees is improbable. The strongest argument is the first (morphological): all larval characters directly connected with cocoon spinning (large antennal papillae and palpi; large salivarium opening oriented transversally and strongly developed salivarium lips; expanded labiomaxillary area, presence of hypostomal and pleurostomal carinae) are considered as unambiguously plesiomorphic for bees (McGinley, 1981).

In all families of bees, with exception of Andrenidae and very small families Stenotritidae and Oxaeidae, larvae of all or at least some species spin cocoons: in Colletidae – Diphaglossinae and Paracolletini; Halictidae – Rophitinae; Melittidae – all except Dasypodinae; Ctenoplectridae – all; Fideliidae – all; Megachilidae – all; Anthophoridae – 5 non-parasitic tribes; Apidae – all. If, on the contrary, to accept that the larvae of the proto-bee did not spin cocoon (as accepted for example by Michener, 1964), it would be necessary to admit that spinning of cocoons arose independently at least 10 times, and in all cases the same morphological larval structures appeared and in each case the secret of salivary glands was used as material for cocoons.

7.6. About secretory lining of cells. According to the hypothesis proposed, the proto-bee did not cover the inner surface of the cells with neither cellophane-like pellicle (similarly to recent Colletidae) nor other type of secreted or brought materials and used only tamping and smoothing of inner walls. The following arguments support this opinion: (1) the short bilobed glossa of colletides by which they coat inner walls of cells by rapid-setting secretory substance is obviously apomorphic (see below); (2) lining of cells usually did not occur in bees with larval cocoons; as it was shown above, the proto-bee larva have spun; (3) diversity of compositions, sources and methods shows the multiple origin of the cell lining.

The following data testify that the short bilobed glossa of colletides is an apomorphy: (1) the presence of long sharply pointed glossa in males of the hylaeine genera *Palaeorhiza* and *Meroglossa* that can be interpreted as retention of the ancestral state of this character; its apomorphic state has an adaptive-functional sense only for females; (2) superficial character of similarity between glossae of Colletidae and of Pemphredoninae wasps; (3) very complicated and specialized structure of glossa in colletides.

Almost all of the bees in which larvae spin cocoons do not cover inner walls of cells by secretory linings (cellophane-like, silk-like, lacquer-like or wax-like). Only a very few exceptions are known: Diphaglossinae, Paracolletini, *Melitta*, Eucerini, many Exomalopsini, and some Emphorini. In some bees larvae do not spin cocoons and females do not line cells: Dasypodinae, some Panurginae, and the majority of Xylocopinae. The negative correlation between cocoon spinning and cell lining can be explained by two reasons, which are not mutually exclusive: (1) they have similar functions for the protection of prepupae and pupae, therefore spinning of a cocoon in the lined cell is redundant; (2) salivary glands which secrete a material both for cocoon spinning by a larva and for cell lining (partly) by an imago, apparently, can intensively function only at one of the ontogenetic phases (Michener, 1964a).

Independent appearance of cell lining in different groups of bees is indirectly confirmed also by data obtained in the last 15 years about differences in its chemical structure and sources (Norden et al., 1980; Cane, 1983; Duffield et al., 1983; Cane, Carlson, 1984; Kronenberg, Hefetz, 1984; Hefetz, 1987, and others). So, some bees line cells by the secret of the salivary glands (for example, *Hylaeus* and *Panurginus*), the others use the secret of the Dufour's gland or a mixture of both secrets (in particular, *Coletes*). In the secret of the Dufour's gland in Colletidae, Oxaeidae, Nomiinae and Halictinae prevail lactones, in Andrenidae and Melittidae – keton-carbones, in Anthophorini and Habropodini – triglycerides. Also the polyfunctionality of the Dufour's gland and relative independence of its development from cell lining are discovered. Females of different bee taxa use different parts of their bodies for cell lining: Colletidae – glossa; Halictidae – metabasitarsal brush; Anthophora – flabellum; etc.

7.7. Provisions for larvae was dough-like. The provisions stored by the proto-bee for its larvae had the consistency of a dough. In support of this opinion the following arguments can be put forward: (1) the possibility to collect a plenty of pollen by use of a scopa (in order to compensate losses of fats and proteins with change from animal to plant food); (2) necessity of various special construction of cells (water-proof lining, additional

protection against soiling of provisions) and their arrangement (vertical orientation of cells for storage of liquid provisions); (3) storage of dough-like provisions by the overwhelming majority of the lower bees.

The storage of more or less liquid provision (i.e. of such, which contain less pollen than nectar) is rare among Apoidea. Provision of such consistency is stored by the majority of Colletidae (except some Paracolletini), Oxaeidae, *Melitta* (Melittidae), many Anthidiini (Megachilidae), the majority of Centridinini, Anthophorini, Habropodini, and all Eucerini (Anthophoridae), as well as by Apidae (many apides store honey and pollen separately). The materials and methods used for making or lining cells are essentially different in these taxa.

7.8. Nest architecture. The proto-bee built branched nests with cells horizontally oriented. Such type of its nest is indirectly proved by following data: (1) building of such nests by the overwhelming majority of bees and wasps nesting in soil; (2) specializedness of twice-branched, linear, linear-branched, chamber nests and nests with sedentary cells, as well as nests with vertically oriented cells (usually adapted for storage of liquid provisions).

Chapter 8. Evolution of bee nesting.

8.1. Evolution of nesting in burrowing bees. An essential step in the evolution of nesting in burrowing bees was the initiation of embedding of the inner cell walls from fine particles of soil. Among transformations of general architecture of nests which became possible owing to such strengthening of cell walls the nests with sedentary cells on the main burrow should be specially mentioned. From this type of nests originated chamber nests (many Halictinae and some Proxyllocopa) and linear nests with cells located within the main burrow (for example, some Anthophorinae). The chamber nest with comb-like arrangement of cells which have lining soil walls is the highest form of the evolution for burrowing bees. This type of nests is a blind branch in the evolution of nesting. The appearance of linear non-branched nests was important for further evolution of nesting of bees. It was one of the main preconditions to transition of building of nests from soil to plants.

8.2. Changes of the nest substrate. The transition to gnawing nests in plant materials arose independently among bees no less than 6-8 times in four families (Colletidae, Halictidae, Megachilidae, and Anthophoridae) (Fig. 142). Migration of some Halictinae, as well as *Clisodon* and some *Paratrapedia* (Anthophorinae) from soil to rotten wood have not resulted in significant changes in methods of building nests because the new substrate differs to only a small extent in its structure from soil and in any case it permits to process cell walls by pygidial method.

Essential transformations in the morphology and biology have taken place in the bees which have begun to nest in plant materials with strong fibrous structure. The main change is the transition from pygidial to mandibular method of constructing cells accompanied by the loss of pygidial and metabasitibial plates in females. Other morphological change apparently connected with nesting in dense plant substrate is partial (in Xylocopinae) or complete (in Megachilidae) loss of the scopa on the hind legs. These bees use their hind legs more actively as a rest during gnawing nests.

Fig. 142. Main directions of evolution of nesting in bees

I – proto-bee (nearest common ancestor of the superfamily Apoidea), Rophitinae, Dasypodinae, some Anthophorinae; 2 – some Colletidae, Stenotritidae, Oxaeidae, some Halictidae, ? Meganomiinae, *Melitta* group, some Anthophoridae; 3 – some *Colletes*; 4 – some *Colletes*; 5 – many *Colletes*; 6 – Xeromelissinae, many Hylaeinae, some *Colletes*; 7 – some Hylaeinae; 8 – some Halictinae; 9 – many Halictinae; 10 – some Halictinae; 11 – some Halictini, many Augochlorini; 12 – some Halictini, separate Augochlorini; 13 – some Anthophorinae; 14 – some *Proxyllocopa*; 15 – some Anthophorinae; 16 – *Clisodon*; 17 – many Xylocopinae; 18 – some Xylocopinae; 19 – Fideliidae, Pararhophitini, *Hesperapis trochanterata*; 20 – some Anthophorinae; 21 – some Anthophorinae; 22 – Lithurginae; 23 – many Megachilinae; 24 – some Megachilinae; 25 – some Megachilinae; 26 – *Ctenoplectra*, *Tetrapedia*; 27 – some Euglossinae; 28 – moust Apidae.

I – nests in soil, II – nests in rotten wood, III – nests in stems and wood, IV – nests in natural cavities, V – nests on exposed surfaces

When preparation of the present book to press was completed, 2 papers were published (Alsina R.-A. and C.D. Michener. 1993. Univ. Kansas Sci. Bull., 55:124-162; Silveira F.A. 1993. Ibid.: 163-173), in which the status and phylogenetic position of some groups of higher («long-tongued») bees was revised. Additions and changes connected with these publications, could not be included in this book. We shall note only that the affinity of the family Ctenoplectridae to the tribe Tetrapediini (Anthophoridae) and to the family Apidae, shown earlier by one of the authors of the present book (Radchenko, 1992b, p.22; also see sections 8.1 and 8.3) based on biological parameters, received morphological confirmation in the paper by Silveira (1993, p. 169, 172-173). These taxa accepted in the paper by Silveira as Ctenoplectrini, Tetrapediini and «apine line») respectively are sister-groups, and all the main biological transformations connected with the transition to nesting in natural cavities occurred apparently already in their common ancestor, i.e. in one line, not in two parallel lines leading to numbers 26 and 27 on fig. 142.

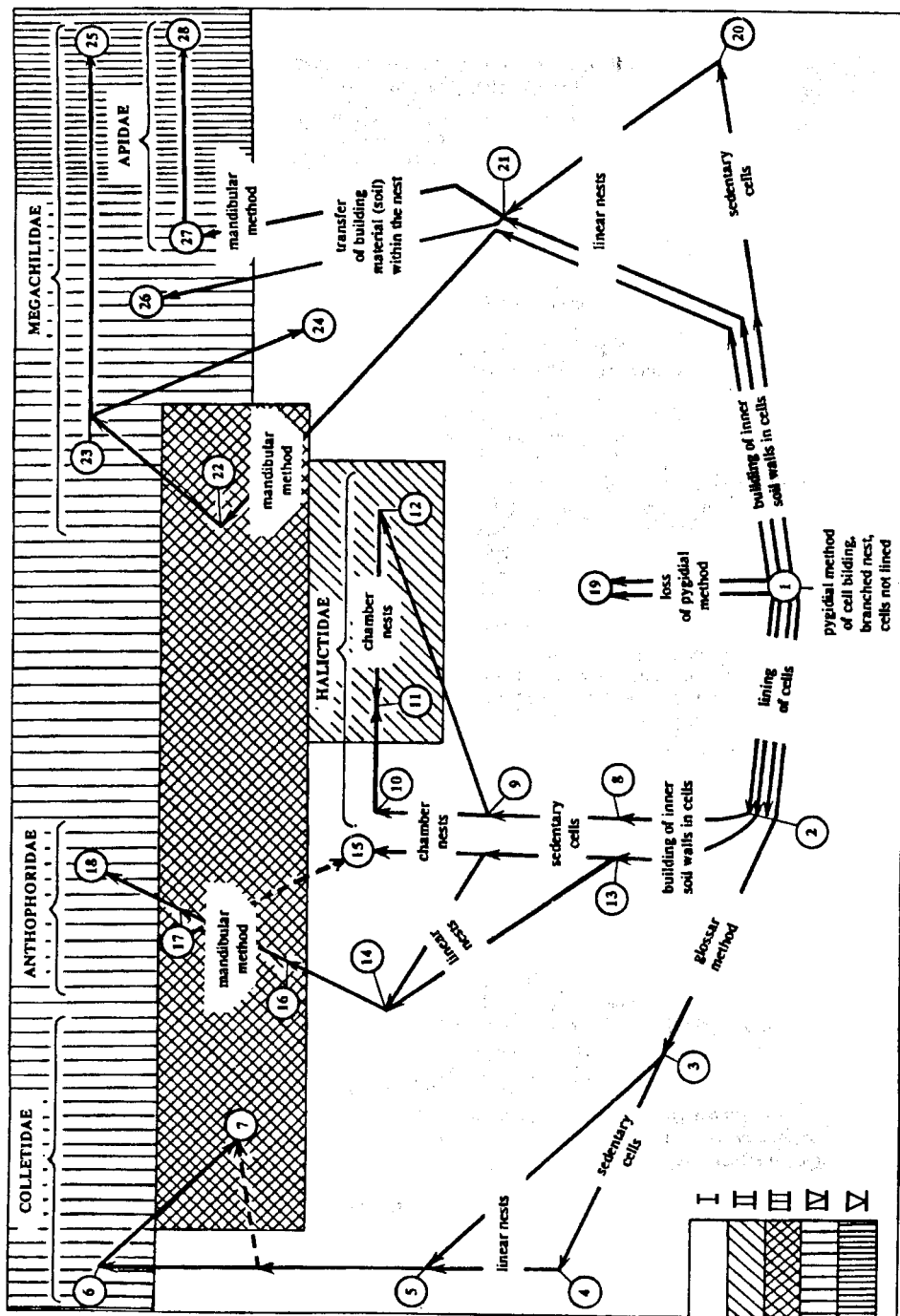


Fig. 142

The complete loss of scopa testifies that the nearest ancestor of the family Megachilidae hollowed out its nests in plant materials (not in soil; see below). Apparently, the loss of the scopa in hylaeines also was a result of nesting in plants. This consideration is corroborated by the following data: in all species of Xeromelissinae (family Colletidae) which build their nests in plants the metatibial scopa is reduced and its reduction is compensated by partial carrying of pollen by the metasomal scopa.

8.3. Transition to nesting in natural cavities and on exposed surfaces. Nesting in natural (ready) cavities independently arose no less than 10 times in five families of bees (Colletidae, Ctenoplectridae, Megachilidae, Anthophoridae, and Apidae) (Fig. 142). In the book four the main directions of transition to using natural cavities are distinguished.

The first direction concerns some colletids (Xeromelissinae, many Hylaeinae, and some *Colletes*), which build their cells by glossar method using dense secretory cellophane-like pellicle. This pellicle is rather building than lining material enabling to build cells in natural cavities.

The second direction was used by *Ctenoplectra* (Ctenoplectridae) and *Tetrapedia* (Anthophorinae). They retain pygidial method of building cells from fine particles of soil brought by them in «loads» into natural cavities and fastened by plant oil.

The third direction peculiar to Megachilinae and some Xylocopinae, was realized through an intermediate stage of gnawing of nests in plant materials. The basis of this trend was the transition from pygidial to mandibular method of cell building.

The last, fourth direction which resulted in nesting in natural cavities was realized by the ancestor of Apidae. The initial evolution of nesting of this group, more than likely, was similar to that of Ctenoplectridae and Tetrapediini (Radchenko, 1992b). An ancestor of Apidae has begun to use plant resin (instead of, for example, plant oil) for fastening particles of mineral substances. Transporting of resins which are difficult to remove from hairy scopa have resulted in the transformation of the scopa on the hind legs to the «corbiculae». The transition to use of resin has resulted also in change of the method of cell building from pygidial to mandibular, as the processing of resins by the pygidial plate is extremely difficult. Further evolution of nesting in Apidae was accompanied with use of secreted wax. Owing to high plasticity of wax, a number of bees (in particular, species of *Apis*) reached the top of perfection of nesting among bees.

