

УДК 591.5 : 595.799

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ СЕМЬИ У ТРЕХ ВИДОВ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE)

В. Н. Олифир, Т. Д. Петриченко, П. Г. Москаленко

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 252601 Украина

Получено 18 декабря 1997

Особенности организации семьи у трех видов шмелей (Hymenoptera, Apidae). Олифир В. Н., Петриченко Т. Д., Москаленко П. Г. — В сравнительном плане изучали структурно-функциональную организацию семьи у шмелей трех видов. Показано, что в семье шмеля полевого (*Bombus agrorum* F.) между рабочими особями имеют место агонистические взаимодействия большой интенсивности. Жизнедеятельность семьи шмеля большого каменного (*B. lapidarius* L.) организована без физической иерархии доминирования между рабочими. Организация семьи шмеля городского (*B. hypnorum* L.) по поведенческим и другим признакам занимает промежуточный тип.

Ключевые слова: шмель, организация, иерархические отношения, репродуктивный статус.

Peculiarities of an Organization of Colonies in Three Bumble-bee Colony (Hymenoptera, Apidae). Olyfir V. N., Petrychenko T. D., Moskalenko P. G. — A comparative study of the structural and functional organization of the colonies was performed on three different bumble-bee species. It was shown, that strong agonistic interactions exist among the worker bees of the *Bombus agrorum* F. colony. Vital functions of the *Bombus lapidarius* L. colony are organized without physical hierarchy of dominance among the worker bees. The *Bombus hypnorum* L. colony's organization has an intermediate type by its behavioural and some other characteristics.

Key words: bumble-bee, organization, hierarchical relationships, reproductive status.

Изучение закономерностей функционирования семьи у некоторых видов шмелей позволило выявить у них внутрисемейные иерархические отношения. Первоначально они были установлены в семьях без цариц — у шмеля полевого (*Bombus agrorum*) и охарактеризованы как линейная иерархия (Free, 1955). Такой же тип иерархии был выявлен на небольших группах одновозрастных рабочих особей шмеля городского (*B. hypnorum*), содержащихся также без цариц (P.-F. Röseler, I. Röseler, 1977). В обоих случаях иерархические отношения были обусловлены разнокачественностью развития яичников у рабочих особей. У шмеля городского в семьях с царицами также могут появляться рабочие с развитыми яичниками, включая яйцекладущих, и царица проявляет агрессию прежде всего против них. В дальнейшем она относится агрессивно ко всем рабочим особям в равной мере, несмотря на различия в их репродуктивном статусе (P.-F. Röseler, I. Röseler, 1977). На сегодня в плане организации семьи шмелей с царицей, очевидно, наиболее изучен шмель земляной (*B. terrestris* L.). Для отмеченного вида характерна также внутрисемейная иерархия, основанная на доминировании как цариц, так и рабочих (Honk, Hogeweg, 1981; P.-F. Röseler, I. Röseler, Honk, 1981; Doorn, Heringa, 1986). В таких иерархически организованных семьях царица занимает (до начала откладки яиц рабочими) самый высокий доминантный ранг, а рабочие подразделяются по поведенческим характеристикам на 3 группы: элитные особи, переходный тип особей и общая масса особей. Элитные рабочие имеют наиболее развитые яичники и характеризуются наибольшим количеством взаимодействий с другими особями, а также наивысшими рангами доминантности.

В приведенных работах, однако, нет полного сравнительного анализа поведения и физиологического состояния всех полиэггических групп рабочих особей, не было проведено анатомирование всех особей семьи для получения целостной картины, использовано мало поведенческих и анатомо-физиологических показателей, не было проведено сравнительных исследований на разных видах шмелей да и более или менее полные исследования были проведены только на одном виде — шмеле земляном.

В настоящей работе мы приводим сравнительные данные по изучению некоторых поведенческих, физических и анатомо-физиологических характеристик особей семьи с царицей 3 видов шме-

лей и на их основании представляем схемы структурно-функциональной организации семьи для каждого вида.

