

Практична робота 11

ТЕМА: «Визначення та вивчення видового складу, особливостей морфології та біології домінантних для запилення джмелів»

Мета роботи: ознайомитися та вивчити особливості морфології та біології джмелів.

Матеріали та обладнання: підручники, електронні інформаційні ресурси, довідники.

ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

Джміль (*Bombus*), діал. *чміль* — представник будь-якого з понад 250 видів роду комахи *Bombus* родини бджолиних. Рід *Bombus* є єдиною сучасною групою в трибі Bombini, проте є відомості про декілька споріднених викопних видів (наприклад, *Calyptapis*). Джмелі найчастіше зустрічаються у високих над рівнем моря місцевостях та в широтах Північної півкулі, хоча їх також можливо знайти у Південній Америці, де було виявлено декілька їх рівнинних тропічних видів. Європейських джмелів також завезли до Нової Зеландії та Тасманії. Самки джмелів можуть жалити неодноразово, але зазвичай ігнорують людей та інших тварин. 8 видів джмелів занесено до Червоної книги України.

Більшість джмелів — суспільні комахи, які утворюють колонії з однією маткою. Їх колонії менші, ніж колонії медоносних бджіл, і деякі гнізда досягають лише 50 особин. Джмелі-зозулі користуються стратегією гніздового паразитизму, не будують гнізд і не утворюють колоній: їхні матки агресивно вторгаються в гнізда інших видів джмелів, вбивають маток-мешканців і відкладають власні яйця, за якими внаслідок піклуються робітники-мешканці. Раніше джмелі-зозулі були класифіковані як окремий рід, але тепер зазвичай розглядаються як представники *Bombus*.

Джміль садівний (*Bombus hortorum*) на Полтавщині

Джмелі мають товсті округлі тільця вкриті довгими гіллястими ворсинками, які утворюють м'який волохатий покрив і надають їм пухнастий вигляд. Джмелі мають апосематичне (застережливе) забарвлення, що зазвичай складається з контрастних кольорових смужок, і різні види спільного регіону часто схожі між собою внаслідок прояву взаємозахисної форми мімікрії Мюллера. У випадку мімікрії Бейтса, нешкідливі комахи, як повисюхові мухи (трутики), можуть отримувати захист методом повторення зовнішності джмелів, з якими їх іноді плутають. Джмелів, що будують гнізда й таких же великих та

пухнастих джмелів-зозуль можливо розрізнити між собою за формою задньої лапи жіночих особин. У гніздових джмелів вона видозмінена для утворення пилкового кошика — оголеної блискучої ділянки обрамленої волосками для збору пилку, в той час як задня нога джмелів-зозуль повністю волохата, і вони ніколи не носять пилок.

Як і їх родичі медоносні бджоли, джмелі споживають нектар, використовуючи їх довгі ворсинчасті язики щоб випити рідину; цей хоботок тримається згорнутим під головою під час польоту. Джмелі збирають нектар щоб додати до запасів в гнізді, а пилок для годування своєї малечі. Вони використовують кольори та просторові ознаки для визначення квітів з яких вони будуть годуватись під час польотів за їжею. Деякі джмелі «крадуть» нектар, роблячи отвір біля основи квітки для доступу до нектару без опилення. Джмелі є важливими запилювачами в агрикультурі, тому скорочення їх популяцій у Європі, Північній Америці та Азії є причиною для занепокоєння. Скорочення популяцій було спричинено руйнуванням їх природного середовища, механізацією агрикультури та пестицидами.