8.4. Evolution of nesting in Megachilidae. The megachilids are characterized by the highest diversity in sites of nests and used materials. We reject the hypothesis by Eickwort et al. (1981) (stated firstly by Gutbir, 1916) that this group has arisen as nesting in soil, where they began to build cells using plant materials. In our opinion, the formation of megachilids has taken place after transition of their ancestor to building of nests in plant substrate. The following arguments corroborate the last statement: (1) reduction of the scopa on the hind tibiae of females that is connected with the transition to gnawing nests in plant substrate (see above); (2) presence of spines on the apices of the fore and middle tibiae of females which in all other groups of bees are intimately linked with gnawing nests in plants and do not occur among bees primarily nesting in soil (these spines are partially reduced or transformed into round plates in some megachilids which secondarily passed to nesting in soil); (3) adaptation of female mandibles (except of some special cases) to building of nests in plants rather than in soil; (4) the transition to the application of plant materials for cell construction is more likely for bees nesting in plants than in soil. In the book, this transition is discussed in details, as well as the further evolution of nesting in megachilids including the origin of nesting on exposed surfaces.

8.5. The main trends in the evolution of bee biology. All above-mentioned changes of the biology in the early stages of the evolution of bees may be grouped into two main trends which also determine the evolution of many other groups of animals.

The first trend is the maintenance of geographical and ecological expansion of bees: mastering of new substrates for nesting, building of cells from materials brought from the outside or use of secreted materials, etc. The second trend is the increase of care for immature offspring: lining of cells and/or embedding of additional inner cell walls from fine particles of soil for protection of offspring against drying and of larval provisions against soiling; treating of cell walls with secreted fungicide and bactericide substances as well as addition of these substances to the provisions against pathogenous and mouldy fungi and microbial invasion; the control for immature offspring, and finally, the transition to social life enabling to solve all problems of care for offspring more effectively.

PART III. SOCIAL LIFE: THE MAIN FORMS, ORIGIN, AND EVOLUTION

The superfamily Apoidea is one of the five groups of insects (along with termites, ants, vespides, and sphecids), in which true social life (eusociality) is known. In each of these groups the social life arose independently. Moreover, in bees eusociality appeared repeatedly many times. At present, it is known in the following families of bees: Halictidae (in tribes Augochlorini and Halictini), Anthophoridae (in tribes Allo-dapini, Ceratinini, and Xylocopini) and Apidae (in all four subfamilies: Euglossinae, Bombinae, Meliponinae and Apinae). In bees, various forms of sociality are found including forms intermediate between solitary and eusocial life. It was the study of bee biology that has allowed to reconstruct the main pathways and factors of origin and evolution of sociality in aculeate hymenopterous insects.

Chapter 9. The main forms of sociality in bees

9.1. The forms of sociality: terms and classification. According to the majority of the modern authors (E. Wilson, 1971, 1975; Hermann, 1979; Starr, 1979, 1985; Andersson, 1984; Kipyatkov, 1986; Zakharov, 1991, and others), eusociality is only such coexistence of adult individuals in the same nest when, firstly, they belong to two generations, secondly, they exhibit cooperative activity and, thirdly, the females are separated into castes including reproductive one. Among eusocial colonies, Michener (1969a, 1974) and E. Wilson (1971) distinguish the primitive and advanced ones (table 4). An other approach to classification of eusocial colonies consists in their division into monogynous (or haplometrotic) and polygynous (or pleometrotic). The last-mentioned terms are often used in a broad sense to indicate the number of females founding a colony. Another form of sociality, in which a community is formed by a single female taking care for its immature offspring (feeding it or, at least, guarding till its emergence) was named as «subsociability» by Wheeler (1923). Later, Michener (1953b) restricted the use of this term only to the cases where a mother directly feeds larvae. Michener's approach was accepted also by E. Wilson (1971). In our opinion, it is reasonable to return to initial Wheeler's understanding of this term and include into the group of subsocial insects all that species in which any parental care during development of offspring is observed, because such a care, irrespective of the presence or absence of direct feeding of larvae, leads to the origin of eusociality.

An analysis of the known forms of sociality and of appropriate terminology has allowed to improve essentially their current classification (Table 4). The offered classification is compared with the system worked out by Michener (1969a, 1974, 1985). Important changes are introduced by us also in the definitions of some terms: (1) so called communal colonies of solitary species and compound nests of subsocial species are considered as the same group of compound nests; (2) the initial sense of the «subsociability» concept that has been forgotten for almost 70 years since it was introduced by Wheeler (1923) is restored; (3) the definitions of «primitive-subsocial» and «eosocial» colonies are extended and both types of colonies are united in the group of subsocial colonies; (4) «quasi-» and «semisociality» are ascertained as short-term and non-obligatory stages in the life of eusocial colonies; all other known «parasocial» colonies in non-eusocial species are an example of incidental joint building or foraging the same cell by two or more females of solitary bees in result of errors in location of their nests.

9.2. Aggregations of individuals and nests. The book contains a review of aggregations of bee nests and of bee individuals (sleeping aggregations and compound nests). It is considered that, contrary to the opinion of some authors (Stöckert, 1923b; Grasse, 1942; Michener, 1958, 1969a, 1974, and others), both kinds of aggregation bear no direct relation to the origin of eusociality.

9.3. Subsocal colonies. These colonies occurs widely in Halictinae, Xylocopinae, Euglossinae, and, obviously, in some Nomiinae, i.e. only in those three families for which eusocial life is known. Natural groups of subsocial colonies are distinguished according to the degree of the development of maternal care for offspring: (1) only guarding it by mother, (2) also controlling offspring development by periodic checks of cells, (3) regularly contacting with larvae which mother directly feeds.

In bees, feeding the offspring by females characterizes mainly the initial («subsocal») stage in the formation of eusocial colonies of bumblebees and allodapines. Purely primitive-subsocial colonies with direct feeding the offspring by mothers are found out only in some species of the allodapines Michener (1964b, 1974) considered these colonies to be a secondary phenomenon (as the result of reversion from eusociality). Females of some species of *Ceratina* check periodically the development of their offspring. Other representatives of this genus and all non-eusocial species of the tribe Xylocopini only actively guard their nests. According to the degree of maternal care for offspring, the primitive-subsocial colonies of halictine belong to the 2nd group, as their females apparently control the development of offspring rather than only guard it.

The form and extent of help to a mother by emerging daughters highly vary in eosocial colonies of bees. On the whole, the behavior of individuals within primitive-subsocial and eosocial nests of bees has not been yet adequately studied. Such information would be very important as far as just these communities are the only real steps leading to eusocial life.

In the sections 9.4-9.6 brief characteristics structure of nests, types of larval feeding, caste differentiation and determination, division of labour, egg-laying by workers, etc. are given for eusocial colonies of ceratinines, allodapines, xylocopines, euglossines, meliponines and apines.

Chapter 10. Eusocial colonies of halictine bees

10.1. History of discovery and study of social life in halictines. The presence of eusociality in halictines was presumed by many authors even in the 19th century. The evidence that a nonreproductive working caste is present in halictine colonies was first published by Noll (1931, 1933), who was the first to attempt artificial management of halictine bees (in particular of *Evyllaenus malachurus*). Extensive studies of eusocial colonies of halictines had been started at the end of 50s. Most of the numerous researches of halictine nesting that appeared after discovery of a simplified method of their rearing (Michener and Brothers, 1971), were carried out on artificially created «semisocial» colonies, in which one of the working individuals functioned as a queen.

Such a female differs essentially from a true queen in many parameters of behavior, physiology, and often also in morphology.

In many experiments carried out by different authors, artificial colonies, composed from nonrelated individuals were used, what, unfortunately, is not always possible to conclude from the texts of the publications. A source of confusion was also the use of the term «queen» for both the true queen (mother of the worker individuals) and for ovipositing female, dominant over sisters or unrelated specimens of the same generation in «semisocial» groups. Therefore some conclusions received in experiments on artificial colonies require confirmation on natural colonies of halictines.

The researches of halictines in 50-80s, despite some defects of used techniques, give brilliant results and lead to many discoveries arguing for Hamilton's (1964b) hypotheses of a haplodiploidy. In the book, the distribution of eusociality in different groups of Halictinae is analyzed. The Table 5 contains a list of all species of halictines in which eusocial life is found or supposed with a high degree of probability (they are marked by an asterisk).

10.2. The foundation of colonies. Foundation of nests by single foundresses and cases of the polygynous foundation of colonies are described. The opinion of some authors (Michener, 1958, 1969a, 1974; Knerer and Plateaux-Quénu, 1966a) about the polygynous foundation of nests as an obligatory stage of development of most eusocial colonies of halictines, was not confirmed in the later researches (for example, by Packer and Knerer, 1985). It is shown, that all information on existence among halictine of semisocial species (see Michener, 1969a, 1974, 1990a) actually concern cases of polygynous foundation of colonies by eusocial species.

The suggestion put forward by Verhoeff (1897) and shared by Michener (Michener, 1974, p. 198) about incubation of brood in chambered nests, seems unconvincing. Incubation of brood requires large expenditures of energy, which are possible only for actively feeding foundress, that is not actually observed.

10.3. Eusocial life: castes and hierarchy. The composition of the first and subsequent offsprings in colonies of halictines is analyzed and dependence of the proportion of sexes in working offsprings from the degree of development of sociality is shown. In most eusocial halictines castes weakly differ morphologically because of wide overlap of sizes of the queen and the workers. The belonging of a female to this or that caste can be usually determined only from studies of her function in the family. Mechanisms of maintenance of the caste structure in halictines are yet poorly known. The aggressive behavior of a queen, directed on suppression of development of ovaries in workers, as the main mechanism of behavioral domination of a queen, in its obvious form is not observed in the true eusocial colonies of all investigated halictines.

10.4. Family nest and nest behavior. Behavior in the nest, division work, peculiarities of a nest defence and mechanisms of the recognition of the members of the colony are described.

10.5. Rearing of reproductive offspring and disintegration of the family. Reproductive offspring in halictines, as a rule, is reared only before disintegration of the family. The role of the early copulation of females (just after emergence) in their future becoming queens is analyzed. In temperate zones, in most halictines a family exists one season only, during which 2-3 offspring are produced, totally numbering on the average in 50 or less often 100 individuals. Only in *Evyllaes marginatus* the colony persists 5-6 years and up to 15 thousands of individuals are produced.

Chapter 11. Bumblebee family

11.1. Founding of a family. Families as a rule are founded only by young overwintering females. By the places used for building nests bumblebees can be divided in those building nests in, on or above soil; some species (for example, *B. pratorum*) have plastic nesting. As building material is used moss, dry leaves, grass, dust of rotten wood, etc. The nest is also strengthened by use of wax. At the bottom of the nest, one large wax cell (named brood chamber or package with brood) is formed. The number of eggs laid in it by female is usually 8-16. The larvae feed on a pollen, placed in the brood chamber. As the larvae grow, the female adds food. The larvae feed 6 to 14 days, then they spin a cocoon. Above these cocoons the female builds a new brood chamber.

11.2. Rearing of the brood. The bumblebees larvae receive pollen by two different ways. Some species feed larvae only by regurgitated mixture of pollen with honey, other species build wax pockets filled with pollen on the walls of the brood chambers. From these pockets the larvae consume pollen on their own. According to this difference all bumblebees are divided into pocket-makers and species not making pocket. It is shown that the available information do not allow to establish precisely the differences of species in duration of preimaginal development.

11.3. Microclimate of a nest and regulation of temperature. Bumblebees have an effective system of control of temperature, respiratory gases, and humidity inside of a nest. Moreover they are able to raise the temperature of their body in flight. All these peculiarities enable them to exist in zones with low temperature and considerable fluctuations of weather conditions. Calculations of energy expenditure of females during incubation are given.

11.4. Caste differentiation and division of labour. The first offspring in the bumblebees, as a rule, consists of workers having undeveloped ovaries and usually being smaller than the queen. Mechanisms providing morphological differentiation of castes (first of all in the size of body) are analyzed. The division of work between individuals in a family is closely connected to the sizes of their bodies. Data on the proportion of «house» workers and foragers in different species, and peculiarities of the communication between individuals making various work or defending the nest are discussed.

11.5. Maintenance of the caste structure. The queen suppresses reproductive abilities of the workers by inhibition of the development of ovaries in workers with a pheromone. In the book, the contradictions in the data on effect of queen pheromone on reproductive development of individuals are discussed. It is shown, that the pheromone can simply indicate to workers the ability of the queen to reproduce. The information on eggs laid by workers and reasons for eating by the workers of some eggs laid by the queen are analyzed.

11.6. Rearing of reproductive offspring. The rearing of the reproductive offspring is the final stage in the life of family, after which it never comes back to producing of workers. The role of various factors («workers/larvae» ratio, quantities and quality of the food received by the larva, consumption of juvenile hormone, etc.) in formation of reproductive females is discussed.

11.7. Disintegration of the family and gyne hibernating. The bumblebee family usually does not exceed 100-200 individuals. The largest bumblebee families are found in Mexico, where one nest of *B. medius* contained 2183 individuals (Michener and LaBerge, 1954), and in equatorial Brasil, where in one family of *B. transversalis* 3056 individuals were reared (Dias, 1958). Young reproductive females of most bumblebee species after copulation go into their winter diapause. It has been found that short-term narcotization of young bumblebee females by CO₂ gas promotes intensive ovarian and egg development and allows them to found nests without passing diapause. This effect was for the first time established in Institute of Zoology, Ukrainian Academy of Sciences (Bodnarchuk, 1982; about priority see: Radchenko, 1989a). Hereinafter it was independently discovered by other researchers (P.Röseler and I.Röseler, 1984; P.Röseler, 1985), and now used for year-round rearing of *B. terrestris* in artificial conditions.

11.8. Usurpation of nests. Females of many bumblebee species have parasitical tendency to grab nests of their own or other bumblebee species. Numerous reports that *B. hyperboreus* in the Arctic lead a solitary life, have appeared faulty. This species usurp nests of other bumblebee species: *B. arcticus* and *B. jonellus*. Obligat cleptoparasites of bumblebees are the species of the genus *Psithyrus*. In our opinion ability of cuckoo-bumblebees to parasitize at biologically different hosts can be explained by feeding the brood of the parasite by workers of the host identically to the feeding by them of the reproductive brood of their queen, i.e. always by regurgitated food.