Материал и методы

Работа выполнена в 1987 (с 10 по 17.08), 1991 (с 1 по 19.07) и 1992 (с 10.08 по 11.09) гг. на 3 видах шмелей — полевом (*B. agrorum*), городском (*B. hypnorum*) и большом каменном (*B. lapidarius*), семьи которых находились в завершающей фазе развития (начало отрождения репродуктивных особей). Полные периоды исследований включают маркировку, наблюдения и анатомирование. После обнаружения семьи состояли, соответственно (в порядке вышеприведенного упоминания видов), из 86, 242 и 182 особей и до пересадки в деревянные наблюдательные гнездовья развивались в природе. После пересадки семей в гнездовья последние были установлены в лабораторном помещении и сообщались с внешней средой через прозрачную летковую трубку, обеспечивающую свободный вылет шмелей в природу. Перед началом наблюдений все шмели были промаркированы индивидуальными цифровыми метками без применения наркоза. За время маркировки часть особей естественно отмерла, и к началу наблюдений семьи состояли, соответственно, из 72, 104 и 150 рабочих особей.

Мы учитывали следующие поведенческие, физические и анатомо-физиологические характеристики особей: внутрисемейные агонистические контакты (включая отбор корма), сторожевая деятельность, откладка яиц, поедание яиц, инкубация расплода, вентиляция гнезда, маркировка рабочими летковой трубки, строительная деятельность, зоны пребывания особей в гнезде, кормодобывательная деятельность, износ крыльев, масса тела, нагрузка медового зобика, развитие жирового тела и яичников с учетом количества яйцевых трубочек.

Общая продолжительность наблюдений составила, соответственно, 23 (с 10 по 14.08), 18 (с 10 по 14.07) и 19 (с 12 по 14.08) часов для каждого вида. В каждой паре шмелей, участвующих в агонистическом контакте, различали доминантную (атакующую) и подчиненную (атакуемую) особи. Агрессию регистрировали по одному из элементов агрессивного поведения особи-доминанта: толчки и удары головой, наскоки на контактирующего партнера, захватывание мандибулами различных частей тела (ног, крыльев и др.), выбрасывание из гнезда и подгибание брюшка, как демонстрация ужаления. За период наблюдений было зарегистрировано, соответственно, 135, 20 и 114 агонистических контактов. Откладку яиц регистрировали по характерной для яйцекладки позе, при непосредственном осмотре выводковых камер и по желтым телам в отпрепарированных яичниках. В гнезде различали расплодную и внерасплодную зоны. Кормодобывательную деятельность регистрировали по приносу шмелем обножки (пыльцы), откладыванию нектара в ячейки, а также срыгиванию нектара прилетевшим шмелем на пол гнездовья после атаки встречной особью. Износ крыльев определяли качественно: по разорванности (целостности) крыловых пластинок. Массу тела устанавливали путем вычитания из общей массы особи нагрузки медового зобика. Медовый зобик извлекали после анатомирования. Анатомирование шмелей осуществляли после завершения всех наблюдений. Перед анатомированием особей одновременно умерщвляли серным эфиром и на время анатомирования хранили в холодильнике. В результате анатомирования были определены степени развития жирового тела и яичников, а также количество яйцевых трубочек в каждом яичнике. Степень развития жирового тела определяли по пятиуровневой (уровни от 0 до 4 баллов) шкале (Маурицио, 1958), а степень развития яичников — по длине максимально развитого терминального ооцита. Длину ооцитов измеряли под микроскопом с помощью окулярной измерительной линейки при 16-кратном увеличении. Состояние яичников и жирового тела дополнительно регистрировали фотографически.

Часть рабочих особей каждой семьи исчезла за время проведения наблюдений, и всего после завершения наблюдений учтены у шмеля полевого: масса тела — у 61 особи, нагрузка медового зобика, степень развития жирового тела, активность яичников, количество яйцевых трубочек и износ крыльев — у 45 особей, зарегистрировано 99 случаев приноса корма; у шмеля городского: масса тела, степень развития жирового тела и износ крыльев — у 83 особей, активность яичников и количество яйцевых трубочек — у 81 особи, зарегистрировано 63 случая приноса корма; у шмеля большого каменного: масса тела, нагрузка медового зобика, степень развития жирового тела и яичников, количество яйцевых трубочек в яичниках, износ крыльев у 106 рабочих, зарегистрировано 685 случаев приноса корма.