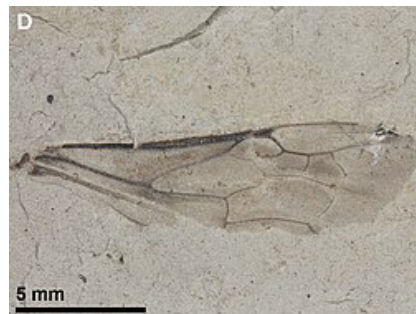
Філогенетика

Триба джмелів *Bombini* є однією з чотирьох груп бджолиних що мають пилкові кошики у родині *Apidae*, решток складають медоносні бджоли *Apini*, орхідейні бджоли *Euglossini* та нежалячі бджоли *Meliponini*. Бджоли з пилковими кошиками (кошикові) є монофілетичною групою. Було припущено, що складна еусоціальна поведінка еволюціонувала двічі в цій групі, що призвело до суперечки, на сьогодні здебільшого вирішеної, щодо філогенетичного походження чотирьох груп; вважалось, що еусоціальність еволюціонувала лише один раз, що приводило до близького розташування на кладограмі медоносних та нежалячих бджіл, які між собою не схожі. Зараз приймається, що медоносні бджоли (з просунутими суспільствами) та орхідейні бджоли (не суспільні) близько споріднені, в той час коли примитивно еусоціальні джмелині близькі до нежалячих бджіл, які мають більш просунуту еусоціальну поведінку. За словами вчених Софі Кардінал та Брайан Денфорт: «Це неймовірно, але гіпотеза про подвійне походження просунутої еусоціальності співпадає з ранніми дослідженнями морфології та соціальної поведінки в кошикових бджолах». Їх аналіз, який поєднав молекулярні, морфологічні та поведінкові дані, видав наступну кладограму:



На основі поданої гіпотези, молекулярні дані вказують на те, що трибі джмелиних Vombini від 25 до 40 мільйонів років, а трибі нежалячих бджіл Meliponini (а також кладі що включає Vombini та Meliponini) від 81 до 96 мільйонів років, приблизно стільки ж як і самій групі кошикових бджіл.

З іншого боку, більш сучасна філогенетика з використанням даних транскриптоми (сукупність усіх транскрипцій РНК організму) з 3,647 генів десяти видів кошикових бджіл підтримує гіпотезу єдиного походження еусоціальності у цій групі. Було знайдено, що джмеліні Vombini та нежалячі бджоли Meliponini є дійсно сестринськими лініями, підтверджуючи попередні знахідки Софії Кардінал та Брайана Данфорта (2011). Проте, Ромігьє та інш. (2015) стверджують, що джмеліні, нежалячі бджоли та медоносні бджоли є монофілетичною групою, де медоносні бджоли розділяють останнього спільного прародича з кладою джмелиних та нежалячих бджіл. Орхідейні бджоли найбільш віддалені від усіх трьох, оскільки вони не розділяють останнього спільного прародича з джмелиними, нежалячими бджолами та медоносними бджолами. Таким чином, цей аналіз підтримує гіпотезу єдиного походження еусоціальності серед бджіл з пилковими кошиками, де еусоціальність еволюціонувала у спільного прародича триб Vombini, Apini та Meliponini.



Bombus pristinus описаний в 1867 р.



Calyptapis florissantensis, Еоцен геологічної формації Флориссент

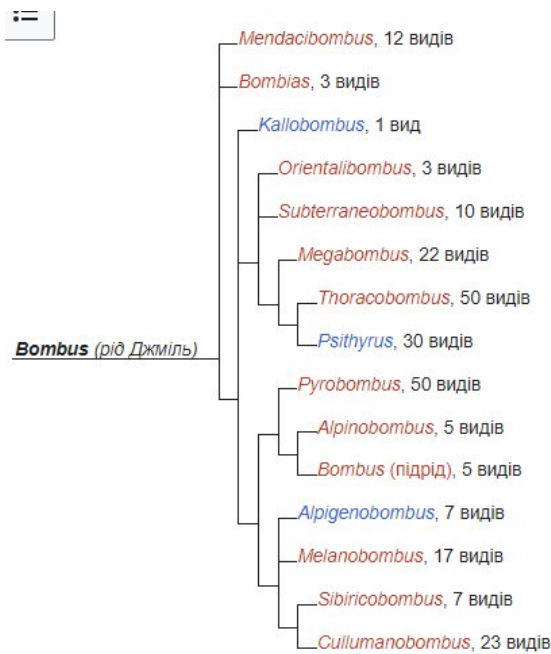
Кількість знайдених скам'янілостей бджіл обмежена; приблизно 14 видів які можливо належать до джмелиних було описано станом на 2023 рік. Єдині споріднені групи до *Bombus* (джмелів) серед Vombini (джмелиних) це *Calyptapis florissantensis* з геологічної формації Флориссент, США, та *Oligobombus cuspidatus* з геологічної формації Боулднор, Острів Вайт; обидва належать до пізньої Еоценової епохи.^{[6][5]} Було описано два види *Bombus* з епохи