Chapter 12. Origin of social life

12.1. Hypotheses for the mechanism of caste origin. The origin of eusociality pose a serious problem for biologists as far as it cannot be explained by the theory of classical (or individual) natural selection that is always directed against any restrictions of reproductive chances of individuals. Hence, eusociality may arise only in the case where individual selection is blocked by some factors or overrided by a specific selection with an opposite direction. In the book, the hypotheses of family selection (Darwin, 1859, and others), group selection (Williams and Williams, 1957; Wynne-Edwards, 1962; D.Wilson, 1980, and others), mutualism (Michener, 1958, 1969a, 1974), polygynous family (West-Eberhard, 1978a), and parental manipulation (Alexander, 1974) are discussed in details. It is argued that all these hypotheses cannot explain the origin of a sterile caste in eusocial insects.

Such explanation is given only by the theory of kin selection. The key idea of this theory proposed by Hamilton (1963, 1964a), consists in the possibility of an individual to transmit its genes to the next generation not only directly (by reproduction) but also by rearing of close relatives (indirect contribution). Hamilton introduced the concept of inclusive fitness of an individual as a sum of direct and indirect genetical contributions. According to the kin selection theory, the refusal of an individual from its own reproduction for rearing another's offspring is possible under the following conditions (the formula was specified by Craig, 1975, and West-Eberhard, 1975):

$$(K -) \frac{n_i}{n_0} > \frac{r_0}{r_i}, \quad (12.2)$$

where K – relative gain in the number of offspring reared owing to the help with an altruist, n – the number of reproductive offspring (n_0 – of a solitary female, n_i – in a colony per one member, participating in rearing of brood), r – genetic similarity (r_0 – of a female with own offspring, r_i – of a member of a colony with reproductive offspring of the colony).

12.2. Haplodiploidy hypothesis. Within the framework of kin selection theory, Hamilton (1964b) found the explanation for eusociality in Hymenoptera. In them there is an asymmetry in genetic similarity between individuals due to the haplodiploid mechanism of sex determination. As is known, in the Hymenoptera males

are produced by unfertilized haploid eggs through arrhenotoky and females by fertilized diploid eggs. Because males derive from a haploid egg and thus have gametes of only one type in the genome this gamete must be present in the genome of all its daughters. The second gamete received from the mother will be one of her two gametes. As a result, the mean genetic similarity (the proportion of identical gametes, hereinafter indicated by the letter r) among sisters (based on the parents) is $3/4$ while between females and their offspring it is $1/2$, because they carry only one of her gametes (Fig. 143).

Thus, all things being equal (primarily when there is on average an equal number of offspring raised independently or in a colony per female), due to asymmetry in the arrangement of gametes in the offspring, it is genetically advantageous for the females to be nonreproductive in order to raise her sisters and to become a worker for her mother. At the same time this is also advantageous for the mother: in becoming the queen, she may instead of secondary offspring (with which $r = 1/4$), which she would have by the end of the season in a solitary existence, produce her own offspring (with which $r = 1/2$; Fig 144). It is precisely this mutual interest that was the basis of the appearance of eusociality in Hymenoptera. Hamilton's discovery was called the haplodiploidy hypothesis or the « $1/4$ -relationship hypothesis». Subsequently, asymmetry in genetic similarity between the individual and siblings of the opposite sex was also found in many termites, the only group of eusocial diploid insects. Such asymmetry in termites is the result of a complex system of translocations of sex chromosomes (Lacy, 1984; Luykx, 1985).

As follows from the formula 12.2, the inequality can be more easily met when the ratio r_o / r_i is minimal (less than 1). This minimal value can be obtained (1) only in organisms with asymmetrical distribution of gametes in the progeny (either haplodiploidy or especial variant of diploidiploidy observed in many termites); (2) only by five strategies (Table 6, strategies **E**, **G**, **H**, **I**, **L**). Of them strategy **G** is not realized in the nature at least in the initial stages of eusociality, and strategies **E** and **L** can develop only from strategies **H** and **I** at the later stage of eusociality evolution. In eusocial bees, all four variants (strategies **E**, **H**, **I**, and **L**) are found.

Table 6. Expected ratio of relatedness of a female to its own offspring (r_o) to its relatedness with reproductive offspring in a colony (r_i) for females with various life strategy in diploidiploid (d-d) and haplodiploid (h-d) organisms (single mating; sex ratio 1:1, except the strategy **G; female took part in rearing of offspring)**

Females with various life strategies	r_o / r_i	
	d-d	h-d
A <i>Solitary female</i> (compared to $r = 1/2$ or $r = 1/4$ respectively for the strategies «queen» and «sister»)	1	1
B <i>Queen</i> of a colony in which workers do not take part in egg-laying ($r = 1/2$ with its own offspring)	0.5	0.5
C <i>Queen</i> of a colony in which all males are produced by workers ($r = 1/2$ with its own daughters and $r = 1/4$ with grand-sons)	0.67 (2/3)	0.67 (2/3)
D <i>Sister</i> (of a queen) in a polygynously founded colony refusing own reproduction and rearing reproductive offspring of its dominant sister – «queen» (for d-d $r = 1/4$, for h-d $r = 3/8$ with nephews and nieces)	2	1.33 (4/3)
E <i>Sister</i> which in contrast to the foregoing rears worker offspring (for d-d $r = 1/4$, for h-d $r = 3/8$ with reproductive nieces; for d-d $r = 1/8$, for h-d $r = 3/16$ with sons of its worker nieces)	1.33	0.89
F <i>Daughter</i> (of a queen) refusing its own reproduction and rears its mother offspring with sex ratio 1:1 ($r = 1/2$ in the average with its brothers and sisters)	1	1
G <i>Daughter</i> , which in contrast to foregoing rears its mother offspring with sex ratio 1:3 (for d-d $r = 1/2$, for h-d $r = 5/8$)	1	0.8 (4/5)
H <i>Daughter</i> , which rears reproductive daughters of its mother (queen) (for d-d $r = 1/2$, for h-d $r = 3/4$) and its own sons ($r = 1/2$)	1	0.8 (4/5)
I <i>Daughter</i> , which rears reproductive daughters of its mother and sons of its subdominant sister (nephews) (for d-d $r = 1/4$, for h-d $r = 3/16$)	1.33 (4/3)	0.89 (8/9)
K <i>Daughter</i> rearing cousins and its own sons in a polygynously founded colony in which its mother (queen) was replaced by its aunt (for d-d $r = 1/8$, for h-d $r = 3/16$ with cousins; $r = 1/2$ with its own sons)	1.6 (8/5)	1.45 (16/11)
L <i>Daughter</i> belonging to the first offspring and rearing the second offspring of its mothers which consists of workers rearing the reproductive daughters of the mother (her third offspring) and producing their own sons (for d-d $r = 1/2$, for h-d $r = 3/4$ with sisters and for d-d $r = 1/4$, for h-d $r = 3/8$ with nephews)	0.67 (2/3)	0.44 (4/9)

An analysis of Table 6 results is the following conclusions.

1. Genetical gains of the female which became a queen in an eusocial colony do not depend on reproductive type of organisms. Gains of a queen ($r_c/r_f = 0.5$) are more considerable than gains of a female «choosing» any another life strategy.

2. «Mixed» strategy of that worker (of haplodiploid organisms) which rears reproductive offspring consisting of its sisters and its own sons results in gains next to these of the queen strategy $r_c/r_f = 0.8$). Actually, all primitive eusocial colonies of bees and wasps are matrilineal and daughters of a queen use in them this strategy. This strategy the only one which leads to forming of the worker caste.

3. The lack of eusociality in normal diploid organisms shows that the condition « $K > 1$ » is not fulfilled in them. Cases with $K > 1$ are unknown also in haplodiploid organisms. Hence, the polygynous family hypothesis (as well as assertions on the existence of «semisocial» colonies) is based on the unrealistic initial condition.

4. For the primitive eusocial species two strategies of females with $r_c/r_f = 0.89$ are very common. The value of K parameter in them is apparently slightly more than 0.89 (exactly 8/9), and it is the greatest value of K which is known in social species.

5. When in the process of development of eusociality, the bees begin to rear the second working brood before rearing of reproductive offspring, it decreases strongly the minimal relatedness ratio (r_c/r_f which is necessary for support of genetic gains of workers. In such a case for support of eusociality by kin selection the condition « $K > 0.44$ » is sufficient. Moreover, the eusocial species with colonies in which two (or more) working broods are reared may become normal diploid and polyandrous.

Besides strictness and own internal uncontradictoriness, the haplodiploidy hypothesis has high predictability. All deduced predictions (including unexpected conflict situations which should arise in eusocial colonies because of urge of different individuals forwards getting maximum genetic gains) have surprisingly clear-cut realizations in nature.

1. Eusociality may arise in haplodiploid organisms (and in other organisms with such type of reproduction, which provides the asymmetry of genetic similarity between the parents and offspring) and do not arise in usual diploid organisms.

2. The eusocial life is possible only in the form of matrilineal colonies (or more widely – in colonies of a type «parents—children»), semisocial colonies (formed by the sisters for rearing reproductive offspring of one of them) do not exist in nature.

3. In haplodiploid organisms only females may become workers.

4. Female-foundress of a colony must be monoandrous, at least in the initial stages of origin of eusociality.

5. In primitive eusocial colony only one queen is allowable, even if the colony is founded polygynously.

6. The queen has to be able to control the sex of her offspring.

7. The conflict between genetic interests of a queen and workers in producing males should be resolved in favour of producing males by workers.

8. If females participate in polygynous foundation of a colony assisting the egg-laying sister in rearing worker offspring, they have more genetic gains than when they are solitary. The given statement was proposed for the first time by one of the authors (Radchenko, 1992a, 1992b).

Some of these predictions-consequences (the statements no. 4, 5, 7, 8) are important only at the beginning of eusociality, i.e. at the most primitive stages of eusocial life. This peculiarity is usually ignored by many critics of the haplodiploidy hypothesis (West-Eberhard, 1969, 1975, 1978a; Lin and Michener, 1972; Michener, 1974; Wittenberger, 1981; Page and Metcalf, 1982; Bulmen, 1983; Andersson, 1984; Fletcher and Ross, 1985; Gadagkar, 1985a, 1990; Kipyatkov, 1986; Queller et al., 1988, and others).

One of the arguments which was put forward against haplodiploidy hypothesis is the lack of inexorable connection between eusociality and haplodiploidy. Indeed, such diploid organisms, as termites are also eusocial. Nobody has made any available explanations of that for a long time. Nevertheless, during the last decade a unique system of sex chromosome translocations taking place during the duplication is discovered in termites. The effect of this system (asymmetry of genetic similarity between members of a colony) in a framework of the kin selection theory is analogous to the effect of haplodiploidy mechanism of sex determination in Hymenoptera (Lacy, 1980, 1984; Luykx, 1985).

Evidently, haplodiploidy by itself is not the cause for the origin of eusociality in Hymenoptera. It can only promote the kin selection, which favours the origin of a sterile caste if other prerequisites for eusociality are available. Moreover, an independent origin of the eusociality in Hymenoptera no less than 14 times (whereas among all other insects it has occurred only once) can be considered as evidence in favour of the haplodiploidy hypothesis. None of the alternative hypotheses can explain why eusociality so frequently arose just in Hymenoptera.

12.3. Polygynous founding of a family: a decision of the problem. The cases of polygynous foundation of a colony in primitive eusocial species are often put forward as the main argument against the haplodiploidy hypothesis. In reality, these cases actually are well explained and even are predicted by the haplodiploidy hypothesis (Radchenko, 1992a). As a rule, polygynous colonies are founded by sisters. Usually only one of them becomes an egg layer. Such colonies always develop into ordinary matrilineal communities. Therefore the calculation of the genetic gain of a sister that performs worker functions in a polygynously founded colony should be made for the period of the whole cycle of colony development. The reproductive offspring of a

polygynously founded colony consists of nephews and nieces of this sister; it mean genetical relatedness to them is equal to 3/8. In solitary species the offspring produced for the same period of time would consist of grandsons and granddaughters of the spring female (its genetic relatedness to them is equal to 1/4 only). Polygynous colony foundation is supported by kin selection, but it occurs only after appearance of eusociality.

Chapter 13. Prerequisites of origin and stages of the evolution of eusociality in bees

13.1. Subsocial pathway. At the present time three the main hypotheses about ways of the origin of eusociality are usually considered as independent: subsocial, parasocial, and polygynous family hypothesis. The first hypothesis admits the incipency of eusociality only in matrilineal communities, i.e. by subsocial pathway. Two other hypotheses proceed from the assumption that eusociality arise in colonies of individuals belonging to the same generation, i.e. by parasocial pathway. Many modern authors (for example: E. Wilson, 1971; Michener, 1974, 1990a, 1990b; Andersson, 1984; Ross et al., 1986; Kipyatkov, 1986) consider that both of these pathways exist in parallel and that in various groups of aculeate hymenopterous insects one of them was being realized.

Parasocial pathway does not exist actually. Firstly, no species the colonies of which finish their development only as semisocial (i.e. do not developed into usual matrilineal) are known. Secondly, the conditions of colony formation by parasocial pathway contradict to genetic interests of females which would have to become workers. As it is shown above, the only real mechanism of origin of worker caste in Hymenoptera is the mechanism postulated by the haplodiploidy hypothesis. For the realization of this mechanism, however, many conditions should be met. Therefore it is not surprising that eusociality arose not so often even in Hymenoptera. The haplodiploidy hypothesis admits origin of nonreproductive caste only in matrilineal communities, i.e. by subsocial pathway.

The subsocial pathway proposed by Wheeler (1923) was not profoundly understood by many subsequent authors (Michener, 1958, 1969a, 1974; E. Wilson, 1971; West-Eberhard, 1978a, and others), which considered it only as connected with direct feeding of larvae by a mother. Therefore ideas on which Wheeler's hypothesis of subsocial pathway was based were not developed.

13.2. Evolutionary stages of sociality. Eight stages of the evolution of eusociality in bees are ascertained by us:

I. *Primitive-subsocial stage*: (1) care for the brood by a solitary female, (2) long period of egg-laying. – Many of Halictinae, Xylocopinae, Euglossinae and possibly Nomiinae.

II. *Eosocial stage*: temporary help to the female by her daughters till founding of their own nests. – *Evyllaesus villosulus*, *Xylocopa sonorina*, *Eulaema nigrita*.

III. *Transitional stage* (facultative and very primitive eusociality): (1) some daughters remain with their mother and do not mate; (2) these daughters build cells in which their mother lays eggs; (3) the daughters partly replace unfertilized eggs laid by their mother with their own eggs; etc. – *Evyllaesus albipes*, *E. rhytidophorus*, *Seladonia confusa*, *Augochlorella striata*, *Augochloropsis sparsilis*, *Pseudaugochloropsis nigerrima*, *Ceratina japonica*, *C. okinawana*, *Xylocopa combusta*, *X. pubescens*, *X. sulcatipes*, *Euglossa cordata*.

IV. *Lower primitive-eusocial stage* (stabilization of eosocial life and its expanding to the whole population or species): (1) reduction of the first (worker) brood; (2) decrease in the proportion of males in the worker brood; etc. – *Evyllaesus laticeps*, *E. versatus*, *E. zephyrus*, many Allodapini.