Биометрическую обработку полученных данных осуществляли по стандартным статистическим критериям (Урбах, 1964).

Результаты

Шмель полевой. Данные литературы свидетельствуют о том, что для определения социального ранга особи можно использовать показатель участия особи в контактах (сумма количеств доминирований и подчинений) и показа-

тель ее доминантности (разница между количествами доминирований и подчинений) (Honk, Hogeweg, 1981; Doorn, Heringa, 1986). Значения полученных нами показателей для данного вида оказались столь наглядными, что позволили выделить 3 особей в элитную группу. В результате в семье шмеля полевого, помимо обычно выделяемых групп фуражиров, нейтральных и репродуктивных особей, остальных шмелей мы можем отнести в отдельную категорию, дифференцируя их на элитную и субэлитную группы. Все особи перечисленных групп, кроме группы нейтральных особей, принимали участие в агонистических взаимодействиях. В парных агонистических контактах доминантами являются в большинстве случаев более крупные шмели. Они имеют также более развитые яичники и жировое тело.

Итак, проведенные исследования позволяют представить структурно-функциональную организацию семьи шмеля полевого из 5 групп особей: элитной, субэлитной, фуражиров, нейтральных и репродуктивных (рис. 1).

Элитная группа — наиболее активная группа из 3 внутригнездовых высокоранговых особей. Для элитных шмелей характерны: максимальное среднее значение массы тела, максимальное среднее значение степени развития жирового тела и наиболее развитые яичники. Элитные особи выполняют также функцию охраны летка. Они проявляют ярко выраженное агрессивное отношение только к фуражирам и субэлитным особям, не вступая в агонистические взаимодействия с царицами даже при непосредственных контактах с ними. Яиц элитные особи не откладывают. Крылья целые.

Субэлитные особи — группа, состоящая из 22 внутригнездовых шмелей, вступающих в агонистические контакты. По средней массе тела шмели этой группы достоверно уступают фуражирам, но превосходят последних по степени развития жирового тела и недостоверно — по активности половой системы. Крылья субэлитных особей без признаков износа.

Фуражиры — наиболее многочисленная группа шмелей, состоящая из 32 особей. По средней массе тела фуражиры занимают второе место после элитных особей, существенно от них не отличаясь. По активности яичников и развитию жирового тела они занимают самое низкое положение. Разорванность крыловых пластинок в той или иной степени выявлена у 73% фуражиров. За время наблюдений зарегистрировано 88 случаев приноса обножки и 11 — приноса нектара.

Нейтральная группа — группа внутригнездовых особей, не участвовавших в агонистических контактах, насчитывает 15 шмелей. В состав группы входят самые мелкие, а значит и самые старые особи. Морфофизиологические особенности не изучали,

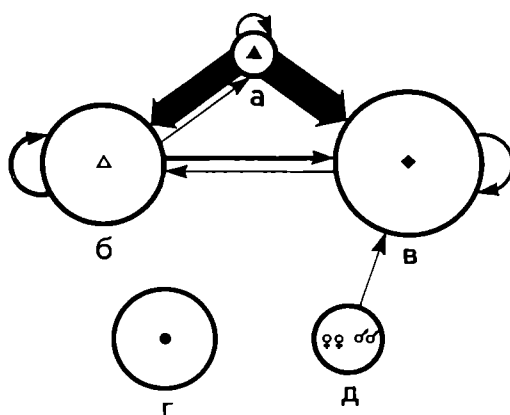


Рис. 1. Схема структурно-функциональной организации семьи шмеля полевого: а — элитные особи; б — субэлитные; в — фуражиры; г — нейтральные особи; д — репродуктивные особи; направление стрелок — направление атак, ширина стрелок пропорциональна количеству агонистических контактов (минимальная ширина стрелки — один контакт); площади кругов пропорциональны количеству особей в группах (площадь наименьшего круга — 3 особи); стрелки на кругах — агонистические взаимодействия внутри групп.