Олігоцену міста Бешконак, Туреччина: *Bombus* (*Mendacibombus*) *beskonakensis* та *Bombus* (*Paraelectrobombus*) *patriciae*. Обидва види були спочатку угрупованні у роді який на час опису вважався за межами *Bombus*, і були відповідно названі *Oligoapis beskonakensis* and *Paraelectrobombus patriciae*. Повторний огляд передніх крил сприяв тому що обидва тепер розглядаються як члени *Bombus*. У 2012 було знайдено та класифіковано як *Bombus randeckensis* викопного джмеля з епохи Міоцену в німецькій геологічній формації Рандек Маар. У 2014 інший вид, *Bombus cerdanyensis*, описали з озерної рівнинної залежів в Ла Серданья, Іспанія, і хоча на той момент його не розмістили в жодний підрід, зараз його класифікують у *Cullumanobombus* — підроді що належить *Bombus*. Вид *Bombus trophonius* було описано в жовтні 2017 року і також розміщено у *Cullumanobombus*. Повторний опис скам'янілостей триби Vombini вченими Дехон та інш. (2019) призвів до того, що рід *Oligoapis* та підрід *Mendacibombus* (що належить роду *Bombus*) визнали синонімічними, а *Paraelectrobombus* пере-класифікували як підрід *Bombus*, натомість його попередньої позиції як рід триби Electrobombini. Підрід *Cullumanobombus* було розширено: окрім *Bombus trophonius*, він тепер включає *Bombus randeckensis*, який було пересунуто з підроду *Bombus*, та *Bombus pristinus*, вперше описаний австрійським вченим Францем Унгером (1867). Серед скам'янілостей підроду *Melanobombus* було знайдено лише *Bombus cerdanyensis*. Три додаткові види з геологічної формації Шаньвані, Китай, середнього Міоцену: «*Bombus*» *luianus*, «*Bombus*» *anacolus* та «*Bombus*» *dilectus* - було приписано до *Bombus* вченими Чжан (1980) та Чжан та інш. (1994). Через неможливість дослідити номенклатурні типи Чжана, маючи тільки ілюстрації скам'янілостей, Дехон та інш. не розмістили ці три види в конкретному підроді, і розглядали їх як «невизначені види», ті які потребують повторний огляд. Ще два види не потрапили під розгляд Дехона та інш: *Bombus crassipes* з заліжи Кроттензе, Чехії, пізнього Міоцену та *Bombus proavus* з геологічної формації Лейта, США, середнього Міоцену.

Таксономія

Рід *Джмель* (*Bombus*), єдиний рід триби Vombini що зберігся на сьогодні, складається з понад 250 видів. Рід було розподілено різними чинами на аж до 49 підроди, рівень ускладненості критикований дослідником Вільямс (2008). До джмелів-зозулів іноді ставились як до окремого роду, але зараз вони вважаються частиною *Bombus*, розміщені в одному з підродів, чи розподілені між декількома підродами.

Bombus pauloensis, *Bombus dahlbomii*, *Bombus fervidus*, *Bombus lapidarius*, *Bombus ruderatus*, and *Bombus rupestris* є прикладами джмелів виду *Bombus*.