V. *Middle primitive-eusocial stage* (colony integration): (1) disappearance of males in the worker brood; (2) intensification of parental manipulation; (3) non-overlapping morphological differentiation of castes. – *Evyllaesus cincipies*, *E. linearis*, *E. umbripennis*, *Seladonia hespera*.

VI. *Mature primitive-eusocial stage* (increase in the efficiency of life by a colony): (1) increase in the number of worker broods; (2) all colonies are founded monogynously. – *Evyllaesus malachurus* and *E. paucillius*.

VII. *Higher primitive-eusocial stage* (transitive to advanced-eusocial): (1) continuous rearing of offspring during a season; (2) making reserves of food; (3) thermoregulation of a colony and incubation of a brood; etc. – *Bombus*.

VIII. *Advanced-eusocial stage* (colony living for ever): (1) colony foundation only by swarming; (2) obligate age polyethism; (3) communication and information channels of management of family; etc. – Meliponinae and Apinae.

13.3. Prerequisites for incipency of eusociality. The key stage of subsocial pathway of origin of eusociality in bees is the stage III (transitional stage). On this stage, very primitive eosocial colonies arise in some nests of a solitary (in essence) species. The following biological features of a bee species are necessary prerequisites for the incipency of eusociality: monoandry of females, their ability to control the sex of offspring, to distinguish fertilized and non-fertilized eggs, to distinguish related and unrelated individuals, also maternal care for the brood, long period of egg-laying, temporary help to a mother by her daughters.

13.4. Main tendencies and constraints in the evolution of eusociality. According to current knowledge, eusocial bees with colonies of various levels of social organization distribute taxonomically as follows. Colonies of Halictinae are characterized by the widest spectrum, covering 4 stages (III-VI, two last stages are represented only by them), but do not reach highest stages. Eusocial Xylocopinae and Euglossinae are on the two lowest stages (III and IV). Colonies of recent Bombinae, Meliponinae and Apinae, on the contrary, belong exclusively to two highest stages in the evolution of eusociality (VII and VIII).

Explanation of the achieved level of sociality and even evaluation of prospects of its further evolution in different groups of bees can be given in result of an analysis of features of their nests and nesting behavior. Prospects of evolution of halictine colonies even making chamber nests up to the level of social organization of bumblebees families (stage VII) can be evaluated as very low. One of the main constraints in the evolution of sociality in halictines is unavailability of building material used by them. However, many biological features of halictines give very good opportunities for independent and repeated origin of eusociality. The evolution of eusociality in Ceratinini further than the stage III (or IV) can take place only if they will begin to build their nests without partitions, just as nests of Allodapini. The evolution of allodapine colonies is limited by the lower primitive-eusocial level (stage IV) as these bees practically do not use any building materials. It does not allow them to construct vessels for storage of forage and to build free nests. There are many biological prerequisites for successful development of eusociality in Euglossinae. Among primitive-eusocial species of bees the bumblebees approached advanced-eusocial level most closely. Bumblebees have many biological prerequisites for further evolution of social life.

- sum*, *Seladonia*, *Vestitohalictus* / *Halictus*; *Evylaeus*, *Lasiogloss-*
ropsis Augochlorini – *Augochlora*; Halictini
Anthocopa, *Hoplitis* Osmiini – *Osmia*; *Augochlorella*, *Augochlo-*
Chalicodoma – *Megachile*; *Exoneurella* – *Exoneura*.
- Acanthomelecta (Melectini) 56
 Afrodialictus (Evylaeus subg.) 54
 Afromelecta (Melectini) 56
 Afrostelis (Anthidiini) 53-54, 59
 Agapostemon (Halictini) 97, 117, 120, 174
 virescens (F.) 150
 Aglae (Euglossini) 59-60
 Allodape (Allodapini) 52, 59, 155
 dapa Strand 13
 exoloma Strand 156
 mucronata Smith 14, 145, 151
 ALLODAPINI 7, 9, 19, 52, 59, 62, 71-72, 83, 85,
 88, 103, 106-107, 118, 126, 139, 153, 155
 Allodapula (Allodapini) 52, 59-60, 155-156
 dichroa (Strand) 151
 melanopus (Cameron) 14
 Allodioxys (Dioxini) 55
 Alpinobombus (Bombus subg.) 200
 Amegilla (Anthophorini) 10-11
 nigricornis (Morawitz) 34
 ochroleuca (Perez) 20
 Ammobates (Ammobatini) 11, 58-59
 carinatus Morawitz 13
 vinctus Gerstaecker 20
 AMMOBATINI 7, 10, 57-58, 61
 Ammobatoides (Ammobatoidini) 11, 58, 60
 abdominalis (Eversmann) 20
 AMMOBATOIDINI 7, 9, 58
 Ancylo (Ancylini) 11, 33
 ANCYLINI 7, 9, 58
 Ancylocopa (Proxycopa subg.) 11
 Ancyloscelis (Exomalopsini) 117
 apiformis (F.) [= *A. asrmatius* Smith] 90
 baeri Vachal 77-78
- Andrena (Andreninae) 10-11, 21, 28, 31, 38, 41,
 57, 60, 83, 86, 105, 116, 126, 138
 abbreviata Dours 33
 aberrans Eversmann 34
 aciculata Morawitz 34
 aeneiventris Morawitz 34
 agilissima (Scopoli) 34
 anatolica Alfken 34
 athenensis Warncke 34
 atrata Friese 34
 bicarinata Morawitz [= *A. tuberculiventris* Mo-
 rawitz] 34
 carantonica Perez 50
 carbonaria (L.) [= *A. pilipes* F.] 148
 chalybaea (Cresson) 90
 chersona Warncke 34
 chrysopus Perez 12-13, 33, 76, 79, 88, 90, 148
 chrysopyga Schenck 33
 clarkella (Kirby) 10
 colonialis Morawitz 20, 33
 combaella Warncke 33
 curvungula Thomson 20, 34, 37
 denticulata (Kirby) 33
 dentiventris Morawitz 34
 dorsata (Kirby) 76
 erigeniae Robertson 24
 erythrogaster (Ashmead) 90
 erythronii Robertson 150
 fedtschenkoi Morawitz 33
 ferox Smith 149
 figurata Morawitz 20, 34
 flavipes Panzer [= *A. fulvicrus* (Kirby), *A. cine-*
 rascens Eversmann] 47, 74, 86, 90, 104
 flavobila Warncke 34

- florea F. 34
 fulva (Eversmann) 148
 fulvago (Christ) 33
 fuscipes (Kirby) 34
 fuscosa Erichson 79, 108
 gelrae v. d. Vecht 34
 grossella Grünwaldt 41
 haemorrhoea (F.) [= *A. albicans* (Müller)] 20, 77
 hattorfiana (F.) 34
 haynesi Viereck et Cockerell 80
 helvola (L.) 20
 hesperia Smith 33
 humilis Imhoff [= *A. fulvescens* Smith] 20, 33
 hypopolia Schmiedeknecht 34
 intermedia Thomson 34
 labialis (Kirby) 47, 79, 81, 85, 90, 108, 150
 lathyri Alfken 34
 limata Smith [= *A. pectoralis* Schmiedeknecht] 76, 148
 limbata Eversmann 34
 marginata F. 20, 34, 104
 nanula Nylander 33
 nasuta Giraud 34
 nigroaenea (Kirby) 27, 105
 niveata Friese 34
 nobilis Morawitz 34
 nuptialis Perez 33
 oralis Morawitz 34
 ovatula (Kirby) [= *A. albofasciata* Thomson] 34, 47, 76, 148
 pandellei Pérez 34
 paucisquama Noskiewicz 34, 145
 perplexa Smith [= *A. viburnella* Graenicher] 81, 93, 105-106
 polita Smith 33
 potentillae Panzer 35
 rozeni Linsley et MacSwain 35
 rufizona Imhoff 34
 rufomaculata Friese 34
 schencki Morawitz 80, 86
 scita Eversmann 34
 stepposa Osytshnjuk 34
 symphyti Schmiedeknecht 34
 taraxaci Giraud 20, 33
 tridentata (Kirby) 33
 tringa Warncke 34
 truncatilabris Morawitz 20, 34
 vaga Panzer [= *A. ovina* Klug] 12, 80, 100, 148
 varians (Kirby) 20
 vespertina Linsley et MacSwain 35
 wilkella (Kirby) [= *A. convexuscula* (Kirby)] 10, 20, 34
 ANDRENIDAE 6, 9, 11, 25, 81, 83, 85, 90, 99, 102, 112, 117, 121, 123, 127-128
 ANDRENINAE 6, 8, 54, 112
 Anthidiellum (Anthidiini) 11, 88, 118
 strigatum (Panzer) 34, 37, 83
 ANTHIDIINI 6, 17, 20, 52-55, 125
 Anthidium (Anthidiini) 10-11, 20, 31, 93
 anguliventre Morawitz 33
 banningense Cockerell 19
 florentinum (F.) 18, 21, 47
 interruptum (F.) 20, 34
 manicatum (L.) 10, 19, 21
 truncatum Smith 137
 Anthocopa (Osmiini) 11, 88, 93, 118
 bidentata (Morawitz) [= *Hoplitis bidentata* (Morawitz)] 71, 76, 137
 hypostomalis Michener 90
 papaveris (Latreille) 20, 77, 89
 scutellaris (Morawitz) 33
 serrilabris (Morawitz) 34
 spinulosa (Kirby) 33
 villosa (Schenck) 33
 Anthodioctes (Anthidiini) 54
 Anthomegilla (Anthophorini) 11
 Anthophora (Anthophorini) 10-11, 26, 28, 31, 47, 54, 56-57, 60, 70, 99-100, 116, 124, 128, 147
 abrupta Say 15, 23, 104
 altaica Radoszkowski [= *A. tersa* (Erichson)] 34
 biciliata L. [= *A. caucasica* Radoszkowski] 77, 80, 90, 105, 107, 125
 bomboides (Kirby) [= *A. stanfordiana* Cockerell] 14
 borealis Morawitz 89, 107
 erschowi Fedtschenko 20
 fulvitaris Brullé [= *A. personata* (Illiger)] 34, 97, 107
 occidentalis Cresson 78, 107
 pedata Eversmann 34
 plagiata (Illiger) [= *A. parietina* auct. non F.] 74, 78-79, 148
 plumipes (Pallas) [= *A. acervorum* (L.), *A. pilipes* (F.)] 20, 107
 pubescens (F.) [= *A. grisea* (Christ)] 20, 74, 86
 quadrifasciata (Panzer) [= *A. vulpina* (Panzer)]
 radoszkowskyi Fedtschenko 20, 107
 retusa (L.) [= *A. aestivalis* (Panzer), *A. monacha* (Erichson)] 20, 107
 testaceipes Morawitz 34
 vestita Smith 78
 ANTHOPHORIDAE 7, 9, 11, 15, 24-25, 30, 41, 52-53, 55, 71, 80-81, 83, 90, 99, 102, 107, 121, 125, 129, 131-132, 139, 196
 ANTHOPHORINAE 7-8, 55, 83, 85-86, 97, 100, 107, 117, 121, 126, 131, 134
 ANTHOPHORINI 7-8, 10, 54, 56, 58, 60, 99, 117, 123, 125
 APIDAE 7-8, 11-12, 26, 30, 41, 52, 59-60, 74-76, 88, 90, 93, 96, 98, 103, 118, 119, 121, 125, 131-133, 138-139, 158, 196
 APINAE 7, 9, 32, 119, 132, 139, 159, 164, 246
 Apis (Apinae) 11, 21, 30, 39, 48, 68, 76, 88, 90, 93, 96, 107, 133, 162, 164, 165, 166, 169, 170, 200, 233
 andreniformis Smith 164-165
 cerana F. 11, 25, 27, 48, 96, 164-166, 168, 170
 cerana cerana F. 164
 dorsata F. 25, 48, 164-166, 168-169
 florea F. 48, 164-166
 koschevnikovi Buttel-Reepen 164-165
 laboriosa Smith 25, 164-166, 169
 mellifera L. 3, 10, 21, 25, 39, 40, 47-48, 94, 164-170, 236
 mellifera adansonii Latreille 169

- mellifera capensis Eschscholtz 12, 169
 mellifera mellifera L. 169
 Archianthidium (Anthidiini) 11
 Archimegachile (Chalicodoma subg.) 11
 Archysosage (Panurginae) 57
 Aspidosmia (Anthidiini) 41
 Augochlora (Augochlorini) 174
 nominata Michener 177
 pura (Say) 99, 101-102, 104, 151
 semiramis (Schrottky) 177
 Augochlorella (Augochlorini) 174
 edentata Michener 177
 michaelis (Vachal) 177
 persimilis (Viereck) 177, 184
 striata (Provancher) 78, 177, 184, 239, 245
 AUGOCHLORINI 6, 9, 54, 74, 97, 107, 117, 120-121, 129, 131, 139, 174
 Augochloropsis (Augochlorini) 174
 diversipennis (Lepeletier) 150
 ignita (Smith) 177
 sparsilis (Vachal) 144-145, 147, 177, 245
 sumptuosa (Smith) [= *Augochlora humeralis* Patton] 190
 Austrosphcodes (Sphcodes subg.) 54

