

В. В. Попов

**ПЧЕЛИНЫЕ, ИХ СВЯЗИ С ЦВЕТКОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ
И ВОПРОС ОБ ОПЫЛЕНИИ ЛЮЦЕРНЫ**[V. B. P O P O V. BEES, THEIR RELATIONS TO THE MELITTOPHILOUS PLANTS
AND THE PROBLEM OF THE ALFALFA POLLINATION]

1

Значение насекомых в эволюции покрытосеменных растений особенно велико и общеизвестно. Взаимозависимая эволюция их — одна из блестящих страниц современного эволюционного учения. Начиная с работ Кельрейтера и Шпренгеля до Дарвина и последующих авторов, эта биологическая проблема может быть с полным правом названа классической.

Современные исследователи единодушны в оценке взаимозависимой эволюции насекомых и высших растений, влияние которой на эволюцию всего растительного и животного мира непереоценимо. Постепенно начинает воссоздаваться картина возможных начальных этапов этой эволюции, выясняются причины ее возникновения.

Но как только делаются попытки выяснения взаимозависимой эволюции конкретных групп цветковых растений и их опылителей, и в первую очередь их пчелиных опылителей, так неумолимо выясняется, что знания наши крайне несовершенны, что факты, которыми мы располагаем, ничтожны, если вообще они нам известны.

Бесспорно, что низшие короткохоботные формы пчелиных приспособлены к посещению открытых, неспециализированных цветов, а высшие длиннохоботные — специализированных, длиннотрубчатых.

Наши догадки не идут далее предположений о том, что пчелы семейства мегахилид (*Megachilidae*) приспособлены к опылению цветов сложноцветных (*Compositae*) и части мотыльковых (*Leguminosae*), пчелы семейства фиделиид (*Fideliidae*) — цветов семейства фикоидовых (*Ficoideae*), к опылению его колокольчиковидных и сложноцветноподобных форм.

Можно утверждать, что образование длинного и острого хоботка среди низших коротко- и тупохоботных форм, как впрочем и весь процесс выработки грызуще-лизущего ротового аппарата, есть процесс адаптации к опылению мелиттофильной растительности и процесс, шедший независимо не только в разных группах жалоносных перепончатокрылых, но и в известной мере в разных группах пчелиных.

Можно утверждать теперь, что не только выработка различных типов собирательного аппарата, но и образование брюшной щетки, например, есть процесс независимый в разных группах пчелиных, как процесс адаптации к опылению различных групп мелиттофильных растений, к переносу различных типов пыльцы. Примером могут служить длинные и редкие волоски некоторых эвцерин (*Eucerinae*), приспособленные для переноса крупной пыльцы тыквенных (*Cucurbitaceae*) и мальвовых (*Malvaceae*).

Естественно утверждение, что адаптация опылителя к растению и растения к опылителю, как правило, носит достаточно общий характер, относительна и не касается многих деталей строения, физиологических, фенологических и иных особенностей, географического распространения, стациального распределения.

Однако известны случаи точной морфологической, экологической и фенологической приспособленности монотрофного рода пчелиного и мелитофильного рода растения друг к другу, например *Heriades* к *Campanula*, *Systropha* к *Convolvulus* и т. д.

Но известны и другие случаи, когда точно экологически и фенологически приспособленный монотрофный род пчелиного не приспособлен морфологически к посещаемому им роду растений. Так, виды рода *Macropis*, распространенные по средней части Голарктической области, посещают цветы близких родов *Lysimachia* (Евразия) и *Steironema* (Сев. Америка) из *Primulaceae*. Но несмотря на бесспорную историческую давность связей растения и его опылителя, наблюдения показывают, как не приспособлено морфологически пчелиное к его цветам. Более тщательный систематический и зоогеографический анализ пчелиного, его паразита — пчелиного *Epeoloides* — и посещаемых первым цветковых растений показывают, что связи с ними не являются первоначальными.

Подобным же образом анализ растений, посещаемых крупными *Xylocopa valga* Gerst. и *X. violacea* L., показывает, что среди них много южных, садовых, интродуцированных в Палеарктику видов растений и что эти виды лучше приспособлены к опылению других типов растительности, чем современные палеарктические. Это хорошо согласуется с нашим современным представлением о роде *Xylocopa* как первично лесном обитателе тропической и субтропической зон Земли (Попов, 1947а).

Утверждение о ведущем значении пыльцевого взятка в эволюции пчелиных бесспорно. Однако контакт между предками пчелиных и растениями осуществлялся одновременно через случайное или постоянное потребление нектара и пыльцы. В дальнейшем отбор шел от случайного потребления пыльцы вообще, от потребления пыльцы определенных растительных ассоциаций (на которых обитали эти виды предков пчелиных), от потребления пыльцы немногих цветущих растений в период лёта данного вида пчелиного, к выработке адаптации к опылению цветковой растительности вообще и к появлению олиго- и монотрофных форм. Процесс этот был очень длителен и очень сложен. Современные сложные его результаты во всей их полноте еще неизвестны, а ход эволюции отдельных групп вряд ли может быть восстановлен даже в основных чертах по современной его картине. Особенно сложно выяснение этих связей в Голарктической области — самой молодой из областей, с самой сложной историей; нет сомнения, что многие первоначальные связи здесь утрачены и заменены другими, более молодыми.

Между тем изучение первоначальных и современных связей между опылителем и растением, постоянства этих связей, понимание эволюции этих связей имеет значительный теоретический и практический интерес.

Несомненно, что практически большинство сельскохозяйственных энтомофильных культур опыляется или будет опыляться с помощью домашней пчелы (*Apis mellifera* L.). Домашняя, или медоносная, пчела — почти единственное насекомое, биология которого полностью подчинена человеку. Ее громадная численность также вполне регулируется человеком. Роль домашней пчелы как опылителя особенно бесспорна в условиях крупного социалистического хозяйства. Не следует забывать также и о возможности механического опыления цветов. И тем не менее, при изучении опыления люцерны, практика столкнулась с положением, когда и домашняя пчела, и механические способы опыления оказались

негодными. Этим вопросом занимались в ряде стран и соответствующая литература достаточно обширна. Именно изучение вопроса об опылителях люперны сделало практически необходимым изучение фауны пчелиных Средней Азии и Казахстана и ее распределения по цветковой растительности.

Выяснением постоянства связей между опылителем и растением занимались многие ученые и наблюдатели. Однако большинство их полагало, что вопрос может быть решен простым суммированием единичных, случайных и разрозненных наблюдений над немногими посещениями некоторыми видами пчелиных тех или других мелиттофильных растений без учета окружающих условий, без понимания локальной фауны пчелиных как единого целого. Исторически ценность подобных первоначальных наблюдений была велика, и заслуга Германа Мюллера (Hermann Müller), Лёва (Löw) и других совершенно определена. Однако познавательная ценность многих этих наблюдений незначительна. Исторической заслугой этого направления является непреложное установление того значения, которое имеет пыльцевой взятки самки, как ведущий в эволюции группы и предварительное выяснение ряда моно- и олиготрофных видов.