Підроди, що належать роду *Bombus*

Опис

Рід багато в чому близький до медоносних бджіл. Його представники відрізняються великими розмірами, мирним характером і не дуже болісним укусом. Близько 300 видів джмелів мешкають в Північній Євразії, в Північній Америці у горах.

Тільце у джмеля товсте і волохатіше, ніж у бджоли. Як і у бджіл, самці джмелів не мають жала.

Одні з найбільш холодостійких комах. Джмелі здатні розігрівати своє тіло до 40 °С, скорочуючи м'язи грудей. Це дозволяє їм вилітати рано вранці і збирати перший нектар, коли повітря ще не достатньо прогрілося, що надає джмелям певну перевагу у конкуренції з іншими видами комах.

Джмелі — це суспільні комахи. Самки поділяються на великих плідних маток і дрібних безплідних робочих, що виконують всі основні роботи у гнізді. Зазвичай, великі джмелині гнізда мають 100—200 особин, в особливих випадках кількість може доходити до 500 особин.

Корисний запилювач, бо відвідує багато квіток, які не запилюють інші комахи. Найбільше запилює конюшину та метеликові рослини. Для запилення овочевих у теплицях використовують штучно розведених джмелів. Галузь сільського господарства, що займається розведенням джмелів для запилення сільськогосподарських культур з метою підвищення їх врожайності називається джмільництвом. Її побічним продуктом може бути отримання джмелиного воску.

Україна експортує джмелів в інші країни. На початку 2018 року «Український клуб аграрного бізнесу» оприлюднив інформацію, згідно якої, протягом січня — вересня 2017 року було експортовано 73 тони джмелів. Середня вартість кілограму джмелів станом на 2017 р. — 40 доларів. Однак невдовзі ця інформація була спростована.^[13] Помилка сталася через неправильну інтерпретацію коду зовнішньоекономічної діяльності згідно з даними Державної служби статистики. Крім джмелів, група включає також бджіл, павуків, метеликів та ін. Саме за цими категоріями здійснювався експорт.

Біологія

Язичок (хоботок) джмеля — це довгий волохатий ротовий апарат, що виходить з видозміненої максили, схожої на чохол. Головним призначенням язичка є «хлебтання», тобто поглинання рідини багаторазовим зануренням туди язичка. Кінчик язичка ймовірно виступає у ролі присоски, а під час хлебтання, нектар скоріш за все підіймається хоботком за допомогою капілярного ефекту. У періоди спочинку та польоту хоботок згорнуто під головою. Чим довший язичок, тим глибше джміль може проникнути у квітку, і бджолині скоріш за все вивчають з досвіду які типи квіткових ресурсів найбільш сумісні з довжиною їх язичка. Джмелі з коротшими хоботками, як *Bombus bifarius*, мають більше труднощів під час добування нектару відносно до інших джмелів з довгими хоботками. Для того щоб впоратись з цією завадою, особини-робітники *Bombus bifarius* займаються «викраденням» нектару, отримуючи доступ до нектарників через отвори в їх базі, тим сами уникаючи запилення, але утримуючу невелику харчову винагороду.

Розмноження та гніздування



Гніздо джмеля кам'яного де видно повні воскові чашечки меду.

Розмір гнізда залежить від виду джмеля. Більшість утворює колонії між 50 та 500 особинами, але було задокументовано колонії з усього ~20 особинами та такі, що досягали аж 1700. Ці гнізда малі у порівнянні з гніздами медоносних бджіл, які містять приблизно 50,000 особин. Багато видів гніздують під землею, обираючи старі нори гризунів або приховані, затишні місця, уникаючи місця які

отримують пряме сонячне проміння і потенційно можуть призвести до перегріву. Інші види гніздують над землею, від густої трави до дупла в дереві. Гніздо джмелів не складається з шестигранних призматичних чашечок як в медових бджіл — натомість, стільники недбало скупчено разом. Робочі джмелі виносять мертвих особин та личинки з гнізда та залишають їх при вході, тим самим допомагаючи запобігти хвороби. Гнізда в помірних регіонах витримують тільки один сезон і не зберігаються після зими.