 Bathanthidium (Anthidiini) 53, 55
 Biastes (Blastini) 11, 58
 brevicornis (Panzer) 20
 BIASTINI 7-8, 58
 Bombias (Bombus subg.) 198-200
 BOMBINAE 7, 9, 59, 62, 132, 139, 153
 Bombus (Bombinae) 8, 11, 25, 28, 39, 43, 47-48, 59-60, 68, 71-72, 76, 88, 90, 93, 125, 162, 196, 246
 affinis Cresson 215-216
 americanorum (F.) 197
 appositus Cresson 39, 207
 arcticus Kirby 59, 212
 argillaceus (Scopoli) 215
 atratus Franklin 200, 210-211, 213, 236
 balteatus Dahlbom [= *B. kirbiellus* Curtis] 10, 197, 200, 212
 bifarius Cresson 212
 californicus Smith 199
 confusus Schenck 211
 derhamellus (Kirby) 47
 distinguendus Morawitz 47, 211
 diversus Smith 199-200
 equestris (F.) 47, 214
 fervidus (F.) 199, 206-208, 211, 214
 flavifrons Cresson 39
 fragrans (Pallas) 198
 frigidus Smith 212
 griseocollis (Degeer) 198, 207, 211
 honshuensis (Tkalčů) 197
 hortorum (L.) 47, 51, 94, 197-199, 201, 206, 209, 211-212, 214
 humilis Illiger 197, 211, 214
 hyperboreus Schonherr 10, 59, 196, 212, 214
 hypnorum (L.) 201, 205-207, 209, 211-214
 ignitus Smith 209
 impatiens Cresson 207
 inexpectatus Tkalčů 59, 196, 214
 jonellus (Kirby) 59, 212, 215
 lapidarius (L.) 28, 47, 49, 197-199, 201, 203-206, 208, 211, 213-215
 lucorum (L.) 10, 43, 47, 197, 199, 201-203, 205-206, 211-212, 214-215
 medius Cresson 212
 melanopygus Nylander 210
 monticola Smith 211
 morio (Swederus) 204, 208
 muscorum (F.) 201
 nevadensis Cresson 198-199, 205, 211
 nevadensis auricomus (Robertson) [= *B. auricomus* (Robertson)] 198
 pascuorum (Scopoli) [= *B. agrorum* (F.)] 47, 197-201, 204-206, 208-209, 211, 214
 perplexus Cresson 210
 polaris Curtis 10, 59, 197, 198, 212
 pomorum (Panzer) 211
 pratorum (L.) 196-197, 201, 206, 211-213, 215
 ruderarius (Müller) 197, 205-206, 211, 214-215
 ruderatus (F.) 51, 59, 199, 214
 rufipes Lepeletier 213
 rufocinctus Cresson 39, 198, 210
 schrenki Morawitz 198
 sylvaram (L.) 47, 201, 204, 211, 214
 soroensis (F.) 215
 subterraneus (L.) 47, 51, 197, 199, 206, 211, 215
 ternarius Say 210
 terrestris (L.) 47, 49, 51, 197, 199-216, 236
 terricola Kirby 210, 215
 transversalis (Olivier) 199, 206, 212
 vosnesenskii Radoszkowski 205
 Brachyglyssula (= *Pasiphae*; Paracolletini)
 tristis (Spinola) 83, 126
 Brachymelecta (Melectini) 56
 Brachynomada (Nomadini) 57-58, 60
 Braunsapis (Allozapini) 52, 59-60
 draconis Michener 157
 foveata (Smith) 156-157
 sauteriella Cockerell 15, 156
 simillima (Smith) 155-156
 stuckenbergerorum Michener 13
 unicolor (Smith) 155-156

 Caenaugochlora (Augochlorini)
 costaricensis (Friese) 177
 Caenohalictus (Halictini) 135, 174
 paxis (Janvier) [= *Halictus paxis* Janvier] 135
 CAENOPROSOPIDINI 7, 57
 Caenoprosopina (= *Austrodioxys*; Caenoprosopidini) 57
 Caenoprosopis (Caenoprosopidini) 57
 Caesarea (Ammobatini) 58-59
 Calliopsis (Panurginae) 58, 101, 104
 andreniformis Smith 79, 104, 123
 persimilis (Cockerell) 109
 Callonichium (Panurginae) 57
 Camptopoem (Panurginae) 11, 41, 58
 clypeare Morawitz 33
 friesei Mocsary 33
 frontale (F.) 20, 33

- CANEPHORULINI 7, 53
 Caupolicana (Caupolicanini) 57
 albiventris Friese 17-18, 105, 125
 gaullei Vachal 17, 105, 125
 pubescens Smith 17
 CAUPOLICANINI 6, 121
 CENTRIDINI 7, 9, 30-31, 52, 54, 60, 99, 117, 121, 123, 125
 Centris (Centridini) 31, 54, 57
 caesalpiniae Cockerell 93
 derasa Lepeletier 77
 Cephalosmia (Osmia subg.) 136
 Ceratina (Ceratinini) 11, 20, 23, 31, 65, 96, 103, 106, 141, 151, 153, 155
 acantha Provancher 12
 calcarata Robertson 151
 callosa (F.) 15, 94
 dallatorreana Friese 10-11
 flavipes Smith 20, 136, 152
 iwatai Yasumatsu 151
 japonica Cockerell 21, 153-155, 239, 245
 laevifrons Morawitz 15
 lieftincki v.d. Vecht 94
 megastigmata Yasumatsu et Hirashima 151
 okinawana Matsumura et Uchida 21, 136, 153, 155, 239, 245
 smaragdula (F.) 108
 CERATININI 7, 21, 55, 85, 107, 118, 121, 139, 155, 245
 Cercorhiza (Palaeorhiza subg.) 116
 Ceylaliectus (Nomioidini) 11, 21
 Chalepogenus (Exomalopsini) 31
 Chalicodoma (Megachilini) 11, 20, 55, 88, 93, 118
 derasa (Gerstaecker) 34
 ericetorum (Lepeletier) 34, 37, 89, 95
 flavipes (Spinola) 34, 42, 49
 lanata (F.) 10
 mystacea (F.) 49
 parietina (Geoffroy) [=*Ch. muraria* (Retzius)] 148
 pluto (Smith) 12, 102
 schnabli (Radoszkowski) 34
 sicula (Rossi) 95, 123
 stolzmanni (Radoszkowski) 34
 subexilis (Cockerell) 61
 Chelostoma (Osmiini) 11
 campanularum (Kirby) 10
 distinctum (Stoekert) 34, 37
 florisomne (L.) 34
 foveolatum (Morawitz) 20, 34
 fuliginosum (Panzer) [=*Heriades nigricorne* Nylander] 10
 maxillosum (L.) 20, 35, 135
 Chilicola (Xeromelissinae)
 ashmeadi (Crawford) 16
 Cladocerapis (Paracolletini) 93
 colmani Rayment 93
 Cleptotrigona (Meliponinae) 52, 59-60, 62, 115, 164
 Clisodon (Anthophorini) 11, 41, 75, 85, 117, 120, 129, 131
 furcatus (Panzer) 10, 20, 34, 75, 97, 107, 134
 Coelioxoides (Tetrapediini) 52, 56
 Coelioxys (Megachilini) 10-11, 20, 53-54, 60-61
 afra Lepeletier 13
 mandibularis Nylander 21
 modesta Smith 10
 Colletes (Colletini) 10-11, 15, 19, 24, 28, 31, 56-57, 60, 75, 85-86, 93, 97, 106, 117-118, 123, 131, 147-148
 annulicornis Morawitz 34
 ciliatoides Stephen 19, 105, 108, 125
 cunicularius (L.) 12, 15, 20, 97, 102, 108, 125
 daviesanus Smith 19, 33, 74, 82, 96-97
 fodiens (Geoffroy) 33, 90, 105, 108, 125
 halophila Verhoeff 33
 hylaeiformis Eversmann 33
 marginatus Smith 34
 michenerianus Moure 85
 nasutus Smith 20, 34
 patellatus Pérez 33
 punctatus Mocsáry 35
 similis Schenck 33
 succinctus (L.) 34, 86
 transitorius Noskiewicz 33
 tuberculatus Morawitz 33
 COLLETIDAE 6, 11, 23, 25, 30, 36, 71, 81, 83, 85, 90, 97, 99-100, 102, 105, 107-108, 110-112, 114-115, 117, 119, 121-125, 127, 129, 131-132, 137
 COLLETINAE 6, 8
 COLLETINI 6, 54, 60, 121
 Conanthalictus (Rophitinae) 58
 Coptorthosoma (Xylocopa subg.) 11
 Crawfordapis (Caupolicanini)
 luctuosa (Smith) 18, 81
 Creightonella (Megachilini) 11
 frontalis (F.) 95
 Ctenocolletes (Stenotritidae)
 albomarginatus Michener 80
 nicholsoni (Cockerell) 80
 Ctenoplectra (Ctenoplectridae) 11, 16, 31, 41, 54, 60, 93, 97, 100, 104, 117-118, 129-133
 davidi Vachal 8, 34
 CTENOPECTRIDAE 6, 8-9, 11, 30, 41, 52, 54, 60, 74-75, 85, 99, 112, 117, 121, 124-125, 132, 138
 Ctenoplectrina (Ctenoplectridae) 54, 60
 Cubitalia (Eucerini) 10-11, 33
 Dactylurina (Meliponinae) 160
 Dasypoda (Dasypodini) 11
 altercator (Harris) [=*D. hirtipes* (F.), *D. plumipes* auct. non Panzer] 14, 20, 33, 74, 78, 90, 103, 147
 braccata Morawitz 12-14, 20, 34, 78-81, 85, 90, 103, 107
 spinigera Kohl 34
 suripes (Christ) [=*D. argentata* Panzer, *D. thomsonii* Schletterer] 34
 thoracica Baer [=*D. plumipes* Panzer] 34
 DASYPODINAE 6, 85, 100, 112, 121-122, 131, 134
 DASYPODINI 6, 54
 Diadasia (Emphorini) 56
 afflicta (Cresson) 80, 93

- bituberculata (Cresson) 105
 consociata Timberlake 85
 enavata (Cresson) 15, 107
 mexicana (Timberlake) 85
 olivaceae Cockerell 13
 opuntiae Cockerell 109
 Dialictus (Evyllaes subg.) 174
 Diandrena (Andrena subg.) 38
 Dianthidium (Anthidiini) 11, 52, 55, 88
 clypeare (Morawitz) 83
 DIOXINI 6, 8, 10, 52, 55, 60
 Dioxoides (Dioxini) 11, 55
 Dioxys (Dioxini) 11, 55, 59, 61
 Diphaglossa (Diphaglossini) 17
 gayi Spinola 17
 DIPHAGLOSSINAE 6, 8-9, 17-18, 41, 108, 121-122, 128
 DIPHAGLOSSINI 6
 DISSOGLOTINI (=Mydrosomini) 6, 53
 Doeringiella (Epeolini) 57
 Dolichostelis (Anthidiini) 61
 rudbeckiarum (Cockerell) 61
 Dufourea (Rophitinae) 11, 58
 mulleri (Cockerell) 13
 novaeangliae (Robertson) 123
 vulgaris Schenck 33

 Ecclitodes (Osirini) 55
 Echthralictus (Halictini) 54, 60, 117
 Effractapis (Allodapini) 59-60
 Elaphropoda (Habropodini) 56
 EMPHORINI (=Melitomini) 7, 99, 121-122, 125
 Emphoropsis (Anthophorini)
 miserabilis (Cresson) 78, 89
 pallida Timberlake 89
 Ensliniana (Dioxini) 11, 55
 EPEOLINI 7-8, 57-58, 61
 Epeoloides (Osirini) 11, 55, 60
 coecutiens (F.) 20, 60
 Epeolus (Epeolini) 11, 57, 60, 147
 Epicharis (Centridini) 31, 56
 Epimethea (Panurginae) 11, 58
 samarcanda (Radoszkowski) 20, 33
 Eremaphanta (Dasypodini) 11
 convolvuli Popov 34
 Eremapis (Exomalopsini) 41
 parvula Ogloblin 15, 89
 ERICROCIDINI (=Ctenioschelini) 7, 9, 52, 56, 60
 Euaspis (Anthidiini) 53-55, 59, 62
 Eucera (Eucerini) 10-11, 31
 caspica Morawitz 20
 clypeata Erichson 34, 47
 curvitaris Mocsáry 20
 excisa Mocsáry 85, 89, 128
 interrupta Baer 34, 47
 longicornis (L.) [=E. difficilis Pérez] 47, 54, 105
 melaleuca Morawitz 33
 notata Lepeletier 78, 105
 pusilla Morawitz 81, 86
 sociabilis Smith 149
 sogdiana Morawitz 20
 tuberculata (F.) 34

 EUCERINI 7-8, 31, 58, 81, 99, 121-123, 125
 EUCERINODINI 7, 53
 Eucondylops (Allodapini) 59-60
 Eufriesea (Euglossini) 59
 laniventris (Ducke) 77
 Euglossa (Euglossinae) 43, 59, 62
 championi Dressler 159
 cordata (L.) 96, 132-133, 152, 158, 239, 245
 hyacinthina Dressler 159
 ignita Smith 152
 melanotrichia Moure 31
 EUGLOSSINAE 7, 9, 31-32, 54-55, 59, 76-77, 88, 90, 93, 95, 107, 118, 125, 131-132, 138-139, 150, 153, 158, 245
 Eulaema (Euglossini) 59-60
 nigrita Lepeletier 93-94, 109, 144, 152, 245
 Eupavlovskia (Melectini) 11, 56
 Eupetersia (Halictini) 53-54
 Euplusia (Euglossini)
 smaragdina (Perry) 90, 94
 Euryglossa (Euryglossinae) 36
 tubulifera Houston 36
 Euryglossidia (Leioproctus subg.) 115
 EURYGLOSSINAE 6, 9, 41, 53, 85, 111, 114, 115, 116
 Evyllaues (Halictini) 11, 21, 24, 31, 47, 53-54, 60, 108, 174
 aberrans (Crawford) [=E. galpinsiae (Cockerell)] 77, 109, 149
 affinis (Smith) 175
 albipes (F.) 175, 182, 245
 aloldalus Ebmer et Sakagami 86, 148, 174
 anguligularis (Blüthgen) 175
 breedi (Michener) 175, 184, 195
 calceatus (Scopoli) [=Halictus cylindricus (F.), H. terebrator Walckenaer] 78, 98, 175, 179, 181-187, 190, 193, 195
 cinctipes (Provancher) 108, 175, 183, 246
 clypearis (Schenck) 34
 coeruleus (Robertson) 75, 175
 convexiusculus (Schenck) 34
 cooley (Crawford) 175
 ducalis (Bingham) 175
 duplex (Dalla Torre) 82, 109, 175, 178, 180-182, 184, 190, 239
 exiguus (Smith) 175, 183
 glabriusculus (Morawitz) 175, 188
 guaruvae (Moure) 175
 imitatus (Smith) 175, 178, 182, 184, 189-191
 interruptus (Panzer) 175
 laevisimus (Smith) 175
 laticeps (Schenck) 175, 178, 181, 182, 184, 189-190, 246
 linearis (Schenck) 98, 175, 178, 183, 189-190, 192, 246
 lineatulus (Crawford) 175, 178, 239
 longirostris (Morawitz) 34
 lucidulus (Schenck) 174
 malachurus (Kirby) 28, 74, 78-79, 98, 108, 171, 175, 178, 182-183, 187, 189-193, 246
 marginatus (Brullé) 21, 28, 77-79, 86, 108, 171, 175, 179, 181-184, 189-190, 192, 194-195
 minutissimus (Kirby) 174

