

УДК 595.799:591.5

**РОЛЬ ЭКЗОГЕННЫХ И ЭНДОГЕННЫХ ФАКТОРОВ  
В ДЕТЕРМИНАЦИИ ЛЕТНОЙ АКТИВНОСТИ ПЧЕЛ-МЕГАХИЛИД  
(HYMENOPTERA: APOIDEA: MEGACHILIDAE) В КРЫМУ**

*Иванов С. П.*

Летная активность пчел, сезонная и суточная динамика их численности носит довольно упорядоченный характер. Каждый из видов диких пчел, если речь идет не о социальных, а об одиночных видах, появляется в природе в определенное время теплого периода года и летает на протяжении относительно небольшого (для каждого поколения) интервала времени в течение 30–35 дней. Вне зависимости от степени социальности, закономерные изменения численности пчел наблюдаются и в ходе их дневного лета [1–8]. Сроки сезонного лета отдельных видов пчел в зонах с умеренным климатом определяются суммой положительных температур, по мере накопления которых включаются генетически обусловленные процессы метаморфоза, прерванного зимней диапаузой. В зонах с менее выраженной сезонностью климата влияние абиотических факторов на ритмику лета пчел снижается, и возрастает роль эндогенных [9]. Детерминация суточной активности пчел, в частности динамика их численности на цветках мелиттофильных растений не столь однозначна. Разнообразие факторов, оказывающих влияние на ход дневного лета пчел, включает температуру, освещенность, влажность, ветер, осадки, динамику распускания цветков и выделения нектара и даже факторы, сопровождающие такие редкие явления как затмение солнца [9–17].

Наиболее распространенным методом изучения суточной активности пчел является учет численности особей на цветущей растительности. Значительно реже применяется метод наблюдений за активностью самок у гнезд с регистрацией всех видов деятельности пчел в течение суток, включая ночное время [7; 18–23]. Данный метод более трудоемок, однако он позволяет получить значительно больше информации, ограничивая возможности неоднозначной интерпретации результатов исследований.

Цель настоящей работы – выявить и оценить роль отдельных факторов, оказывающих влияние на летную активность пчел-мегахилид в условиях их искусственного разведения на посевах энтомофильных культур и в местах естественного обитания в Крыму.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Материалом исследований, послужили наблюдения за летной активностью диких пчел 15 видов: *Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758); *Pseudoanthidium lituratum* (Panzer, 1801); *Heriades crenulatus* (Nylander, 1856); *Hoplitis manicata*

(Morice, 1901); *Hoplitis bidentata* (Morawitz, 1876); *Osmia brevicornis* (Fabricius, 1798); *Osmia cerinthidis* Morawitz, 1876; *Osmia coerulescens* (Linnaeus, 1758); *Osmia cornuta* Latreille, 1805; *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758); *Megachile apicalis* Spinola, 1808; *Megachile maritima* (Kirby, 1802); *Megachile parietina* (Geoffroy, 1785); *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787); *Megachile versicolor* Smith, 1844.

Наблюдения проводились за самками, заселившими ульи Фабра и занимающимися строительством и провиантированием ячеек своих гнезд. Ульи Фабра представляли собой деревянные ящики, заполненные пучками полых стеблей тростника (*Phragmites*). Наблюдения за *H. crenulatus*, *H. bidentata*, *O. cornuta*, *O. rufa* проводились у ульев установленных в пригороде г. Симферополя. Ульи с пчелами *O. rufa* также выставлялись в промышленном яблоневом саду и на поле семенного рапса. Наблюдения за *M. rotundata* проводились во время заселения самками этого вида промышленных ульев, установленных на участках семенной люцерны в одном из степных районов Крыма. Остальные 10 видов наблюдались у ульев и гнездушек, установленных в местах естественного гнездования пчел на участках относительно хорошо сохранившейся каменистой степи в Предгорной зоне Крыма. В день, предшествующий началу наблюдений, каждая из заселенных гнездовых трубок в улье снабжалась номером, перед ульем устанавливался зонт от солнца и столик для записей, в тени зонта на уровне травостоя устанавливался воздушный термометр, а на самом улье – электронные часы со шкалой посекундной регистрации времени. Наблюдатель занимал место перед ульем утром до начала вылета пчел из гнезд и в течение всего времени их дневного лета фиксировал время вылета и прилета самок в каждое из пронумерованных гнезд. При этом отмечалось наличие у прилетающих пчел пыльцы в скопе или строительного материала в жвалах. Параллельно фиксировались изменения погодных условий. Результаты наблюдений записывались в полевой дневник или на магнитофон. Наблюдения за поведением самок в гнезде, осмотр состояния хлебца или перегородки ячейки в ходе ее строительства проводились с помощью зеркала (солнечного зайчика направляемого вдоль гнездового канала вглубь гнезда). Такая форма фиксации событий в ходе наблюдений (при участии одного или двух наблюдателей) давала возможность получения безошибочных сведений при одновременном наблюдении за 15 самками при среднем интервале времени между отдельными событиями, требующими фиксации в 15–20 минут.