Життєвий цикл джмелів зображує дорослих особин та личинок в гнізді виду джміль земляний (*Bombus terrestris*). Гравюру виконано в 1840 році Вільямом Хоумом Лізарзом ймовірно за мотивами малюнку Джеймса Хоупа Стюарда.

Ранньою весною матка-засновниця виходить з зимівлі (діапаузи) та відшукує придатне місце щоб заснувати свою колонію. Вона потім будує воскові стільники куди покладе свої яйця, що було запліднено в попередньому році. Яйця, які вилуплюються, стають робочими джмелями жіночої статі, і з часом матка заселяє свою колонію, де робочі — схожим чином до медоносних бджіл — годують дитинчат та виконують інші обов'язки. У помірних поясах, молоді матки залишають гніздо восени та спаровуються, часто більше ніж один раз, з трутнями (особинами чоловічої статі) примушених покинути їх колонію. Трутні та робочі джмелі помирають коли погода починає холоднішати; в свою чергу, молоді матки починають активно годуватись щоб накопичити запаси жиру перед зимою. Вони виживають в стані сплячки (діапаузи), зазвичай під землею, доки погода не потеплішає навесні; джміль луговий (*англ.* early bumblebee — ранній джміль) є видом що прокидається першим серед джмелиних. Багато видів джмелів дотримуються такої узагальненої системи протягом року. *Bombus pensylvanicus*, північноамериканський вид під загрозою, є прикладом джмеля що притримується такого типу колоніального циклу. Для цього виду цикл починається в лютому, з розмноженням в липні чи серпні, і закінчується в місяцях зими. Матка залишається у сплячці до весни наступного року щоб отримати найкращі можливі умови для пошуку гнізда.

Яєчники заплідненої матки активуються тільки коли вона починає відкладати яйця. Яйце проходить вдовж яйцеводу до піхви, де знаходиться спермотека, в якій зберігається сперма після спаровування. В залежності від потреби, матка може дозволити яйцю бути заплідненим.

Незапліднені яйця стають гаплоїдними особинами чоловічої статі (трутні), а запліднені яйця виростають в диплоїдних жіночих особин (робітники) та маток. Гормони які стимулюють розвиток яєчників пригнічуються в жіночих особинах-робітниках доки матка залишається панівною.



Наземне гніздо джмеля звичайного польового (*Bombus pascuorum*) приховане в траві та моху. Воскову обгортку (лат. involucrum) було знято щоб показати крилатих джмелів-робітників та лялечок в нерівно розміщених воскових стільниках.

Для розвитку личинкам потрібні нектар як джерело вуглеводів та пиллок як джерело білку. Джмелі годують свої личинки нектаром прогризаючи невеликий отвір в стільниках (камери де вирощують потомство) я який вони відригують нектар. Личинок годують пилком одним з двох методів, в залежності від виду джмеля. Кишене-утворювальні джмелі створюють «кишені» пилку в основі скупчення стільників, звідти личинки годуються. Пилко-нагромаджувальні джмелі зберігають пиллок в окремих воскових «горщиках» і самостійно годують личинок.

Після виходу першої чи другої групи потомства, робітники повністю беруть фуражування (збір ресурсів) на себе, а матка проводить більшість свого часу за відкладанням яєць та доглядом личинок. Колонія поступово росте та з часом починає вирощувати чоловічих особин та нових маток. Джмелі-робітники здатні відкладати незапліднені гаплоїдні яйця (тільки один набір непарних хромосом від самого робітника) які виростають в здорових, життєздатних чоловічих джмелів. Лише запліднені матки мають можливість відкладати диплоїдні яйця (один набір хромосом від трутня й один від матки) які стають робітниками та новими матками.