Fig. 1. Scheme of the social structure of the *Bombus agrorum* F. colony: а — elite; б — sub-elite; в — foraging; г — neutral; д — reproductive individuals; arrow directions are indicating attack directions, arrow width is proportional to the number of contacts (minimal arrow width corresponds to a single contact); square of each circle is proportional to the number of individuals in groups (minimal circle square corresponds to 3 individuals); arrows on the circles indicate agonistic interactions in the groups.

так как особи данной группы не участвовали в агонистических контактах. Нейтральные особи вместе с субэлитными выполняют основную часть работ внутри гнезда.

Репродуктивные особи, как мы уже отмечали, никогда не подвергались атакам со стороны особей других групп. В то же время зарегистрирован один случай нападения молодой царицы на фуражира. Морфофизиологические характеристики также не изучали.

Итак, проведенные нами исследования свидетельствуют о существовании в семье шмеля полевого внутрисемейных агонистических взаимодействий большой интенсивности. Из рисунка 1 видно, что основное количество атак (103 атаки) исходит от наименее малочисленной группы особей — элитной. Из 4 групп шмелей, участвующих в агонистических контактах, только фуражиры были атакованы представителями всех других групп. Кроме описанных нами межгрупповых агонистических контактов, последние встречались и внутри групп. Их интенсивность отражена на том же рисунке с помощью круглых стрелок. Более детальную информацию об организации семьи шмеля полевого можно получить из отдельной публикации (Москаленко, Шалимов, 1997).

Шмель городской. Регистрация поведенческих взаимодействий между отдельными особями свидетельствует о том, что в семье шмеля городского между рабочими также имеют место внутрисемейные агонистические контакты, но слабой интенсивности. В агонистические контакты вступали около четверти всех особей. Различия по массе тела и длине максимально развитых терминальных ооцитов у доминантных и подчиненных шмелей в парных взаимодействиях несущественны. Несмотря на широкое варьирование уровня активности яичников у рабочих особей, их жировое тело по степени развития является более или менее сходным (91% особей имели первую степень развития жирового тела). Анализ разделения труда также показал, что в семье шмеля городского существует особая полиэтическая группа особей, выполняющая охрану входа в гнездо сторожа. Среди них выделяются шмели, постоянно охраняющие вход в гнездо, и особи, временно выполняющие эту функцию (облигатные и факультативные сторожа). Для облигатного сторожа характерна наивысшая интенсивность атак по отношению к другим особям своей семьи. По поведенческим признакам и внутригнездовому образу жизни облигатный сторож занимает, очевидно, статус элитной особи. Атакам со стороны облигатного сторожа подвергались как фуражиры, так и репродуктивные особи (самцы и самки). В то же время облигатный сторож лоялен к наибольшей группе особей, которые не вступают в агонистические контакты, — нейтральным. Помимо упомянутых 4 полиэтических групп шмелей, существует группа особей, все представители которой вступали в агонистические контакты, в том числе со сторожами. Эту группу можно определить как субэлитную. Таким образом, проведенные исследования позволяют представить структурно-функциональную организацию семьи шмеля городского из 5 групп особей: сторожа (с элитной особью), субэлита, фуражиры, нейтральные и репродуктивные особи (рис. 2).

Сторожа — группа внутригнездовых особей, выполняющая защитную функцию и состоящая из 5 шмелей. В нашем случае была представлена одним облигатным сторожем и 4 факультативными сторожами. Облигатный сторож (№ 49) — относительно мелкий шмель со слабо развитыми терминальными ооцитами, постоянно находящийся во внутреннем просвете леткового отверстия. Облигатным сторожем атаковались примерно в равной мере фуражиры, субэлитные и репродуктивные особи. При кратковременных отлучках (на несколько минут) облигатного сторожа поочередно заменяли 4 факультативных сторожа — преимущественно крупные особи с хорошо развитыми терминальными ооцита-

ми, но не откладывающие яйца. Пребывание факультативных сторожей у леткового отверстия непродолжительно. Все сторожа, за исключением одного, имели целые крылья.

Субэлитные особи — группа из 12 внутригнездовых шмелей, которые не занимают фуражировочной деятельностью, но вступают в агонистические контакты. По средним значениям массы тела и размерам терминальных ооцитов субэлитные особи занимают промежуточное положение между фуражирующими и нейтральными рабочими. У одной особи зарегистрированы незрелые яйца. Субэлитные особи чаще всего подвергаются атакам со стороны облигатного сторожа. Крылья субэлитных особей без признаков износа.