По данным протокола наблюдений составлялись хронограммы лета пчел (рис. 1). На рисунке представлен вариант хронограммы, в котором отсутствуют отметки и записи времени отдельных прилетов пчел с пыльцой или строительным материалом, кривая изменения температуры и некоторые другие данные. В ходе анализа хронограмм, выполненных в масштабе 1 мм : 1 мин, оценивались следующие параметры лета пчел: среднее время вылета самок из гнезд и начала сбора провизии на цветках утром, среднее время окончания работ вечером, среднее время продолжительности одного вылета за провизией, вылета за строительным материалом, разгрузки провизии в ячейке, откладки яйца. Определялся коэффициент фуражировочной активности (КФА) – соотношение

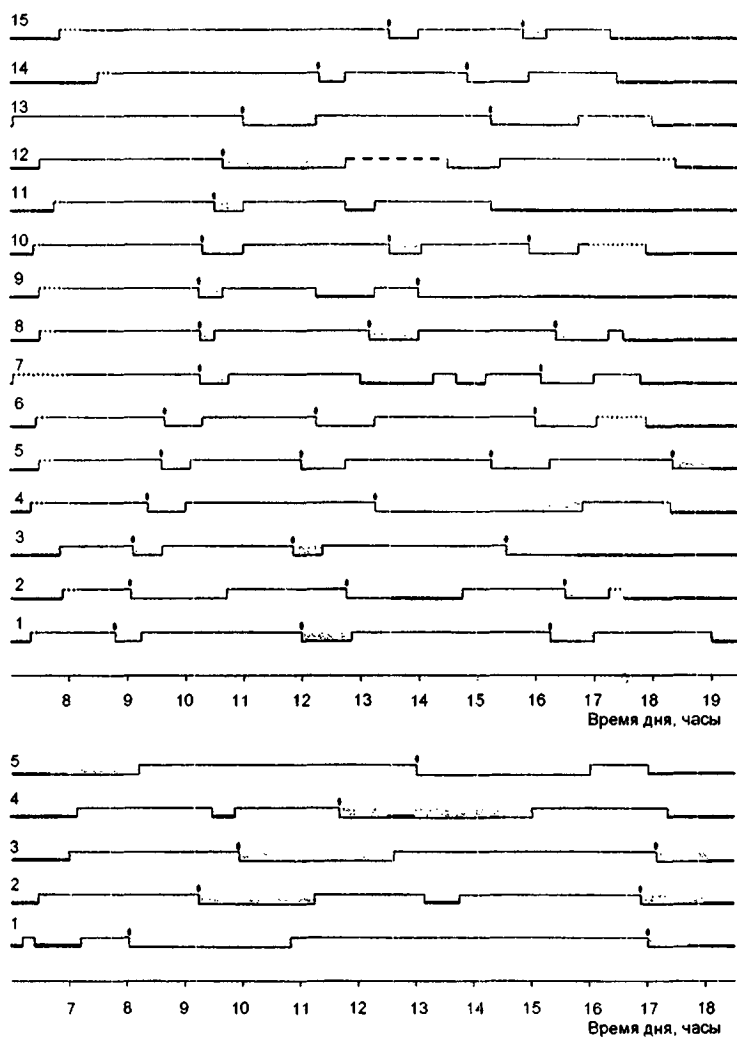


Рис. 1. Хронограммы суточной активности пятнадцати самок *Osmia rufa* (1) и пяти самок *Megachile versicolor* (2)

Самки пронумерованы и расположены снизу вверх в последовательности начала строительных работ. — — фуражировочные работы; 0 — откладка яйца; ⋯ — строительные работы; — — отдых в гнезде; ... — утренние и вечерние солнечные ванны; --- — поиск новой трубки.

продолжительности времени нахождения пчел на цветках и общей продолжительности работ по закладке одной ячейки. Проводился анализ зависимости этих показателей от температуры воздуха и времени дня и других факторов. Крупномасштабные хромограммы использовались для построения графических моделей лета пчел, построенных на основе подсчета соотношения

количества самок, занятых разными видами работ в отдельные получасовые интервалы времени дня. Оценка значения различных факторов, оказывающих влияние на характер динамики дневного лета пчел, проводилась с использованием динамических моделей лёта пчел.

Объем наблюдений, результаты которых послужили материалом для настоящей работы по отдельным видам в пересчете на один день: *A. manicatum* – 13; *P. lituratum* – 19; *H. cremulatus* – 44; *H. manicata* – 57; *H. bidentata* – 30; *O. brevicornis* – 8; *O. cerinthidis* – 150; *O. coerulescens* – 42; *O. cornuta* – 165; *O. rufa* – 183; *M. apicalis* – 39; *M. maritima* – 8; *M. parietina* – 12; *M. rotundata* – 77; *M. versicolor* – 48 самок. Основной объем наблюдений за гнездовой активностью пчел-мегахилид выполнен в сезоны 1977–2001 гг., отдельные наблюдения проводились в некоторые из последующих сезонов.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки начала и окончания дневного лета, фуражировочная активность в течение дня, влияние факторов среды. Самки пчел-мегахилид ночуют в своих гнездах. Обычно самка располагается на ночь в глубине гнезда, уткнувшись головой в ячейку. С наступлением утра самка разворачивается и занимает место у выхода из гнезда. Далее некоторые самки после короткой задержки у выхода вылетают из трубки. Другие – наполовину выходят из трубки и сразу же, пятясь, возвращаются в нее и, повторив такие полувыходы несколько раз, наконец, покидают гнездо. Некоторые самки выходят из трубки на стенку улья и только через некоторое время улетают. После холодных ночей большее число самок остаются в гнезде до момента вылета, а после относительно теплых – выходят на стенку улья. Можно предположить, что такое поведение самок определяется двумя факторами: реализацией программы поведения, обеспечивающей безопасность вылета самок из гнезд и программы ожидания оптимального сочетания освещенности и температуры воздуха в период так называемой потенциальной готовности [24].