У молодій колонії матка зменшує репродуктивну конкуренцію з боку особин-робітників пригнічуючи в них відкладання яєць за допомогою фізичної агресії та феромонів. Деякі дослідження вказують на те, що робочі особини також регулюють своє розмноження, в додаток до матки або повністю самостійно. Можливими факторами, що впливають на цю саморегуляцію, може бути сприйняття статусу матки робочими особами за присутністю її феромонів та того, що в гнізді є личинки які стануть матками. Поведінка «контролю робочими» (англ. worker policing) приводить до того, що майже усі яйця

відкладені робочими особинами з'їдають. Таким чином, матка зазвичай є матір'ю усього першого покоління чоловічих особ. Зрештою робочі починають відкладати яйця чоловічої статі коли здатність матки пригнічувати їх розмноження послаблюється під кінець сезону. Через наявність репродуктивної конкуренції між робочими особами та маткою, джмелі вважаються «примітивно еусоціальними».

Хоча більшість джмелиних дотримуються моногінних (англ. monogynous) циклів колонії — тобто тих, що мають лише одну матку — окремі види *Bombus* (як *Bombus pauloensis*) проводять частину свого циклу в полігінній (англ. polygynous) фазі — тобто мають декілька маток в одному гнізді під час цього періоду.

Фуражування



Джміль з наповненими пилковими кошиками

Джмелі зазвичай надають перевагу квітам з характеристиками синдрому запилення і відвідують ділянки на відстані до 1-2 км від своєї колонії. Вони схильні відвідувати ті самі ділянки кожного дня доки вони продовжуватимуть знаходити там нектар та пилок. Таку поведінку називають «квітова постійність» чи «постійність опилення». Джмелі здатні досягати швидкостей до 15 м/с (54 км/год) під час фуражування.

Джмелі покладаються на комбінацію кольору та просторових відносин щоб визначити квіти для фуражування. Вони здатні виявляти наявність та структуру електричних полів на квітах, які утворюються через атмосферну електрику та затримуються на невеликі проміжки часу перед тим як розсіятись в землі. Джмелі використовують цю інформацію щоб дізнатися чи була квітка нещодавно відвідана іншими представником бджолиних. Вони також можуть відчувати температуру квітів, які їх частини тепліше або холодніше, та використовувати цю інформацію щоб розпізнавати квіти. Приземлившись на квітку джміль добуває своїм довгим язичком (хоботком) нектар та зберігає його в своєму волі (частина стравоходу). Багато видів джмелиних проявляють поведінку «крадіжки нектару»: натомість того щоб дістатись нектарників стандартним засобом, через верх, такі джмелі прокушують отвір прямо в основі віночка щоб дістатись нектару, тим самим уникаючи опилення



Прокушує отвір в стеблі квітки...



...та використовує свій хоботок щоб випити нектар.

Джміль "викрадає нектар" з квітки

Джмелі збирають квітковий пилок навмисно або випадково. Випадкове опилення трапляється якщо джміль контактує з тичинками квітки під часу збору нектару. Тичинки обвалюють ворс джмеля пилом коли він залазить до квітки. У маток та робітників це потім зчісується до пилових кошиків на задніх ніжках і виглядає як випуклі маси, що можуть вміщати коло мільйону зерен пилку. Чоловічі особини джмелів не мають пилових кошиків та не збирають пилок навмисно. Джмелі також здатні трясти квітку механізмом вібрації (*англ.* buzz pollination), яким вони скидають пилок з тичинок утворюючи резонуючі вібрації грудними м'язами.

Принаймні в деяких видах, джмелі мітять квітку своїм запахом після відвідування. Цей запах відштовхує інших джмелиних доки він не випарується. Ця мітка запахом є загальною сумішшю хімічних речовин що джмелі залишають в різних локаціях (наприклад нейтральні території, гнізда, місця з їжею). Вони використовують цю суміш щоб навчитися розрізняти корисні та некорисні квіти, і можливо навіть здатні визначати хто відвідував квітку раніше. Джмелі більше покладаються на ці мітки коли квітка має довший «час відвідування», тобто коли у джмеля уходить більше часу щоб знайти нектар всередині квітки.