Общезвестно, что степень приуроченности пчелиного к посещению цветов определенных видов, родов и групп растений или определенных типов цветов различна. Формально принято считать виды (или одно из их поколений), посещающие и опыляющие цветы одного вида растения, монотрофными, виды, посещающие и опыляющие цветы определенных родственных между собой групп растений, — олиготрофными и виды, посещающие и опыляющие цветы многих, часто не родственных между собой групп растений, — политрофами. Естественно, что между этими группами существуют все возможные переходы. Часто бывает затруднительно решить, в какую из групп, — вторую или третью, — следует отнести тот или иной вид пчелиного. Естественно, что понятие политрофа наиболее условно и что нет такого вида пчелиного, который бы действительно посещал большинство цветущих растений. Даже наиболее политрофный вид пчелиного, создающий огромные запасы меда, домашняя пчела, и та не посещает даже ради сбора нектара все виды локальной флоры цветковых. Наблюдения в Средней Азии, например, показали, что в одних и тех же местах в один и тот же период *Andrena flavipes* Panz. посещала 74 вида цветковых из 26 семейств; домашняя пчела — 71 растение из 27 семейств и встречалась лишь на каждом 3-м виде цветкового растения, фауна опылителей которых была обследована.

Робертсон (Robertson, 1928) справедливо рекомендует чрезвычайную осторожность в заключениях об моно- или олиготрофизме тех или иных видов. Действительно, представление о некоторых видах как моно- или олиготрофных требует пересмотра; особенно это относится к весенним формам. Возможно, что в разных частях ареала одни и те же виды ведут себя по-разному. Количество моно- и олиготрофных форм значительно. Для северо-западной Германии, например, с ее фауной в 273 вида пчелиных Альфкен (Alfken, 1935) насчитывал $\frac{1}{3}$ моно- и олиготрофных.

Правильным подходом к решению этой задачи будет лишь один путь — путь изучения всех главнейших связей между локальной фауной пчелиных и всей одновременно цветущей мелиттофильной растительностью во время всего сезона вегетации. Попытки подобного рода исследования, сильно ограниченные материалом, делались, например, Сигмундом Греничером (Graenicher, 1930, 1935) для Висконсина, Чарльзом Робертсоном (Robertson, 1928) и Дж. Пирсоном (Pearson, 1933) для Иллинойса.

Методика исследования, будучи по существу примитивной и несложной, обеспечивает при равномерном обследовании всех стадий, при достаточной повторности и полноте наблюдений (с учетом на время и площадь) возможность установления всех главнейших связей, существующих между локальной фауной пчелиных и мелиттофильной растительностью как единым экологическим целым.

Однако эта методика предполагает не только статистический учет посещаемости растения, но и характер работы на нем: сбор пыльцы, высасывание нектара, иные особенности поведения, пол насекомого и т. д., а также в некоторых случаях анализ собранной пыльцы и анализ нектарности растения.

Т а б л и ц а 1

Распределение *Macropis labiata* Panz. по цветковой растительности в Январцево, Западно-Казахстанской обл.

Семейство	Растение	Период	Количество	Количество пчелиных, собранных за период лета <i>M. labiata</i> Panz.	% к всему
Rosa-ceae	Rubus caesius L.	29 VII 1949 20 VII 1950 21 VII—	2♀ 1♀ }	74	4.0
Primula-ceae	Lysimachia vulgaris L.	15 VIII 1949 11 VII— 15 VIII 1950	108♀ (96 п) 5♂ 433♀ (367 п) 68♂ }	682	96.6
Compositae	Inula britannica L.	24 VII 1949	1♂	2415	0.04
Alismataceae	Alisma plantago-aquatica L.	16 VII 1950	1♂	119	0.8
		11 VII—15 VIII	544 ♀/463 п/75 ♂	3290	

Как пример хорошо выраженного монотрофизма, полученного в результате применения этой методики, следует привести уже упомянутую *Macropis*. Распределение *M. labiata* Panz. по цветковой растительности в Январцево Западно-Казахстанской области в течение двух лет дано в табл. 1. Приуроченность к цветам *Lysimachia vulgaris* L. очевидна, хотя единичные самки (без пыльцы) отмечены и на цветах малины.

Пример олиготрофизма и специальной приуроченности к цветам маревых (Chenopodiaceae) показывает *Halictus nasicus* F. Mor. (табл. 2), если основываться на двухлетних наблюдениях в Таджикистане и Узбекистане. Здесь интересен также процесс неодинаковой «предпочитаемости» различных видов (родов) растений этого семейства. Интересно, что только 1 ♂ был зарегистрирован на цветах другого семейства.

Несколько по-другому ведет себя *Paranthidiellum cribratum* F. Mor. (табл. 3). Это также олиготроф, собирающий пыльцу на цветах сложноцветных (предпочтительно на цветах *Onopordon* и *Pulicaria*), но самки его встречаются на цветах и других семейств растений, а круг растений, посещаемых самцами, еще шире.

Примером узкого политрофа является *Ceratina tibialis* F. Mor. (табл. 4). Самки этого вида зарегистрированы на 24 видах растений из 9 семейств; сбор пыльцы отмечен с представителей 6 семейств, причем и

Таблица 2

Распределение *Halictus nasicus* F. Мор. по цветковой растительности

Семейство	Растение	Место наблюдения	Период	Количество	Количество пчелиных, собранных за период лёта <i>H. nasicus</i> F. Мор.	% к нему
Chenopodiaceae	<i>Halocharid hispida</i> C.A.M.	Курган-Тюбе, Тадж. Ст. Пристань, Тадж.	10 VIII—6 IX 1948	640♀1020♂	4858	34.2
			11 IX 1948	1♀	567	0.2
	<i>Horaninowia ulicina</i> Fisch. et Meg.	Курган-Тюбе, Узб.	25 VII 1938	6♀	174	3.4
			11 VIII—6 IX 1948	4♀ 649♂	709	92.1
Plumbaginaceae	<i>Salsola dendroides</i> Pall.	Курган-Тюбе, Тадж.	17 VIII 1948	1♂	263	0.4
	<i>Statice perforliata</i> Karel.	Курган-Тюбе, Тадж.	25 VII—11 IX	651♀ 1670♂	6571	

здесь известная «предпочитаемость», оказываемая цветам сложноцветных, очевидна.

Следующий этап — широкий политрофизм—свойствен уже упоминавшейся *Andrena flavipes* Panz. и домашней пчеле.

Чем менее определены связи с цветковой растительностью у данного вида пчелиного, чем более он политрофен, тем более они становятся подвижными и подверженными влиянию конкретных условий.

2

Советская Средняя Азия — обширная страна со сложным рельефом, разнообразным климатом и сложной геологической историей. На западе она ограничена побережьем Каспийского моря, на юге и юго-востоке — государственной границей СССР с Ираном, Афганистаном и Китаем. Северная и северо-восточная граница ее проходит по степям и пустыням Казахстана. Территория равна 2304.7 тысячам кв. км., т. е. площадь ее превышает значительно площадь Ирана, площадь Мексики, или площадь Испании, Португалии, Франции и Италии вместе взятых.

История этой обширной страны и, следовательно, история ее флоры и фауны чрезвычайно сложна. Некогда большую ее часть занимали воды Тетиса, на островах и побережья которого существовали пустынные и иные стации; здесь возникали мощные горные цепи, покрытые лесами лугами и степными (саванными) участками. Усыхание и исчезновение моря, иссушение климата, привело к расширению пустынных ландшафтов, а общее похолодание и появление высоких горных цепей — к перестройке лесных формаций и их частичному расширению.

Все эти изменения отражались не только на растительности, но и на фауне страны, и в первую очередь на тех группах насекомых, которые связаны с растениями. Среди таких групп не последнее место занимают перепончатокрылые и среди них — пчелиные.