После первого вылета из гнезда большинство самок возвращаются в улей с грузом пыльцы и нектара – обножкой. Продолжительность первого вылета, как правило, больше последующего. Только для земляных пчел *M. maritima* такой разницы не обнаружено. Наибольшая разница между продолжительностью первого вылета ( $27,5 \pm 2,2$  мин;  $n=69$ ) и второго ( $9,8 \pm 0,3$  мин;  $n=87$ ) отмечено для *H. manicata*. Наблюдения показали, что некоторые самки сразу после вылета из гнезда, не отлетая далеко от улья, присаживаются на хорошо освещенные солнцем места и, расположив свое тело перпендикулярно солнечным лучам и слегка раздвинув крылья, проводят в таком положении некоторое время. Время принятия таких солнечных ванн, вероятно и служит причиной удлинения первого вылета. В дни с относительно высокой утренней температурой время первого вылета заметно сокращается.

Сроки первого вылета самок из гнезд определяются температурой воздуха и уровнем освещения. О характере взаимосвязи этих факторов дает представление рисунок 2. Из рисунка видно, что для пчел *O. rufa* пороговая величина температуры воздуха составляет 10–11°C. Однако в дни с относительно высокой утренней

температурой (7 и 17 мая) определяющим сроки вылета фактором становится не температура, а освещенность. Пороговой величиной освещенности для *O. rufa* можно считать освещенность, которая соответствует 7 часам утра при отсутствии облачности. В пасмурные дни в зависимости от характера облачности сроки вылета пчел сдвигаются или растягиваются (3 и 9 мая). На рисунке 3 представлены данные, дающие представление о пороговых величинах температуры воздуха для некоторых из изученных видов и диапазон температур при котором самки включаются в сбор провизии в утреннее время. Относительно большая растянутость кривой по шкале температуры для *M. versicolor* и *M. apicalis* свидетельствует о том, что в большей части дней наблюдений за этими видами определяющим фактором была не температура воздуха, а освещенность.

Продолжительность вылетов за провизией находится в зависимости от температуры воздуха. На рисунке 4 представлены данные, дающие представления о степени выраженности этой зависимости для 4 видов пчел. Как можно заметить, уменьшение продолжительности вылетов пчел *M. versicolor* и *M. apicalis* происходит только в интервале температур от пороговой до 33–35 °С, дальнейший рост температуры не оказывает заметного влияния. Выводы о степени зависимости продолжительности фуражировочных вылетов от температуры следует делать с определенной осторожностью, поскольку динамика утреннего подъема температуры, как правило, сопряжена с динамикой увеличения численности свежих цветков большинства энтомофильных растений, и разграничить действие этих факторов практически можно только в условиях эксперимента. Тем не менее, в качестве общей закономерности можно отметить большую зависимость продолжительности вылетов от температуры у летних видов по сравнению с весенними и ранневесенними, и видов, имеющих меньшие размеры тела по сравнению с более крупными. Земляные виды пчел имеют более высокий температурный порог по сравнению с гнездящимися надземно.

Характерной особенностью пчел является относительно большой разброс по величине значений продолжительности вылета за провизией при одной и той же температуре (рис. 4). Такой разброс является следствием того, что помимо температуры на продолжительность времени вылета оказывают существенное влияние и другие факторы. В частности, выявлена зависимость продолжительности этого показателя от времени дня, которая, вероятно, связана с суточной динамикой изменения плотности свежих цветков и выделения ими нектара. Заметные изменения продолжительности вылетов за провизией наблюдаются при переключении самок с цветков одного вида растений на другой. Существенное сокращение продолжительности фуражировочных вылетов отмечено при переселении пчел на семенные участки меликтофильных культур. Причиной отмеченного разброса также является индивидуальные отличия самок. Фактические данные, подтверждающие эти заключения, находятся в печати.