Фуражиры — вторая по численности группа особей, состоящая из 32 рабочих. По средним значениям массы тела и размерам терминальных ооцитов фуражиры занимают самое низкое положение. Во время анатомирования фуражирующих шмелей мы не обнаружили у них ни одной особи со зрелыми или незрелыми яйцами. За время наблюдений зарегистрировано 33 случая приноса обножки и 30 случаев приноса нектара. Фуражиры чаще других подвергались атакам со стороны облигатного сторожа, но при этом после атаки не срыгивали нектар, как это делают другие виды шмелей. У 50% фуражирующих рабочих крыловые пластины были повреждены в той или иной степени. Вероятно, что после определенного периода кормодобывательной деятельности часть фуражиров может переходить в группу нейтральных особей, так как у 25% последних также наблюдается износ крыльев, что, очевидно, является следствием их предыдущего фуражирования.

Нейтральные особи — наиболее многочисленная группа из 55 шмелей. По средним значениям массы тела нейтральные особи превосходят фуражиров и субэлитных особей, но различия существенны только с фуражирами. Нейтральные особи имеют наиболее развитые яичники. По длине наиболее развитых терминальных ооцитов они превосходят представителей всех других групп, но различия существенны только с фуражирами. Нейтральные особи участвуют в процессе откладки яиц. Об этом свидетельствуют желтые тела в яичниках 2 шмелей. У части нейтральных особей в яичниках имелись зрелые и незрелые яйца. Нейтральные особи занимались строительной деятельностью, инкубировали расплод и выбрасывали погибших личинок и куколок.

Шмель большой каменный. Анализ поведения индивидуально маркированных шмелей показал, что в семье большого каменного шмеля все рабочие подразделяются на 2 функциональные группы: фуражиры (105 особей) и внутригнездовые шмели (45 особей). Фуражиры, в основном, участвуют в сборе нектара и пыльцы, а внутригнездовые рабочие — выполняют основную массу работ внутри гнезда. За время наблюдений нами зарегистрировано 285 случаев приноса обножки и 400 случаев приноса нектара. Изношенность крыловых пластинок

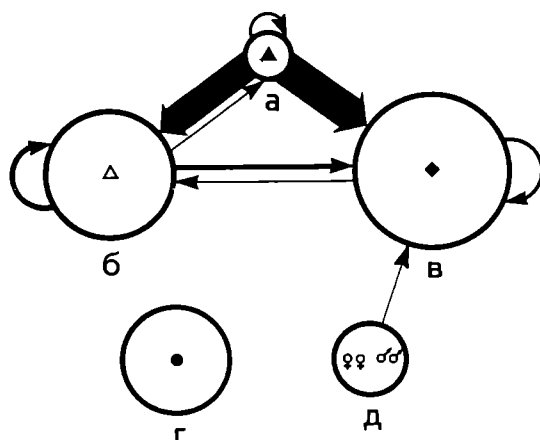


Рис. 2. Схема структурно-функциональной организации семьи шмеля городского: а — сторожа (с элитной особью № 49); б — репродуктивные особи; в — субэлитные особи; г — фуражиры; д — нейтральные особи; остальные обозначения как на рис. 1.

Fig. 2. Scheme of the social structure of the *Bombus hypnorum* L. colony: а — guard (with elite individual № 49); б — reproductive individuals; в — sub-elite; г — foraging, д neutral; for other indications see fig. 1.