Первая работа по фауне пчелиных Средней Азии, обработка сборов А. П. Федченко, была дана Ф. Моравицем (1875—1876). Было собрано 438 видов из 36 родов; в последующие годы благодаря работам Мора-

Таблица 3

Распределение *Paranthidiellum cribratum* F. Mor. по цветковой растительности

Семейство	Растение	Место наблюдения	Период	Количество	Количество пчелиных, собранных за период лёта <i>P. cribratum</i> (F. Mor.)	% к нему
Chenopodiaceae	<i>Salsola transoxana</i> Iljin	Курган-Тюбе, Тадж.	21 VIII	— 1♂	199	0.5
Plumbaginaceae	<i>Statice perforiata</i> Karel.	Курган-Тюбе, Тадж.	21 VIII	— 1♂	263	0.4
Ranunculaceae	<i>Clematis orientalis</i> L.	Кондара	6 IX	1♀ 1♂	595	0.4
Leguminosae	<i>Alhagi kirghisorum</i> Schr.	Сталинабад	8 VIII	2♀ —	1867	0.1
	<i>Trifolium repens</i> L.	»	21 IX	— 1♂	24	4.2
Onagraceae	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	Кондара	5—12 IX	— 4♂	262	1.5
Dipsacaceae	<i>Dipsacus lanceolatus</i> L.	Сталинабад	4 VIII	1♀ —	77	1.3
Borraginaceae	<i>Echium altissimum</i> L.	Джума	31 V	— 2♂	122	1.6
Labiatae	<i>Mentha silvestris</i> L.	Сталинабад	25 VIII—12 IX	1♀ 2♂	1047	0.3
Verbenaceae	<i>Verbena officinalis</i> L.	»	7 VIII—17 IX	1♀ 2♂	144	2.1
	<i>Vitex agnuscactus</i> L.	»	3 VIII	1♀ —	1079	0.1
Tamaricaceae	<i>Tamarix</i> sp.	Курган-Тюбе, Тадж.	3—20 VIII	— 2♂	1252	0.2
Compositae	<i>Acroptilon picrois</i> Pall.	Сталинабад	13 VIII—13 IX	1♀ 2♂	96	3.2
	<i>Centaurea ibérica</i> Trev.	»	25 IX	— 1♂	380	0.3
	<i>Cirsium turkestanicum</i> Reg.	Ходжа-Оби-Гарм	3 IX	1♀ (п) —	149	0.7
	<i>Chondrilla juncea</i> L.	Ходжа-Оби-Гарм	4 IX	1♀ (п) —	83	1.2
	<i>Cynara scolymus</i> L.	Сталинабад	3 VIII	1♀ —	34	2.9
	<i>Erigeron canadensis</i> L.	»	9—12 X	2♀ (п) 2♂	283	1.4
	<i>Inula</i> sp.	Курган-Тюбе, Тадж.	31 VIII	— 4♂	28	13.9
	<i>Matricaria desciformis</i> C. A. M.	Сталинабад	19 V	— 1♂	167	0.6
	<i>Onopordon</i>	»	12 VIII—22 IX	23♀ (17 п) —	293	7.8
	<i>Acanthium</i> L.	»	15 VIII—30 IX	38♀ (17 п) 34♂	331	21.1
	<i>Pulicaria salviaefolia</i> Bge.					
			19 V—12 X	74♀ (38 п) 60♂	8775	

Таблица 4

Распределение *Ceratina tibialis* F. Мор. по цветковой растительности

Семейство	Растение	Место наблюдения	Период	Количество	Количество пчелиных, собранных за период лёта <i>C. tibialis</i> F. Мор.	% к нему
Ranunculaceae Leguminosae	<i>Clematis orientalis</i> L.	Кондара	8—12 IX	4♀ 2♂	595	1.0
	<i>Alhagi kirghisorum</i> Schr.	Сталинабад	3 VIII	2♀ (п) —	1867	0.1
	<i>Cercis siliquastrum</i> L.	»	29 IV	— 1♂	116	0.8
	<i>Indigofera Gerardiana</i> Wall.	»	13 VII	1♀ —	124	0.8
	<i>Medicago sativa</i> L.	»	25 VIII	1♀ —	487	0.3
Onagraceae	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	Кондара	5—15 IX	30♀ (3п) 5♂	262	13.4
Umbelliferae	<i>Eryngium coeruleum</i> MB	Сталинабад	29 VI—10 VII	2♀ (1п) 2♂	522	0.8
Dipsacaceae	<i>Dipsacus laciniatus</i> L.	»	4 VIII	2♀ —	77	2.6
Boraginaceae	<i>Echium italicum</i> L.	»	23 VI—13 VII	2♀ (1п) —	9	—
	<i>Heliotropium</i> sp.	»	15 VIII—7 IX	2♀ 1♂	225	1.3
Labiatae	<i>Hyssopus officinalis</i> L.	»	8 VI	2♀ 1♂	478	0.6
	<i>Ocimum basilicum</i> L.	»	7—10 X	5♀ —	1158	0.4
	<i>Salvia officinalis</i> L.	»	27 V—3 VI	3♀ 3♂	265	2.3
Verbenaceae	<i>Verbena officinalis</i> L.	»	24 VIII—26 IX	10♀ 1♂	153	7.2
		Кондара	15 IX	1♀ 1♂	8	—
Cruciferae	<i>Sisymbrium</i> }	Сталинабад Кондара	1 VIII	1♀ (п) —	42	2.4
	<i>Loeselii</i> L. }		13 IX	1♀ —	1	—
Compositae	<i>Centaurea ibérica</i> Trev.	Сталинабад	13 VII—13 VIII	6♀ (3п) —	380	1.6
	<i>C. solstitialis</i> L.	»	20 VI—1 VIII	18♀ (4п) 3♂	955	2.2
	<i>C. squarrosa</i> Willd.	Ходжа-Оби-Гарм	29 VIII	1♀ (п) —	306	0.3
	<i>Chondrilla juncea</i> L.	Кондара	5—14 IX	20♀ (3п) 5♂	151	16.5
	<i>Erigeron canadensis</i> L.	Сталинабад	24 IX—9 X	3♀ 2♂	289	1.7
		»	24 VIII—21 IX	5♀ 1♂	289	2.1
	<i>Onopordon acanthium</i> L.	Кондара	16 IX	1♀ —	11	9.0
	<i>Pulicaria salviaefolia</i> Bge.	Сталинабад	12—19 IX	3♀ —	331	0.9
			29 IV—10 X	126♀ (19п) 26♂	9101	

вида и Радошковского общее число видов возросло до 765. В настоящее время из пределов Средней Азии известно свыше 1200 видов, относимых к 70 родам. Реальное же количество видов, конечно, значительно, может быть даже вдвое больше.

Моравиц отметил, что из 438 видов, приведенных им в «Путешествии Федченко», 284, или 64%, составили новые виды, т. е. почти каждые 2 вида из 3 были новыми для науки, и все новыми для Средней Азии.

Из Туркмении к 1934 г. было известно 462 вида; за 3 месяца полевых исследований в 1934 г. было собрано 172 вида; 60 из них были новыми для фауны, 24 — новыми для науки. Иными словами, каждый 3-й вид был новым для фауны и каждый 7-й — новым видом, вообще (Попов, 1952а).

Если принять во внимание, что изучением почти не затронуты горные области Средней Азии, то цифра в 1200 видов, увеличенная почти вдвое, не покажется нереальной, а изучение фауны пчелиных Средней Азии — далеко не законченным.