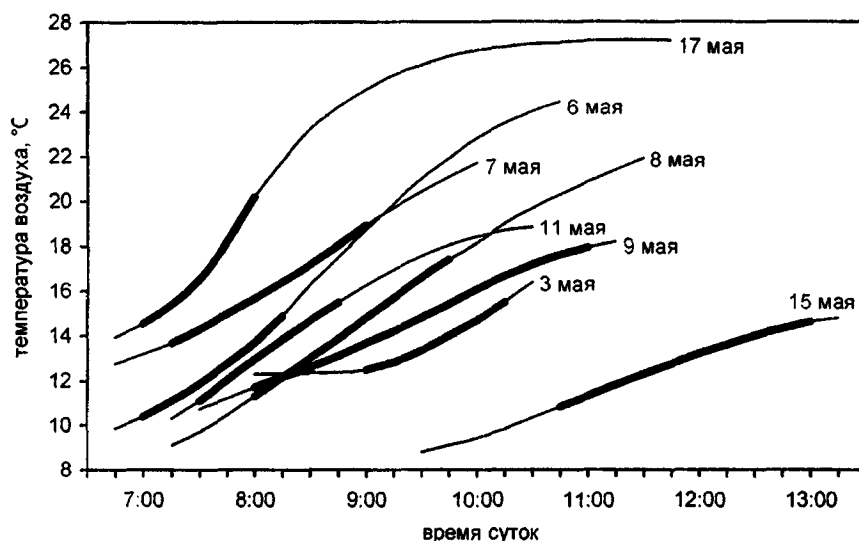


Рис. 2. Динамика утреннего подъема температуры воздуха и лётная активность самок пчел *Osmia rufa* (май, 1980 г.)  
 — — кривые изменения температуры воздуха; — — период времени от момента вылета первой самки до момента возвращения последней самки с первой «обножкой». 3 мая — пасмурно, 8 и 9 мая переменная облачность.



Рис. 3. Кумуляты распределения значений температуры воздуха при первом вылете самки из гнезда в утреннее время  
 1 — *Osmia cornuta*; 2 — *O. rufa*; 3 — *O. cerinthidis*; 4 — *Megachile versicolor*; 5 — *M. apicalis*; 6 — *O. coerulescens*; 7 — *M. maritima*. На оси абсцисс — значения классовых вариантов, на оси ординат — накопление частот. Пороговым значениям температур соответствуют точки пересечения кумулят с осью абсцисс.

**Динамика суточной активности.** Деятельность самок пчел-мегахилид в период строительства гнезд носит циклический характер. Малый гнездостроительный цикл (совокупность операций по закладке одной ячейки) складывается из последовательных отдельных операций (фаз):

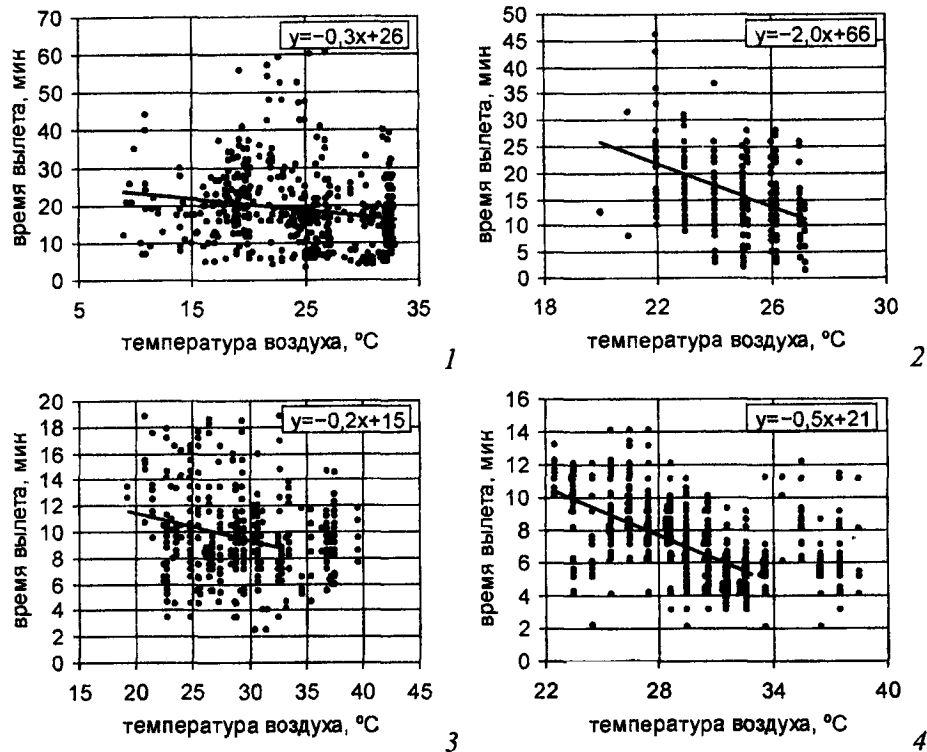


Рис. 4. Зависимость продолжительности одного фуражировочного вылета самок пчел от температуры воздуха

1 – *Osmia rufa* ( $r = -0,28$ ;  $n = 657$ ); 2 – *O. coerulescens* ( $r = -0,36$ ;  $n = 154$ ); 3 – *Megachile versicolor* ( $r = -0,18$ ;  $n = 299$ ); 4 – *M. apicalis* ( $r = -0,57$ ;  $n = 344$ ). Для всех значений коэффициента корреляции  $p \leq 0,01$ .