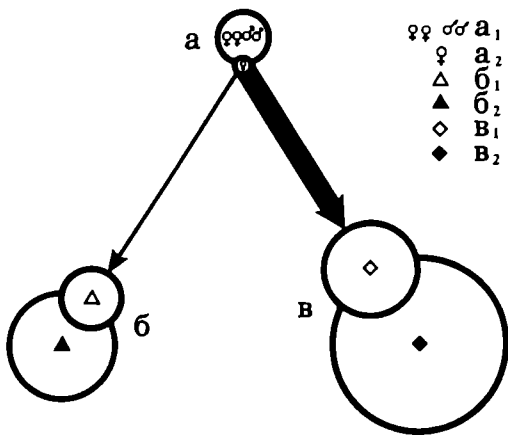


Рис. 3. Схема структурно-функциональной организации семьи шмеля большого каменного: а — репродуктивные особи (а₁ — молодые царицы и самцы, а₂ — старая царица); б — внутригнездовые рабочие (б₁ — атакованные старой царицей, б₂ — не атакованные старой царицей); в — фуражиры (в₁ — атакованные старой царицей, в₂ — не атакованные старой царицей); тонкая стрелка — 18 атак, толстая — 96 атак; остальные обозначения как на рис. 1.

Fig. 3. Scheme of the social structure of the *Bombus lapidarius* L. colony: а — reproductive individuals (а₁ — young queens and males, а₂ — old queen); б — nest workers (б₁ — attacked by the old queen, б₂ — non attacked by the old queen); в — foraging individuals (в₁ — attacked by the old queen, в₂ — non attacked by the old queen); thin arrow — 18 attacks, thick — 96 attacks; for other indications see fig. 1.

контактах. Интенсивность атак старой царицы была значительно выше по отношению к фуражирам, чем к внутригнездовым рабочим.

Таким образом, проведенные исследования позволяют представить структурно-функциональную организацию семьи шмеля большого каменного из 3 групп особей: репродуктивных, фуражиров и внутригнездовых (рис. 3). Данные анатомирования свидетельствуют о том, что рабочие в семье с царицей не откладывают яиц и отличаются очень низкой активностью яичников. Нами впервые у рабочих шмелей была выявлена изменчивость количества яйцевых трубочек. Известно, что у шмелей в каждом яичнике их по 4. Мы же регистрировали от 3 до 6. Нет различий в активности яичников между фуражирами и внутригнездовыми рабочими. Анализ состояния крыльев показал, что фуражиры могут переходить в группу внутригнездовых особей, так как у третьей части последних крылья были повреждены.

Итак, жизнедеятельность семьи шмеля большого каменного организована без физической иерархии доминирования между рабочими. В основе ее функционирования лежит, по-видимому, ритуализованное и феромонное доминирование. О последнем косвенно свидетельствует также частая маркировка летковой трубки рабочими, выделяющими из анального отверстия жидкий секрет на внутреннюю часть трубки. Отмеченный секрет может выполнять функцию следовых сигнальных веществ (следовых феромонов).

выявлена у 66% фуражиров. Анализ разделения труда также показал, что в семье большого каменного шмеля нет ни облигатных, ни факультативных сторожей. Помимо упомянутых групп фуражиров и внутригнездовых рабочих в семье большого каменного шмеля есть, как обычно, группа репродуктивных особей. В отличие от 2 предыдущих видов шмелей, между рабочими особями большого каменного шмеля нет внутрисемейных агонистических взаимодействий. Агонистические контакты в семье данного вида были зарегистрированы нами только между старой царицей и рабочими, причем агрессию проявляла только царица. Она атаковала тех рабочих (как фуражиров, так и внутригнездовых особей), которые подымались на свежестроенный или не совсем отстроенный пакет с яйцами, вскрывали его и поедали или пытались съесть отложенные царицей яйца. Всего за 3 часа непрерывных наблюдений царица атаковала 35 рабочих (10 внутригнездовых и 25 фуражиров), проведя 114 атак (18 атак на внутригнездовых особей и 96 атак на фуражиров). Молодые царицы не принимали участия в агонистических

Обсуждение

Таким образом, данные литературы и наши собственные исследования свидетельствуют о том, что жизнедеятельность семьи шмелей может быть организована иерархически. Это относится как к семьям без цариц, так и к семьям с царицами. В первом случае иерархия является линейной, во втором — видимо, функционально-групповая.

В самом общем виде иерархические отношения (доминирование-подчинение) между двумя особями обеспечиваются с помощью 3 основных факторов: физического (агрессивного), ритуализованного (с помощью поз) и феромонного (с помощью запахов) доминирований, которые проявляются, как правило, соотносительно.