Систематика и филогения пчелиных очень трудны. Во многих отношениях они еще крайне примитивны. Первая филогеническая, естественная система пчелиных была создана лишь в 1944 г. Миченером (Michener, 1944). В ней еще много недостатков и несовершенств и в ней, конечно, не отражена полностью очень сложная и длительная эволюция пчелиных, но она действительно научна. Очень несовершенна система родов; объем их часто неоправданно завышен и потребуются длительная систематическая работа, прежде чем будут выяснены реальные отношения между родами и выяснено их количество. Это не могло не сказаться и на изучении фауны пчелиных Средней Азии. Прежде чем точно ответить на вопрос о количестве родов пчелиных, обитающих здесь, необходимо произвести монографические ревизии родов *Hylaeus*, *Halictus*, *Osmia*, *Anthophora* и ряда других, о которых можно твердо сказать, что среди них скрыты представители других родов.

Когда вопрос об изучении пчелиных опылителей люцерны, вызванный бурным экономическим развитием республик Средней Азии, был поставлен самой жизнью на повестку дня, то оказалось, что нет почти никаких сведений по распределению среднеазиатских и казахстанских пчелиных по цветковой растительности.

В 1935 г. был опубликован небольшой список пчелиных и посещаемых ими растений южного Таджикистана (Попов, 1935), в 1952 г. — такой же список для юго-западной Туркмении (Попов, 1952а). С 1936 г. В. В. Яхонтов начал исследования среднеазиатской фауны опылителей хлопчатника и плодовых деревьев (Яхонтов, 1936, 1937, 1946).

Между тем в процессе работы выяснилось, что действительными опылителями люцерны является длинный ряд политрофных и олиготрофных форм, связанных определенными степенями олиготрофизма с представителями семейства бобовых. Этот олиготрофизм обуславливал не только приуроченность их к люцерне, но и различные степени отвращения другими мелиттофильными растениями. Таким образом, практический вопрос об опылителях люцерны привел к необходимости изучения особенностей распределения всей массы пчелиных по цветковой растительности, выяснения сезонных аспектов этой фауны и т. д.

Лаборатория перепончатокрылых Зоологического института Академии Наук СССР в 1937—1938 гг. одновременно с изучением опылителей люцерны в Средней Азии начала изучение распределения фауны пчелиных по цветковой растительности в Узбекистане, Киргизии, Таджикистане и Казахстане. В пределах Казахстана в этом отношении ранее была лишь слегка затронута северо-восточная область.

Наблюдения велись в ряде пунктов: в 1937 г. — в Джуме близ Самарканда, в 1938 г. в Курган-Тюбе близ Андижана, исследовалась также

фауна Ферганского хребта, в 1943—1944 гг., а также частично в 1946—1948 гг. изучалась фауна пчелиных окрестностей Сталинабада, Кондары и Ходжа-Оби-Гарма в Гиссарском хребте, Курган-Тюбе и Старой Пристани в Вахшской долине в южном Таджикистане; в 1949—1951 гг. были обследованы районы среднего и нижнего течения р. Урал в пределах Западно-Казахстанской области. Всего было собрано или записано 75 500 пчелиных и изучено их распределение на 320 цветковых растениях (из общего числа свыше 6000). Из этого материала 16 500 пчелиных собрано в Узбекистане, 26 500 — в Таджикистане и 33 500 — в северо-западном Казахстане. Все это — методически однородный материал, собранный в основном одними и теми же лицами и вполне сравнимый между собой. Материал этот в значительной части уже обработан, в небольшой части опубликован (Попов, 1952б, 1954а) и является хорошим фоном для оценки опылителей люцерны, устойчивости их как ее опылителей и возможных степеней отвращения от нее. Собранный фаунистический материал в 5 раз превышает самый крупный из известных ранее — материал Робертсона из Иллинойса, преимущество которого заключается в том, что им охвачено значительно большее количество видов цветковых растений. Но тем не менее, это все лишь начальный этап работы и в этой области предстоят длительные и разнообразные исследования. Нет сомнения, что они помогут выяснить вопросы взаимосвязанной эволюции определенных групп пчелиных и опыляемых ими растений, несмотря на чрезвычайно сложную геологическую историю Средней Азии.

В результате исследований в Средней Азии удалось выяснить кормовые связи многих видов пчелиных, установить длинный ряд монотрофных и олиготрофных видов, выяснить оригинальную фауну опылителей маревых, включающую, кроме значительного числа олиготрофных видов низших пчелиных, ряд древних нектарособирающих ос мазарид. Это позволило в свою очередь совпадающим зоологическим материалом поддержать точку зрения крупного советского ботаника М. М. Ильина о постепенном переходе маревых от анемофилии к энтомофилии (Попов, 1948, 1952в).

Среди олиготрофных опылителей маревых, как уже отмечалось, преобладают низшие пчелиные. Но наряду с ними отмечены и представители высших, например: *Icteranthis flavipes* F. Mor., *Anthidium unicum* F. Mor., *A. callosum* F. Mor., *Hoplitis ruficornis* F. Mor., *H. jejuna* Popov, *Megachile basilaris* F. Mor., *M. dolosa* Alf.

Комплекс олиготрофных видов, опыляющих цветы сложноцветных, включает ряд высших пчелиных: виды *Lithurgus*, *Mesanthidium pentagonum* Guss., *Osmia prasina* F. Mor., *O. bucharica* Popov, *Tarsalia ancyliiformis* Popov, *Tetralonia dentata* Klug, *T. nigriceps* F. Mor., *Eucera melaleuca* F. Mor.

Andrena tuberculiventris F. Mor. и *A. dentiventris* F. Mor. посещают цветы крестоцветных, *Epimethaea samaranda* Rad. и ряд видов *Hyileus* — цветы зонтичных, *Halictus debilis* F. Mor., типичный горный вид, — цветы *Eremurus altaicus* Pall. (Liliaceae), *Anthocopa serrilabris* F. Mor. и *Tetralonia malvae* Rossi приурочены к цветам мальвовых, виды *Archimegachile* и *Anthophora meridionalis* Fedt. — к цветам бобовых, *Tetralonia fuscipes* F. Mor. — к цветам ломоноса (*Clematis orientalis* L.) из семейства Ranunculaceae, *Tetralonia salicariae basalis* F. Mor. — к цветам *Lythrum salicariae* L. (Lythraceae).

В северо-западном Казахстане как монотрофные и олиготрофные виды отмечены, кроме ряда европейских видов, следующие: *Andrena figurata* F. Mor., *Panurginus lactipennis* Friese (посещающие цветы крестоцветных), *Camptopoeum friesei* Moes., *Eucera taurica* F. Mor. и *Anthophora padagra* Lep. (цветы сложноцветных) и *Hoplitis transcaspicus* Rad., посеща-

ющая цветы *Peganum harmala* L. Как монотрофный опылитель цветов гармалы известен *Pararhophites orobinus* F. Mor.

Моно- и олиготрофизм пчелиного всегда предполагает не только древность пчелиного и растения, но и длительную и совместную эволюцию, автохтонное происхождение.

С этой точки зрения представляют интерес случаи удивительно точной пригнанности пчелиного к посещаемому им растению. Так, период лёта *Andrena fedtschenkoi* F. Mor. точно совпадает со временем цветения *Tanacetum umbelliferum* Boiss., а ареал пчелиного полностью включается в ареал растения. Характерными являются чешуйчатые волоски средне-спинки, имитирующие поверхность соцветия *Tanacetum*, благодаря чему разбиваются очертания пчелы на цветке и она становится невидимой. Еще более характерна манера пчелы собирать пыльцу круговыми движениями на соцветии и «вычесывания» ее с помощью жестких волосков конечных стернитов брюшка, что является совершенно необычным для представителя сем. *Andrenidae*, но нормально для семейства мегахилид (Попов, 19476).