строительство ячейки, заготовка провизии, откладка яйца, запечатывание ячейки. Малые гнездостроительные циклы следуют один за другим в ходе последовательной закладки ячеек гнезда и в своей совокупности вместе с операцией по запечатыванию гнезда и поиску новой полости для закладки следующего составляют большой гнездостроительный цикл, который в свою очередь повторяется в ходе закладки каждого нового гнезда. При равномерном распределении пчел по фазам малого и большого гнездостроительных циклов в каждый момент времени дня доля пчел, занятых разными видами работ в улье должна оставаться постоянной [25]. В этом случае, динамика суточного лета пчел (за исключением периода утреннего подъема и вечернего спада численности) должна представлять прямую линию. Подобная (или близкая к ней) динамика суточного лета обнаружена только у трех видов пчел – *H. manicata*, *O. brevicornis*; *O. cornuta*. Для каждого из 12-ти других изученных видов динамика суточного лета представлена характерной кривой: двугорбная динамика с преимуществом утреннего пика (*A. manicatum*, *P. lituratum*, *H. bidentata*, *O. rufa*, *M. rotundata*; *M. maritima*; *M. parietina*) двугорбная динамика с одинаково выраженными утренним и вечерним пиками

(*O. coerulescens*, *M. versicolor*); одновыпуклая динамика с одним утренним пиком (*H. crenulatus*, *O. cerinthidis*, *M. apicalis*). Графические модели лета 4 видов пчел, представляющих соответствующие типы динамик, представлены на рисунке 5, 1,3,5,7. При сравнении этих моделей с моделями, где представлено изменение в течение дня соотношения пчел занятых строительством и фуражировкой ячеек в чистом виде (рис. 5, 2,4,6,8) видно, что изменение численности пчел на цветах в течение дня происходит вследствие нарушения равномерности распределения пчел именно по этим двум фазам гнездостроительного цикла. Такое нарушение возможно только в том случае, если по каким-то причинам в определенные периоды дня скорость выполнения самками отдельных операций ускоряется или замедляется, а скорость выполнения других остается неизменной или изменяется в противоположном направлении. Например, закономерное уменьшение плотности свежих цветков во второй половине дня, приводит к относительному удлинению времени прохождения фазы фуражировки в этот период по сравнению с первой половиной дня. Если при этом темп выполнения строительных операций остается неизменным, то равномерность распределения пчел по фазам гнездостроительного цикла неизбежно нарушается. Для *M. versicolor* зарегистрированы более поздние сроки окончания летной активности в вечернее время у самок, находящихся в фазе строительных работ, по сравнению с пчелами занятых фуражировкой. В этом случае, заканчивая вечером строительные работы позже чем фуражировочные, почти все самки, приступившие в конце дня к строительным работам, успевают окончить строительство ячейки и, таким образом, с некоторым опережением переходят в фазу фуражировки. В результате этого доля пчел, находящихся в фазе фуражировки в утреннее время, возрастает, а доля пчел, занятых строительством уменьшается. Для пчел *O. rufa* отмечен относительно более продолжительный интервал времени завершения дневной активности в фазе строительства. Это связано с отказом части самок от немедленного переключения на сбор провизии после завершения строительства ячейки, что также приводит к нарушению равномерного распределения самок по фазам гнездостроительного цикла. Последние два отклонения в ритмике гнездовой активности пчел, возможно, объясняются более высоким уровнем мотивации деятельности самок по завершению строительства ячейки по сравнению с мотивацией ухода на отдых или переключения на фуражировку пустой ячейки в вечернее время. Предположение о возможной роли фактора мотивации в деятельности диких пчел впервые было использовано для объяснения некоторых особенностей поведения самок *O. rufa* в ходе экспериментального переселения пасеки [26] и ранее для интерпретации суточной активности ос [27].