- morio (F.) 74
 nigricallis (Vachal) [= *E. nigricolla* (Michener)] 174
 nigripes (Lepelletier) 28, 98, 109, 175, 178, 181-182, 187, 189-190, 192
 nitidiusculus (Kirby) 174
 oenotherae (Stevens) 174
 opacus (Moure) 86, 174
 parvulus (Schenck) 174
 pauxillus (Schenck) 108, 176, 183, 246
 politus (Schenck) 176, 188
 problematicus (Blüthgen) 145, 176, 239
 quadrinotatus (Schenck) 174
 rhytidophorus (Moure) 176, 182, 245
 rohweri (Ellis) 176, 178, 182, 194
 rufitarsis (Zetterstedt) 10
 sakagamii (Ebmer) 174
 seabrai (Moure) 96, 176, 195
 trichopygus (Blüthgen) 176
 umbripennis (Ellis) 104, 176, 182, 183, 191, 246
 versatus (Robertson) 176, 178, 184, 189, 194
 vierecki (Crawford) 174
 villosulus (Kirby) 152, 174, 245
 zephyrus (Smith) 99, 102, 176, 179-181, 184-195, 233, 246
 Exaerete (Euglossini) 59-60
 EXOMALOPSINI 7, 17, 30, 52, 55, 57, 60, 75, 85, 99, 117, 120-122, 125
 Exomalopsis (Exomalopsini) 57, 149
 chionura Cockerell 93, 103
 nitens Cockerell 61, 90, 103
 sidae Cockerell 16-17, 103
 solani Cockerell 15
 solidaginis Cockerell 103
 Exoneura (Allodapini) 59-60, 155, 157
 bicincta Rayment 157
 bicolor Smith 156-157
 hamulata Cockerell 155
 richardsoni Rayment 157
 subbaculifera Rayment 14
 Exoneurella (Allodapini) 155
 eremophila (Houston) 151
 lawsoni (Rayment) 145, 151
 setosa (Houston) 151
 tridentata (Houston) 156
 Fervidobombus (Bombus subg.) 200
 Fidelia (Fideliidae) 8
 ulrekei Warncke 8
 FIDELIIDAE 6, 8-9, 15, 17, 41, 53, 60, 83, 96, 100, 106, 118, 121, 126, 131, 134
 Formicapis (Hoplitis subg.) 11
 Habralictus (Halictini) 54, 174
 Habropoda (Habropodini) 11, 56
 HABROPODINI 7-8, 52, 56, 60, 99, 123, 125
 HALICTIDAE 6, 9, 11, 24-25, 41, 52, 54, 83, 96, 99, 102, 107, 112, 121, 127, 129, 131, 139
 HALICTINAE 4, 6, 21, 31, 35, 67, 71, 81, 83, 85-86, 88, 90, 98-99, 101, 105-107, 117, 123-124, 127, 128, 131, 132, 150, 151, 153, 171, 174, 233, 245
 HALICTINI 6, 8, 21, 28, 41, 53-54, 57, 60, 62, 70, 74, 97, 116-117, 120, 129, 131, 139, 174, 187, 245-246
 Halictoides (Rophitinae) 11, 41, 58
 dentiventris Nylander 20, 34
 inermis Nylander 34
 Halictus (Halictini) 10-11, 21, 30-31, 47, 54, 174
 cochlearitarsis (Dours) 176
 constrictus Smith 176
 eurygnathus Blüthgen 174
 farinosus Smith 28, 176
 fulvipes (Klug) 176
 latisignatus Cameron 176, 183
 ligatus Say 108, 176, 178-179, 187, 194
 maculatus Smith 176
 palustris Morawitz 176
 patellatus Morawitz 176
 quadrinictus (F.) 70, 82, 88, 98, 106, 109, 151, 171, 174
 resurgens Nurse [= *H. holtzi* Schulz, *H. turcomannus* Pérez] 176
 rubicundus (Christ) 10, 21, 75, 176, 181-182, 184, 186-187, 193, 239
 sajoi Blüthgen 176
 scabiosae (Rossi) 90, 176, 180, 187
 senilis (Eversmann) 176
 sexinctus (F.) 86, 174
 simplex Blüthgen 174
 tsingtouensis Strand 174
 Halterapis (Allodapini) 151, 155
 nigrinervis (Cameron) 155
 Helicosmia (Osmia subg.) 77
 Heliophila (Anthophorini) 11
 bimaculata (Panzer) 20, 89
 Hemicoelioxys (Megachilini) 53-54
 Hemihalictus (Halictini) 35
 lustrans (Cockerell) 35
 Heriades (Osmiini) 11, 93, 95
 crenulatus Nylander 33, 95
 othonis (Friese) 95
 spiniscutis (Cameron) 95
 truncorum (L.) 20, 33, 95
 variolosa (Cresson) 18, 95
 Hesperapis (Dasypodini) 58, 121
 carinata Stevens 14
 larreae Cockerell 121
 regularis (Cresson) 14, 78, 89
 trochanterata Snelling 96, 105, 117-119, 131
 Hexepeolus (Nomadini) 57
 Holcopasites (Holcopasitini) 13, 58, 60
 HOLCOPASITINI 7, 58
 Homalictus (Halictini) 54, 60, 174
 Hoplitis (Osmiini) 10-11, 121
 adunca (Panzer) 20, 34, 71, 76, 93, 98, 137
 anthocopoides (Schenck) 10, 34, 36, 94, 143
 claviventris (Thomson) 34
 fulva (Eversmann) 34
 loti (Morawitz) 34
 mitis (Nylander) 34
 leucomaelaena (Kirby) [= *H. parvula* (Dufour et Perris)] 106
 pilosifrons (Cresson) 13, 107
 praestans (Morawitz) 34

- princeps (Morawitz) 34
 ravouxi (Perez) 34
 robusta (Nylander) 10
 rufohirta (Latreille) 77
 tridentata (Dufour et Perris) 15, 34
 Hoplostelis (= *Odontostelis*; Anthidiini) 54, 62
 HYLAEINAE 6, 41, 53, 75, 85, 93, 97, 111, 114-118, 120-121, 127, 131
 Hylaeus (= *Prosopis*; Hylaeinae) 10-11, 15, 20, 23, 90, 97, 99, 103, 110, 116, 119, 123
 bisinuatus Forster 10
 communis Nylander 15
 difformis (Eversmann) 21
 variegatus (F.) 75, 105, 108, 125
 Hyleoides (Hylaeinae) 131
 concinna (F.) 131
 Hypomacrotera (Panurginae) 58
 Hypotrigona (Meliponinae) 59, 160
 Icteranthidium (Anthidiini) 11
 fedtschenkoi (Morawitz) 33
 laterale (Latreille) 20, 33, 82, 88
 Immanthidium (Anthidiini) 149
 repetitum (Schulz) 149
 Inquilina (Allodapini) 59-60, 157
 ISEPEOLINI 7-8, 52, 56, 60-61
 Isepeolus (Isepeolini) 56

 Jaxartinula (Osmiini) 11, 33

 Kelita (Nomadini) 57
 Kumobia (Osmiini) 10-11, 41
 tenuicornis (Morawitz) 34

 Lanthanomelissa (Exomalopsini) 15, 31
 goeldiana (Friese) 93, 103, 107
 Lasioglossum (Halictini) 10-11, 21, 24, 31, 47, 54, 153, 174
 albescens (Smith) 86
 costulatum (Kriechbaumer) 34
 dimorphum (Rayment) 152-153
 emeraldense (Rayment) 81
 erythrurum (Cockerell) 152-153
 imitatum (Smith) 86
 laevigatum (Kirby) 147
 leucozonium (Schränk) 10
 majus (Nylander) 80
 victoriellum (Cockerell) 89
 xanthopus (Kirby) 86, 151, 173
 zonulum (Smith) 10, 28
 Leiopodus (Protepeolini) 56
 Leioproctus (Paracolletini)
 cingulatus (Moore) [= *Lonchopria cingulata* Moore] 147
 cyanescens (Cockerell) 115
 Lestrimelitta (Meliponinae) 52, 59-60, 62, 115, 164
 Liothyrapis (Megachilini) 11, 53-54
 Liotrigona (Meliponinae) 59, 160
 Liphanthus (Panurginae) 57
 Lithurge (= *Lithurgus*; Lithurginae) 10-11, 41, 75, 126, 136
 atratiforme Cockerell 136
 chrysurum Fonscolombe 10, 106, 136
 cornutum (F.) 33
 corumbae Cockerell 17
 fuscipenne Lepelletier 20, 33, 75, 94, 106, 136
 huberi 17
 LITHURGINAE 6, 55, 85, 106-107, 118, 121, 125, 131, 134-135

 Macrogalea (Allodapini) 52
 candida (Smith) 59
 mombasae Cockerell 52, 59
 Macropis (Melittinae) 11, 31, 41, 55, 60, 100, 145
 europaea Warncke [= *M. labiata* auct. non F.] 20, 35
 frivaldszkyi Mocsáry 35
 fulvipes (F.) 35
 nuda (Provancher) 85, 100, 103-104, 124
 MANUELINI 7
 Megabombus (Bombus subg.) 215
 Megachile (Megachilini) 10-11, 13, 20, 43, 53-55, 62, 72, 93, 95, 102, 123
 apicalis Spinola 10
 argentata F. 47, 77
 bicolor (F.) 95
 bicoloriventris Mocsáry 75, 82, 89
 bombycina Radoszkowski 33, 82
 centuncularis (L.) 10, 47, 76
 circumcincta (Kirby) 20, 34
 concinna Smith 10
 genalis Morawitz 77
 inermis Radoszkowski 86
 lagopoda (L.) 33, 78-79
 leucomalla Gerstaecker 34
 ligniseca (Kirby) 33
 macularis Dalla Torre 49
 melanopyga Costa 33
 nana Bingham 42
 nitidicollis Morawitz 34
 perfervida Cockerell 18
 pilicrus Morawitz 33
 pollicaris Say 106, 136
 pugnata Say 49
 rhodogastra Cockerell 49
 rotundata (F.) [= *M. pacifica* (Panzer)] 10, 12, 18, 21-28, 47, 49, 51, 65, 70-72, 108
 rupestris Janvier 95
 saussurei Radoszkowski 34
 terminata Morawitz 34, 70
 tsurugensis Cockerell 77
 willughbiella (Kirby) 47, 75, 149
 xanthothrix Yasumatsu et Hirashima 94
 MEGACHILIDAE 6, 11-12, 15-17, 22-26, 41, 52, 54, 60, 71, 75-76, 90, 93, 97, 103, 106, 117, 119, 121, 129, 132-135
 MEGACHILINAE 6, 19, 60, 75-76, 83, 85-86, 88-90, 95, 98, 106-108, 118-119, 123, 125, 131-133, 135-138
 MEGACHILINI 6, 8, 12, 53-55
 Meganomia (Meganomiinae)
 binghami (Cockerell) 15, 79, 90
 MEGANOMIINAE 6, 53, 99, 112, 122, 131
 Meganthidium (Anthidiini) 11
 Megapis (Apis subg.) 164
 MEGOMMATION (Augochlorini)
 insigne (Smith) 82, 177

- Melanempis (Ammobatini) 58
 Melanomada (= *Hespernomada*; Nomadini) 57, 60-61
 sidaefloris (Cockerell) 16
 Melecta (Melectini) 10-11, 20, 31, 56, 59, 147
 MELECTINI 7-8, 52, 56, 59-61
 Melipona (Meliponinae) 48, 160-161
 beechii Bennett 48, 161
 marginata Lepeletier 159, 161
 nigra Lepeletier 160
 quadrifasciata Lepeletier 160-161
 quinquefasciata Lepeletier 161
 rufiventris Lepeletier 162, 163
 seminigra Friese 162
 trinitatis Cockerell 48
 MELIPONINAE 7, 11, 31, 48, 59, 77, 88, 90, 93, 106-107, 118, 125, 132, 138-139, 159, 246
 Meliponula (Meliponinae) 160
 Melissa (Eucerini) 11, 41
 nigriceps (Morawitz) 20, 33
 Melissodes (Eucerini) 77
 robustior Cockerell 18
 Melissoptila (Eucerini) 57
 Melitta (Melittinae) 11, 97, 99, 117, 122, 125, 131
 budensis (Mocsary) 34
 dimidiata Morawitz 34
 haemorrhoidalis (F.) 34
 leporina (Panzer) 34, 47, 85, 90, 138, 147
 nigricans Alfken 20, 34
 tricincta Kirby 20, 34
 MELITTIDAE 6, 11, 30, 41, 81, 83, 90, 99, 111-112, 117-118, 121, 123, 127-128
 MELITTINAE 6, 85, 99, 112
 Melitturga (Panurginae) 11, 41, 58
 clavicornis (Latreille) 20, 34, 37, 47, 100
 praestans Giraud 34
 Meliturgula (Panurginae) 149
 braunsi Friese 149
 Meroglossa (Hylaeinae) 121
 Mesanthidium (Anthidiini) 11
 pentagonum (Gussakovskij) 33
 Metadioxys (Dioxini) 11, 55
 Metallinella (Osmiini) 11
 brevicornis (F.) [= *Osmia atrocaerulea* Schilling, *O. panzeri* Morawitz] 20, 34, 83, 88, 106, 126, 136
 Metapsaenythia (Panurginae)
 abdominalis (Cresson) 105, 125
 Micrapis (Apis subg.) 164
 Microsphecodes (Halictini) 53-54, 187
 Monilapis (Halictus subg.) 174
 Monoeca (Exomalopsini) 17, 31, 55
 lanei (Moure) 93
 Morawitzia (Rophitinae) 11, 33
 Morgania (Ammobatini) 58-59

 Nannotrigona (Meliponinae) 59
 postica (Illiger) 163
 Nasutapis (Allodapini) 59-60
 Neofidelia (Fideliidae) 90
 profuga Moure et Michener 90
 Neolarra (Neolarrini) 58, 60
 NEOLARRINI 7, 9, 58

 Neopasites (Biastini) 58, 60
 cressoni Crawford 13
 Niltonia (Paracolletini) 36
 virgillii Moure 36
 Nomada (Nomadini) 10-11, 20, 57-58, 60, 80, 187
 distinguenda Morawitz 21
 japonica Smith 12
 pectoralis Morawitz 79
 vicina Cresson 13
 NOMADINAE 7, 52-53, 58, 60-61
 NOMADINI 7, 57, 61
 Nomadopsis (Panurginae) 58, 80, 104
 helianthi (Swenk et Cockerell) [= *N. euphorbiae* (Cockerell)] 14
 Nomia (Nomiinae) 10-11, 57, 102-103, 105
 australica Smith 93, 107
 diversipes Latreille [= *Pseudapis diversipes* (Latreille)] 13, 20, 34, 47, 93, 96
 heteropoda Say 103
 melanderi Cockerell 15, 22, 27, 50-51, 74, 79, 88, 97, 101-102, 105, 148, 151-152
 nevadensis Cresson 103
 nevadensis arizonensis Cockerell 93, 104
 nevadensis bakeri Cockerell 93, 104
 triangulifera Vachal 79-81, 86, 88, 93, 103
 NOMIINAE 6, 83, 86, 88, 99, 123, 127-128, 150-151, 245
 Nomioides (Nomioidini) 11, 21
 minutissimus (Rossi) 12, 85, 90, 101
 NOMIOIDINI 6, 8-10, 58, 174
 Notolonia (Eucerini) 11, 33