В иерархически организованных семьях с царицами жизнедеятельность семьи может поддерживаться (наряду с другими факторами и помимо участия царицы) с помощью агрессивного поведения высокоранговых рабочих, как у шмелей полевого и земляного, или без агрессии, как у шмеля большого каменного. Естественно, что в случае агонистических взаимоотношений между рабочими в основе организации семьи лежит, по-видимому, не только явное агрессивное доминирование, но, очевидно, и элементы ритуализованного (например, жужжание элитных особей, наблюдаемое нами у шмеля полевого) и феромонного (P.-F. Röseler, I. Röseler, Honk, 1981) доминирований. В случае взаимоотношений между рабочими без агрессии доминирование является, очевидно, преимущественно ритуализованным и феромонным. Однако есть и такие виды, как, например, шмель городской, у которых, хотя и имеются внутрисемейные агонистические контакты между рабочими, но очень слабой интенсивности. В данном случае иерархия обеспечивается, очевидно, в равной мере физическим, ритуализованным и феромонным доминированием, т. е. данный вид по принципам организации семьи занимает промежуточное положение.

В описанных типах организации семьи шмелей неодинаковое место занимают и царицы. У шмелей полевого и городского царицы (за исключением одного случая) не проявляют агрессивного отношения к рабочим. Напротив, царица большого каменного шмеля интенсивно атаквала рабочих, но только тех, которые поедали или пытались съесть отложенные яйца царицы и имели в среднем более высокий репродуктивный статус, чем другие рабочие шмели. Замена у большого каменного шмеля агрессивного доминирования между рабочими на ритуализованное и феромонное, очевидно, не только предохраняет особей от взаимного физического повреждения, но связана также с развитием у данного вида сильно различимой морфологической (размерной) дифференциации каст, как у пчелы медоносной. У шмеля большого каменного каста цариц намного крупнее, чем каста рабочих, а у полевого и городского шмелей указанные различия между кастами выражены значительно слабее. Еще одной возможной причиной проявления только ритуализованного и феромонного доминирования между рабочими большого каменного шмеля может быть очень сильное ингибирование активности яичников у рабочих особей в сравнении с видами, у которых имеется преимущественно агрессивное доминирование. Помимо отмеченных признаков высокой социализации семьи шмеля большого каменного, мы выявили у данного вида (впервые для шмелей вообще) варьирование у рабочих особей количества яйцевых трубочек в каждом яичнике от 3 до 6, вместо константных 4, что до сих пор считалось характерным для рабочих рода шмелей. Учитывая и другие признаки уровня социализации семьи шмеля большого каменного по принципам ее организации, поведенческим, физическим и анатомо-

физиологическим характеристикам особей, из изученных нами видов, можно считать наиболее социально организованными.

- Маурицио А.* Кормление пыльцой и жизненные процессы у медоносной пчелы // Новое в пчеловодстве. — М. : Сельхозиздат, 1958. — С. 372–444.
- Москаленко П. Г., Шалимов И. И.* Организация семьи шмеля полевого *Bombus agrorum* (Hymenoptera: Apidae) // Зоол. журн. — 1997. — 76, № 3. — С. 319–325.
- Урбах В. Ю.* Биометрические методы. — М. : Наука, 1964. — 416 с.
- Doorn A. van, Heringa J.* The ontogeny of a dominance hierarchy in colonies of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae) // Insect. sociaux. — 1986. — 33, № 1. — P. 3–25.
- Free J. B.* The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies // Brit. J. Animal. Behaviour. — 1955. — 3, № 4. — P. 147–152.
- Honk Cor van, Hogeweg Pauline.* The ontogeny of the social structure in a captive *Bombus terrestris* colony // Behav. Ecol. and Sociobiol. — 1981. — 9, № 2. — P. 111–119.
- Röseler P.-F., Röseler I.* Dominance in bumblebees // Proc. 8th Intern. Congr. Intern. Union Stu. Social Insects, Wageningen. — 1977. — P. 232–235.
- Röseler P.-F., Röseler I., Honk C. G. J. van.* Evidence for inhibition of corpora allata activity in workers of *Bombus terrestris* by pheromone of the queen's mandibular glands // Experientia. — 1981. — 37. — P. 348–351.