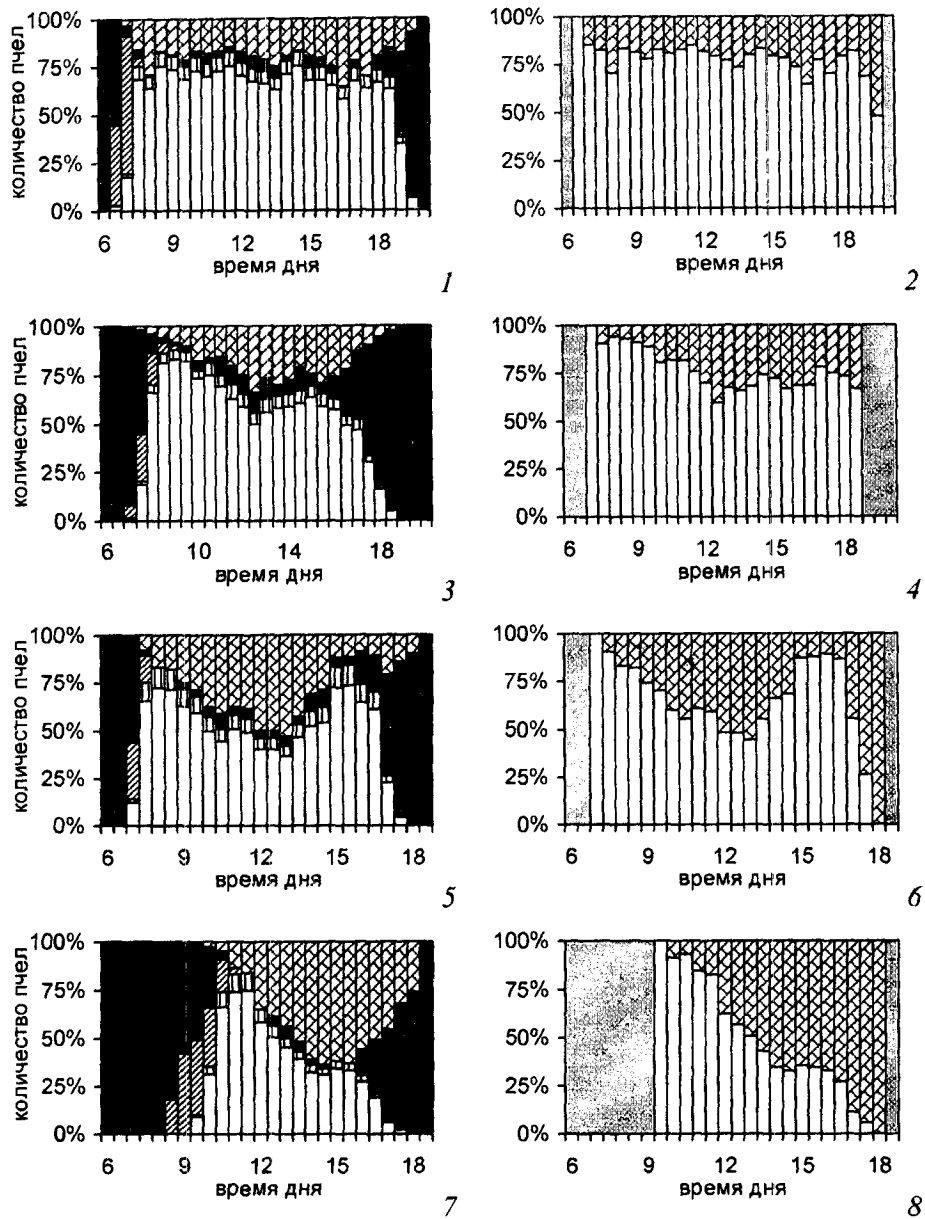


Рис. 5. Графические модели суточной активности пчел-мегахилид  
 1,2 – *Osmia cornuta*; 3,4 – *O. rufa*; 5,6 – *Megachile versicolor*; 7,8 – *M. apicalis*. □ – сбор пыльцы и нектара на цветках (динамика суточного лёта); ▨ – разгрузка собранной провизии в ячейке; ▩ – солнечные ванны; ▧ – строительные работы; ■ – отдых в гнезде. Модели в левом столбце представляют ход изменения в течение дня соотношения числа пчел, занятых разными видами работ, в правом – соотношения числа пчел, занятых фуражировкой и строительством в чистом виде.

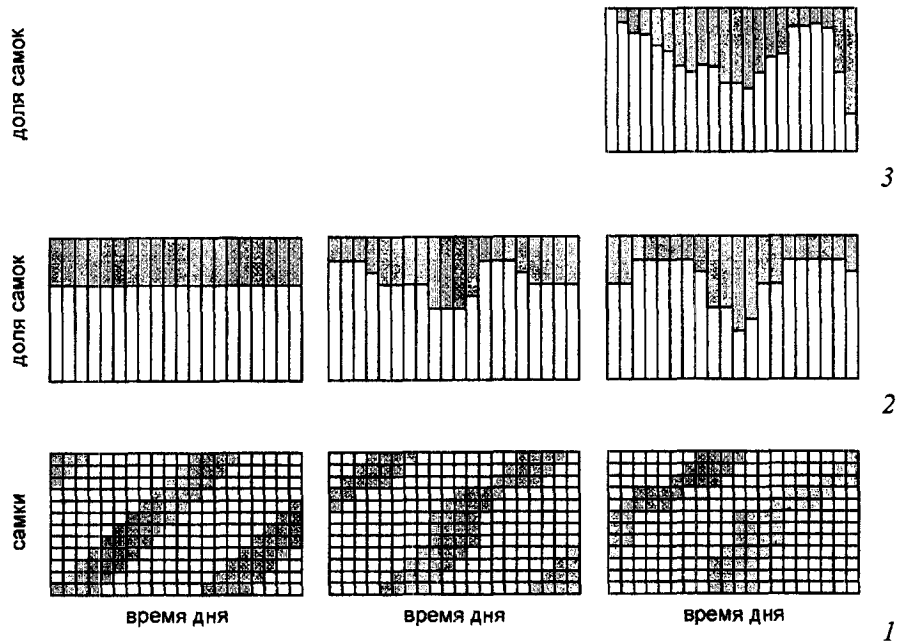


Рис. 6. Динамическая модель действия механизма автогенной детерминации суточной динамики лёта пчел *Megachile versicolor*

1 – матрицы последовательного изменения фазового состояния двенадцати самок пчел относительно времени суток в течение трех последовательных дней (каждый горизонтальный ряд клеток соответствует одной самке, время дня разбито вертикальными линиями на интервалы равные 30 минутам, □ – сбор пыльцы и нектара на цветках; \* – строительные работы; 2 – динамика изменения соотношения пчел занятых сбором пыльцы и нектара и другими работами (изменение величины моментного КФА) в течение тех же трех последовательных дней; 3 – фактическое изменение величины КФА *M. versicolor* по данным наблюдений у гнезд. Соотношение времени строительства и фуражировки ячейки, продолжительность малого гнездостроительного цикла и общего времени работы в течение дня, использованные при составлении матриц, соответствуют средним показателям самок пчел *M. versicolor*, рассчитанным по данным наблюдений у гнезд.