 Odyneropsis (Epeolini) 57
 Omachtes (Ammobatini) 58-59
 Opacula (Eucerini) 11, 33
 Oreopasites (Ammobatini) 58, 60
 OSIRINI (= *Epeoloidini*) 7-8, 52, 55, 60
 Osirinus (Osirini) 55
 Osiris (Osirini) 55
 Osmia (Osmiini) 10-11, 20, 31, 48, 50, 61, 88, 108, 118, 136
 arequipensis Janvier 125, 134-135
 bruneri Cockerell 104
 bucephala Cresson [= *O. lignivora* Packard] 10
 californica Cresson 13, 18, 94-95, 106
 coerulescens (L.) [= *O. aenea* (L.)] 10, 21, 24, 47, 50, 89, 93, 98, 108, 136
 cornifrons (Radoszkowski) 10, 50-51, 76
 cornuta (Latreille) 15, 20, 24, 28, 50-51, 76, 79, 95, 104, 108
 excavata Alfken 50
 flavicornis Morawitz 125, 134-135
 fulviventris (Panzer) 33
 georgica Cresson 108
 inermis (Zetterstedt) 10
 jacoti Cockerell 50
 latreillei (Spinola) 50
 leaiana (Kirby) 33
 lignaria Say 50-51, 94
 nigriventris (Zetterstedt) 10
 pedicornis Cockerell 50, 76
 prasina Morawitz 33
 ribifloris Cockerell 50

- rufa L. [= *O. bicornis* (L.)] 20, 28, 50, 70, 76, 79, 93-94, 96, 106, 108
 rufa cornigera (Rossi) 12
 sanrafaelae Parker 50
 sieversi Morawitz 33
 sita Nurse 33
 sogdiana Morawitz 76, 96
 taurus Smith 76
 unca Michener 95
 versicolor Latreille 34
 xanthomelaena (Kirby) 34
 OSMIINI 6, 10, 55, 71
 OXAEIDAE 6, 9, 41, 81, 83, 90, 99, 112, 117, 121, 123, 125, 127-128, 131
 Oxytroglossella (*Augochlora* subg.) 129

 Pachymelus (*Anthophorini*) 43
 limbatus (Saussure) 43
 Palaeorhiza (*Hylaeinae*) 116, 121
 pulchella Hirashima 30
 sanguinea Hirashima 30
 PANURGINAE 6, 41, 54, 58, 60, 99, 122, 134
 Panurginus (*Panurginae*) 11, 41
 albopilosus Lucas 77, 79, 90
 labiatus (Eversmann) 20, 34, 101, 149
 lactipennis Friese 34
 potentillae (Crawford) 16, 104, 123
 sculpturatus Morawitz 20, 34
 Panurgus (*Panurginae*) 11, 41
 banksianus (Kirby) 33
 calcaratus (Scopoli) 15, 20, 33, 78, 149
 dentipes Latreille 33
 PARACOLLETINI 6, 9, 41, 54, 112, 121-122, 125, 128
 Paracrocisa (*Melictini*) 11, 56
 Parodialictus (*Halictini*) 54
 Paradioxys (*Dioxini*) 55
 Parafidelia (*Fideliidae*)
 pallidula Cockerell 18, 90
 Paralictus (*Halictini*) 53-54, 60, 117, 187
 Paramegilla (= *Solamegilla*; *Anthophorini*) 11, 19
 deserticola (Morawitz) 93
 ireos (Pallas) 34
 podagra (Lepelletier) 20
 Parammobatodes (*Ammobatini*) 11, 58, 60
 Paranomada (*Nomadini*) 57, 60
 Paranthidiellum (*Anthidiini*) 11, 41, 93
 cribratum Morawitz 33
 lituratum (Panzer) 15, 18, 21, 33, 62
 Paranthidium (*Anthidium* subg.) 11
 Pararhophites (*Pararhophitini*) 10-11, 41, 96
 orobinus (Morawitz) 15, 17, 19, 34-35, 90, 106, 108
 PARARHOPHITINI 7, 9, 53, 100, 118, 121, 125, 131
 Paratetrapedia (*Exomalopsini*) 31, 43, 55, 129
 gigantea (Schrottky) 75, 117
 lugubris Cresson 75
 swainsonae (Cockerell) 86
 Parathrincostoma (*Halictini*) 54, 60
 Paratrigona (*Meliponinae*) 162
 Parepeolus (*Osirini*) 55
 Parevaspis (*Anthidiini*) 53, 55, 59
 Pasites (*Ammobatini*) 11, 58
 maculatus Jurine 13, 20
 Pasitomachtes (*Ammobatini*) 58
 Peponapis (*Eucerini*)
 fervens (Smith) 81
 pruinosa (Say) 51, 81
 Perdita (*Panurginae*) 41, 58, 100, 104
 bequaertiana Cockerell 35
 hurdi Timberlake 43
 lingualis Cockerell 85
 maculigera maculipennis Graenicher 89, 100
 nuda Cockerell 90, 108
 pallida Timberlake 35
 sexmaculata Cockerell 16
 zebrata Cresson 16
 Pereirapis (*Augochlorini*) 177
 semiaurata (Spinola) 177
 Pithitis (*Ceratinini*) 50
 smaragdula (F.) 50
 Plebeia (*Meliponinae*) 59-60
 wittmanni Moure et Camargo 160
 Prodioxys (*Dioxini*) 55, 59
 PROMELITINI 6, 9, 53
 PROTEPEOLINI 7-8, 52, 56, 61
 Protepeolus (*Protepeolini*) 56
 singularis Linsley et Michener 13-14
 Protosiris (*Osirini*) 55
 Protosmia (*Osmiini*) 11, 33
 Protostelis (= *Heterostelis*; *Anthidiini*) 11, 55, 60
 Protoxaea (*Oxaeidae*) 57
 gloriosa (Fox) 147
 Proxylocopa (*Xylocopini*) 88, 97, 117, 128, 131
 nitidiventris (Smith) 11, 81
 olivieri (Lepelletier) 15, 82, 88, 90, 151
 Psaenythia (*Panurginae*) 57
 Pseudagapostemon (*Halictini*)
 divaricatus (Vachal) 85, 149
 Pseudaugochloropsis (*Augochlorini*) 144
 graminea (F.) 177
 sordicuta (Vachal) [= *P. nigerrima* (Friese)] 177, 245
 Pseudepeolus (= *Stenohisa*; *Epeolini*) 57
 Pseudeucera (*Eucerini*) 11, 33
 Pseudoanthidium (*Anthidiini*) 11, 33
 Pseudodichroa (*Ammobatini*) 58
 Pseudomelecta (*Melectini*) 11, 56
 Pseudopanurgus (*Panurginae*)
 aethiops (Cresson) 13, 101
 boylei (Cockerell) 101
 Pseudopasites (*Ammobatini*) 58
 Pseudostelis (*Anthidiini*) 11, 55
 Psithyrus (*Bombinae*) 11, 28, 59-60, 80, 157, 207, 214-215
 ashtoni (Cresson) 215-216
 barbutellus (Kirby) 215
 bohemicus (Seidl) [= *P. distinctus* Pérez] 215
 campestris (Panzer) 215
 maxillosus (Klug) 215
 quadricolor Lepelletier 215
 rupestris (F.) 215
 silvestris Lepelletier 215
 vestalis (Geoffroy) 215-216
 Ptilocleptis (*Halictini*) 53-54

- Ptiloglossa* (Caupolicanini) 57
arizonensis Timberlake 16, 18, 31, 93, 104-105, 125
guinnae Roberts 93, 105, 108, 125
Ptilothrix (= *Emphor*; Melitomini) 100
bombiformis (Cresson) 96
sumichrasti (Cresson) 93, 107
Pyrobombus (*Bombus* subg.) 215

Radoszkowskiana (Megachilini) 11, 54, 60
Rediviva (Melittinae) 31
emdeorum Vogel et Michener 104
Redivivoides (Melittinae) 31
RHATHYMINI 7, 52, 56, 60
Rhathymus (Rhathymini) 52, 56
Rhinepeolus (Epeolini) 57
Rhodanthidium (Anthidiini) 70
septendentatum (Latreille) 70
Rhopalolemma (Blastini) 58
ROPHITINAE (= *Dufoureaeinae*) 6, 9, 58, 60, 85, 90, 100, 112, 121, 123, 127-128, 131, 134
Rhopitoides (Rophitinae) 11, 41
canus (Eversmann) 14, 20, 34, 47, 76, 79, 85, 88, 90, 97, 101, 144, 148
Rophites (Rophitinae) 10-11, 41
causicus Morawitz 34
hartmanni Friese 14, 34, 89
quinespinosus Spinola 20, 34
trispinosus Schummel 34
Ruizantheda (Halictini) 86
mutabilis (Spinola) [= *Paragapostemon mutabilis* (Spinola)] 86

SAMBINI 6, 9, 53
Scaptotrigona (Meliponinae) 59
Schmiedeknechtia (Holcopositini) 11, 58, 60
Scapter (Paracolletini) 58
Seladonia (Halictini) 11, 21, 47, 174
aeraria (Smith) 177
confusa (Smith) [= *Halictus provancheri* Dalla Torre] 177, 184, 245
fasciata (Nylander) 147
hespera (Smith) 78, 177, 183, 246
jucunda (Smith) 177
kessleri (Bramson) 74, 78, 177
lanei (Moure) 177
lucidipennis (Smith) 177
lutescens (Friese) 177, 195
subaurata (Rossi) 81, 177
tripartita (Cockerell) 177
tumulorum (L.) 177
vicina (Vachal) 177
virgatella (Cockerell) 174
Sphecodes (Halictini) 10-11, 20, 53-54, 60, 62, 187, 192
monilicornis (Kirby) 21, 192
Sphecodogastra (Halictini)
noctivaga (Linsley et MacSwain) 35
texana (Cresson) 35, 108
Sphecodopsis (Ammobatini) 58
Sphecodosoma (Rophitinae)
dicksoni (Timberlake) [= *Conanthalictus dicksoni* Timberlake] 15-16, 105

Stelidomorpha (Anthidiini) 11, 53, 55, 59
Stelis (Anthidiini) 15, 20, 53-55, 59-61
breviuscula (Nylander) 20
lateralis Cresson 13, 107
montana Cresson 61
punctulatissima (Kirby) [= *S. aterrima* (Panzer)] 18, 62
Stenosmia (Osmiini) 33
STENOTRITIDAE 6, 9, 53, 60, 81, 83, 85, 97, 99, 112, 117, 121, 127-128, 131, 138
Stenotritus (Stenotritidae)
pubescens (Smith) 81, 85
Subterraneobombus (*Bombus* subg.) 200, 215
Svastra (Eucerini) 57
obliqua (Say) 77, 81
Svastrides (Eucerini) 57
Synhalonia (Eucerini) 35
venusta (Timberlake) 35
Systropha (Rophitinae) 10-11, 36, 41
curvicornis (Scopoli) 14, 20, 34
planidens Giraud 14, 34
popovi Ponomareva 34
ruficornis Morawitz 34

Tapinotaspis (Exomalopsini) 31, 55
Tarsalia (Ancylini) 11, 41
ancyloformis Popov 33
hirtipes (Morawitz) 20
Temnosoma (Augochlorini) 54, 60, 187
Tetralonia (Eucerini) 11, 15, 31, 58, 77
alternans (Brullé) 20
dentata (Klug) 33
distinguenda Morawitz 34
dufourii (Pérez) 33
graja (Eversmann) 33
hungarica (Friese) 20
lanuginosa Klug 28
lepidia (Cresson) 81
lyncea (Mocsáry) 33
macroglossa (Illiger) [= *T. malvae* auct.] 34
minuta Friese 17
nana Morawitz 15, 17, 93
nigriceps Morawitz 33
pollinosa (Lepeletier) 15, 20, 34, 78
rufficollis (Brullé) 34
ruficornis (F.) 33
salicariae (Lepeletier) 20, 34
scabiosae Mocsáry 34
tricincta (Erichson) 20, 47
velutina Morawitz 20
vernalis Morawitz 20
Tetralonoidella (= *Protomelissa*, *Callomelecta*; Melectini) 56
Tetrapedia (Tetrapediini) 31, 56, 71, 93, 95, 97, 117-118, 129, 131-133
TETRAPEDIINI 7-8, 30, 56, 75, 85, 138
Thalestina (Epeolini) 57
Thoracobombus (*Bombus* subg.) 200, 215
Thrinchostoma (Halictini) 54, 60
Thyreus (= *Crocisa*; Melectini) 10-11, 56
histrionicus (Illiger) [= *T. major* (Morawitz)] 20
Townsendiella (Townsendiellini) 58, 60
TOWNSENDIELLINI 7, 9, 58

- Trachusa (Anthidiini) 11, 55, 102, 135
byssina (Panzer) [=*T. serratulae* Panzer] 20, 34, 93
- Tripeolus (Epeolini) 11, 16, 57
grandis (Friese) 14
remigatus (F.) 13
- Trigona (Meliponinae) 15, 39, 43, 48, 59-60, 160
angustata Lepeletier 163
carbonaria Smith 48, 94, 106
cilipes (F.) 5, 159
fulviventris Guérin 159
ghilianii Spinola 94
hypogea Silvestri 30, 137
limao Smith 48
moorei Schwarz 77, 159
pallens (F.) 31
prisca Michener et Grimaldi 5
spinipes (F.) 159
tataira Smith 163
- Trilia (Rophitinae) 11, 33
- Triopasites (Nomadini) 57, 60
- Trochocleptria (Epeolini) 57
- Vestitohalictus (Halictini) 11, 21
- Xenoglossa (Eucerini) 13, 43
- Xeromelecta (Melectini) 56
- XEROMELISSINAE (=Chilicolinae) 6, 9, 41, 53, 75, 85, 93, 97, 115, 117-118, 121, 131
- Xylocopa (Xylocopini) 11, 20-21, 43, 54, 65, 75, 79, 103, 107, 153, 158
artifex Smith 136
auripennis Lepeletier 136
californica arizonensis Cresson 12
ciliata Burmeister 136
combusta Smith 152, 157, 245
fenestrata (F.) 151
frontalis (Olivier) 85, 90
pubescens Spinola 152, 157, 245
sonorina Smith 20, 152, 245
sulcatipes (Maa) 157-158, 245
valga Gerstaecker 94
virginica texana Cresson 205
- XYLOCOPINAE 7-8, 75, 85, 90, 98-99, 107, 115, 117-118, 122, 129, 131-132, 136, 150, 245
- XYLOCOPINI 7, 10, 21, 43, 54, 85, 107, 118, 121, 139, 151, 157, 245
- Zacosmia (Melectini) 56

.....	3
I. : , ,	
.....	5
1.	5
1.1.	5
1.2.	8
(9). (8). (9).	
(10).	
1.3.	11
(11). (12). (12). (15). (16). (19). (19).	
1.4.	22
(22). (25). (27). (28).	
2.	30
2.1.	30
(30). (30). (31).	
2.2.	32
(32). (32).	
2.3.	33
2.4.	35
(35). (36).	
2.5.	37
(37). « — * (38). (41).	
2.6.	42
(42). (43). (44). (44). (45).	
2.7.	46
(46). (48). (50).	
3. -	52
3.1.	52
3.2.	53
3.3. « — »:	53
3.4. « — »:	60
4.	63
4.1.	63
(63). (63). (64). (65). (66). (67).	
4.2.	68
(68). (69). (70). (71). (72).	