Коли вони зібрали достатньо нектару та пилку, жіночі робочі особини повертаються в гніздо та залишають свій врожай в стільниках дитинчат або у воскових стільниках на зберігання. На відміну від медоносних бджіл, джмелі зберігають їжу в кількостях яких вистачило б тільки на декілька днів, тому вони більш вразливі до дефіцитів. Чоловічі особини джмелів збирають виключно

нектар і кормлять тільки самих себе. Вони можуть відвідувати зовсім різні квіти від робочих особин через особливості їхніх харчових потреб.

Джмелі-зозулі

Докладніше: Джміль-зозуля



Джміль-зозуля _____ богемський (*Bombus vestalis*), паразит джмеля земляного (*Bombus terrestris*)

Джмелі підроду *Psithyrus*, також знайомі як **джмелі-зозулі** і донедавна відокремлені у власний рід *Psithyrus*, втратили здібність збирати пилок самостійно і є гніздовими паразитами (або клептопаразитами) колоній інших джмелиних. Перед тим як знайти та захопити колонію хазяїна, матка *Psithyrus*, наприклад виду *Bombus sylvestris* (джміль-зозуля лісовий), годується з квітів. Як тільки вона вторглась до колонії хазяїна, матка *Psithyrus* вбиває чи підкорює місцеву матку і застосовує феромони та фізичну силу для того щоб примусити робітників цієї колонії годувати її та її виводок. Джмелів-зозуль можливо охарактеризувати як нетерпимих-доматок загарбників (англ. *inquilines*), оскільки матку виду хазяїна зазвичай вбивають щоб була можливість дати більше власного потомства, хоча деякі види, як *Bombus bohemicus* (джміль-зозуля богемський), навпаки стають більш успішними якщо вони залишають матку-хазяїна живою.

Щоб розрізнити співмешканців та загарбників, джмелі використовують систему розпізнавання на основі хімічних речовин, якою користуються всі члени колонії. Матки *Psithyrus* еволюціонували різні стратегії інтеграції, щоб подолати супротив. Вони зовнішні схожі на вид хазяїна та іноді навіть можуть імітувати його унікальний запах. Найчастіше джмелі-зозулі використовують стратегію уникнення і ховаються між стілниками дитинчат (виводком), що дає їм час перейняти запах колонії. Деякі види *Psithyrus* мають більш агресивну стратегію і негайно атакують будь-яку ворожу до них особину. Під час входу в гніздо кілька робітників злітаються до самки-паразита і утворюють скупчення навколо неї, де кожен намагається вкусити та вжалити загарбника, періодично вбиваючи один одного під час бійки. Незважаючи на це,

смерть маток джмелів-зозуль трапляється рідко, оскільки вони мають низку бойових морфологічних адаптацій, які допомагають їм захищатися від нападів робітників, а також підвищують їх шанси захвату гнізда, що включають великі мандибули, міцну кутикулу та збільшений мішечок яду.

Жіночі та чоловічі особини джмелів-зозуль розлітаються та спаровуються при виході з лялечок. Чоловічі особини не переживають зиму, але жіночі особини *Psithyrus*, як і непаразитичні джмелині матки, знаходять придатне місце для зимівлі та входять в стан діапаузи (сплячки) після спаровування. Вони зазвичай прокидаються з зимівлі після виду свого хазяїну. Кожний вид джмеля-зозулі має окремий вид хазяїна, на якого він часто схожий. Під час дослідження виду-паразита *Bombus vestalis* (джміль-зозуля білозадий) та виду-хазяїна *Bombus terrestris* (джміль земляний) генетичні аналізи диких особин показали що 42 % гнізд виду-хазяїна з єдиної місцевості втратили супротив до свого паразиту.