Показатели летной активности *M. versicolor*, выявленные в ходе наблюдений за самками у гнезд, были использованы для построения динамической модели лёта этого вида (рис. 6, 1, 2). При включении в параметры модели только одного фактора – более поздний срок окончания в конце дня строительных работ по сравнению с фуражировочными, уже на третьем шаге преобразования матрицы фазового состояния пчел получена конфигурация почасового изменения соотношения доли фуражирующих и строящих самок почти полностью соответствующая реальной (рис. 6, 3). Аналогичные операции с динамическими моделями, построенными с использованием параметров других видов пчел, также показали хорошее соответствие модельных и реальных динамик. Выяснилось, что одним из

типообразующих факторов является кратность продолжительности малого гнездостроительного цикла данного вида пчел общей продолжительности рабочего дня. Кратность в сочетании с другими факторами определяет формирование соответствующей конфигурации динамики лёта пчел и обеспечивает ее поддержку в автоматическом режиме.

Следует отметить, что большинство реальных динамик лёта пчел-мегахилид имеет более или менее выраженный пик численности в первой половине дня. Этому периоду времени дня, как правило, соответствуют наиболее благоприятные погодные условия и максимумы обилия свежераспустившихся цветков большинства мелиттофильных растений. Таким образом, выявленные закономерности и тенденции в поведении пчел, приводящие к определенным сдвигам соотношения числа самок, находящихся в разных фазовых состояниях, можно рассматривать как адаптации, обеспечивающие наиболее оптимальные для пчел сроки сбора провизии на цветках кормовых растений.

### **ВЫВОДЫ**

1. Летная активность пчел-мегахилид находится под контролем факторов внешней среды, а также ряда факторов эндогенной природы. Ведущую роль среди экзогенных факторов играют погодные условия, обилие цветков кормовых растений и динамика их цветения. Факторы эндогенной природы обусловлены генетически и детерминируют эффективность сбора пыльцы и нектара самками данного вида на цветках кормовых растений и строительных работ в гнездах, что в свою очередь определяет продолжительность прохождения пчелами отдельных фаз малого гнездостроительного цикла и их распределение по шкале дневного времени. Видовое своеобразие динамики дневного лёта пчел-мегахилид формируется как результат комплексного воздействия всех этих факторов.

2. Сроки начала и окончания дневного лёта пчел и, следовательно, продолжительность общего времени лёта самок в течение дня определяются пороговыми значениями абиотических факторов – температурой воздуха и уровнем солнечной инсоляции. Характер динамики лёта пчел на цветущей растительности в течение остального времени дня определяется нарушением равномерности распределения самок пчел по фазам малого гнездостроительного цикла.

3. Перечень факторов, вызывающих смещение равномерности распределения пчел по фазам гнездостроительного цикла включает: изменение в течение дня обилия свежих цветков на фоне относительно равномерной доступности строительного материала; более поздними сроками окончания строительных работ относительно сроков окончания работ по провиантированию ячеек в вечернее время, а также некоторыми другими факторами, способными вызвать изменение скорости прохождения самками пчел отдельных фаз гнездостроительного цикла в определенные периоды дня.

4. Анализ, проведенный с использованием динамических моделей лёта пчел, показал, что закономерные изменения величины моментного коэффициента фуражировочной активности пчел, определяющие суточную динамику их лёта, поддерживаются действием аутогенных механизмов, автоматически

преобразующих стохастические по своей природе колебания гнездовой активности пчел в относительно регулярные и в большей части периода дневного лёта совпадающие с динамикой цветения кормовых растений.

Благодарности. Автор выражает благодарность А. В. Фатерыге за помощь в компьютерном оформлении работы.