С точки зрения зоогеографии и истории сложения фауны пчелиных Средней Азии удалось установить ряд интересных фактов. Расширилось представление об общности фауны Средней Азии и Средиземноморья. В фауне Средней Азии отмечены, например, виды родов *Trilia*, *Mesanthidium*, *Ensliniana*, *Schmiedeknechtia*, *Habropoda*, *Paracrocisa*, *Eupavlovskia*, в фауне Средиземноморья другими исследователями отмечены *Tarsalia* и ряд видов других родов, ранее считавшихся эндемичными для Средней Азии.

Описанная из Средней Азии *Schmiedeknechtia gussakovskii* Popov близка к алжирской *Sch. oraniensis* Friese, а *Paranthidiellum karakalense* Popov — к марроканскому *P. astilleroi* Dsm.; их непосредственные генетические связи очевидны. Примеры эти можно умножить.

Примером других, более древних связей могут служить виды *Pararhophites*, представителей особой трибы, близкой к южноамериканской трибе *Exomalopsini* и, как уже отмечалось, посещающей цветы гармалы, одного из древнейших растительных элементов Средней Азии и Казахстана (Попов, 1949). Таков же род *Eremaphanta* (число видов которого возросло уже до 7), близко родственный к южноафриканскому и преимущественно юго-западному североамериканскому роду *Hesperapis* (Попов, 1955). Важно отметить, что вид *Eremaphanta* пойман также Д. М. Штейнбергом в южном Иране. Изучение опылителей маревых позволило оценить некоторые из них как элементы фауны побережий Тетиса, в соответствии со взглядами ботаников (Ильин, 1947). Известно, что среди других представителей фауны отмечались уже подобные же элементы (Штегман, 1948; Редикорцев, 1949; Попов, 19546).

Постепенно накапливается материал по эндемизму среднеазиатской фауны пчелиных. В качестве примера можно остановиться на роде *Xylocopa*. В 1875 г. Ф. Моравицу было известно только 5 видов, причем частично неверно определенных. Эндемизм среднеазиатской фауны не мог быть правильно оценен. В настоящее время эндемизм этот выступает более ясно. Из 20 видов этого рода, известных для фауны СССР, — 17 известны в Средней Азии. Два вида из их числа — *X. violacea* L. и *X. iris* Christ. — лишь проникают в пределы Средней Азии, первый — в Копет-Даге, второй — в Копет-Даге и на северо-западе. Один вид — *X. przewalskyi* F. Mor. — проникает в пределы Средней Азии с востока. Остальные 14 видов являются или эндемиками Средней Азии и соседних с ней территорий или широко распространены по ним (например *X. valga* Gerst.). Как эндемики Средней Азии могут быть названы 11 видов из подродов *Proxylocopa*, *Xylocopa* и *Nodula*. Характерно, что за исключением

2 видов, распространенных по равнине, все остальные связаны с предгорьями и средним поясом гор и, следовательно, с кустарниковой и древесной растительностью.

С кустарниковой и древесной растительностью связан в известной мере и комплекс видов пчелиных, приуроченный к бобовым. Среди изученных бобовых главнейшими, кроме люцерны, являются виды *Cercis siliquastrum* L., *Glycyrrhiza glabra* L., *Halimodendron argenteum* Lam., *Indigofera gerardiana* Wall., виды *Lathyrus*, *Lotus corniculatus* L., виды *Melilotus*, *Prosopis Stephaniana* M. B., *Psoralea drupacea* Bge., виды *Sophora*, *Spartium junceum* L., виды *Trifolium*, *Trigonella*; в северо-западном Казахстане среди изученных растений к ним прибавляются *Goebelia*, *Cytisus*, виды *Caragana*, *Astragalus*, *Vicia* и некоторые другие. В этот перечень включены и некоторые завезенные в Среднюю Азию виды; все они посещаются пчелиными, общими для остальных бобовых.

В этом перечне бобовых большинство составляют растения, широко распространенные по зоне оазисов и по окультуренным участкам. Главнейшими опылителями их являются виды пчелиных, широко распространенные по этим участкам. Стационное распределение пчелиных весьма характерно; фауна песчаных стадий резко отличается, например, от фауны оазисов. Последняя состоит преимущественно из ряда политрофных видов или видов, связанных различными степенями олиготрофизма с бобовыми, сложноцветными и другими семействами цветковых. Фауна оазисов и окультуренных участков пополняется численно за счет фауны соседних стадий. Пчелиные привлекаются сюда не только более разнообразной и богатой цветущей растительностью, но и местами, удобными для гнездования (глиняные стены, деревянные постройки и т. д.). В то же время очевидно, что распашка земель резко сокращает места, удобные для гнездования.

Итак, экономическая ценность большинства монотрофных и олиготрофных видов ничтожна. Наоборот, ценность политрофов значительна, так как из их числа обычно складывается фауна оазисов и окультуренных участков, и образуется добавочная фауна опылителей большинства энтомофильных сельскохозяйственных культур. Таким образом, установление политрофизма ряда видов пчелиных в Средней Азии является наиболее практически важным в этих исследованиях. Лишь на фоне этого колоссального материала можно в какой-то мере правильно оценить опылителей люцерны.

Совершенно очевидно, что опылителей люцерны можно оценить правильно лишь тогда, когда домашняя пчела является непрямым слагаемым локальной фауны пчелиных. Более того, она должна методом ароматической подкормки стимулироваться на взятку с люцерны.

3

Во время работ Зоологического института Академии Наук СССР в Средней Азии и Предкавказье было установлено, что основными опылителями люцерны (из общего числа 161 вид) являются 22 вида, численность которых была выше 1% от числа всех собранных самок и которые собирали пыльцу с люцерны (Попов, 1951).

Это были: *Halictus eurygnathus* Bluthg., *H. malachurus* Kby., *Andrena labialis* Kby., *A. flavipes* Panz., *A. albofasciata* Thoms., *Nomia diversipes* Latr., *Melitta leporina* Panz., *Melitturga clavicornis* Latr., *Megachile argentata* F., *M. pilidens* Alf., *M. maritima* Kby., *M. saussurei* Rad., *Eucera tuberculata* F., *E. interrupta* Baer, *E. clypeata* Erichs., *E. nigrifascies* Lep., *E. chrysopyga* Pér., *Tetralonia tricolor* Eversm., *Amegilla magnilabris* Fedt., *Bombus silvarum* L., *B. agrorum* F., *B. terrestris* L.

Численность видов этой группы по самкам была подавляющей и колебалась в зависимости от места в пределах 75.5 до 96.1% от общего количества отмеченных самок. Таким образом, эти виды являются действительными опылителями люцерны и обеспечивают ее урожай, поскольку эти урожаи зависят от насекомых опылителей.

О многих из названных пчелиных и немногих добавочных говорилось в работах ряда предыдущих авторов, которые касались этого предмета и большинство которых уже упоминалось ранее (Попов, 1951). Интересно отметить, что Рымашевская (1951, 1952а, 1952б) для Алмаатинской области в качестве основных опылителей люцерны указала *Melitta leporina* Panz., *Andrena albofasciata* Thoms., *A. flavipes* Panz., *Megachile argentata* F. и ряд других видов.