Кишене-утворювальні та пилко-нагромаджувальні джмелі

Джмелів можна поділити на дві групи за способом живлення личинок:

- **Кишене-утворювачі** (англ. pocket makers), тобто види, в яких групи личинок розвиваються та живляться всередині вкритої воском камери на «кишенях» відкладеного пилку. Цілком ймовірно, що положення личинок всередині камери впливає на кількість їжі, яку вони отримують, а отже, і на їх розмір тіла.

- **Пилко-нагромаджувачі** (англ. pollen storer), тобто види, в яких личинки велику частину свого розвитку проводять в окремих шовкових комірках і вигодовуються безпосередньо робочими особами.

Види кишене-утворювальних та пилко-нагромаджувальних джмелів	
<u>Вид</u>	<u>Тип</u>
<u><i>Bombus distinguendus</i></u>	кишене-утворювач
<u><i>Bombus hortorum</i></u>	кишене-утворювач

<i><u>Bombus jonellus</u></i>	пилко- нагромаджувач
<i><u>Bombus lapidarius</u></i>	пилко- нагромаджувач
<i><u>Bombus lucorum</u></i>	пилко- нагромаджувач
<i><u>Bombus monticola</u></i>	пилко- нагромаджувач
<i><u>Bombus muscorum</u></i>	кишене- утворювач
<i><u>Bombus pascuorum</u></i>	кишене- утворювач
<i><u>Bombus pratorum</u></i>	пилко- нагромаджувач
<i><u>Bombus runderarius</u></i>	кишене- утворювач
<i><u>Bombus sylvarum</u></i>	кишене- утворювач
<i><u>Bombus terrestris</u></i>	пилко- нагромаджувач

ХІД РОБОТИ

Завдання:

1. Засвоїти біологічні особливості джмелів.
2. Вивчити морфологічні особливості джмелів.

Контрольні питання

1. Охарактеризуйте будову джмелів.
2. Біологічні особливості джмелів.
3. Морфологічні особливості джмелів.
4. Види джмелів.
5. Як відбувається процес запилення джмелями?

Література

Атлас медоносних рослин України / Л. І. Боднарчук, Т. Д. Соломаха, А. М. Ілляш та ін. Київ : Урожай, 1993. 272 с.

Ентомоанфологія : навч. Посіб. / Гурманчук О. В., Плотницька Н. М., Невмержицька О. М., Овезмирадова О. Б. Житомир : ПНУ, 2021. 156 с.

Гурманчук О. В. Курс лекцій з дисципліни «Ентомоанфологія» для підготовки фахівців ОС «Бакалавр» зі спеціальності 202 «Захист і карантин рослин». Житомир : ЖНАЕУ, 2018. 42 с.

Вигера С. М. Квітка – домінанта репродуктивності рослин, антрактивності та трофічної спеціалізації комах (запилювачів, ентомофагів, фітофагів, деструкторів): Методичні вказівки до самостійної роботи з вивчення дисципліни Ентомоанфологія. К.: Національний аграрний університет, 2008. 56 с.

Контроль корисних комах, що мають відношення до квіток рослин: Науково-методичний посібник / С.М. Вигера, О.Є. Дмитрієва, А.Г. Бабич. К.:НУБіП України, 2009. 70 с.

Гурманчук О. В, Ключевич М. М., Плотницька Н. М. Методичні вказівки щодо виконання лабораторно-практичних робіт з дисципліни «Ентомоанфологія» для підготовки фахівців ОС «Бакалавр» зі спеціальності 202 «Захист і карантин рослин». Житомир : ЖНАЕУ, 2018. 49 с.

Практикум з бджільництва / М. Г. Лановська, Р. М. Черненко, В. Ф. Бурбелюк, В. В. Іващук. Умань, 2006. 192 с.

Вигера С. Природоохоронний контроль культурних фітоценозів. К.: ЦП «Компринт», 2015. 398 с.

Вигера С.М. Природні і культурні фітоценози та принципи контролю їх біорізноманіття. Монографія. Житомир. Рута, 2013. 340 с.