II.	74
5.	74
5.1.	74
	, (74). , (74).	
	(75). (76). (77). (76). (77).	
5.2.	77
	(81). (77). (82). (80). (80). (81).	
5.3.	83
	(85). (83). (85). - (83). (85). « -	
	» (86). (88). (88). (88). « »	
	(88).	
6.	90
6.1.	90
	(96). (90). (93). « »	
	(96).	
6.2.	96
	(96). (98).	
	(99). (100).	
6.3.	100
	(100). (101).	
	(102). (102).	
6.4.	103
	, (103). (107). (104).	
	(106). (108).	
7.	110
7.1.	110
	(110). : (111).	
	? (111). : (112).	
7.2.	114
	(114). (114).	
	(115).	
7.3.	116
	(116).	
(116).	, (117). , (118).	
	(119).	
7.4.	120
7.5.	120
	(120). « -	
	» (121).	
7.6.	121
	(121). (122).	
	(123).	
7.7.	124
	(124). « » (125).	
	(126).	
7.8.	126
	(126). (127).	

8.				128
8.1.				128
8.2.				129
	(129).		(131).	
(129).	Hylaeinae			
8.3.				132
8.4.		Megachilidae		133
	(133).	(135).	(136).	
8.5.				137
	(137).	(138).		
III. :				
				139
9.				139
9.1.				139
	(139).	(140).	(141).	
(142).	«	»	(142).	«
	» -		(143).	«
			(144).	-
	(145).			
9.2.				145
	(145).	(147).	(148).	
9.3.				150
	(150).	-	(150).	
(152).		(152).		
9.4.	-			153
	(153).		(153).	-
	(155).		(157).	
(158).				
9.5.				159
	(159).	(161).	(160).	
-	(163).		(163).	
9.6.				164
		Apis (164).	(164).	
(169).	(166).		(167).	
10.				171
10.1.				171
	(171).		(171).	-
	(172).		(172).	
(173).				
10.2.				178
	(178).		(178).	-
(180).				
10.3.		:		182
		(182).	(183).	
	(184).			
	(186).			
10.4.				188
		(188).	(189).	
(191).			(191).	
10.5.				193
	(193).	(194).		-
(195).				

11.	196
11.1	196
	(196).	
(197).	(198).	
	(198).	
11.2.	199
	(199).	(200).
11.3.	201
	(201).	
(201).	(202).	
(203).		
11.4.	203
	(203).	(204).
	(205).	(206).
11.5.	207
	(207).	(207).
	(208).	
11.6.	209
	(209).	(210).
(210).		
11.7.	211
	(211).	(212).
		(213).
11.8.	214
	(214).	(214).
	-	
12.	217
12.1.	217
	(217).	(218).
	(218).	(220).
(218).	(219).	(220).
(223).	(225).	
12.2.	228
	(228).	(229).
	(232).	(234).
:		
12.3.	237
	(236).	
	(237).	(238).
(241).	(239).	« » « »
13.	243
13.1.	243
	(243).	(244).
13.2.	245
13.3.	247
	(247).	
(250).		
13.4.	251
	(251).	
(252).	(253).	
	257
Summary.	314
	332

CONTENTS

Preface	3
Part I. INTRODUCTION: DIVERSITY, DISTRIBUTION, LIFE CYCLES, AND TROPICAL LINKS OF BEES, METHODS OF STUDY OF THEIR BIOLOGY.	5
Chapter 1. General characteristics of bees.	5
1.1. Origin and diversity.	5
1.2. Biogeography and distribution	8
Comparison the faunas of zoogeographical regions (8). Regional and local faunas (9). Old and New World. Holarctic species (9). Synopsis of the fauna of Russia and neighbouring countries (10).	
1.3. Life cycles and individual development	11
Life history. Genetic control of sex (11). Form, size, and development of eggs (12). Emergence of larvae and their feeding (12). Defecation (15). Cocoon spinning (16). Diapause, mating, and imago emergence (19). Phenology, voltinism (19).	
1.4. Natural enemies and diseases	22
Taxonomic and biological diversity (22). Parasites of immature phases and cleptoparasites (22). Predators and nest-destroyers (25). Parasites of imago (27). Diseases (28).	
Chapter 2. Tropical links and foraging behavior.	30
2.1. Anthophily in bees.	30
Main sources of food (30). Collecting plant oils (30). Pseudocopulation and collecting sexual attractants (31).	
2.2. Kinds of tropical links	32
Terminology (32). Oligo- and polylectes (32).	
2.3. Oligolectic bees in the fauna of Russia and neighbouring countries	33
2.4. Adaptations of the oligolectic bees	35
Territorial coincidence with food plants (35). Morphological and behavioral adaptations (35). On the heritability of the specialization (36).	
2.5. On co-evolution of bees and angiosperm plants	37
Conditions for reciprocal selection (37). On competition in the system «plant—pollinators*» (38). Coordination of phylogenies (41).	
2.6. Foraging behavior	42
Energetics (42). Learning (43). Flower constancy (44). Organization of foraging (44). On the theory of optimal foraging (45).	
2.7. Pollination of entomophilous plants	46
Importance of bees in agriculture (46). Breeding (48). Introduction (50).	
Chapter 3. Cleptoparasitic bees.	52
3.1. Taxonomic diversity.	52
3.2. Origins of cleptoparasitism	53
3.3. Relation «parasite—host»: a taxonomic aspect	53
3.4. Relation «parasite—host»: a biological aspect	60
Chapter 4. Methods for study of bee biology. Classifications of nests	63
4.1. Methods for study of nests and nesting behavior.	63
Search of nests (63). Study of nests in soil (63). Study of nests in plant (64). Timing (65). Observation about behavior within a nest (65). Individual marking (66). Cameral investigations (67).	
4.2. About classification of nests and kinds of the nesting of bees	68
Initial classifications (68). Gutbier's classification (69). Malyshev's classification (70). Stephen's classification (71). Common defects of the classifications (72).	

Part II. NESTING OF BEES AND ITS EVOLUTION.	74
Chapter 5. Location and general structure of nests.	74
5.1. Sites and ways of nests constructing	74
Nests in soil (74). Nests within plants (74). Nests within natural cavities (75). Nests on exposed surfaces (76). Factors affecting the selection of nesting sites (76). Usurpation of else's nests (77). Unusual sites for nests (77).	
5.2. The main parts of the nest. Sequence of nest making up	77
Entrance into the nest (77). Main burrow (80). Lateral burrows (80). Blind burrows (81). Nest chambers (81). Nest plug (82)	
5.3. Principal types of nest patterns.	83
The approach to classification (83). Simple branched nests (83). Twice-branched nests (85). Linear unbranched nests (85). Linear-branched nests (85). Nests with «sedentary» cells (86). Chamber nests with the main burrow (88). Nests consisting of «free» cells without the main burrow (88). Nests without cells (88). Dependence of nest patterns on external factors (88)	
Chapter 6. Cell	90
6.1. General structure	90
Form and orientation (90). Building materials (93). «Vacant» and other unhabited cells (96). Cell re-use (96).	
6.2. Methods for constructing and lining	96
Methods for constructing (96). Constructing of nest chambers (98). Lining with excreted substances (99). Lining with oils (100).	
6.3. Defence functions of a cell	100
Humidity control (100). Defence against pathogenous microorganisms (101). Initial disinfection (102). Protection against mechanical damages and enemies (102).	
6.4. Formation provisions, laying of eggs and capping cells	103
Composition, form, and consistence of provisions (103). Protection of provisions against soiling (104). Egg placement in a cell (106). Cell capping (107). Efficiency of females and sequence of forming cells (108).	
Chapter 7. The «proto-bee» (ancestral bee) and its nest.....	110
7.1. Traditional and new hypotheses.	110
Wasp-like ancestor of bees (110). The proto-bee: traditional hypothesis (111). Which bees are the most primitive (111). The proto-bee: a new hypothesis (112).	
7.2. Pollen carrying on the body surface	114
Main arguments (114). Flattened metabasitarsus (114). A scopa did not originate repeatedly (115).	
7.3. Machining of cell walls.	116
The outline of argumentation (116). Functions of the pygidial and metabasitibial plates (116). Bees with the plates (117). Bees without the plates (118). The presence of the plates is a plesiomorphic character (119).	
7.4. Nesting in soil, the role of mandibles	120
7.5. Cocoon spinning	120
Developed spinning organs (120). Pattern of the character «cocoon present vs. cocoon absent* (121).	
7.6. About secretory lining of cells.	121
Structure of glossa (121). Negative correlation of lining and cocoon (122). Composition, sources, and methods for making of lining (123).	
7.7. Provisions for larvae was dough-like	124
Main arguments (124). Storage of liquid provisions or of relatively dry pollen grains (125). On transition to vegetable food (126).	
7.8. Nest architecture	126
General design (126). Orientation of cells, presence of cell caps (127).	
Chapter 8. Evolution of bee nesting	128
8.1. Evolution of nesting in burrowing bees.	128
8.2. Changes of the nest substrate	129
Migration to rotten wood (129). Migration to firm plant materials (129). Nesting of Hylaeinae in plants (131).	

8.3. Transition to nesting in natural cavities and on exposed surfaces.	132
8.4. Evolution of nesting in Megachilidae.	133
Previous suppositions voiced before (133). A new hypothesis (135). Main directions of evolution (136).	
8.5. The main trends in the evolution of bee biology.	137
Insurance of expansion (137). Care about offspring (138).	
Part III. SOCIAL LIFE: THE MAIN FORMS, ORIGIN, AND EVOLUTION	139
Chapter 9. The main forms of sociality in bees	139
9.1. The forms of sociality: terms and classification	139
Eusociality (139). Mono- and polygyny (140). Subsociality (141). Eosociality (142). On «para-social* colonies (142). On «quasisociality» (143). «Semisociality» - the polygynous foundation or terminal state of eusocial colonies (144). A synopsis of the classification (145).	
9.2. Aggregations of individuals and nests.	145
Sleeping aggregations (145). Nest aggregations (147). Communal nests (148).	
9.3. Subsocial colonies	150
General characteristics (150). Primitive-subsocial colonies (150). Eosocial colonies (152). Cases of bisexual colony (152).	
9.4. Primitive-eusocial colonies	153
General characteristics (153). Eusocial colonies of the ceratinines (153). Eusocial colonies of the allodapines (155). Eusocial colonies of the xylocopines (157). Eusocial colonies of the euglossines (158).	
9.5. Colonies of the meliponines.	159
Nest structure (159). Caste differentiation and determination (160). Queen domination and division of labour (161). Egg-laying by workers (163). Mating. Swarming. Robber bees (163).	
9.6. Colonies of apines.	164
Composition and distribution of the genus <i>Apis</i> (164). Nest structure (164). Caste differentiation and determination (166). Division of labour (167). Egg-laying by workers. Swarming (169).	
Chapter 10. Eusocial colonies of the halictines.	171
10.1. History of discovery and studying social life in the halictines	171
Prehistory (171). Confirmation of eusociality (171). Peculiarities of studies of artificial nests (172). Main discoveries (172). Distribution of eusociality in the halictines (173).	
10.2. The foundation of colonies.	178
Foundation of nest (178). Polygynous foundation of a family (178). Structure of the foundress nest (180).	
10.3. Eusocial life: castes and hierarchy.	182
Sex ratio in the first and subsequent broods (182). Caste differentiation (183). Maintenance of caste structure (184). Change of queens by workers and usurpation of nests by other females (186).	
10.4. Family nest and nest behavior.	188
Within-nest behavior and general division of labour (188). Building labour (189). Foraging (191). Nest defense and the recognition of the colony members (191).	
10.5. Rearing of reproductive offspring and disintegration of the family.	193
Rearing of reproductive offspring (193). Mating (194). Family size and duration of family life (195).	
Chapter 11. Bumblebee family.	196
11.1. Founding of a family.	196
Preparation of a female for family founding and structure of its nest (196). The first brood (197). Honey pot forming (198). Feeding of larvae of the first brood, formation of the second brood (198).	
11.2. Rearing of the brood	199
Types of feeding of larvae (199). Duration of immature development (200).	
11.3. Microclimate of a nest and regulation of temperature.	201
Microclimate in a nest (201). Thermoregulation mechanisms and temperature conditions of incubation (201). Ventilation of a nest (202). Body thermoregulation in foragers (203).	
11.4. Caste differentiation and division of labour.	203
Caste structure of a family (203). Division of labour (203). Foraging (204). Within-nest labour (205). Nest guarding (206).	

11.5. Maintenance of the caste structure	207
Mechanisms of maintenance of caste structure (207). Egg-laying by workers (207). Elimination of gyne eggs by workers (208).	
11.6. Rearing of reproductive offspring	209
Beginning of rearing of reproductive forms (209). Rearing of males (210). Behavior of young females and males (210).	
11.7. Disintegration of the family and gyne hibernating	211
Family size (211). Seasonal rhythms of activity (212). Gyne hibernating (213).	
11.8. Usurpation of nests	214
Replacement of gynes and usurpation of nests by gynes of another bumblebee species (214). Cuckoo bumblebees (214).	
Chapter 12. Origin of social life	217
12.1. Hypotheses for the mechanism of caste origin	217
Natural selection and the problem of worker caste (217). Family selection (218). Group selection (218). Mutualism hypothesis (219). Kin selection (220). Polygynous family hypothesis (223). Parental manipulation (225).	
12.2. Haplodiploidy hypothesis	228
Hamilton's discovery (228). Kin selection among individuals with different life strategies (229). Main predictions of the hypothesis (232). Conflict in rearing of males (234). Haplodiploidy and eusociality: taxonomic aspect (236).	
12.3. Polygynous founding of a family: a decision of the problem	237
Essence and occurrence of the phenomenon (237). Statement of the problem (238). Approach to resolving the problem (239). Genetic gains of the strategies «queen» and «sister» (241).	
Chapter 13. Prerequisites of origin and stages the evolution of eusociality in bees	243
13.1. Subsocial pathway	243
Hypotheses on pathways to sociality (243). Subsocial hypothesis (244).	
13.2. Evolutionary stages of sociality	245
13.3. Prerequisites for incipency of eusociality	247
Prerequisites for eusociality origin (247). Conservation of optimal reproduction (250).	
13.4. Main tendencies and constraints in the evolution of eusociality	251
Trends in the evolution of primitive eusociality (251). Inversion to solitary life (252). Evolution of eusociality in various groups of bees (253)	
References	257
Summary	314
Annotated index of Latin names of bees	332

(HYMENOPTERA, APOIDEA)

(,)

(, -)

-

1991 .

..
..

- ..

02.08.94 70x1001/16.
. . 22. - . . 35. 600 . *3175* .
- , 199034, ,, .1.
1 " ", 199034, ,, 9 , 12.