Исследование Л. С. Папиной в Восточно-Казахстанской области, в Курчумском и Зайсанском районах показало, что основными опылителями люцерны являются *Melitturga clavicornis* Latr., *Melitta leporina* Panz., *Andrena flavipes* Panz., ряд видов *Halictus*. Изучение опылителей люцерны под Ташкентом (Бурнашева, 1954) подтвердило, что основными опылителями являются виды *Andrena* и *Megachile*, что медоносные пчелы вскрывают не более 3—5% посещенных цветов.

В 1952, 1953 и 1954 гг. в СССР было выполнено 6 кандидатских диссертаций, посвященных вопросам опыления люцерны и изучению ее опылителей. Первая из них, диссертация Р. С. Рымашевской (1952б) «Роль пчелиных в опылении люцерны в Алма-Атинской области». Диссертация В. К. Завгородней «Пчелиные и их роль в опылении люцерны в условиях травопольной системы земледелия» выполнялась в Каменной степи Воронежской области (1952). Диссертация Д. В. Панфилова «Насекомые — опылители люцерны Сталинградской области» выполнялась в Камышинском районе (1952). Диссертация А. А. Журавлева «Изучение условий цветения и опыления люцерны» выполнена на полях Института земледелия юго-востока СССР (1953). Диссертация Ю. А. Писарева «Пчелоопыление люцерны и повышение урожайности ее семян в правобережных районах Горьковской области» выполнялась в колхозах Бутурлинского и Богородского районов (1953). Наконец, диссертация Н. Н. Благовещенской «Основные виды пчелиных — опылителей люцерны в Ульяновской области» выполнялась в Сурском и Ульяновском районах (1954а). Этот перечень лиц и мест работы отчетливо показывает жизненную важность, которая присуща этому вопросу, а заглавия диссертаций ясно свидетельствуют о роли пчелиных, как опылителей люцерны.

Была исследована фауна пчелиных опылителей люцерны в Правобережной Украине (Осычнюк, 1955). Здесь среди 60 видов, отмеченных на люцерне, встречались *Andrena flavipes* Panz., *S. albofasciata* Thoms., ряд видов *Halictus*, *Megachile argentata* F., *Eucera clypeata* Er., *Nomia diversipes* Latr., *Melitturga clavicornis* Latr., *Melitta leporina* Panz. Фауна опылителей люцерны в Сталинградской области была затронута также в статьях Нефедова (1953) и Детковой (1954); упомянуто 22 вида. Анализ их показывает, что поля были сильно засорены сложноцветными, вьюнком и другими растениями, что часть видов определена неверно. Однако и здесь среди пчелиных упомянуты *Melitta*, *Nomia*, *Melitturga clavicornis* Latr., *Andrena*.

Таким образом, учитывая все эти исследования, а также работы в Средней Азии и Предкавказье, следует признать, что теперь исследованиями охвачена значительная часть всей территории семенного люцерносеяния в СССР. В настоящее время можно уже выделить то общее, что получено в результате этих исследований.

Очевидна основная и подавляющая роль определенных родов и видов пчелиных в опылении люцерны и ничтожная — домашней пчелы. Это

подтверждается и анализом новейшей зарубежной литературы. В работах Линсли (Linsley, 1946), Хоббса и Лилли (Hobbs a. Lilly, 1954), Стефена (Stephen, 1955) приведен как собственный убедительный материал, так и сводки литературных данных.

Однако имеются указания и об опылении люцерны домашней пчелой. Новейшие сведения приведены в работе Пономарева (1954б); правда, не все литературные сведения достоверны. Тем не менее, повидимому, при остром пыльцевом голодании и при полном отсутствии других источников пыльцевого взятка пчела может опылять люцерну. Такое положение, несомненно, исключительно и в подавляющем большинстве случаев невозможно.

Отсюда следует, что все те исследования, в которых проблема опыления люцерны решалась лишь с учетом пары люцерны—домашняя пчела, без точного и обстоятельного учета всех остальных пчелиных, методологически порочны, как бы внешне точно они не отражали наблюдаемую картину; все они не могут быть признаны достоверными. Нельзя признать правильными и результаты, получаемые с помощью метода изоляторов.

Этот метод для опылителей люцерны не пригоден; процент вскрытия цветков домашней пчелой, полученный таким образом, не имеет никакой ценности. Забывают, что домашняя пчела — политроф и в природе всегда будет летать в первую очередь на всевозможные другие растения, но не на люцерну. Методом изоляторов можно решать вопросы сравнительных особенностей поведения пород домашней пчелы (Давыдова, 1948; Рымашевская, 1951), но вряд ли будет правильным переносить полученные цифры в природу.

Неверна будет и другая крайность — полное игнорирование домашней пчелы при исследовании. Домашняя пчела, как все возрастающий по численности компонент локальной фауны пчелиных, всегда должна присутствовать на люцерновом поле. Как сборщик нектара, — а не как опылитель, — она безупречна и несомненно для увеличения медосбора всегда должна вывозиться на люцерновые поля и «направляться» на люцерну. Пономарев (1954а, 1954б) показал всю сложность и противоречивость взаимоотношений домашней пчелы и диких пчелиных, как опылителей люцерны.

Как показали исследования Богоявленского (1953), Рымашевской (1951, 1952а) и других, при известных условиях, при повышении нектарности люцерны, домашняя пчела в довольно значительном количестве встречается на полях люцерны и даже может опылять отдельные цветы. Процент опыления домашней пчелой цветков люцерны по исследованиям разных авторов колебался от десятых долей процента почти до 6%; более высокие цифры позже не были подтверждены.

Когда выяснилось, что основными опылителями люцерны являются дикие пчелиные, возник вопрос о добавочной концентрации пчелиных на люцерновых полях и о расположении полей семенной люцерны близ мест их гнездования.

Все исследователи единодушно сошлись на необходимости этого. Подкос сорной растительности, своевременный подкос соседних полей фуражной люцерны, рекомендуется рядом исследователей. А. Н. Мельниченко (1953) разрабатывает вопросы «цветочно-нектарного конвейера», обеспечивающего домашних пчел и других пчелиных непрерывным взятком. Практическая доступность этих мер вне сомнения.

Еще легче решается вопрос о расположении участков семенной люцерны, о их предельных размерах и т. д. Известно, что дело воспроизводства семян люцерны ложится непосредственно на хозяйства, колхозы и совхозы. Это ведет к резкому сокращению площади семенников и их распределению по большей территории и дает возможность размещать участки

семенной люцерны по периферии хозяйства близ невозделанных площадей, близ балок, оврагов, залежей, насыпей и других им подобных излюбленных мест гнездования пчелиных. Наилучшие условия для опыления люцерны естественными опылителями создаются на длительно существующих и правильно расположенных семенных участках. Именно вблизи таких участков будут от года к году накапливаться опылители, будет идти расширение колонии.

Многие пчелиные образуют колонии, существующие ряд лет. Для *Melitturga clavicornis* Latr. известна одна колония в Германии, существующая свыше 100 лет; некоторые колонии *Andrena* существовали в Англии свыше 40 лет. Размеры колонии также очень обширны. Так, колония *Rhophites canus* Eversm. — одного из основных опылителей люцерны в степной и лесостепной зонах — в Сурском районе Ульяновской области занимала площадь в 64 кв. м и содержала свыше 5000 гнезд одновременно работающих самок (Благовещенская, 1954б, 1955а).