### Список литературы

1. Завгородняя В. К. Суточная динамика лёта пчелиных на кормовых бобовых // Энтомол. обзор. – 1953. – Т. 33. – С. 182–185.
2. Zavortnik T. J. Host plants, behavior, and distribution of the eucerine bees *Indomelissoides duplocincta* (Cockerell) and *Syntrichalonia exquisita* (Cresson) (Hymenoptera: Anthophoridae) // Pan-Pacif. Entomol. – 1957. – Vol. 51, N 3. – P. 236–242.
3. Dylewska M., Jablonski B., Sowa S., Belinski M., Wrona S. Proba okreslenia lizsbi pszczol (Hym., Apoidea) potrzebnych do nalezytego zapylenia lucerny // Pol. pismo ent. – 1970. – T. 40, N 2. – S. 371–398.
4. Долгов Л. А., Богатырев Н. Р. Суточная динамика летной активности шмелиной семьи. – Вопр. экол. Поведение и экол. насекомых, связанных с агробиоценозами. – Новосибирск, 1981. – С. 160–168.
5. Радченко В. Г. О суточной динамике численности пчелиных-опылителей люцерны. – Экол. и морфол. особенности животных и среда их обитания. – Киев, 1981. – С. 116–118.
6. Johnson M. D. Observations on the biology of *Andrena (Melandrena) dumingi* Cockerell (Hymenoptera: Andrenidae) // J. Kansas Entomol. Soc. – 1981. – Vol. 54, N 1. – P. 32–40.
7. Бейко В. Б. О биологии и пространственной ориентации сумеречно-ночных пчел группы видов *Proxycopa rufa* Friese // Доклады Московского общества испытателей природы «Экологические аспекты изучения и охраны флоры и фауны СССР». – М.: Наука, 1986. – С. 10–13.
8. Ганагин А. В. Пчелиные (Apoidea) – опылители семенных посевов люцерны в Северной Киргизии. Автореф. дисс... кандидата биол. наук. – Киев, 1988. – 24 с.
9. Moczar L. The activity periods of the population of *Paragymnomerus spiricornis* (Spinola) (Hymenoptera: Eumenidae) // Acta boil. Szeged. – 1974. – Vol. 20, N 1–4. – P. 157–159.
10. Raw A. Seasonal changes in the number and foraging activities of two Jamaican *Exomalopsis* species (Hymenoptera, Anthophoridae) // Biotropica. – 1976. – Vol. 8, N 4. – P. 270–277.
11. Kapyla M. Bionomics of five wood-nesting solitary species of bees (Hym., Megachilidae) with emphasis on flower relationships // Biol. Res. Univ. Jyvaskyla. – 1978. – N 5. – P. 3–89.
12. Schaffer W. M., Jensen D. B., Hobbs D. E., Gurevitch J., Todd J. R., 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.
13. Schreck E., Schedl W. Die Bedeutung des Wildbienen-Anteils bei der Bestäubung von Apfelblüten an einem Beispiel in Nordtirol (Österreich) // Ber. Naturwiss. – med. Ver. Innsbruck. – 1979. – Bd. 66. – S. 95–107.
14. Parker F. D., Tepedino V. J., Bohart G. E. Notes on biology of a common sunflower bee *Melissodes (Eumelissodes) Agilis* Cresson // J. N. Y. Entomol. Soc. – 1981. – Vol. 89, N 1. – P. 43–52.
15. Real L. A. Nectar availability and bee-foraging on *Ipomoea* (Convolvulaceae) // Biotropica. – 1981. – Vol. 13, N 2. Supplement. – P. 64–69.
16. Sihag R. C. Differential brood emergence of sub-tropical megachilid bees // Curr. Sci. – 1984. – Vol. 53, N 10. – P. 551–552.
17. Иванов С. П., Иванов А. С. Поведение диких пчел *Osmia rufa* L. (Apoidea, Megachilidae) во время солнечного затмения // Тези доп. Республіканської ентомологічної конференції, присвяченої 50-й річниці заснування Українського ентомологічного товариства. – Ніжин: ТОВ Наука-сервіс, 2000. – С. 48.

18. Klostermeyer E. G., 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.
19. 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.
20. Schoonen J. M. De Pluimvoetbij (*Dasygaster hirtipes* F.) // Levende natuur. – 1976. – Vol. 79, N 4. – P. 82–90.
21. Sowa S., Mostowska I., Wrona S. Zbadani nad biologią *Andrena labialis* Kirby (Hym., Apoidea) w wojewodztwie olsztyńskim // Polsk. pismo entomol. – 1976. – T. 46, N 1. – S. 127–143.
22. 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.
23. Романьков А. В., Романькова Е. Г. О гнездовании пчел рода *Megachile* на юге Приморского края России (Hymenoptera, Megachilidae) // Вестн. зоол. – 1997. – Т. 31, № 5-6. – С. 71–77.
24. Чернышев В. Б. Взаимосвязь суточных ритмов активностей насекомого // Тр. Всес. энтомол. о-ва. – 1981. – Т. 63. – С. 159–162.
25. Иванов С. П. Метод оценки абсолютной численности диких пчел (Hymenoptera, Apoidea) по коэффициенту фуражировочной активности. – Экологические аспекты охраны природы Крыма. Сб. науч. тр. – Киев УМК ВО, 1991. – С. 77–82.
26. Иванов С. П. Переселение пчел *Osmia rufa* L. (Apoidea, Megachilidae) в период гнездования // Биологические науки. – 1983. – № 5. – С. 40–43.
27. Truc C., Gervet J. Le decoupage du comportement au cours d'un complexe instinctif: le cycle nidificateur de l'ammophile *Podalonia hirsuta* Scopoli. Comparaison de cycles de durees differentes // Neth. J. Zool. – 1978. – Vol. 28, N 1. – P. 13–54.

Поступила в редакцию 20.11.2005 г.