Нет сомнения, что только один правильный выбор мест закладки семенников люцерны может обеспечить значительное повышение урожайности ее семян. Это уже было проверено на опыте (Мельниченко, 1953). Однако эта мера, которая не вызывает никаких материальных затрат и не связана ни с какими добавочными трудностями, из-за предвзятого и пренебрежительного отношения к истинным опылителям люцерны еще не применяется.

Ряд исследователей высказывал мысль о создании искусственных мест для гнездования диких пчелиных. Фактически лишь один Журавлев (1953) пробовал наладить эту работу с видами пчелиных из семейства мегахилид. Результаты были неутешительными; только 11.6% гнезд было заселено пчелами.

Также лишь едва развертывается работа по изучению биологии, гнездостроения, географического распространения, фенологии, скорости работы и т. д. и т. п. отдельных видов и родов пчелиных вообще и в том числе основных опылителей люцерны. Между тем анализ всех даже «сухих» и скучных материалов может дать очень многое.

В качестве примера остановимся на *Melitturga clavicornis* Latr. Ее специфическая приуроченность к люцерне была выяснена давно: вид посещает преимущественно цветы бобовых и является специфическим опылителем синей и желтой люцерны, со временем цветения и периодом распускания цветов которых совпадают и период лета этого вида, и его суточная активность и т. д. Как показало изучение, ареалы видов этого рода точно укладываются в рамки современного ареала люцерносеянья.

Но каково бы ни было значение диких пчелиных в опылении люцерны, каковы бы ни были работы по их изучению, прежде всего необходимо продолжить работы по изучению домашней пчелы как опылителя люцерны. Совершенно необходимо начать действительную селекционную работу по тщательному взаимному приспособлению домашней пчелы и люцерны друг к другу. Весьма вероятно, что работа эта будет трудна и длительна, но она совершенно необходима.

Методы направления домашней пчелы на люцерну несовершенны и ведут лишь к увеличению медосбора.

Как показали исследования Н. Н. Благовещенской (1955б), дрессировка на люцерну с одновременным созданием пергового голода в улье по методу В. З. Руднева не приводит к сбору пыльцы с люцерны. Тщательный анализ показал, что пчелы несли пыльцу с гречихи, донника, икотника, сложноцветных, гулявника, клевера, фацелии, шалфея. В. З. Руднев — автор метода — и Н. С. Давыдова — его пропагандист — не производили тщательного анализа пыльцы. При простом анализе под микроскопом легко смешать с пыльцой люцерны пыльцу клеверов, многих других

бобовых и пылцу розоцветных — у всех у них округлые пыльцевые зерна с тремя порами. Все это ставит под серьезное сомнение метод Руднева.

Тщательный анализ строения цветка люцерны показал также, что доопыление ее не возможно, вопреки утверждению ряда авторов и в полном согласии с утверждением Пономарева (1950) и некоторых других. При вскрытии цветка рыльце, ударившись о парус, из выпуклого станет вогнутым и всей своей поверхностью плотно прижмется к парусу, а тычинки сверху и снизу закроют рыльце, сделав его недоступным для любых воздействий. Опыление цветка происходит в момент его вскрытия. Вскрытый искусственно цветок самоопыляется, дополнительного опыления не происходит.

Методы искусственного опыления люцерны разнообразны; существуют даже специально сконструированные машины.

Тщательный анализ опытов по искусственному опылению люцерны, проведенных по рекомендуемой методике, показал, что метод дополнительного опыления не повлиял на урожай семян люцерны ни в положительную, ни в отрицательную сторону (Бурнашева, 1954; Благовещенская, 1955а). Метод дополнительного опыления, блестяще себя оправдавший для ряда других культур, для люцерны — бесполезен.

Отсюда следует основной вывод. Если современное сельское хозяйство не сможет заменить люцерну как культуру другой культурой, то необходимо вести интенсивную работу в двух направлениях — вести действительную селекцию люцерны и домашних пчел для взаимного приспособления их друг к другу, что, несомненно, потребует длительного времени, и в первую очередь продолжать всестороннее изучение основных видов диких пчелиных — истинных опылителей люцерны.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенская Н. Н. 1954а. Основные виды пчелиных — опылителей люцерны в Ульяновской области. Автореф. дисс. Зоолог. инст. АН СССР, Л.: 1—18.
- Благовещенская Н. Н. 1954б. О гнездовании пчелиных опылителей люцерны. Докл. АН СССР, XCIX, 5 : 859—860.
- Благовещенская Н. Н. 1955а. Гнездование одиночной пчелы опылителя люцерны *Rhopites canus* Eversm. в Ульяновской области. Уч. зап. Ульяновск. Гос. пед. инст., VI : 96—99.
- Благовещенская Н. Н. 1955б. О принуждении медоносных пчел к опылению люцерны. Пчеловодство, 9 : 51—53.
- Богоявленский С. Г. 1953. Пчелы и люцерна. Пчеловодство, 6 : 36—41.
- Бурнашева М. А. 1954. К вопросу об опылении люцерны. Изв. АН УзССР, 3 : 11—16.
- Давыдова Н. С. 1948. О биологических особенностях в работе различных пород пчел при опылении люцерны. Докл. АН СССР, XII, 3 : 421—423.
- Деткова Н. М. 1954. Роль и значение пчелиных в составе животного населения люцернового поля. Сборн. студ. научн. раб. Сталинградск. Гос. пед. инст., 1 : 12—16.
- Журавлев А. А. 1953. Изучение условий цветения и опыления люцерны. Автореф. дисс. Саратовск. сельхоз. инст., Саратов : 1—12.
- Завгородняя В. К. 1952. Пчелиные (Hymenoptera, Apoidea) и их роль в опылении люцерны в условиях травопольной системы земледелия. Автореф. дисс. Воронежск. Гос. ун-в., Воронеж : 1—12.
- Ильин М. 1947. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Матер. по истории флоры и растительности СССР, II : 197—256.
- Мельниченко А. Н. 1953. Цветочно-нектарный конвейер и управление медосборами. Горьковск. книжн. изд., Горький : 1—158.
- Моравиц Ф. 1875—1876. Пчелы (*Mellifera*), в : Путешествие в Туркестан А. П. Федченко. Изв. Общ. люб. естествозн., антропол. и этногр., XIX, 2 (1875) : 77—160; 3 (1876) : 161—304.
- Нефедов Н. И. 1953. К происхождению и сравнительному изучению биопленозов пшеничного и люцернового поля. Уч. зап. Сталинградск. Гос. пед. инст., 3 : 139—172.

- О с ы ч н ю к А. З. 1955. Пчелиные (Apoidea) Правобережной степи Украины. Автореф. дисс. Инст. зоол. АН УССР, Киев : 1—15.
- П а н ф и л о в Д. В. 1952. Насекомые—опылители люцерны Сталинградской области. Автореф. дисс. Московск. Гос. унив., М. : 1—13.
- П и с а р е в Ю. А. 1953. Пчелоопыление люцерны и повышение урожайности ее семян в правобережных районах Горьковской области. Автореф. дисс. Горьковский. унив., Горький : 1—12.
- П о н о м а р е в А. Н. 1950. К биологии цветения люцерны в южной лесостепи Зауралья. Изв. Ест.-научн. инст. при Молотовск. Гос. унив., XII, 10 : 429—443.
- П о н о м а р е в А. Н. 1954а. Влияние погоды на опыление люцерны и на биоценотические взаимоотношения одиночных и медоносных пчел в ее посевах. Докл. на совещ. по стационарн. геоботан. исследов. Изд. АН СССР, М.—Л. : 185—208.
- П о н о м а р е в А. Н. 1954б. Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Ботан. журн., 39, 5 : 706—720.
- П о п о в В. В. 1935. Материалы к фауне пчел Таджикистана (Hymenoptera, Apoidea). Тр. Тадж. базы АН СССР, 5 : 351—408.
- П о п о в В. В. 1947а. Зоогеографический характер палеарктических представителей рода *Xylocopa* (Hymenoptera, Apoidea) и их распределение по цветковой растительности. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 29—52.
- П о п о в В. В. 1947б. *Andrena fedtschenkoi* F. Mor. как олиготрофное пчелиное (Hymenoptera, Apoidea). Энтомолог. обзор., XXIX, 3—4 : 192—199.
- П о п о в В. В. 1948. Олиготрофизм видов рода *Quartinia* Grib. (Hymenoptera, Vespoidea). Зоолог. журн., XXVII, 4 : 317—328.
- П о п о в В. В. 1949. Триба *Pararhophitini* (Hymenoptera, Anthophoridae) как раннетригичный элемент современной фауны пустынь Средней Азии и Египта. Докл. АН СССР, XVI, 3 : 507—510.
- П о п о в В. В. 1951. О значении пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) в опылении люцерны. Тр. Всесоюз. Энтомолог. общ., 43 : 65—82.
- П о п о в В. В. 1952а. Фауна пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) юго-западной Туркмении и ее ландшафтное распределение. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, X : 61—117.
- П о п о в В. В. 1952б. Фауна пчелиных и ее распределение в средней части трассы Государственной лесной полосы гора Вишневая—Каспийское море. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XI : 142—165.
- П о п о в В. В. 1952в. Пчелиные опылители маревых. Зоолог. журн., XXXI, 4 : 494—495.
- П о п о в В. В. 1954а. О фауне пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) южной части Западно-Казахстанской области. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XVI : 351—373.
- П о п о в В. В. 1954б. О географическом распространении и эволюции пчелиных подрода *Erythrosmia* Schmied. (Hymenoptera, Megachilidae). Зоолог. журн., XXXII, 2 : 443—451.
- П о п о в В. В. 1955. Зоогеографический характер рода *Eremaphanta* (Hymenoptera, Melittidae). Докл. АН СССР, 101, 3 : 569—572.
- Р е д и к о р ц е в В. В. 1949. Ложноскорпионы Средней Азии. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, VIII, 4 : 638—668.
- Р ы м а ш е в с к а я Р. С. 1951. Участие медоносных пчел в опылении люцерны. Пчеловодство, 5 : 30—32.
- Р ы м а ш е в с к а я Р. С. 1952а. Роль насекомых опылителей в повышении урожая семян люцерны. Селекц. и семеновод., 7 : 60—64.
- Р ы м а ш е в с к а я Р. С. 1952б. Роль пчелиных (Apoidea) в опылении люцерны в Алма-Атинской области. Автореф. дисс. Инст. зоол. АН Каз. ССР, Алма-Ата : 1—12.
- Ш т е м а н Б. К. 1948. Реликты Тетиса в авиафауне Казахстана и Средиземноморья. Докл. АН СССР, X, 8 : 1457—1460.
- Я х о н т о в В. В. 1936. К выяснению видового состава и роли насекомых опылителей хлопчатника в Средней Азии. Соц. наука и техн., 11 : 102—115.
- Я х о н т о в В. В. 1946. К выяснению количественного и качественного состава диких опылителей яблони на севере Узбекистана. Тр. сект. зоол. инст. бот. и зоол. АН УзССР : 52—68.
- A l f k e n J. D. 1935. Die Bienen Nordwestdeutschlands als Blütenbesucher. Abh. Nat. Ver. Bremen, XXIX, 3 : 193—206.
- G r a e n i c h e r S. 1930. Bee-fauna and vegetation of the Miami region of Florida. Ann. Ent. Soc. America, XXIII : 153—174.
- G r a e n i c h e r S. 1935. Bee-fauna and vegetation of Wisconsin. Ann. Ent. Soc. America, XXVIII, 2 : 285—310.
- H o b b s G. A. a. C. E. Lilly. 1954. Ecology of species of *Megachile* Latreille in the mixed prairie region of southern Alberta with special reference to pollination of alfalfa. Ecology, 35, 4 : 453—462.
- J a c h o n t o v V. V. 1937. Zur Feststellung des Artenbestandes und die Rolle der Insektenbestäuber der Baumwollstande in Mittelasien. Zeitschr. f. angew. Entomol., XXIII, 4 : 578—595.

- Linsley E. G. 1946. Insect pollinators of alfalfa in California. Journ. Econ. Ent., 39, 1 : 18—29.
- Mitchener Ch. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 82, 6 : 157—326.
- Pearson J. F. W. 1933. Studies on the ecological relations of bees in the Chicago region. Ecol. Monogr., III, 3 : 373—441.
- Robertson Ch. 1926. Revised list of oligolectic bees. Ecology, VII : 378—380.
- Robertson Ch. 1928. Flowers and insects. Carlinville : 1—221.
- Stephen W. P. 1955. Alfalfa pollination in Manitoba. Journ. Econ. Ent., 48, 5 : 543—548.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The great importance of the parallel and dependent evolution of insects and Angiospermia is well known. But the evolution of certain groups of the melittophilous plants and their bee pollinators has not been studied, though their reciprocal adaptation to each other is obvious. As a rule, the adaptations of a pollinator to the plant and vice versa are really of a general character, rather relative and do not concern many morphological, physiological and phenological peculiarities as well as geographical distribution and habitats of species. In some cases however monotropic bee genus and melittophilous plant are known to be closely coadapted. In others a monotropic bee (*Macropis*) and the plant it pollinates (*Lysimachia*) have no morphological coadaptation. Of a particular interest are the cases when the relict genera of bees (*Xylocopa*) are almost completely unadapted to pollination of modern Palearctic plants. One may come to the conclusion that the most complicated problem to solve is to find out the primary relations between bees and plants of the Holarctic region; this question is of a great interest both from the theoretical and agricultural point of view. The only way to disclose the feeding habits of a bee is to study all the local bee fauna and the plants they visit. The mono-, oligo- and particularly polyleg habits of bees, based on the pollen collecting by females, are unstable and relative. Examples of the mono-, oligo- and polytropic species are given by the author who studied the Middle Asian bees according to his own system.

At present, more than 70 genera and 1200 species of bees are known to occur all over the territory of Middle Asia, though as a matter of fact their number is probably considerably greater. The relations of bees to plants in Middle Asia has but recently been studied. Studies on the alfalfa pollinators made it necessary to know the pollinators of all the plants of the flora and first of all of the leguminous plants. Since 1937, 75,500 bees have been collected in Uzbekistan, Tajikistan, Kirghizia and Kazakhstan and their distribution over 320 species of melittophilous plants has been studied. The following results were obtained: feeding habits of many bee species were discovered, a number of mono-, oligo- and polytropic species revealed, the fauna of the Chenopodiaceae and alfalfa pollinators ascertained.

The investigations made by the author himself and some scientists in Middle Asia and other regions of the alfalfa seed production have shown that the part the honey bee takes in the alfalfa pollination is but insignificant, while certain bee species and genera are very important in this respect. The author considers that besides the detailed studies on the alfalfa bee pollinators selective work should be done to achieve the reciprocal adaptation of the honey bee and the alfalfa thus securing mass pollination.

Zoological Institute
Academy of Sciences of the USSR,
Leningrad.